

LECTURAS SELECCIONADAS

Paleobiología

Paleobiología

Paleobiología

Paleobiología

Paleobiología

Compiladores:

Dr. Pedro García

Dra. Marisol Montellano

Dra. Sara A. Quiroz

Dr. Francisco Sour

Dr. Sergio Ceballos

Biól. Luis Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS UNAM





La paleobiología, como cualquier otra rama del conocimiento humano, avanza constantemente en busca de respuestas a problemas específicos de investigación, en este caso para comprender la biología de los seres que vivieron sobre la Tierra hace miles o millones de años. Sin embargo, al igual que otras disciplinas científicas, parte de una base de conocimientos y conceptos generados a través de la investigación paleontológica y geológica en sus distintas ramas.

Las lecturas que aquí se presentan ofrecen a estudiantes y profesores la oportunidad de familiarizarse y comprender los conceptos y conocimientos básicos de los que parte dicha ciencia para realizar su propio trabajo de investigación. Es por ello que en el cuerpo de las lecturas se encuentran artículos sobre historia de la paleontología, evolución, clima, tafonomía, extinciones, biogeografía y otros que complementan y amplían la información que se genera en el curso de *paleobiología* al que asisten los alumnos de la carrera de biología en la Facultad de Ciencias de la UNAM.



PALEOBIOLOGÍA

Paleobiología, Lecturas seleccionadas

1a. edición, 1999

2a. edición, 2002

Coordinación de Servicios Editoriales,
Facultad de Ciencias, UNAM

Diseño de portada: Laura Uribe

ISBN: 970-32-0164-4

Impreso y hecho en México

Paleobiología

LECTURAS SELECCIONADAS

Compiladores:

DR. PEDRO GARCÍA
DRA. MARISOL MONTELLANO
DRA. SARA A. QUIROZ
DR. FRANCISCO SOUR
DR. SERGIO CEBALLOS
BIÓL. LUIS CHÁVEZ

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM



Presentación

Pedro García Barrera

En 1996, se llevo a cabo el cambio del plan de estudios de la carrera de biología que se imparte en la Facultad de ciencias de la UNAM, y en respuesta a ese cambio, donde se modificaron los contenidos, el enfoque y los objetivos de los cursos, surgió también la necesidad de elaborar materiales que sirvieran como apoyo didáctico tanto a los profesores como a los alumnos.

Las lecturas para el curso de Paleobiología que aquí presentamos, son el resultado del esfuerzo de numerosas personas, así como del apoyo de las autoridades de la Facultad de Ciencias de la UNAM, en particular del Departamento de Biología.

La selección consta de 20 artículos que abordan en su totalidad los temas más importantes del curso de Paleobiología. Los trabajos seleccionados cumplen con varios requisitos, por ejemplo, propician la reflexión, promueven la discusión, plantean la solución a algún problema de investigación, revisan conceptos, y brindan en muchas ocasiones un panorama amplio sobre temas tan importantes como las extinciones, el equilibrio puntuado, el problema de las especies en paleontología, la tafonomía, la historia del clima sobre la Tierra, la macroevolución, la vida primitiva en tierra firme, el origen de la vida, la evolución del hombre, la historia de la paleontología, etcétera.

Todos los artículos provienen de revistas de circulación internacional, y originalmente están escritos en inglés; la mayoría de ellos por autores de gran prestigio dentro del campo paleontológico. Esperamos que su lectura contribuya a elevar el nivel de los cursos y permita a los lectores el acceso directo a información que difícilmente encontrarán reunida en un solo volumen. Deseamos también que los profesores, a través de su experiencia. Obtengan el mayor provecho de ellas desde el punto de vista de la enseñanza.

Los trabajos de revisión de los materiales se llevaron a cabo a principio de 1998, y se realizaron en labor de equipo; después cada uno de los integrantes tomó para sí la complicada tarea de traducir fielmente las palabras de los autores originales, según su campo de trabajo, sus inclinaciones profesionales o sus temas favoritos de clase. En estas importantes etapas, los integrantes del equipo fueron los profesores Marisol Montellano, Sara A. Quiroz, Francisco Sour, Sergio Cevallos, Pedro García y Luis Chávez.

Las versiones originales fueron turnadas al coordinador de los trabajos profesor Pedro García para llevar a cabo la revisión técnica. A su vez, el profesor Luis Chávez realizó una segunda revisión de las traducciones y la corrección de estilo. Las correcciones fueron capturadas por los profesores Itzia Nieto y Daniel Navarro, quienes también colaboraron en la lectura de las pruebas, al lado de las profesoras Sara Quiroz y Marisol Montellano. Todas las traducciones fueron enviadas al proceso editorial correspondiente a cargo de la Lic. Mercedes Perelló y su equipo de trabajo, en la Coordinación de Servicios Editoriales de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

A todas las personas mencionadas y aquellas que en algún momento trabajaron para sacar adelante este proyecto, les agradecemos infinitamente su esfuerzo y colaboración.

Por último, es necesario hacer un reconocimiento especial a los autores y editores de los artículos originales, quienes amablemente otorgaron su permiso para la traducción y publicación de los materiales.

Contenido

Historia de la paleontología antes de Darwin <i>J. C. Thackray</i>	9
De Darwin a la tectónica de placas. <i>P. J. Bowler</i>	19
De la tectónica de placas a la paleobiología. <i>J. W. Valentine</i>	27
La década pasada y el futuro. <i>A. Hoffman</i>	35
La naturaleza del registro fósil. <i>D. Jabonsky, S. J. Gould y</i>	45
Tafonomía y registro fósil. <i>A. K. Behrensmeyer</i>	63
Los bosques petrificados de Yellowstone. <i>E. Dorf</i>	83
Historia del clima en la Tierra. <i>R. W. Fairbridge</i>	93
El origen de la vida en la Tierra. <i>Leslie E. Orgel</i>	129
El fin del eón proterozoico. <i>A. H. Knoll</i>	147
La vida primitiva en tierra firme. <i>Jene Gray y William Shear</i>	165
El origen de las plantas terrestres. <i>R. Cowen</i>	187
Aspectos de la vida en el Mesozoico. <i>R. Cowen</i>	197
Concepto de especie en organismos fósiles y las escuelas de clasificación biológica. <i>F. Sour y M. Montellano</i>	203
Macroevolución. <i>N. Eldredge</i>	219
Macroevolución y registro fósil. <i>S. M. Stanley</i>	241
Biogeografía de la vicarianza. <i>L. Grande</i>	261
Causas de extinción relacionadas a la Tierra. <i>A. Hallam</i>	267
Causas de extraterrestres de extinción. <i>D. Jabonski</i>	277
Debatiendo los factores ambientales en la evolución humana. <i>C. S. Feibel</i>	291

Historia de la paleontología antes de Darwin

J. C. Thackray

Siglo XVI

Los objetos geológicos han atraído la atención desde tiempos remotos debido a sus colores llamativos, texturas y formas. Se les ha valorado como curiosidades y por sus poderes medicinales o mágicos. En escritos clásicos y medievales se describía a dichos objetos en orden alfabético y se hacía referencia a sus poderes y virtudes.

En el siglo XVI, con el Renacimiento, se dio un cambio en la forma de considerarlos. Georgius Agricola (1494-1555), un médico y farmacéutico del pueblo minero de Chemnitz en Sajonia, estudió todos estos objetos *fósiles*, como los llamó él- en *De Natura Fossilium* (1546). Propuso una clasificación basada en propiedades físicas tales como dureza, lustre y facilidad para pulirlos, lo cual constituyó un avance considerable con respecto a las clasificaciones anteriores. Agricola creía que los fósiles se formaban por la acción de un fluido cementante que circulaba dentro de la Tierra.

Veinte años más tarde, el médico suizo Conrad Gesner (1516-1565) publicó *De Rerum Fossilium Lapidum et Gemmarum* (1565). Éste fue el primer libro ilustrado sobre fósiles (Fig. 1). La abundante cantidad de grabados (hechos en madera) que contiene esta obra,



Figura 1. Ilustraciones de fósiles publicadas por Conrad Gesner en *De Rerum Fossilium* (1565, frente a las páginas 62 y 126).

permitió una identificación mucho más segura de los objetos que ahí se mostraban, en comparación a las cuidadosas descripciones de Agricola. También resulta significativo que Gesner haya basado sus descripciones en objetos de su propia colección y de las colecciones de sus amigos. Este fue el inicio de la relación, que se mantiene hasta nuestros días, entre las colecciones privadas e institucionales y la investigación.

Gesner dividió sus objetos geológicos en 15 clases, con base en su forma o el material de que estaban hechos. Reconoció clases que contenían objetos como plantas o hierbas, partes de animales, objetos diversos del mar, y formas geométricas. Sus descripciones incluyen las opiniones de autores previos, el significado y origen del nombre, una relación de las propiedades medicinales y los poderes y virtudes de la roca, y en ciertos casos una opinión acerca de su origen.

Gesner no estaba particularmente interesado en separar los fósiles de origen orgánico de los rastros o marcas inorgánicas. Trataba de explicar su ‘carácter pétreo’, que era el rasgo común de todos sus objetos, y de comprender la amplia gama de semejanzas que observaba. Para un paleontólogo del siglo veinte no resulta sencillo estudiar los objetos geológicos sin una idea preconcebida y apreciar qué tan difícil resultaba esta tarea (Rudwick 1972, Cap. 1).

Hacia finales del siglo XVI y principios del XVII, Italia se convirtió en el centro de interés en los fósiles. Ulisse Aldrovandi (1522-1605) en Bolonia, Francesco Calceolari (c. 1521-c. 1606) en Verona y Ferrante Imperato (1550-1625) en Nápoles, formaron grandes colecciones de objetos naturales y manufacturados, las cuales incluían un gran número de especímenes geológicos. Los tres publicaron voluminosos catálogos bien ilustrados de sus colecciones (Torrens, 1985).

Una cuarta colección se albergó en el Vaticano, en Roma. Michele Mercati, quien era curador en los años 50 y 60 de este siglo, preparó un catálogo que, aunque tenía ya listos todos sus grabados, no se publicó sino hasta el siglo XVIII. Mercati, como Aldrovandi y otros, creía que las rocas de su colección, sin importar que tuviesen forma de aves, conchas, hojas o huesos, habían crecido dentro de la roca por acción de un espíritu animador o vegetativo.

Uno de los grabados del catálogo inédito de Mercati fue usado casi 100 años después

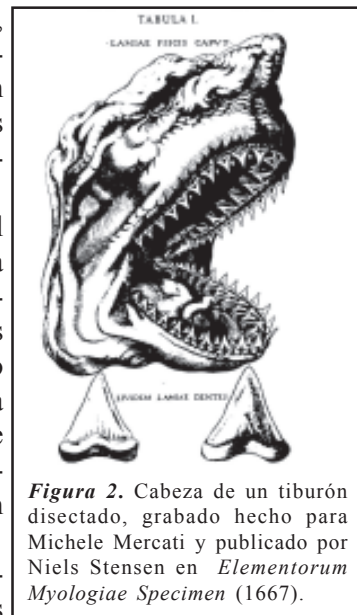


Figura 2. Cabeza de un tiburón disectado, grabado hecho para Michele Mercati y publicado por Niels Stensen en *Elementorum Myologiae Specimen* (1667).

por el médico danés Niels Stensen (1638-1686) para ilustrar la primera demostración detallada de que algunos fósiles podían ser de origen orgánico (Fig. 2). Stensen disectó la cabeza de un tiburón gigante en Florencia, en el año 1666. Estaba ya familiarizado con los fósiles llamados ‘lenguas de piedra’ encontrados en grandes cantidades en Malta, y su parecido a los dientes de tiburón lo convenció que eran partes reales de un tiburón antiguo. Su pequeña publicación sobre estos dientes (1667) era muy distinta a los escritos publicados 100 años antes. Stensen no puso atención a los poderes mágicos o virtudes de los fósiles, y no se interesó en las opiniones previas sobre su origen. Enlistó una serie de hechos, y luego las conjeturas basadas en estos hechos, casi como un teorema matemático. Su conclusión no fue dogmática; simplemente indicaba la falta de pruebas para poder asegurar que los objetos no son de origen orgánico (Scherz, 1958).

Siglo XVII en Inglaterra

El trabajo de Stensen sobre los dientes de tiburón, y su libro posterior sobre fósiles en general, fueron traducidos al inglés por Henry Oldenburg, Secretario de la Royal Society. Esta Sociedad, liderada por su curador Robert Hooke, fue el centro de un debate sobre el origen de los fósiles, que se inició en 1660 y duró 50 años. La discusión se enfocó más claramente que un siglo antes, en tratar de dilucidar si los huesos, conchas y dientes petrificados que se encontraban en las rocas, eran restos orgánicos o no. Las dos técnicas que se usaron para abordar el problema fueron: el estudio de la Biblia y otras escrituras sagradas, así como la observación de los fósiles y su posición en la Tierra (Porter 1977; Cap. 2)

En sus conferencias ante la Royal Society, Robert Hooke (1635-1703) adoptó una posición en torno a este debate. Él sostenía que era inconcebible pensar que las conchas fósiles se hubieran formado sin propósito. Así como la finalidad de una concha es proteger un molusco, y el propósito de un diente es morder, por tanto las conchas, huesos y dientes fósiles deben ser restos de animales antiguos. Se dio cuenta de que algunos de estos animales, como los amonites, parecían haberse extinguido, y que el carácter pétreo de los fósiles se podía explicar por la acción del agua con minerales disueltos que se filtra por las rocas porosas. La posición de los fósiles en colinas y montañas tierra adentro, la explicó por la acción de terremotos, levantamientos y hundimientos de tierra. Martin Lister (*c.* 1638-1712), un médico londinense, apoyó el punto de vista opuesto. Él había publicado un libro sobre moluscos vivientes, y así pudo apreciar mucho más claramente que Hooke, que la mayoría de los fósiles británicos no se parecían mucho a los animales vivientes. No aceptaba la extinción de las especies animales y, por tanto, rechazaba el origen orgánico de los fósiles.

Otras dos observaciones confirmaron sus sospechas. Vio que muchos de los objetos eran sólo impresiones que no mostraban señal alguna de las conchas, y que ciertos tipos de roca parecían formar conchas particulares.

Otro gran naturalista, John Ray (1627-1705), se encontraba mucho más indeciso. Él sopesaba ambos puntos de vista. Por un lado, parecía increíble que las similitudes entre conchas vivientes y fósiles, las cuales llegaban al nivel de su estructura microscópica, fuesen producto de la casualidad. Por otro lado, la extinción de los amonites, por ejemplo, sugería una imperfección en la Creación original de Dios, cosa que también era inconcebible. Ray sugirió que quizás las especies fósiles no estén extintas, sino que viven en océanos aún inexplorados, pero esta idea no lo satisfizo del todo. El otro problema era explicar la posición de los fósiles. En general se aceptaba que el Diluvio era el único evento que había afectado la superficie de la Tierra desde su formación, unos seis mil años antes, pero Ray sabía que los fósiles no se hallaban dispersos sobre la superficie terrestre, sino que estaban incluidos en las capas de roca. Resultaba difícil explicar en forma racional una inundación lo suficientemente fuerte como para cubrir los Alpes (Raven 1942, Cap. 16).

John Woodward (1665-1728), uno de los grandes coleccionistas de la época, tenía ideas muy claras al respecto. Publicó un *Essay towards a Natural History of the Earth* (1695), en el que despeja muchas de las incógnitas existentes sobre el tema. Indicaba que las conchas y huesos fósiles eran restos de animales antidiluvianos que, junto con los materiales de la superficie terrestre, habían sido revueltos por el Diluvio y quedaron acomodados en capas, de acuerdo a sus densidades. Aceptó la idea de Ray en el sentido de que las formas extrañas se encontrarían vivas algún día.

Avances durante el siglo XVIII

Con la llegada del siglo XVIII el gran debate sobre los fósiles perdió fuerza en Inglaterra. Hooke, Ray, Lister y otros ya habían muerto o eran muy viejos, y entre las nuevas generaciones no había ningún naturalista de estatura comparable a la de ellos. En la parte continental de Europa se dieron avances posteriores, en primera instancia a través del trabajo de Johann Scheuchzer (1672-1733), un partidario de John Woodward. Tradujo al latín la teoría de Woodward y argumentó fuertemente a favor del origen orgánico de los fósiles y la importancia del Diluvio como agente geológico. Así, en *Piscium Querelae et Vindiciae* (1708), los propios peces fósiles cuestionaban el que se les considerara inorgánicos, y en *Homo Diluvii Testis* (1726) se describen los restos de seres humanos antidiluvianos muy extraños. En la portada de su gran libro sobre plantas fósiles, *Herbarium Diluvianum* (1709), muestra el Arca de Noé flotando

sobre las aguas en retroceso, mientras conchas y otros restos son arrojados a la orilla, y habrían de convertirse así en los fósiles de hoy (Jahn *in* Schmeer, 1969).

A mediados de este siglo XVIII había un acuerdo extendido en torno a que los ‘fósiles extraños,’ como se había llamado a los huesos y conchas petrificados, eran verdaderamente los restos de animales y plantas antiguos. Muchos de los objetos que habían confundido a los primeros naturalistas ahora se describían con detalle y se explicaban sus orígenes. Los belemnites, que inicialmente se pensó que eran rayos, fueron correctamente interpretados como cefalópodos por Erhart en 1724; los equinoideos fueron descritos por Klein en 1734, y los celenterados y otros invertebrados por Buttner en 1714. Cuando Linneo publicó su *Systema Natura* en 1735, los fósiles ya eran considerados y nombrados como cosas vivientes.

Muchos naturalistas del siglo XVIII continuaron atribuyendo la distribución de los fósiles a la acción de un diluvio único, a pesar de las dificultades que enfrentaban para explicar su relación con los estratos y su variabilidad regional; pero otros consideraron que la explicación era más compleja. También empezó a popularizarse la idea de que la Tierra debía tener una edad mucho mayor que los pocos miles de años indicados por la cronología bíblica tradicional. C.L. Conde de Buffon (1707-1788) demostró experimentalmente que la Tierra debió haber tardado decenas o aún cientos de miles de años en enfriarse desde su origen fundido hasta su estado actual. En *Des Epoques de la Nature* (1778) describió siete capítulos de la historia de la Tierra, de éstos, los últimos estuvieron caracterizados por el depósito de rocas particulares y poblada por diferentes animales y plantas. La historia humana estaba relegada a la última y más corta de las épocas (Haber, 1959).

Principios del siglo XIX en París

El problema de la extinción animal fue abordado por Georges Cuvier (1769-1832), profesor de Anatomía en el *Musée National d'Historie Naturelle*. Estudió los esqueletos de elefantes africanos y asiáticos y mostró que eran distintos entre sí, y por tanto deberían ser colocados en especies diferentes. Ambas especies eran distintas a los huesos de mamut encontrados en estratos arenosos del norte de Europa, y del mastodonte de América del Norte, los cuales no obstante pertenecían claramente a la familia de los elefantes. Aquí se hallaba por fin una demostración de la existencia previa de especies bien conocidas que seguramente ya no estaban vivas (Fig. 3).

Al continuar con sus trabajos, Cuvier describió los restos de un zoológico entero de vertebrados extintos: el perezoso gigante de América del Sur, el mastodonte de América del Norte, un hipopótamo, rinocerontes, etcétera. Cuvier

pensaba que la única causa posible para explicar la extinción de esta fauna era una ‘revolución del globo’ repentina y generalizada. Cuvier contaba con varias líneas de evidencia para explicar la naturaleza de este evento. Encontró huesos junto a ostras y otros organismos marinos, lo cual sugería que el nivel del mar se había elevado, y el hecho de que los estratos con huesos fosilizados se encontraran preferentemente en zonas bajas, indicaba que las aguas no habían cubierto las partes más altas de las montañas. Ya que muchos de los huesos estaban bien conservados, el Diluvio no pudo haber sido tan violento como para transportarlos muy lejos, no obstante había sido lo suficientemente rápido para ahogar a los animales en los sitios donde se encontraban (Rudwick, 1972, Cap. 3).

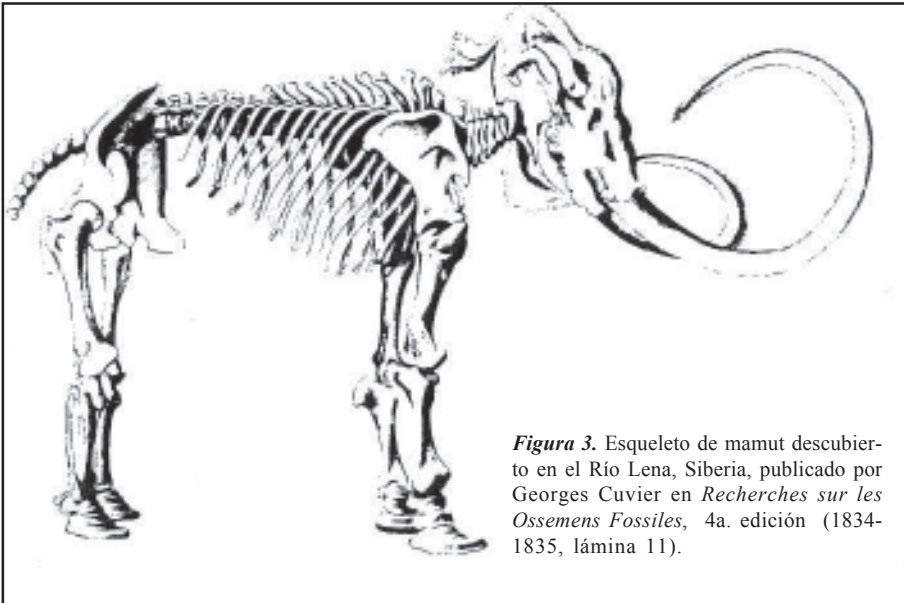


Figura 3. Esqueleto de mamut descubierto en el Río Lena, Siberia, publicado por Georges Cuvier en *Recherches sur les Ossemens Fossiles*, 4a. edición (1834-1835, lámina 11).

Un colega de Cuvier en el Museo, Jean Baptiste Lamarck (1744-1829), tenía un punto de vista muy diferente sobre la historia de la vida animal, lo que le provocó conflictos con Cuvier. Lamarck trabajó en el *Jardin des Plantes* por muchos años antes de dedicarse a estudiar los invertebrados en el Museo. Él creía que los reinos animal y vegetal mostraban una serie infinita de gradaciones, y que la clasificación en especies era sólo una división artificial. Pensaba que los animales cambiaban su forma constantemente al reaccionar a los cambios ambientales. Estos cambios continuamente los desplazaban hacia arriba en una “escalera de la vida” la cual abarcaba desde los primitivos invertebrados en la base, hasta los mamíferos y el hombre en la parte más alta. La extinción no jugaba ningún papel en este esquema.

Las ideas de Cuvier siguieron desarrollándose al estudiar huesos fósiles de las canteras de yeso en Montmartre. Al llevar a cabo las reconstrucciones, dichos restos se parecían mucho menos a los mamíferos vivientes que a los huesos provenientes de estratos arenosos, los cuales ya había estudiado Cuvier. Algunos combinaban caracteres de dos o más familias vivientes, mientras que otros eran realmente muy distintos. La clave del enigma se encontró al llevar a cabo el estudio estratigráfico de la Cuenca de París, y se dieron cuenta de que las capas de yeso eran más antiguas que las de arena. Este trabajo estratigráfico fue realizado por el propio Cuvier y por Alexandre Brongniart (1770-1847) y publicado en el *Journal des Mines* en 1808. En esta monografía, los estratos que estaban por encima del yeso se describieron en términos de su litología, y luego se subdividieron con base en su contenido fósil. Una serie entera de faunas distintas parecía haber surgido en forma sucesiva. En el *Preliminary Discourse* de sus *Recherches sur les Ossements Fossiles de Quadrupedes* (1812), Cuvier presentó un panorama general de la historia de la Tierra, basado en sus trabajos estratigráficos y paleontológicos, en donde muestra que las condiciones generalmente tranquilas de nuestro planeta habían sido interrumpidas periódicamente por ‘revoluciones’ de un cierto tipo que ya no se ve en la actualidad; éstas habrían afectado grandes áreas del mundo y cada vez que ocurrían habrían destruido casi por completo la fauna existente.

Las ideas de Cuvier fueron aceptadas y desarrolladas por Adolphe Brongniart (1801-1876), hijo de Alexandre. Publicó *Historie des Vegetaux Fossiles* (1828), en donde se distinguían cuatro floras sucesivas. Él indicó que había una clara progresión a través de estas cuatro floras, desde las criptógamas del Carbonífero, las gimnospermas del Mesozoico y las angiospermas del Terciario, hasta la diversidad de plantas actuales. Relacionó esta progresión, y el proceso paralelo que vio en el mundo animal, con la disminución gradual en el nivel de bióxido de carbono atmosférico, tomando en cuenta también los efectos secundarios de los cambios climáticos y eustáticos (Bowler 1976, Cap. 2).

Principios del siglo XIX en Gran Bretaña

Otros trabajos estratigráficos estaban siendo efectuados en Gran Bretaña aproximadamente al mismo tiempo que en Francia, por un contemporáneo de Cuvier, William Smith (1769-1839). Smith era un ingeniero topógrafo de minas, que vivió en el poblado de Bath, al oeste de Inglaterra, durante casi toda su vida. En 1796 Smith ya se había dado cuenta de que los fósiles se pueden usar para identificar estratos con mayor seguridad que basándose en la litología (Fig. 4). Usó este descubrimiento para construir un esquema de estratos, junto con un boceto de mapa geológico de Inglaterra y Gales en 1799, aunque fue hasta 1815 cuando se publicó su gran mapa geológico

(Eyles *in* Schneer 1969). Sus métodos llegaron a ser muy conocidos en Inglaterra, debido a los escritos de John Farey, Joseph Townsend, y particularmente de James Parkinson (1755-1824).

Parkinson era un médico londinense y uno de los fundadores de la Geological Society en 1807. Esta Sociedad se dedicó a estudiar problemas químicos y mineralógicos en sus primeros años, pero rápidamente abordó los estudios estratigráficos mediante el empleo de los fósiles hasta que, a mediados de los años 20 del siglo pasado, éstos llegaron a ser casi el único objeto de su interés. Estos estudios, realizados por hombres como Thomas Webster, William Conybeare y Gideon Mantell, se convirtieron en contribuciones útiles al conocimiento cada vez mayor de la geología regional, que de manera casi incidental aportaron descripciones de fósiles previamente desconocidos. Con los trabajos de Murchison en Gales durante los años 30 del siglo pasado, se dio a conocer una fauna de invertebrados completamente nueva. Eventualmente la Geological Society desplazó al Museo de París como el foro principal de debates paleontológicos.

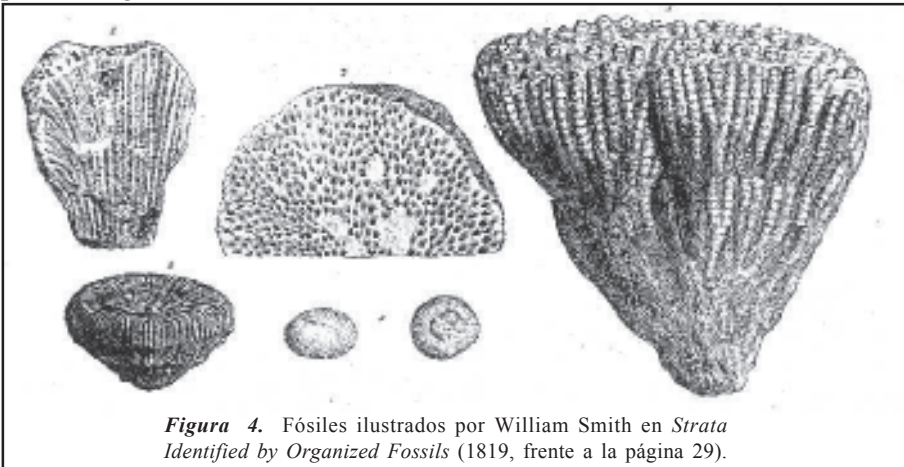


Figura 4. Fósiles ilustrados por William Smith en *Strata Identified by Organized Fossils* (1819, frente a la página 29).

Aunque William Smith fue aclamado como ‘el padre de la geología inglesa,’ la influencia de Cuvier también era muy fuerte. Sus ideas acerca de la relación de los fósiles con la historia de la Tierra llegaron a Inglaterra mediante a traducción de su *Preliminary Discourse*, hecha por Robert Jameson (1774-1854). El libro se tituló *Theory of the Earth*, lo cual propició que se le relacionara con las teorías anteriores de Woodward y Ray. En sus notas, Jameson asoció la cronología de Cuvier con la Biblia, en una forma en que su autor nunca lo había hecho. Identificó la revolución final de Cuvier con el Diluvio y dio énfasis a la fuerza destructiva de dicho evento. Al hacer esto reflejó la característica inclinación teológica de muchos geólogos británicos de este periodo.

El principal defensor de la teoría del Diluvio en la Gran Bretaña fue William Buckland (1784-1856), profesor de Geología y Mineralogía en la Universidad de Oxford (Fig. 5). Aunque sus principales líneas de evidencia tenían que ver con el estudio de bloques erráticos y la forma de los valles, se vio fuertemente influenciado por las investigaciones que llevó a cabo en las cuevas de Yorkshire y de otros lugares. La Cueva de Kirkdale se descubrió en 1821 y fue interpretada por Buckland, después de un estudio cuidadoso de los animales vivientes, como la madriguera de un grupo de hienas, cuya ocupación terminó al ocurrir el Diluvio. Junto con este énfasis en la cronología bíblica también se creía que la Tierra y todo lo que en ella existía, había sido diseñado para el hombre. Bajo esta perspectiva, Buckland concibió la historia de la vida en su *Bridgewater Treatise* (1836), proponiendo no sólo el tipo de progresión que Brongniart había defendido, sino también la idea de que Dios intervenía para adaptar a los seres vivos, de la mejor manera posible, a las condiciones cambiantes del medio (Rupke 1983, Cap. 2).



Figura 5. Retrato de William Buckland publicado como portada de su *Bridgewater Treatise, Geology and Mineralogy*, 3a. edición (1858).

Como ejemplo del estado que guardaba el conocimiento paleontológico en los años 30 del siglo XIX, recordemos que otro geólogo distinguido y pupilo de Buckland, Charles Lyell (1797-1875), argumentó que no había señales de progresión en el registro fósil. Apeló, como posteriormente lo haría Darwin, a la pobreza de las colecciones y al desconocimiento de muchos lugares del mundo, para demostrar que la evidencia negativa no se considera como prueba en favor de interpretación alguna. Él descubrió muchos de los mamíferos en rocas oolíticas y un reptil del Devónico. Negó que los peces fósiles, como los encontrados por Hugh Miller en Escocia, fuesen ‘inferiores’ a las formas modernas. Este argumento lo empleó para apoyar su idea de que no había ninguna evidencia de que la vida, el clima, los ambientes y los procesos geológicos alguna vez hubiesen sido distintos a los actuales. Lyell también pensaba que las creencias religiosas personales deben mantenerse separadas del estudio de los fósiles o de cualquier otro aspecto de la geología (Bartholomew, 1976).

Muchos rasgos de la geología de Lyell le parecieron interesantes a Charles Darwin (1809-1882). Leyó los *Principles of Geology* de Lyell (1830-1833) mientras estuvo en el Beagle, y se dio cuenta de que constituían una

excelente base para interpretar lo que veía en su viaje. Al regresar, Lyell le ofreció su amistad y le facilitó el acceso a la Geological Society, donde Darwin encontró los expertos que necesitaba para trabajar en sus colecciones. Los posteriores escritos de Darwin sobre el tema de evolución, que habrían de influir en todos los trabajos subsecuentes sobre fósiles, no se basaron en el estudio del registro fósil. En 1859 Darwin pudo, al igual que Lyell en 1830, culpar a la insuficiencia del registro fósil por no proveer evidencias para apoyar su teoría.

Referencias

- Bartholomew, M. 1976. The non-progression of non-progression: two responses to Lyell's doctrine. *The British Journal for the History of Science* **9**, 166-174.
- Bowler, P.J. 1976. *Fossils and Progress: palaeontology and the idea of progressive evolution in the nineteenth century*. Science History Publications, New York.
- Haber, F.C. 1959. *The age of the world: Moses to Darwin*. Johns Hopkins Press, Baltimore.
- Porter, R. 1977. *The making of geology: Earth Science in Britain 1660-1815*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Raven, C.E. 1942. *John Ray, naturalist. His life and works*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rudwick, M.J.S. 1972. *The Meaning of fossils: episodes in the history of palaeontology*. MacDonald, London.
- Rupke, N.A. 1983. *The great chain of history: William Buckland and the English school of geology (1814-1849)*. Clarendon Press, Oxford.
- Scherz, G. 1958. Nicholaus Steno's life and work. *Acta Historica Scientiarum Naturalium Medicinalium* **15**, 9-86.
- Schneer, C.J. (de.) 1969. *Towards a history of geology*. M.I.T. Press, Cambridge, Ma.
- Torrens, H.S. 1985. Early collecting in the field of geology. In: O. Impey & A. MacGregor (eds.) *The origins of museums*, pp. 204-213. Clarendon Press, Oxford.

Texto original en inglés, tomado de Briggs, D. & Crowther, P. (eds.) 1990. *Palaeobiology. A synthesis*. Blackwell Scientific Publications. London, pp. 537-542.

De Darwin a la tectónica de placas

P. J. Bowler

Introducción

Los descubrimientos de material fósil continuaron rápidamente a finales del siglo diecinueve, pero los fundamentos teóricos de la paleontología fueron transformados por la llegada del evolucionismo. Durante varias décadas el área más activa de la biología evolutiva fue el intento por reconstruir el desarrollo de vida en la Tierra usando los fósiles y otras evidencias, aunque este programa alentó un punto de vista claramente no-Darwiniano acerca de cómo se llevó a cabo el proceso. En el siglo veinte los paleontólogos, ciertamente con un poco de retraso, se adaptaron a la síntesis del Darwinismo y la genética, y empezaron a adoptar más activamente la dimensión geográfica -aunque por muchos años se opusieron a la teoría de la deriva continental.

Nuevos descubrimientos, 1860-1940

El ímpetu dado a la recolecta de fósiles a principios del siglo diecinueve fue mantenido en décadas posteriores por las actividades mineras extensivas y por la apertura de nuevas áreas de la Tierra a la exploración científica. En Europa y América se fundaron grandes museos a fin de exhibir e interpretar los descubrimientos al público, y funcionaron también como centros de investigación. El British Museum (Natural History) en Londres y el American Museum of Natural History en Nueva York son ejemplos obvios de museos que cimentaron su reputación en esta época. A principios del siglo veinte varias ciuda-



Figura 1. Hesperornis regalis (Marsh). (Tomado de Huxley, T.H. 1888. *American addresses*. Appleton, Nueva York, p. 52.)

des grandes tenían instituciones similares, dando lugar a rivalidades considerables en el establecimiento de buenas colecciones. Muchos de los nuevos descubrimientos ayudaron a completar el esbozo de la historia de la vida creado por Cuvier y sus seguidores, incrementando el conocimiento de los dinosaurios y otros grupos, el cual originalmente se había establecido con base en un número pequeño de especímenes incompletos. La popularidad de la teoría de la evolución puso particular atención en los fósiles que podrían ser identificados como “eslabones perdidos,” avivando otra vez las rivalidades de recolectores e instituciones.

La fauna miocénica de Pikermi, Grecia, fue estudiada por Albert Gaudry en la década de 1860. Su trabajo arrojó nuevos datos sobre el proboscídeo *Deinotherium* y muchas otras formas, llevando a Gaudry a apoyar el concepto de un desarrollo evolutivo continuo, que lo llevó a relacionar las conocidas faunas del Eoceno y el Pleistoceno (Rudwick, 1976; Buffetaut, 1987). El descubrimiento en 1861 de un espécimen de *Archaeopteryx* con plumas en Solnhofen, Bavaria, levantó intensa excitación, especialmente después que fue

adquirido (a un gran precio) por el British Museum (Natural History) y subsecuentemente descrito por T.H. Huxley como una forma intermedia entre reptiles y aves. Un segundo espécimen fue descubierto en 1877. El hallazgo en 1878 de especímenes casi completos de *Iguanodon* en Bernissart, Bélgica, mostró que estos dinosaurios eran bípedos, no cuadrúpedos como originalmente se habían reconstruido (Colbert, 1971). De 1883 en adelante, un espécimen montado en Bruselas dio origen a una nueva idea acerca de la apariencia de los dinosaurios. Otras importantes colecciones de reptiles fósiles provinieron de la arcilla jurásica Oxford de Peterborough en Cambridgeshire y también de Transilvania, estos últimos fueron estudiados por el excéntrico y pintoresco barón Franz Nopsca.

En América del Norte, la conquista del Oeste llevó a un verdadera “guerra” entre colectores como O. C. Marsh y E. D. Cope. Sus descubrimientos de dinosaurios jurásicos de Colorado en la década de 1870 incrementaron

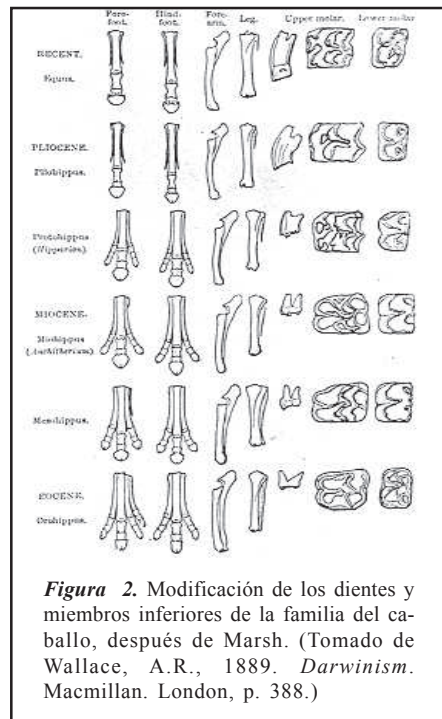


Figura 2. Modificación de los dientes y miembros inferiores de la familia del caballo, después de Marsh. (Tomado de Wallace, A.R., 1889. *Darwinism*. Macmillan. London, p. 388.)

notablemente el conocimiento de la “Edad de los Reptiles” y fueron la base de impresionantes exhibiciones en museos. El descubrimiento que hizo Marsh de aves con dientes en Kansas, apoyó la relación evolutiva ya sugerida por *Archaeopteryx* (Fig. 1). Marsh también recolectó una serie de fósiles en Nebraska, los cuales dieron información sobre la evolución del caballo moderno, culminando en 1876 con el “*Eohippus*” de cuatro dedos. La secuencia de fósiles fue descrita como “evidencia demostrativa de la evolución” por T.H. Huxley (Fig. 2). A principios del siglo veinte, H.F. Osborn describió mamíferos antiguos gigantes del oeste americano, incluyendo los titanoterios.

De particular interés para el público resultaron los fósiles relacionados con el origen del género humano (Reader, 1981). En 1857 el descubrimiento de un cráneo en Neanderthal, Alemania levantó mucha controversia, pero fue eventualmente aceptado como una forma humana antigua con algunos caracteres simiescos (Fig. 3). Considerados durante algún tiempo como un posible ancestro de los humanos modernos, los neandertales fueron reinterpretados a principios del siglo veinte por Marcellin Boule, Arthur Keith y otros, como una familia humana distinta y paralela, llevada a la extinción por nuestros propios ancestros. El descubrimiento de *Pithecanthropus erectus* (hoy conocido como *Homo erectus*) hecho por Eugene Dubois en Java durante la década de 1890, reveló una forma humana aún más antigua, de nuevo descartada por varios autores como una rama lateral de nuestro árbol familiar. El pensamiento en torno a los orígenes del hombre fue desviado en cierta medida por el notorio fraude de Piltdown en 1912, en el cual un cráneo humano y una mandíbula de simio fueron atribuidos a un *Eoanthropus* intermedio. Esto reforzó la suposición generalmente popular de que el aumento en la masa encefálica fue la principal fuerza motriz de la evolución humana, haciendo más fácil descartar a *Pithecanthropus* como algo irrelevante con su pequeño cerebro y postura erecta.

El descubrimiento de Raymond Dart del primer australopitecino en Taungs, África del Sur, en 1924, fue otra vez descartado por la negativa a admitir que un homínido de cerebro pequeño pudo haber adquirido el bipedalismo. Dart fue también ignorado debido a la opinión generalizada de que el género humano debió haber evolucionado en Asia central, no en África (aunque las expediciones a Asia encontraron más especímenes de *Homo erectus*, primero

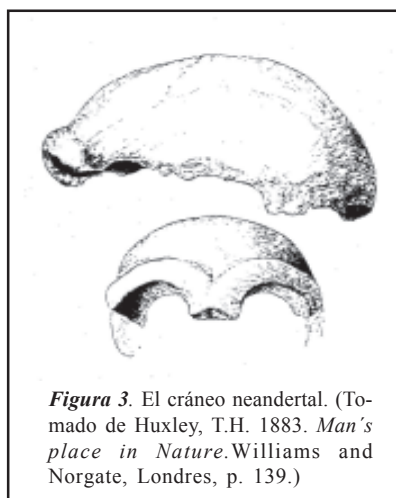


Figura 3. El cráneo neandertal. (Tomado de Huxley, T.H. 1883. *Man's place in Nature*. Williams and Norgate, Londres, p. 139.)

conocido como *Sinanthropus* u hombre de Pekin). Los australopitecinos sólo empezaron a ser tomados en serio después de los descubrimientos de Robert Broom en la década de 1930.

Paleontología y teoría evolutiva.

La búsqueda de “eslabones perdidos” aseguró que el evolucionismo diera un placer adicional a la caza de fósiles, pero sería un error el dar demasiado énfasis al impacto de la teoría de Darwin en paleontología. La descripción de los fósiles aún se consideraba como una rama de la morfología, y prestaba poca atención a la variación intraespecífica o a la posibilidad de efectos locales en las poblaciones. De esta manera, los paleontólogos no estaban en la mejor posición para apreciar los aspectos más originales de la teoría de Darwin. Ellos ya habían empezado a buscar los patrones de desarrollo en el registro fósil mucho antes que el *Origen de las Especies* apareciera en 1859. El elemento de cambio discontinuo enfatizado por los primeros catastrofistas había empezado a declinar en la década de 1850. H.G. Bronn y Richard Owen empezaron a enfatizar que había “leyes de desarrollo,” las cuales se veía que relacionaban a los fósiles dentro de cada clase, mientras que la idea general de evolución progresiva había sido introducida hacia 1844 por Robert Chambers en su popular y controversial *Vestiges of the natural history of Creation* (Bowler, 1976). Se reconoció que el desarrollo de la vida incluía la ramificación y lo que ahora se conoce como radiación adaptativa, pero había una preferencia por delinear el “árbol de la vida” con un tronco central llevando hacia la raza humana como el pináculo de la creación. El debate desatado por el *Origen* de Darwin ciertamente catalizó la conversión de la comunidad científica al evolucionismo, pero el ímpetu para casi todo el evolucionismo paleontológico provino de transformaciones dentro del punto de vista del “desarrollo” de la historia de la vida, que ya estaban tomando forma en la era pre-Darwiniana. Unas pocas figuras importantes, de las cuales J.W. Dawson de Montreal es el mejor ejemplo, continuaron promoviendo un punto de vista discontinuo y anti-evolutivo del registro fósil. Pero en general, la aceptación de un evolucionismo vagamente definido llegó de manera natural a casi todos los paleontólogos, para quienes la nueva propuesta era poco más que una extensión de la búsqueda anterior de leyes abstractas del desarrollo.

Muchos evolucionistas tomaron como su principal tarea la reconstrucción de la historia de la vida en la Tierra usando el registro fósil, complementado por las evidencias provenientes de la anatomía comparada y la embriología. En Alemania, Ernst Haeckel popularizó esta versión de “Darwinismo” en libros como su *History of Creation* (1876). Aún T.H. Huxley sólo empezó a hacer

uso activo del evolucionismo para el estudio de los fósiles después de leer a Haeckel -su apoyo original a Darwin fue una cuestión puramente táctica (Desmond, 1982). Los paleontólogos empezaron a ordenar los especímenes conocidos de cada grupo en la serie evolutiva más plausible, y desde luego empezaron a buscar los eslabones perdidos. La teoría de recapitulación de Haeckel -la afirmación de que la ontogenia recapitula la filogenia- fue ampliamente aceptada por los paleontólogos que buscaban claves como la “forma” del patrón que ellos esperarían encontrar. En estas circunstancias no es sorprendente que muchos de sus puntos de vista sobre el mecanismo de la evolución fueran claramente no-darwinianos. Haeckel mismo fue un lamarckiano, al reconocer que la herencia de caracteres adquiridos constituía una mejor base teórica para la recapitulación que la selección natural. Muchos de los llamados “darwinistas” deberían ser mejor considerados como pseudo-darwinistas, ya que su compromiso fue más con el evolucionismo que con la selección natural. A finales del siglo diecinueve muchos paleontólogos se opusieron activamente a la teoría de la selección (Bowler, 1983, 1986). En América surgió, a partir de la década de 1870 una escuela activa de neolamarckistas, dirigida por el paleontólogo de vertebrados E.D. Cope y el paleontólogo de invertebrados Alpheus Hyatt. Ellos también apoyaban la recapitulación y afirmaban que la evolución ocurría por extensiones regulares al proceso de crecimiento individual. Los arreglos de fósiles en secuencias aparentemente lineales, como en el caso de la familia del caballo (Fig. 2) ayudaron a crear una impresión de que la evolución era un proceso demasiado regular como para ser explicado en términos de variación aleatoria y selección.

La fascinación con las “leyes del desarrollo” llevó a muchos biólogos a rechazar la propuesta de Darwin de que la adaptación era la principal fuerza directriz de la evolución. Creían que los factores internos del organismo llevarían a la variación en una dirección particular, independientemente de las demandas del medio. En este modelo, uno podría esperar encontrarse con líneas paralelas de evolución que avanzan continuamente en la misma dirección durante vastos períodos de tiempo. En Bretaña tal punto de vista fue expuesto por el discípulo de Owen, St. George Mivart, quien se volvió uno de los críticos más activos de Darwin. Owen y Mivart no eran meros especuladores, pues antes que Huxley reconocieron la posibilidad de que existieran los reptiles mamíferos. Muchos paleontólogos apoyaron el concepto de *ortogénesis* (evolución paralela) dirigida por fuerzas internas. Los arreglos que hizo Hyatt de cefalópodos fósiles fueron ampliamente aceptados como un ejemplo clásico de evolución no adaptativa. Los paleontólogos de vertebrados pensaban que muchas especies extintas habían desarrollado caracteres excesivamente no adaptativos antes de sucumbir finalmente, un ejemplo es la cornamenta del alce irlandés. Tales ideas

aún eran promovidas en la década de 1930 por eminentes paleontólogos como H.F. Osborn. Los subordinados de Osborn en el American Museum of Natural History -incluyendo a W.D. Matthew y W.K. Gregory- trataron de mantener una posición antidarwiniana menos extrema, pero eran todavía minoría.

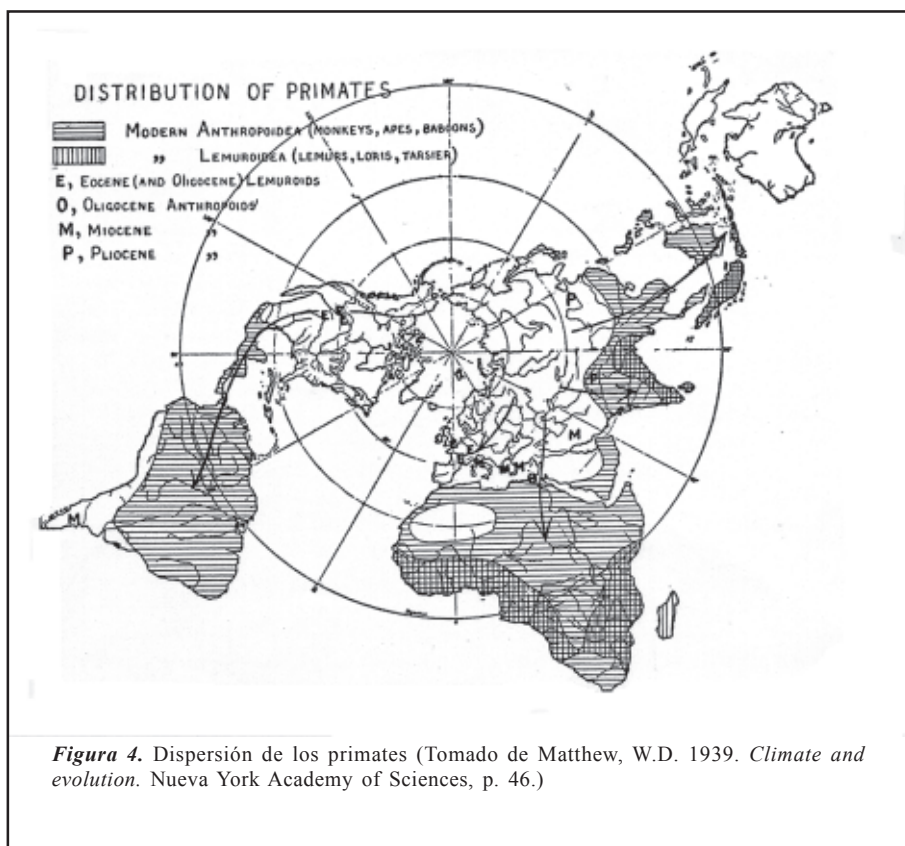
Sería fácil no tomar en cuenta el apoyo de los paleontólogos a los conceptos no darwinianos tales como recapitulación, lamarckismo y ortogénesis, y considerarlo como una aberración en la historia del evolucionismo, pero esta es una interpretación errónea engendrada por nuestra preferencia actual hacia la teoría de la selección. A finales del siglo diecinueve, paleontólogos no-darwinianos estuvieron en la vanguardia de la investigación evolutiva, y ayudaron a dar forma a la idea popular acerca de lo que es el evolucionismo. Sus puntos de vista sirvieron para evitar la aplicación de los principios darwinianos a los orígenes del hombre: nadie pensó en especificar un escenario adaptativo para explicar por qué los humanos se separaron de los simios, pues se dio por hecho que los primates fueron gobernados por una tendencia inherente hacia el crecimiento del cerebro. La popularidad de la evolución paralela ayudó a asegurar que muchos de los fósiles de homínidos fuesen descartados como productos de líneas evolutivas independientes, no relacionadas con nuestros propios orígenes. Tales puntos de vista fueron aceptables a los paleontólogos y paleoantropólogos hasta bien entrado el siglo veinte, mucho tiempo después de que habían sido alcanzados por las actitudes cambiantes en otras áreas de la Biología (Bowler, 1986).

La aparición de la genética en el cambio de siglo aseguró que casi todos los biólogos experimentales pronto repudiaran al lamarckismo, pero la paleontología permaneció como una disciplina morfológica y se resistió a las nuevas tendencias. La “revolución mendeliana” eventualmente complementaría lo que Darwin había sido incapaz de lograr: la destrucción del punto de vista desarrollista, característico de la morfología del siglo XIX. Pero no fue sino hasta la década de 1940 cuando los paleontólogos empezaron seriamente a tomar nota de los nuevos avances. Fue la obra *Tempo and Mode in Evolution* de G.G. Simpson, publicada en 1944, lo que forzó a la disciplina a enfrentar lo que se había llegado a conocer como la teoría sintética moderna de la evolución. El resultado fue una transformación en la clase de preguntas estudiadas por los paleontólogos en la era de la post-guerra. El paralelismo y la ortogénesis fueron reemplazados por escenarios adaptativos y un mayor interés por la microevolución en poblaciones locales.

Paleontología y geografía.

Aunque los paleontólogos del siglo diecinueve estuvieron interesados principalmente en la creación de patrones de desarrollo evolutivo, su conocimiento cada

vez mayor acerca de la distribución mundial de los fósiles los forzó a abordar la perspectiva geográfica. La teoría de Darwin dirigió su atención a la distribución aparentemente anómala de algunas formas modernas y explicaba el fenómeno como el resultado de migraciones en épocas geológicas anteriores. Los biogeógrafos postularon “puentes terrestres” en el pasado, los cuales unían varias partes de la superficie de la Tierra. Los paleontólogos también empezaron a hacer uso de este concepto - Haeckel, por ejemplo, sugirió que la falta de homínidos fósiles podría ser explicada asumiendo que nuestros ancestros habían vivido en el continente perdido de Lemuria, ahora hundido en el Océano Índico. Cuando se reconoció que las faunas paleozoicas de América del Sur y de África del Sur eran idénticas, resultó natural postular un puente de tierra a través del Atlántico, el cual se había hundido en el Mesozoico para permitir la divergencia entre las faunas de los dos continentes. Al ignorar la posibilidad del movimiento de los continentes, los paleontólogos simplemente siguieron el mismo camino que los geólogos físicos.



Las ideas sobre la distribución geográfica de la vida en el Terciario estuvieron profundamente influenciadas por el paleontólogo canadiense- americano W.D. Matthew, cuya obra *Climate and Evolution*, publicada en 1914, daba por hecho la permanencia de los continentes actuales. Matthew consideraba a Asia Central como el núcleo de la evolución de los mamíferos, a partir del cual se dispersaron hacia el resto del mundo olas de formas sucesivamente superiores (Fig. 4). Esta teoría se aplicó también a los orígenes del hombre, generando una amplia renuencia a tomar en serio los descubrimientos de homínidos fósiles en África. Cuando Alfred Wegener y un puñado de seguidores plantearon la posibilidad de la deriva continental, los paleontólogos fueron sus principales opositores durante los años 20 y 30. Charles Schuchert en particular, defendió el concepto tradicional de puentes terrestres. Aun G.G. Simpson escribió activamente contra la deriva continental en los años 40. El planteamiento de la tectónica de placas en los años de la post-guerra representó así una segunda revolución teórica a la cual los paleontólogos tuvieron que responder. Los puentes intercontinentales fueron abandonados y los movimientos continentales postulados por los geólogos se han convertido en puntos centrales de nuestras explicaciones actuales acerca de la evolución y la distribución de la vida en la Tierra.

Literatura citada

- Bowler, P.J., 1976. Fossils and progress: paleontology and the idea of progressive evolution in the nineteenth century: Science History Publications, New York
- Bowler, P.J., 1983. The eclipse of Darwinism: anti-Darwinian evolution theories in the decades around 1900: John Hopkins University Press, Baltimore.
- Bowler, P.J., 1986. Theories of human evolution: a century of debate, 1844-1944: John Hopkins University Press, Baltimore & Basil Blackwell, Oxford.
- Buffetaut, E., 1987. A short history of vertebrate palaeontology: Croom Helm, London
- Colbert, E.H., 1971. Men and Dinosaurs: Penguin Books, Harmondsworth.
- Desmond, A., 1982. Archeotypes and ancestors: palaeontology in Victorian London, 1850-1875: Blond & Briggs, London.
- Reader, J., 1981. Missing links: the hunt for earliest man: Collins, London
- Rudwick, M.J.S., 1976. The meaning of fossils: episodes in the history of paleontology: 2 ed. Science History Publications, New York.

Texto original en inglés tomado de Bowler, P.J., 1990. Darwin to Plate Tectonics: In D.E.G. Briggs & P.R. Crowther (edits), *Palaeobiology: a synthesis*. Blackwell Science Ltd. pp. 543-547.

De la tectónica de placas a la paleobiología

J. W. Valentine

Introducción

Durante el período 1960-1975, la paleontología estuvo sometida a una expansión vigorosa y duradera en lo relativo a sus quehaceres y metas. Si bien algunas de las raíces de esta expansión se pueden encontrar en épocas anteriores, la formalización de los conceptos y la definición de los problemas que se han convertido en los principales rasgos de la investigación paleontológica ocurrieron durante este período.

Desde sus inicios como ciencia, la paleontología se ha apoyado en las ciencias geológicas y biológicas, y sus descubrimientos se han aplicado a la resolución de problemas en cada uno de estos campos del conocimiento. Resulta entonces apropiado mencionar brevemente las principales tendencias y eventos en Biología y Geología que han tenido importancia particular para la Paleontología.

Tendencias en las ciencias de la tierra

El período estuvo dominado por el surgimiento del paradigma de la tectónica de placas (para una breve revisión histórica ver Hallam, 1973). Durante varias décadas se habían citado evidencias dispersas, pero no concluyentes, acerca de que los continentes habían mantenido diferentes relaciones geográficas en el pasado, pero en los años 50 los estudios paleomagnéticos aportaron evidencias sólidas a favor de esta hipótesis. En los años 60 se establecieron con claridad los principios de los movimientos diferenciales de segmentos de la corteza terrestre. Hess (1962) sugirió que la corteza oceánica era generada en las cordilleras del océano profundo y consumida en las trincheras, y los estudios paleomagnéticos del fondo del mar pronto aportaron evidencias que lo apoyaban. Posteriormente se realizaron muchos experimentos geofísicos y observaciones que condujeron al desarrollo de la teoría de la tectónica de placas, hacia

finales de los años 60. Durante este período también se sintió la necesidad de explorar directamente el piso del océano, y en 1964 se desplegó una iniciativa para tomar núcleos profundos del fondo (Joint Oceanographic Institutions for Deep Earth Sampling-JOIDES). Este proyecto llevó al establecimiento del Programa de Perforación Marina Profunda (DSDP, por sus siglas en inglés), cuyos informes habían llegado al volumen 27 a fines de 1974. Los resultados del programa de perforación apoyaron las implicaciones de la información geofísica.

Continentes enteros, fragmentos continentales e islas han sido desplazados con el movimiento de las placas del océano en las cuales están embebidos. Para 1973 ya se conocían bastante bien muchas características de las posiciones relativas que habían tenido las principales masas continentales, de tal forma que se podían elaborar mapas paleogeográficos que cubrían casi todo el Fanerozoico (Smith *et al in* Hughes, 1973).

Tendencias en las ciencias de la vida

Entre los avances que afectaron a la paleontología se encuentra un gran interés en las disciplinas ecológicas, debido en parte a la preocupación por el impacto del hombre sobre el medio. La exploración de campo y la experimentación se hicieron más grandes y abarcaron los ecosistemas, tales como los ambientes pelágico y de mar profundo, los cuales habían sido poco estudiados y por lo tanto mal interpretados. Los estudios se enfocaron particularmente en los factores que regulan los controles ecológicos y evolutivos, afectando la demografía y distribución de las poblaciones naturales, y en los principios que regulan la estabilidad y diversidad de los ecosistemas. Los estudios evolutivos estuvieron mucho más pendientes de los procesos de cambio genético dentro de los linajes, de la especiación (e.g. Mayr, 1963; Dobzhansky, 1970) y del significado de las mutaciones neutrales en la evolución (ver Kimura, 1983); y se empezó a considerar los aspectos evolutivos del desarrollo desde una perspectiva molecular (Britten Davidson, 1971).

Historia temprana de la vida

En 1960-1975 la paleontología floreció en respuesta a sus propias preocupaciones tradicionales y al mismo tiempo estuvo cada vez más influenciada por eventos contemporáneos en las ciencias de la tierra y de la vida. Entre los ejemplos sobresalientes de investigación paleontológica estuvieron aquellos que ilustraron el registro fósil de la vida arqueana y proterozoica y de las primeras radiaciones de los metazoarios. Durante los años 60 se llegó a considerar que los estromatolitos del Arqueano eran estructuras producidas por algas marinas. En

1965 se describió una microbiota presumiblemente de procariontes, procedentes de la Formación Gunflint Iron, con una edad de dos mil millones de años, con lo cual se inició una serie de estudios que revelaron un registro microbiano que se extendió hasta el Arqueano. Esto llevó a una síntesis importante de evidencias geológicas y paleontológicas de ambientes precámbricos. Un elemento central en las hipótesis resultantes fue que los niveles de oxígeno biogénico, que representaban un balance entre el suministro vía fotosíntesis y el consumo vía oxidación de hierro y otras sustancias reducidas, se habían elevado a través de una variedad de concentraciones críticas durante el Proterozoico, permitiendo así la evolución de organismos cada vez más complejos y activos.

En las colinas de Ediacara, al sur de Australia, se confirmó la aparición de fósiles de metazoarios de cuerpo blando en rocas del Precámbrico tardío y se describió dicha fauna. Se identificaron faunas en Europa, África, Asia y América del Norte, algunas conocidas desde antes y otras recientemente descritas, y se encontró que eran semejantes a la asociación de Ediacara, y se estableció el concepto de una fauna metazoaria del Precámbrico tardío que abarcaba quizás 100 millones de años. Al mismo tiempo, se propuso la existencia de una fauna, la cual constaba principalmente de pequeños fósiles enigmáticos, muchos de naturaleza fosfática, que existieron después de la época de Ediacara, pero que precedieron a la aparición de los trilobites y los equinodermos del Cámbrico Temprano. Los elementos de esta fauna se conocen desde hace tiempo, pero su posición distintiva se aclaró mediante las descripciones de las secciones pertenecientes al Precámbrico tardío-Cámbrico en Siberia, y por la síntesis de esta información estratigráfica con los registros de Europa. También durante finales de los años 60 e inicios de los 70, se recolectó una fauna de organismos de cuerpo blando de la lutita Burgess en Columbia Británica y se sometió nuevamente a estudio y evaluación; se demostró que sus relaciones con los taxa vivientes eran mucho menos claras que lo que inicialmente se había pensado.

A partir de estos estudios se empezó a escribir la historia temprana de la vida; la cual se extendió miles de millones de años atrás en el tiempo, y presumiblemente empezó en un ambiente esencialmente anóxico. Una radiación de metazoarios de cuerpo blando precedió al Cámbrico, sin embargo, la abrupta aparición de los phyla de organismos metazoarios durante el Cámbrico Temprano no parecía ser un artefacto, sino un verdadero episodio evolutivo de magnitud singular, produciendo muchos planes corporales nuevos.

Sistemática y bioestratigrafía

Las investigaciones sobre grupos fósiles con esqueleto mineralizado de edad fanerozoica continuaron desarrollándose especialmente sobre equinodermos del

Paleozoico temprano, braquiópodos pérmicos, primeros peces y taxa involucrados en la transición reptil-mamífero. La organización y revisión de datos sistemáticos dispersos e información estratigráfica en tratados de muchos volúmenes, se iniciaron en años anteriores, continuaron, y toda esta información estuvo sujeta a un nivel posterior de sumarización al revisarse los alcances geológicos de los taxa, con valoraciones de diversificaciones cambiantes, extinciones, y niveles establecidos de diversidad, especialmente aquellos de taxa superiores en términos de su representación a nivel de familia (Harland *et al.*, 1967).

Las revisiones críticas de la metodología y la aplicación de la bioestratigrafía marcaron un rigor cada vez mayor en esta área. Los avances prácticos en bioestratigrafía incluyeron el mayor refinamiento de zonaciones en rocas del Mesozoico tardío y Cenozoico, como resultado del estudio de micro y nanofósiles recuperados de los núcleos del DSDP.

Paleoecología y paleobiogeografía

En este marco de intensa actividad con tendencias bien establecidas, las subdisciplinas paleontológicas que estaban en su infancia, lograron alcanzar la madurez. La paleoecología y la paleobiogeografía son ejemplos sobresalientes. Como los programas académicos e industriales estaban empleando paleoecólogos, un flujo de estudiantes entrenados en las ciencias biológicas así como en las geológicas, se vio atraído a la paleontología, y muchos de ellos estaban interesados en paleoecología. Los primeros trabajos se enfocaron en las reconstrucciones ambientales, contribuyendo de esta manera a las interpretaciones geológicas; había sin embargo, un interés creciente en la paleoecología de poblaciones y comunidades y en la biogeografía. Cada vez más se comprendía que las asociaciones fósiles representan los restos de comunidades bióticas, y su descripción bajo esta perspectiva los reavivó y se generó un gran interés por estudiarlos. En consecuencia, la interpretación de las paleocomunidades y sus contextos paleoambientales se volvió una meta de investigación común, y la naciente literatura sobre la biología de poblaciones y comunidades había de servir de base para muchos aspectos teóricos del registro fósil (ej. Schopf 1972; Valentine, 1973). Los icnofósiles, al reflejar las actividades de los organismos, probaron ser indicadores ambientales sensibles de especial importancia, ya que normalmente se encuentran en sedimentos carentes de otro tipo de fósiles, y la icnología se convirtió en una subdisciplina que prospera.

Otra disciplina de la paleontología se expandió con el estudio de microfósiles y nanofósiles del DSDP y otros núcleos del fondo del mar. Los núcleos aportaron formas planctónicas de las aguas superficiales y cercanas a la superficie, así como formas bentónicas provenientes del bentos profundo. Al

ser sometidos a análisis paleoecológicos, biogeográficos e isotópicos, estos fósiles permitieron la reconstrucción de climas del océano antiguo, sistemas de corrientes, productividad biológica, y otras características que contribuyeron al surgimiento de la paleoceanografía.

La llegada de la teoría de la tectónica de placas proporcionó una base para la reconstrucción de paleobiogeografías que se asemejan en mayor o menor medida a la realidad histórica, en una escala global a lo largo de todo el Fanerozoico. El resultado fue sorprendente. Repentinamente quedaron aclarados los patrones de distribución biológica que habían sido atribuidos ya sea a la dispersión por medio de “puentes terrestres” y “andadores discontinuos” (ej. para cruzar el Océano Atlántico a principios del Mesozoico), o para estrechar barreras biodistribucionales entre faunas distintivas (ej. para explicar la yuxtaposición de asociaciones de América y Europa en el Cámbrico Temprano del noreste de América). Los puentes como tales no existían, sino que más bien los continentes eran los que habían estado yuxtapuestos durante el Mesozoico temprano; y la barrera del Cámbrico había sido una vez un océano antiguo, subduccionado hace tiempo. Además, para resolver los rompecabezas biodistribucionales de este tipo, las reconstrucciones paleogeográficas implicaron que las condiciones ambientales, marinas y terrestres por igual, debieron haber variado en respuesta a los procesos de la tectónica de placas. Islas, fragmentos continentales y continentes enteros se habían movido entre las zonas climáticas y habían sido agregados y dispersados de maneras diversas. No sólo los climas de los elementos geográficos móviles cambiarían a nuevas latitudes, sino que los climas mismos, y los patrones de circulación de la atmósfera y el océano, se verían afectados. Los patrones de distribución y de asociación en el registro fósil ahora se podrían ubicar en contextos ambientales gracias a la evidencia independiente proporcionada por los fósiles, y la paleoecología podría ocuparse ahora no sólo de la interpretación de asociaciones locales, sino también de sus contextos en patrones regionales y globales (Hughes, 1973). En principio se hizo posible no sólo aplicar y probar en los conjuntos fósiles las nociones teóricas de la ecología de poblaciones y comunidades, sino formular y probar principios teóricos a partir de la evidencia fósil.

Estudios evolutivos

La creciente confianza en las aplicaciones de la información fósil a la teoría biológica también se vio ejemplificada en los estudios evolutivos. Los patrones de cambio morfológico observados entre los fósiles no siempre llenaron las expectativas de muchos modelos evolutivos, y Eldredge & Gould *in* Schopf (1972) propusieron que los cambios morfológicos dentro de linajes en evolución

estaban concentrados en eventos de morfoespeciación, y que entre dichos eventos los cambios eran leves- una alternancia de cambio morfológico y estasis que ellos denominaron “equilibrio puntuado”. Como estos autores señalaron, las tendencias a largo plazo en los cambios morfológicos podrían ser atribuidas al éxito diferencial de linajes que muestran cambios en una dirección en particular, favorecidos por los eventos subsecuentes, y no necesitan indicar una historia de tendencias evolutivas filéticas. Además, la aparición abrupta de taxa superiores en el registro puede indicar un origen puntuado.

En lo que se refiere al destino de taxa superiores, la información acumulada acerca de su incremento y disminución a lo largo del Faneorozoico llevó a realizar estudios de diversidad taxonómica fósil y a proponer modelos teóricos para tratar de explicar sus comportamientos observados y el cambio evolutivo en general. Por ejemplo, en la hipótesis de la Reina Roja, se argumenta que el mejoramiento adaptativo en un linaje dado, por fuerza debe reducir la adaptación en otros, y cuando los procesos evolutivos actuaban para superar esta desventaja, producían un deterioro adaptativo en otros linajes; así la evolución debe ocurrir simplemente para mantener el *status quo*. A partir de tales hipótesis renació el campo de la macroevolución dentro de la paleontología.

Al ampliarse los alcances de la paleontología, aparecieron libros de texto que enfatizaban estos nuevos intereses (e.g. Raup y Stanley, 1971) y se establecieron nuevas revistas profesionales (*Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, a partir de 1965; *Lethaia*, desde 1968) que resaltaron las contribuciones paleobiológicas. La revista *Paleobiology* apareció en 1975, marcando el cierre de este período. Durante 1960-1975 la paleontología se enriqueció enormemente y se diversificó en una virtual “radiación evolutiva” y dentro de sus múltiples ramas se halla el potencial de una fructífera expansión posterior.

Literatura citada

- Britten, R.J. Davidson, E.H., 1971. Repetitive and non-repetitive DNA sequences and a speculation on the origins of evolutionary novelty: *Quarterly Review of Biology*, 46, pp. 111-138.
- Dobzhansky, Th., 1970. *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- Hallam, A., 1973. *A revolution in the earth sciences*. Clarendon Press, Oxford.
- Harland, W.B. et al., 1967. *The fossil record*. Geological Society of London, London.
- Hess, H.H., 1962. History of ocean basins. In: A.E.J. Engel, H.L. James, B.L., Leonard (eds), *Petrologic studies: a volume in honor of A.F.*

- Buddington*. Geological Society of America, Boulder, Co. pp. 599-620.
- Hughes, N.F. (ed), 1973. *Organisms and continents through time*. Special Papers in Paleontology, No. 12.
- Kimura, M., 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge
- Mayr, E., 1963. *Animal species and evolution*. Belknap Press, Cambridge, Ma.
- Raup, D.M. Stanley S.M., 1971. *Principles of paleontology*. Freeman, San Francisco.
- Schopf, T.J.M.(ed), 1972. *Models in paleobiology*. Freeman, Cooper, San Francisco.
- Valentine, J.W., 1973. *Evolutionary paleoecology of the marine biosphere*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.

Texto original en inglés, tomado de: Valentine, J.W., 1990. Plate Tectonics to Paleobiology: *In* D.E.G. Briggs & P.R. Crowther (edits), *Palaeobiology: a synthesis*. Blackwell Science Ltd. pp. 547-550.

La década pasada y el futuro

A. Hoffman

Introducción

El campo de acción de la paleontología es muy amplio, pues abarca toda la historia de la vida en la Tierra. Así pues, el espectro de estrategias de investigación debe también ser muy amplio. Sin embargo, durante los 70, apareció una brecha (y ha seguido creciendo en los años 80) entre los dos principales enfoques de la paleontología. Por un lado, la propuesta tradicional **-paleontografía-** tiende a enfatizar la descripción de los fósiles y la reconstrucción de la vida extinta, como base para establecer una clasificación de los organismos que refleje su filogenia. Obviamente la descripción de los fósiles y su distribución en las rocas también es importante para la correlación bioestratigráfica. Por otro lado, muchos paleontólogos se han dedicado a buscar reglas generales que puedan gobernar los procesos causales responsables de los patrones de vida, o la aparición y el orden de la biosfera. En este enfoque -que puede denominarse paleobiología teórica- la información empírica de la paleontología se emplea principalmente para generar y probar hipótesis teóricas acerca de las leyes de evolución biótica y orgánica. La creciente brecha entre paleontografía y paleobiología teórica ha sido el hecho más conspicuo de la última década en la historia de la paleontología, pero debe ser cerrada en el futuro.

Paleontografía

El hecho de que el enfoque paleontográfico se considera aquí como tradicional, no implica que dichas investigaciones hoy en día se lleven a cabo de la misma manera que en el siglo pasado, o que hace veinte años. Hoy se ha extendido el uso de nuevas herramientas analíticas: microscopio electrónico, biogeoquímica, mineralogía y cristalografía de fósiles, etc. Recientemente se le ha dado mucha más atención a la morfología funcional de los organismos extintos. El medio geológico también ha sido objeto de nuevos análisis, dado que los avances re-

cientes en sedimentología permiten obtener información detallada acerca del hábitat de organismos extintos, la cual se deduce al estudiar el registro litológico. El análisis de paleocomunidades ha alcanzado su punto culminante como la forma de describir el ambiente biótico de las formas de vida en el pasado geológico. Sin embargo, a pesar de tales innovaciones y cambios en el énfasis, los principales logros de esta estrategia de investigación podrían haberse alcanzado desde hace 20 años: el descubrimiento del animal conodonto, la reinterpretación de muchos fósiles de Ediacara, la reconstrucción de los tabulados como esponjas y no como corales, etc. Algo que quizá sea más importante, las principales preguntas que se hacían dentro del marco conceptual del enfoque paleontográfico han permanecido intactas: ¿Cómo se veían, y cómo vivían los organismos extintos? ¿Cuál es la forma del “árbol de la vida” que une a las genealogías de todos los grupos orgánicos, tanto extintos como vivientes? ¿Cuál era la estructura ecológica y biogeográfica de la biosfera en el pasado geológico?

Para contestar tales preguntas usando la información paleontológica, se requiere de una metodología de reconstrucción histórica. Este es el tema de los debates teóricos que se llevan a cabo en paleontografía: el método de la morfología funcional *versus* la morfología estructural en la reconstrucción de los organismos, los métodos cladístico *versus* estratofenético en la reconstrucción de la filogenia, etc. Las metodologías rivales se refieren también al contraste de perspectivas sobre diversos problemas en biología evolutiva: los papeles relativos de la selección y los factores limitantes en la evolución fenotípica, lo común que resaltan de la evolución paralela y convergente, etc. Así el enfoque paleontográfico en la historia de la vida no se puede apartar de las consideraciones teóricas; aún dentro de su marco conceptual, la teoría no es una meta en sí misma.

Paleobiología teórica

Con la paleobiología teórica sucede exactamente lo contrario. En este enfoque, el énfasis está en las preguntas: ¿Por qué la forma del “árbol de la vida” es como es? ¿Cómo opera el proceso de evolución? ¿Cuáles son las leyes universales de la evolución orgánica y biótica? La propuesta es entonces claramente nomotética. Estas preguntas no son ciertamente nuevas; no fueron planteadas por primera vez en los años 70. La paleontología a principios de siglo hasta la década de los años 30 se enfocó principalmente en estos problemas. Abel, Cope, Hyatt, Osborn, Wedekind, y Schindewolf adoptaron la propuesta nomotética, que considera al registro fósil como la fuente principal de datos empíricos relevantes para responder a estas preguntas- en un tiempo en que el término *paleobiología* se acuñó por primera vez. Pero el rigor metodológico

de la paleobiología teórica moderna, con su énfasis en el reconocimiento de patrones y la explicación a través de modelación cuantitativa y prueba de hipótesis, es enteramente nuevo. Los comienzos de esta estrategia de investigación se puede rastrear por lo menos a Brinkmann (1929), pero el inicio de su desarrollo explosivo está representado simbólicamente por la aparición de la obra de Schopf, *Models in Paleobiology* (1972) y la fundación de la revista *Paleobiology* en 1975. En retrospectiva, estos eventos editoriales parecen haber sido cruciales en modelar el área de investigación de la paleobiología teórica.

Desde 1975, el esfuerzo de investigación de la paleobiología teórica ha estado organizado principalmente alrededor de cuatro áreas temáticas de gran controversia (para revisión y referencias ver Hoffman, 1988). En cada caso, la controversia se refiere principalmente a una propuesta en el sentido de que algunos procesos específicamente macroevolutivos -irreducibles a los procesos microevolutivos contemplados por el paradigma neo-darwiniano de evolución- son responsables del origen de los patrones macroevolutivos descritos por los paleobiólogos.

1. *Equilibrio puntuado*. El concepto de *equilibrio puntuado* parece haber atraído casi toda la atención entre paleontólogos, así como entre otros científicos y público en general. Quizá la causa principal del acalorado debate sobre el equilibrio puntuado ha sido la ambigüedad de los cambios repetidos en el significado de este concepto desde su formulación original por Eldredge y Gould *in* Schopf (1972). Sus postulantes y defensores han presentado y argumentado un buen número de versiones substancialmente diferentes (algunas veces más de una dentro del cuerpo de un solo artículo). En su versión “débil”, el equilibrio puntuado representa principalmente un contraste al llamado gradualismo filético (es decir, el punto de vista de que la evolución fenotípica procede continuamente en la misma dirección adaptativa y a una tasa constante). Equilibrio puntuado significa entonces que la tasa y la dirección de la evolución fenotípica varían a lo largo de una considerable proporción de los linajes filéticos o sobre una abrumadora mayoría de ellos. Cuando se entiende de esta manera, el equilibrio puntuado es enteramente trivial porque esto nunca ha sido puesto en duda por los biólogos evolutivos o los paleontólogos (desde la llegada del paradigma neo-darwiniano).

La versión “fuerte” del equilibrio puntuado incluye dos afirmaciones: (1) que la evolución fenotípica nunca se lleva a cabo gradualmente, o que ningún cambio evolutivo significativo se logra por la acumulación de pequeños pasos adaptativos; y (2) que toda la evolución fenotípica está asociada a eventos de especiación. Esta última afirmación no puede ser comprobada en el registro fósil porque, aparte de unos cuantos casos irrefutables de separación de linajes,

la especiación debe ser igualada en paleontología con considerables cambios fenotípicos. Sin embargo, la primera afirmación, ha sido repetidamente probada y refutada. A pesar de que existen muchísimos problemas empíricos, se ha documentado en forma convincente varios casos de evolución gradual significativa. Sin embargo se puede sostener una variante aún más radical de esta versión “fuerte” del equilibrio puntuado: que aún una secuencia aparentemente continua de poblaciones fósiles puede de hecho constar de una serie discontinua de especies extintas, porque la continuidad siempre se asume, en vez de probarse. Sin embargo, esta variante entra, explícitamente en el ámbito de la metafísica.

La versión “moderada” del equilibrio puntuado enfatiza la ocurrencia, y la frecuencia de la estasis en la historia evolutiva de cada linaje filético. Cuando la estasis es entendida como la completa estasis evolutiva de todo el fenotipo, esta proposición no se puede probar porque el registro fósil provee información concerniente sólo a una pequeña muestra de la anatomía, mientras que la evolución puede ocurrir también en las partes blandas de la anatomía, en la fisiología, o en el comportamiento. Cuando la estasis se entiende como la ausencia de cambio en algunos caracteres morfológicos, ciertamente parece ser un fenómeno difundido. Puede deberse a una variedad de procesos microevolutivos, y entonces encaja perfectamente en el paradigma neo-darwiniano. Para enfatizar, este fenómeno se acerca mucho a trivialidad. En principio, la estasis también puede ser debida a algunas limitaciones en evolución morfológica, la cual resiste un cambio favorecido por la selección natural. Sin embargo, la afirmación de que este es de hecho el principal mecanismo de estasis morfológica, no es apoyada por ninguna evidencia alguna.

Así, el debate sobre el equilibrio puntuado no ha conducido al hallazgo de reglas evolutivas nuevas. Pero ha elevado considerablemente los estándares de investigación paleontológica sobre tasas evolutivas y ha producido mucha información empírica fascinante acerca de las tasas evolutivas fenotípicas en una amplia variedad de organismos fósiles.

2. *Selección de especies.* Los resultados de la controversia sobre la *selección de especies* son bastante diferentes. Desde su primera postulación (Stanley, 1975) el concepto de selección de especies ha evolucionado tanto como el equilibrio puntuado, con el cual inicialmente se había relacionado. Es claro por ahora, sin embargo, que si la selección de especies significa designar algo más que sólo un efecto neto (en el nivel supraespecífico) de la selección natural a nivel individual, entonces debe ser definido como un proceso causal cambiando la especiación relativa de varios clados debido a la selección para o en contra de sus propiedades heredables a nivel de especie. También debe distinguirse de

especies a la deriva, por ejemplo, el cambio accidental en la riqueza de especies de varios clados debido a los cambios de su ambiente o al azar. Bajo tal definición, la selección de especies no se relaciona para nada con el equilibrio puntuado. De hecho representa un proceso macroevolutivo que puede, potencialmente, operar en la naturaleza, pero ni un ejemplo actual de selección de especies ha sido aún documentado a forma convincente. El debate sobre la selección de especies ha dado como resultado la ampliación del campo de fuerzas evolutivas potenciales que pueden, en teoría, ser invocadas para explicar patrones macroevolutivos, pero la investigación empírica realizada no ha sido particularmente productiva.

3. *Diversificación taxonómica.* Gran parte de la discusión paleobiológica se ha dedicado al problema de la diversificación taxonómica de la biosfera en el Fanerozoico. La misma naturaleza del registro fósil hace difícil establecer el patrón empírico de cambio en la diversidad taxonómica global a través del tiempo geológico. Sin embargo, asumiendo que este patrón puede estar representado, al menos en forma aproximada, por una compilación, a escala global, de los alcances estratigráficos de taxa a un nivel supra-específico, y a la resolución temporal que da la edad geológica, Sepkoski (1978) emprendió una prueba a su explicación causal por medio de un modelo determinístico. Subsecuentemente se han propuesto una variedad de modelos teóricos para explicar estos datos empíricos. El modelo de equilibrio de Sepkoski, que habla de la diversificación dependiente de la diversidad, en tres grandes faunas evolutivas, las cuales se han desplazado unas a otras por medio de interacciones bióticas, parece haber atraído casi toda la atención. Sin embargo, un modelo de no equilibrio que considera que la diversificación dependiente de la diversidad es impulsada por novedades evolutivas y extinciones masivas, puede resistir aun mejor la prueba de los datos empíricos. Estos modelos explican el patrón macroevolutivo de diversificación taxonómica en el Fanerozoico haciendo referencia a un conjunto de reglas específicamente macroevolutivas, las cuales operan a un nivel supraespecífico de organización biológica. Sin embargo, un simple modelo estocástico que representa el patrón de diversificación taxonómica como un resultado neto de dos vías azarosas independientes- uno referido a la tasa promedio de especiación, el otro a la tasa promedio de extinción de especies por tiempo geológico - no se puede rechazar como hipótesis nula. Este modelo representa el patrón de diversificación taxonómica global como un resultado secundario de una multitud de procesos microevolutivos que operan simultáneamente sobre un vasto número de especies en muchísimos ambientes. Sin embargo, su éxito aparente también puede implicar que el patrón empírico de cambio en la diversidad a través del tiempo geológico contiene demasiado ruido estadístico para permitir la identificación de el (los) proceso(s) causal(es) subyacente(s).

4. *Extinciones masivas.* Quizá el debate más espectacular en la paleobiología teórica moderna se refiere a las extinciones masivas. Cuando se consideran junto con la hipótesis de que la extinción masiva del Cretácico-Terciario fue causada por un impacto extraterrestre, los conceptos de periodicidad de la extinción masiva (Raup y Sepkoski, 1984) y distinción biológica de la extinción de fondo (Jablonski, 1986) han conducido a la idea de que las extinciones masivas representan una clase separada de fenómenos macroevolutivos, causada por una categoría diferente de procesos macroevolutivos. Por lo tanto, se ha estado buscando una teoría general de extinciones masivas. Algunos paleobiólogos han declarado que esta nueva perspectiva sobre las extinciones masivas refuta el paradigma neo-darwiniano de evolución. Sin embargo, cuando se considera con más detalle, los componentes de esta nueva perspectiva no parecen estar más allá de cualquier duda razonable. La prueba estadística se adoptó para indicar la periodicidad de las extinciones parece estar sesgada hacia este resultado. Además, un modelo estocástico simple también es capaz de reproducir el patrón empírico de picos de extinción a través del tiempo. Excepto quizá para la crisis de Pérmico-Triásico, las extinciones masivas individuales parecen más bien ser agrupaciones de eventos y no catástrofes aisladas, y no hay evidencias que apoyen la idea de que todas se debieron a causas similares. Ambas hipótesis la de una causa extraterrestre del evento del límite K-T y la de una diferencia biológica entre los regímenes de extinciones masivas y de fondo son viables, pero otras hipótesis rivales son, por lo menos, igualmente plausibles.

Así, cualquier intento por desarrollar una teoría general de las extinciones masivas debe ser juzgado como precario. En términos de sus consecuencias teóricas, la investigación sobre extinciones masivas puede ser considerada como infructuosa, al menos por el momento. Por otro lado, ha sido muy productiva en términos de datos empíricos, pues ha estimulado mucho trabajo innovador - paleontológico, microestratigráfico, sedimentológico, geoquímico, y mineralógico - en los horizontes estratigráficos que se considera representan lapsos de extinción masiva.

Otros temas. Desde luego que estos cuatro grandes debates en la paleobiología teórica no cubren enteramente el campo de sus intereses de investigación. También se ha dado mucha consideración en la década pasada a temas tales como las implicaciones evolutivas de la organización ecológica de la biosfera. Se han buscado las leyes de evolución de las comunidades, pero hasta ahora no se han encontrado, no sólo porque el marco conceptual de la paleoecología de comunidades es demasiado nebuloso en la actualidad, sino también porque tal vez dichas leyes no existen, como los ecólogos se lo recuerdan continuamente a los paleobiólogos (Futuyma; Underwood; ambos en Raup y Jablonski, 1986).

La hipótesis de la Reina Roja de Van Valen (1973) ha dirigido mucha investigación paleobiológica hacia el análisis del significado de coevolución difusa para la evolución en los ecosistemas. Hasta ahora, sin embargo, los resultados no son concluyentes (Hoffman y Kitchell, 1984).

El Futuro

A pesar de los considerables esfuerzos que se han realizado en el marco de la paleobiología teórica, los estudios sobre la historia de la biosfera no han mostrado la existencia de nuevas leyes biológicas o de generalizaciones inductivas. Quizá no hay reglas macroevolutivas que puedan ser detectadas por los paleobiólogos; de ser así, el enfoque nomotético de paleobiología la teórica sería contraproducente- pero, desde luego posiblemente no sepamos si éste es el caso o no. O quizá la información paleontológica de que se dispone actualmente para análisis paleobiológicos es inadecuada porque se obtuvo dentro del marco de la paleontografía, para propósitos distintos al de probar hipótesis generales acerca de los procesos de evolución. De ser así, se requiere con urgencia un mejoramiento sustancial en la base de datos empíricos. Pero tal mejoría sólo será posible cuando se cierre la brecha entre paleobiología teórica y paleontografía.

En cualquier caso parece inevitable un cambio en el énfasis de la paleontología. En la última década, la paleontología se ha vuelto mucho más fascinante (y a la moda) de lo que era. Debe su éxito en gran parte a la paleobiología teórica, porque a los ojos de muchos científicos y del público, la esencia de la ciencia es buscar leyes generales. No hay duda que la paleontografía ha sido a menudo considerada como una compañera aburrida, aunque necesaria, de la paleobiología teórica. La paleontología es primero y antes que nada una ciencia histórica. Los paleontólogos son principalmente historiadores de la biosfera y deben enfocarse en reconstruir la historia. La historia de la biosfera, sin embargo, tal vez no fue moldeada de acuerdo a un conjunto de leyes biológicas generales. El libro *Poverty of historicism*, de Karl Popper (1945) debió ser desde hace mucho tiempo una lectura obligatoria para los paleontólogos. El énfasis de las investigaciones paleontológicas debe volver al estudio de los eventos biológicos históricos, únicos y las sucesiones de eventos; debe seguir el enfoque ideográfico. Sólo entonces deberíamos tratar de buscar generalizaciones inductivas acerca de la evolución de linajes, la reducción e incremento de clados, extinciones masivas y las radiaciones explosivas de taxa, etc.

Las investigaciones sobre eventos particulares y secuencias de eventos deben satisfacer, sin embargo, los nuevos estándares introducidos a la paleontología durante los últimos doce años aproximadamente. Se deben desa-

rollar modelos de estos fenómenos y probarse rigurosamente, en forma cuantitativa cuando sea posible. A fin de lograr este objetivo, resultan absolutamente cruciales un marco estratigráfico detallado y un sistema taxonómico coherente. Esto no es sólo un desafío empírico sino también teórico; ya que si bien el cladismo puede proveer una metodología para la sistemática, su aplicación a taxa de edades geológicas variables no es algo sencillo, y la metodología del trabajo bioestratigráfico parece estar subevaluada y consecuentemente subdesarrollada.

Sin embargo, algo que quizá sea más importante, es que la paleontología debe romper al fin las barreras que por largo tiempo la han separado de muchas otras disciplinas dentro de las ciencias de la tierra y de la vida. En la última década estas barreras han empezado a colapsarse. Por otro lado, los paleontólogos han empezado a mirar a la biología molecular y celular para entender mejor a los organismos. Esto lleva a la demostración de que la morfogénesis de las partes esqueléticas -las cuales son objeto de estudio paleontológico- está bajo controles ambientales mucho más fuertes de lo que tradicionalmente se había aceptado. Si así fuera, las implicaciones para la interpretación paleontológica de las morfologías fósiles y su variación en espacio y tiempo serían tremendas. Por otro lado, los paleontólogos están empezando a considerar a la biosfera como un componente de un sistema global, el cual abarca la vida, el océano, el aire y la litosfera. Esa tendencia se ve reflejada en el interés creciente entre los paleontólogos por la geoquímica de isótopos estables, la paleoceanografía, y la paleoclimatología. La promesa de estas disciplinas para la historia de la biosfera yace en su potencial para arrojar nueva luz sobre los trabajos del sistema global y así, indirectamente, sobre el estado de la biosfera.

Para el futuro de la paleontología, vislumbro un enfoque más humilde en la reconstrucción de la historia de la vida, más que un intento para descubrir las leyes de esta historia; pero también vislumbro una considerable expansión del campo de la paleontología para incluir todos los aspectos de la historia de la vida sobre la Tierra, más que únicamente la historia de linajes particulares, clados o comunidades. Sin embargo, para lograr esto debemos ser siempre muy explícitos acerca de las entidades biológicas que intentamos para describir y reconstruir- ya sea que hablemos de genotipos, fenotipos, o simples caracteres, o ya sea de especies feno, biológicas o linajes filéticos, o tafocenosis, comunidades ecológicas, o taxocenosis,- y debemos también ser explícitos acerca de las limitaciones de nuestras interpretaciones biológicas. De lo contrario, la paleontología caerá inevitablemente en el estado de sólo contar historias.

Literatura citada

- Brinkmann, R., 1929. Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten über Artbegriff und Stammesentwicklung, *Abhandlungen der wissenschaftlichen Gesellschaft zu Göttingen* vol. 13, núm. 3, pp. 1-249.
- Hoffman, A., 1988. *Arguments on evolution: a paleontologist's perspective*: Oxford University Press, New York.
- Hoffman, A. Kitchell, J.A., 1984. Evolution in a pelagic planktic system: a paleobiologic test of models of multispecies evolution: *Paleobiology*, vol. 10, núm. 1, pp. 9-33.
- Jablonski, D. , 1986. Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes: *Science*, vol. 231, pp. 129-133.
- Popper, K.R., 1945. (book edition in 1960) *The poverty of historicism*. Routledge and Kegan Paul, London.
- Raup, D.M. Jablonski, D. (edits), 1986. *Patterns and processes in the history of life*: Springer-Verlag, Berlin.
- Raup, D.M. Sepkoski J.J. Jr., 1984. Periodicity of extinctions in the geologic past: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 81, pp. 801-805.
- Schopf, T.J.M. (edit), 1972. *Models in paleobiology*. Freeman, Cooper and Co. San Francisco.
- Sepkoski J.J.Jr., 1978. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity I. Analysis of marine orders: *Paleobiology*, vol. 4, núm. 3 pp. 223-251.
- Stanley, S.M., 1975. A theory of evolution above the species level: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 72, pp. 646-650.
- Van Valen, L., 1973. A new evolutionary law: *Evolutionary Theory*, vol. 1, pp. 1-30.

Texto original en inglés, tomado de: Hoffman, A., 1990. The Past Decade and the Future: *In* D.E.G. Briggs & P.R. Crowther (edits), *Palaeobiology: a synthesis*. Blackwell Science Ltd. pp. 550-555.

La naturaleza del registro fósil: una perspectiva biológica

D. Jablonski, S.J. Gould, y D.M. Raup

Resumen

La paleontología puede ser una fuente importante de teorías e información sobre los procesos ecológicos y evolutivos a niveles jerárquicos más generales y a escalas de tiempo más grandes que aquellos disponibles a los neontólogos. Aunque el registro de generación tras generación de las poblaciones y comunidades antiguas está oscurecido por lo inconstante de la sedimentación y por la bioturbación, el registro de los patrones de los cambios morfológicos intra e interespecíficos (y estasis) a gran escala se puede analizar con confianza cuando los esquemas de muestreo -y las preguntas planteadas- toman en cuenta la naturaleza discontinua del registro litológico y la dificultad de establecer correlaciones temporales precisas entre las localidades.

Estas consideraciones permiten el análisis de problemas tan diversos como son: las consecuencias evolutivas de diferentes estructuras genéticas en las poblaciones (e.g., fragmentada vs. panmíctica) o sistemas genéticos (e.g., sexual vs. asexual); los factores intrínsecos y extrínsecos que dan lugar a un sesgo hacia la estasis o el gradualismo dentro de las especies de un grupo dado; y el origen, persistencia, y cohesividad de diferentes comunidades ecológicas y tipos de comunidades. Los abundantes datos morfológicos de la paleontología (generalmente sólo de estructuras duras, aunque algunas localidades extraordinarias proporcionan un registro mucho más completo) nos permiten conocer los patrones de ocupación del morfoespacio a través del tiempo geológico y las formas en las cuales la especiación diferencial y la extinción generan tendencias evolutivas en grupos dominados por la estasis morfológica. La extrapolación plana de los procesos microevolutivos evidentemente falla también al explicar las consecuencias evolutivas de los eventos de extinción masiva, los cuales son

más frecuentes, más devastadores y más importantes como agentes del reemplazo faunístico de lo que se había pensado previamente. En el estudio directo de taxa superiores e intervalos largos de tiempo y de eventos grandes y raros que sólo se repiten a menudo en la plenitud del tiempo geológico, la paleontología ofrece abundantes fenómenos no accesibles a la neontología y promete una unión fructífera con la microevolución y la ecología, para conformar una teoría más comprensiva del cambio y la estabilidad orgánicos.

Introducción

La paleontología pagó un alto precio por su admisión en la síntesis evolutiva moderna. Renunció a su larga y lastimosa historia de nociones macroevolutivas tan “especiales” como la ortogénesis y los ciclos de vida raciales, pero aceptó la crítica de que sus fenómenos, sin importar sus cambios o los lapsos de tiempo involucrados, pueden entenderse como resultados extrapolados de la selección natural trabajando dentro de las poblaciones. La paleontología se volvió un tipo de escenario para la ampliación de los procesos microevolutivos.

El renacimiento contemporáneo en la aplicación biológica de los datos paleontológicos (celebrado por Maynard Smith [38] como un retorno de la paleontología a la mesa de la teoría evolutiva) constituye un desafío al paradigma puramente extrapolativo. El registro fósil ofrece los medios para estimar directamente el grado en el que la selección dentro de las poblaciones puede contribuir a las tendencias dentro de grupos monofiléticos, y las luchas competitivas de los individuos en tiempos normales pueden explicar relevos de faunas a través de todo el Fanerozoico. En este capítulo revisamos brevemente qué puede y qué no puede esperarse del registro fósil: subrayamos la gran cantidad de información que se puede recuperar y hacemos énfasis en algunas cuestiones que aún no se pueden abordar desde los enfoques paleontológicos. Así, debemos considerar las cuestiones evolutivas y la tafonomía en su sentido más amplio, i.e., “el estudio de cómo la preservación controla la información en el registro fósil” (ver [3]; también [45, 46, 54] para una reseña de las discusiones sobre la calidad general del registro fósil). Nosotros esperamos fomentar una aplicación más amplia de los datos paleontológicos a los problemas evolutivos, y llamar la atención hacia los nuevos tipos de preguntas que pueden plantearse cuando la información del registro fósil (con todo y sus desviaciones) se considera de manera más objetiva.

Genética

Los ácidos nucleicos e isoenzimas tienen un mínimo potencial de fosilización, pero los enfoques genéticos del registro fósil tienen muchas posibilidades. Aunque en la mayoría de los casos sólo una fracción del fenotipo del organismo se

fosiliza con frecuencia, es posible realizar pruebas indirectas para buscar las consecuencias a largo plazo de los mecanismos o procesos genéticos particulares.

a) Se puede analizar la paleogenética de ciertos aspectos de la morfología, en raras ocasiones usando rasgos mendelianos simples y con mayor frecuencia y poder, usando las técnicas de la genética cuantitativa (ver [48]). Estos análisis pueden producir estimaciones de los papeles de la deriva y la selección en el modelado de series de tiempo morfológicas que se extienden sobre millones de años en una variedad de ambientes y taxa superiores [37]. Los pocos análisis disponibles hasta ahora han tratado con especies individuales aisladas o linajes, pero un estudio de varios linajes concurrentes puede permitir una mejor evaluación de los papeles de los factores ambientales y de los rasgos biológicos intrínsecos (tales como el tamaño efectivo de la población en los cambios fenotípicos observados).

Todos los enfoques de poblaciones biológicas aplicados al registro fósil están seriamente limitados por problemas de resolución. Se requieren condiciones especiales de mortalidad en masa para producir una muestra que abarque a una población contemporánea. La gran mayoría de las muestras paleontológicas, incluyendo aquellas que se encuentran en planos de estratificación individuales, representan promedios de tiempo y constituyen una acumulación de los restos de individuos que vivieron separados en el tiempo por años, décadas o siglos, mezclados por una sedimentación insuficiente, y/o debilitada por las actividades de remoción de organismos posteriores (ver [18]). Esto tal vez no sea un problema cuando se comparan muestras separadas por cientos de miles de años, pero debe tenerse en mente cuando se tratan de aplicar modelos genéticos de cualquier tipo.

b) Se puede probar el significado de ciertos modelos genéticos poblacionales, si tales modelos generan predicciones únicas de evolución morfológica a largo plazo. Por ejemplo, los linajes de gasterópodos compuestos de especies con estructuras poblaciones genéticas subdivididas exhiben tasas de especiación significativamente más altas que los linajes de especies relativamente panmícticas (ver [28, 30] para una revisión). Jablonski *et al* [31] encontraron tendencias ambientales en la producción de importantes novedades evolutivas que parecieron ser consistentes con los modelos de especiación derivados de la genética de poblaciones [10 y 57]; los resultados fueron preliminares, pero apuntan a nuevas líneas de investigación cooperativa.

c) Quizás las posibilidades más excitantes estén en el estudio comparativo de los patrones macroevolutivos en los taxa que tienen sistemas genéticos radicalmente diferentes. Los principales diferencias evolutivas se han postulado para grupos en los cuales el genoma materno está altamente involucrado en

las primeras etapas de desarrollo y aquellos en los que el genoma del cigoto dirige el desarrollo temprano desde el principio [12 y 13]; grupos en los cuales la línea germinal es separada tempranamente en la ontogenia y aquellos en los cuales las mutaciones somáticas pueden ser incorporadas en la línea germinal (una categoría que incluye casi todas las formas de vida en la Tierra, i.e., las plantas y muchos fila de invertebrados [9]; grupos en los cuales se da la recombinación genética y grupos en los cuales la reproducción es clonal [56]; grupos en los que es común la transferencia horizontal de información hereditaria entre especies (o taxa superiores) y aquellos en los cuales dicha transferencia es rara [20]. Si se hacen suposiciones con respecto a los sistemas genéticos de los organismos fósiles con base en sus parientes actuales, el registro fósil ofrece la oportunidad de probar un conjunto de hipótesis genéticas interesantes.

Morfología

El registro fósil es increíblemente rico en datos morfológicos, aunque ciertos tipos de organismos y ciertos hábitats están mejor representados que otros, debido a las características de la preservación. Los organismos con esqueletos duros, particularmente los invertebrados con concha, tienen más posibilidades de ser preservados como fósiles, que los organismos de cuerpo blando. Como regla general, los hábitats terrestres están pobremente representados, al igual que los ambientes de mares profundos. Pero ocurren importantes excepciones en los llamados Lagerstätten: aquellas casualidades geológicas donde se preserva en forma excelente una proporción mayor de la biota original debido a condiciones excepcionales. Entre los Lagerstätten clásicos se incluyen las chapopoterias de La Brea del Pleistoceno, la Caliza Solnhofen (con su *Archaeopteryx*) del Jurásico, Mazon Creek del Carbonífero, y la lutita Burgess del Cámbrico. Estas y otras similares proveen ventanas invaluable hacia el pasado evolutivo.

Los datos morfológicos del registro fósil hacen dos contribuciones principales a la biología evolutiva. Primera, incrementan las muestras disponibles al registrar un gran número de experimentos evolutivos ahora terminados. Organismos extintos como los reptiles voladores se usan para elaborar un esquema amplio de lo que ha pasado o no en varios miles de millones de años de evolución, y de las soluciones alternativas a problemas de diseño que enriquecen y delimitan las hipótesis sobre el origen de las adaptaciones mayores (e.g. el vuelo en los vertebrados [42]); también ver los notables patrones de evolución iterativa en foraminíferos planctónicos terciarios, amonites jurásicos y trilobites cámbricos). Segunda, el conjunto de morfologías en el registro fósil aporta una cronología de eventos en la evolución: quién engendra a quién y cuándo. Enton-

ces es posible describir e interpretar la historia de la ocupación del morfoespacio, ese hiperespacio que incluye a todos los organismos que teóricamente podrían existir. Sin esta historia, los biólogos evolutivos no tendrían manera de conocer realmente, por ejemplo, si la biota actual representa una condición estacionaria o no. La extraordinaria gama de morfologías bizarras en los Lagerstätten del Paleozoico temprano, sugiere que no ha prevalecido un estado estacionario.

Durante muchos años los paleontólogos se conformaron con describir morfologías y construir escenarios libres para la anatomía funcional y la evolución de organismos extintos. Pero en los últimos veinte años se han dado avances importantes en la metodología (ver [21]). El enfoque iniciado por Rudwick en la década de 1960 y aplicado por él a la interpretación de morfologías enigmáticas en braquiópodos extintos [49], sentó un estándar para el análisis funcional, que se ha extendido a otros organismos vivientes. Más recientemente, la morfología estructural [50, 52] se ha desarrollado como un enfoque altamente riguroso, que se inició igualmente a partir del análisis de formas extintas.

El poder de la morfología estructural yace en la ampliación de las hipótesis para explicar las causas de la forma [24]. Ya no necesitamos asumir adaptaciones *a priori*, ya sea como una respuesta selectiva directa a un ambiente inmediato o como un legado filético de adaptaciones pasadas heredadas pasivamente (argumento de Darwin para justificar la primacía de las adaptaciones sobre las “leyes de la forma”). La morfología estructural provee un tercer eje, no adaptativo, al “triángulo” de causas de Seilacher: las consecuencias covariantes no seleccionadas de otros cambios y propiedades inherentes de materiales desarrollados por otras razones. Los ejemplos incluyen el argumento de Seilacher [51] para una base estructural de la ornamentación bifurcada en moluscos y braquiópodos (a menudo elegida secundariamente para un uso inmediato), y la afirmación de Gould [23] en el sentido de que ocho linajes separados del enano *Cerion* evolucionaron de una forma excluida de los linajes más comunes de tamaño normal y que se desarrolló como una consecuencia no seleccionada del propio enanismo.

Origen y Extinción

Especiación

Con el incremento del interés en el proceso de especiación por parte de los biólogos evolutivos, era inevitable que se realizaran intentos para documentar los eventos de especiación en el registro fósil. A primera vista, esto parecería apropiado a la luz del tiempo paleontológico: el conocimiento de la distribución de poblaciones en espacio y tiempo haría posible, por ejemplo, seguir el curso

de la especiación geográfica desde el aislamiento inicial hasta el desarrollo de barreras reproductivas. A la fecha casi todos los estudios detallados con este objetivo no han podido incrementar significativamente nuestro conocimiento sobre el proceso de especiación (principalmente porque la resolución del tiempo es el problema). La preservación depende en gran parte del patrón de acumulación de los sedimentos. No sólo el promedio de tiempo hace que se mezclen muchas generaciones, sino que la sedimentación en escalas de tiempo ligeramente más largas es casi invariablemente episódica y desigual en los ambientes marinos someros, que constituyen el grueso del registro fósil accesible [1, 19], lo que da como resultado una historia formada más por huecos que por registros, a la escala de resolución requerida. Así, aunque varios cientos de miles de eventos de especiación están registrados en el material fósil, sólo se conocen en el sentido de que recuperamos las especies producidas: generalmente no se pueden observar los eventos que llevan a la formación de estas especies.

Los modelos probabilísticos se han desarrollado para poner límites de confianza al poder de resolución del registro estratigráfico (revisado en [3, 4, 17]). Sin embargo, éstos deberían ser aplicados sólo junto con otras evidencias tafonómicas y sedimentológicas; Velbel [59] mostró que un espesor de un centímetro de lutita podría representar desde unas pocas horas hasta 1200 años de sedimentación, un periodo de seis órdenes de magnitud que afortunadamente podría ser limitado usando evidencia física independiente. A la luz de estos problemas, es particularmente importante que las poblaciones muestreadas (las cuales, otra vez, abarcarán casi inevitablemente de unas cuantas a cientos de generaciones) sean recolectadas de depósitos tafonómicamente comparables [36].

Dos escenarios prometedores para seguir el proceso de especiación son el registro de microplancton con concha, obtenido del mar [7] y los depósitos de agua dulce de lagos grandes y antiguos [8, 40, 62]. Y sin embargo, aún así surgen algunas de las mayores dificultades de la documentación paleontológica en lo que se refiere a especiación. La resolución temporal finamente es suficiente para identificar un conjunto geográfico de poblaciones que se sabe existieron al mismo tiempo; ver [11] para una excepción. Este problema bloquea los esfuerzos por documentar los destinos de poblaciones individuales y hace difícil distinguir los cambios ecofenéticos de los evolutivos (pero ver [5, 34]). Además, podemos manejar sólo morfoespecies, no todas las unidades reproductivamente aisladas; la correlación imprecisa entre especiación y cambio morfológico impide un verdadero y exhaustivo muestreo paleontológico de especiación, aun dentro de taxa que son fácilmente fosilizables [37a]. Sin embargo, otras cuestiones relacionadas a la especiación y al cambio evolutivo pueden ser abordados por los paleontólogos; éstas incluyen seguir los patrones

de transformación filética dentro y entre especies y determinar cómo estos patrones, a su vez, se relacionan con las tendencias evolutivas a gran escala.

Transformación filética

Se ha asumido en biología evolutiva que los linajes de especies sufren una transformación gradual en el tiempo a través de la selección direccional. Dado el tiempo suficiente en una secuencia de poblaciones ancestro-descendiente, el cambio de las frecuencias alélicas y la introducción ocasional de novedades genéticas deberían producir cambios suficientes para hacer que las poblaciones descendientes sean especies diferentes de la forma ancestral. Para los biólogos evolutivos este esquema ha sido más una cuestión de fe que de observación, debido a la falta de largos periodos de tiempo sobre los cuales se puedan hacer las observaciones directas. Un número relativamente pequeño de casos, por ejemplo, la evolución del melanismo industrial durante el siglo pasado, han sido extrapolados desde periodos de tiempo de decenas de años a millones de años. Sin embargo, la pura extrapolación (la cual puede ser apropiada en ciertos casos) limita inevitablemente la amplitud de los fenómenos que están siendo buscados y probados.

Por otro lado el registro fósil nos permite analizar directamente la estabilidad o falta de estabilidad de las especies en el tiempo (usando desde luego información morfológica más que genómica). El cambio gradual se puede detectar aún entre muestras ampliamente separadas (aunque al interpretar las morfologías fósiles se siguen presentando las dificultades antes mencionadas), y la ausencia de cambios morfológicos -estasis- y el traslape temporal del ancestro putativo y el descendiente esté documentado, aún en muestras ampliamente separadas. Algunas tendencias en grupos monofiléticos muestran un patrón puntuado de estasis y cambio rápido ([61] en cerdos africanos; [16] en ostrácodos pleistocénicos), otros un esquema más gradualista [7, 37a] o una mezcla de los dos modos [47]. Pero una cosa es clara: la estasis es más frecuente que lo que se hubiera predicho a partir de los estudios a nivel de poblaciones en organismos vivientes. Evidentemente, en muchos grupos el potencial de cambio inherente al sistema genético generalmente no se lleva a cabo debido a los efectos canalizadores de la selección estabilizadora y otras fuerzas. La combinación de programas de investigación paleontológica y neontológica puede arrojar más luz sobre el fenómeno de la estasis y su prevalencia en algunos grupos, pero no en otros. Por ejemplo, sugerencias preliminares interesantes identifican las desviaciones o sesgos hacia un modo o el otro, correlacionados con el status ecológico o los sistemas genéticos ([9, 35], ver [15] para nueva selección de estudios paleontológicos).

Tendencias

En grupos que muestren un alto grado de estasis dentro de especies, los cambios morfológicos tenderán a estar concentrados en épocas de ramificación del linaje, i.e., de especiación. Dadas las dificultades que implica el examinar el proceso y las consecuencias de la especiación en organismos actuales, el registro fósil puede ser la única base para determinar el origen de tendencias evolutivas (gradientes de caracteres de magnitudes sustanciales que ocurren dentro de grupos monofiléticos en periodos sustanciales de tiempo). Las tendencias en grupos puntuales en los cuales el curso de la evolución es un patrón rectangular o en forma de escalera [56] a las escalas usuales de resolución geológica, serán un tema de especiación diferencial y eventos de extinción entre especies, no una simple extensión a largo plazo de la selección natural dentro de las poblaciones. Este diferencial puede en sí mismo todavía ser reducido a la selección a nivel de organismos, por ejemplo, con la longevidad de las especies como una consecuencia de las adaptaciones de los organismo, resultado de la competencia (ver [33] sobre las tendencias en la evolución del tamaño cerebral). A la inversa, las tendencias, particularmente aquellas estimuladas por la especiación diferencial, pueden ser causadas por la verdadera selección de especies actuando sobre las propiedades irreductibles de las poblaciones (los individuos, después de todo, no construyen especies). Como Vrba [60] enfatiza, estas alternativas se pueden comprobar con una combinación apropiada de información paleontológica y neontológica. Vrba ha apoyado el éxito individual extrapolado para las tendencias en antílopes africanos (pero que produce resultados inesperados en patrones entre especies via su “hipótesis efecto”). La tendencia de Hansen [26] en los modos de vida ontogénicos tempranos de gasterópodos volútidos terciarios parece implicar una verdadera selección de especies [22, 28].

Las tendencias impulsadas por el origen y extinción diferenciales son análogos de alto nivel (dentro de grupos monofiléticos) al nacimiento y la muerte que comúnmente ocurren dentro de las poblaciones. Pero si las tendencias ocurren porque las especies tienden a surgir con un tipo de morfología en vez de otros, entonces encontramos (de nuevo en grupos monofiléticos) un análogo a la presión de mutación dentro de las poblaciones (un proceso no convencional en la microevolución, con una fuerza macroevolutiva prometidora aún no evaluada). Los posibles candidatos para la prueba paleontológica de la generalidad de tal “especiación direccional” [56] incluye la tendencia a originar un tamaño más grande o más pequeño que los ancestros [55] y, especialmente, la canalización ontogenética donde nuevas especies “retroceden” (progénesis o neotenia) o “saltan” (hipermorfosis) sus trayectorias ontogenéticas (ver [39]) para un posi-

ble ejemplo en pectínidos terciarios). Muchos invertebrados fósiles contienen una abundante información ontogenética en sus conchas exuviadas, pero estos datos no han sido totalmente explotados debido a la necesidad de marcadores más precisos de los estados ontogenéticos, no sólo las simples medidas de tamaño. Los trabajos más detallados sobre la ontogenia del esqueleto en invertebrados y vertebrados actuales debería mejorar la calibración y abrir la puerta a una exploración más completa de las filogenias de las ontogenias.

La prueba de hipótesis referentes al origen de los patrones de gran escala por medio de la especiación y extinción diferenciales es una tarea intimidatoria. Grandes volúmenes de datos deben ser recolectados en un riguroso marco filogenético, y los sesgos discutidos anteriormente deben ser superados o evitados. Nosotros sostenemos que el acceso paleontológico sólo a las morfoespecies no necesariamente es un problema inestable mientras se adopte un enfoque comparativo. Para grupos relacionados cercanamente, las diferencias relativas en las tasas de morfoespeciación reflejarán diferencias reales en las tasas totales de especiación, a menos que las especies hermanas o crípticas sean mucho más comunes en el linaje que, de otra manera, exhibe la menor tasa de morfoespeciación. Se necesita más investigación aquí, pero los escasos datos disponibles dan pocas razones para sospechar que tal sesgo prevalece para casi todos los pares de taxa fósiles que han sido comparados de esta manera. Por ejemplo, la proporción de especies hermanas en invertebrados marinos que tienen alta capacidad de dispersión y bajas tasas de morfoespeciación evidentemente no es más alta que en los grupos que tienen baja dispersión y altas tasas de morfoespeciación [28]. Lo incompleto del registro fósil y los pocos datos fenotípicos disponibles, dificultan el establecimiento de las relaciones ancestro-descendiente, de hecho fútil para algunos [43]. Pero en particular para los organismos marinos con esqueletos bien constituidos, el registro de taxa superiores y sus tiempos aproximados de origen y extinción son muy apreciados [37a, 44]. Sin embargo, aún existen problemas importantes: la calidad del registro fósil mejora al disminuir la edad geológica, y un sesgo adicional, la “influencia del Reciente” es impuesto por lo incompleto de nuestro conocimiento acerca de la biota actual, lo cual engendra la prolongación de los alcances geológicos de formas jóvenes pero raramente preservadas, desde su descubrimiento ocasional como fósiles, hasta el Reciente, pero no puede proporcionar la misma extensión a taxa más viejos, ahora extintos [45, 46]. La apreciación cada vez mejor de estos sesgos, y los intentos por analizarlos estadísticamente, ha generado una valoración más realista de patrones en el origen de taxa superiores en el registro fósil y nuevos enfoques para el tratamiento de la extinción como un fenómeno importante por sí mismo.

Extinción

Virtualmente todas las especies que alguna vez vivieron están extintas; así, el número de eventos de extinción es aproximadamente igual al número de eventos de especiación a todo lo largo del tiempo geológico. Por esta razón, la extinción debe ser un elemento importante en el proceso evolutivo total. Para un biólogo evolucionista ignorar la extinción sería tan ilógico como el que un demógrafo considerara los nacimientos y no las muertes.

El registro fósil provee la única base de datos existente para analizar la distribución de los eventos de extinción en el espacio y en el tiempo. Las comparaciones entre grandes muestras de taxa fósiles pueden producir generalizaciones sobre la interacción entre caracteres biológicos intrínsecos (desde el tamaño corporal hasta la capacidad de dispersión) y mecanismos motores externos para determinar la vulnerabilidad a la extinción de grupos genealógicos y biotas de intervalos particulares de tiempo. Van Valen compiló duraciones taxonómicas dentro de un gran número de taxa superiores y encontró que la extinción parecía ser estocásticamente constante (es decir, que la probabilidad de sobrevivencia de un taxón no dependía de cuánto tiempo había existido). A partir de esta observación extrapoló los procesos ecológicos en el tiempo evolutivo para proponer su famosa Hipótesis de la Reina Roja, donde señala que el ambiente efectivo de una especie se deteriora continuamente debido a los avances evolutivos de las otras especies que la rodean. Para probar el modelo de la Reina Roja se requiere de escalas de tiempo paleontológico pero esto ha sido difícil de lograr, en gran parte porque los ambientes físicos raramente permanecen estáticos por periodos de tiempo suficiente para permitir que solamente las interacciones biológicas influyan en sus conclusiones [27].

La Reina Roja y sus rivales están interesados principalmente en las épocas en que los niveles de extinción de fondo son normales. La discusión más intensa se enfoca ahora en el papel de las extinciones masivas en el establecimiento de nuevos patrones (o simplemente en la interrupción de aquellos que surgen en los niveles inferiores), y no sólo en propiciar una competencia convencional más intensa. Si las extinciones masivas son más frecuentes, extensas, rápidas y con efectos distintos a los que habíamos imaginado, entonces pueden imponer ya sea un importante factor azaroso a los patrones de reemplazo faunístico a través del tiempo, o clasificar los taxa con reglas diferentes a las que operan en tiempos normales. Esto entra principalmente en el campo de estudio de la paleontología, aunque tristemente la aceleración ocasionada hoy por el hombre en las tasas de extinción se podrá pronto equiparar en magnitud y consecuencias biológicas a algunos de los principales eventos en el pasado geológico.

La estructura fina de las extinciones masivas es difícil de resolver porque, irónicamente, estos interesantes eventos tienden a coincidir (con el tema de la causación todavía muy debatido) con las regresiones marinas, las cuales tienden a ocultar y destruir el registro. Es difícil diseñar esquemas de muestreo, y son grandes las tentaciones para extrapolar información de un solo sitio deposicional con un registro relativamente completo, pero ya disponemos de modelos para establecer límites de confianza a los patrones de extinción y sobrevivencia alrededor de eventos de extinción. Estas aproximaciones, junto con los análisis más rigurosos de conjuntos de datos sinópticos y una nueva generación de estudios de escala media que abarcan decenas de millones de años alrededor de un evento de extinción, pueden conducir hacia nuevos paradigmas evolutivos, con la extinción como una gran fuerza que perturba el sistema evolutivo, alejándolo del estado estacionario.

La búsqueda de las principales tendencias en la historia global de la vida debe ser una integración de procesos de extinción masiva y de fondo. Estos pueden trascender no sólo las luchas adaptativas de los individuos en la competencia darwiniana convencional, sino también la simple extensión de tendencias dentro de grupos monofiléticos al origen y persistencia de nuevos diseños. La teoría de Sepkoski 53 de las tres faunas sugiere un patrón intrínseco de direcciones en la historia de los invertebrados marinos, no simplemente producidos por respuestas fortuitamente coordinadas a extinciones masivas en otras palabras, registrando algún tipo de “coherencia” ecológica entre miembros taxonómicamente disparados de las faunas (ver también los patrones notoriamente similares revelados por el análisis del registro de plantas 41).

Evolución de comunidades

La discriminación de comunidades biológicas en el registro fósil está llena de problemas: los organismos con cuerpo blando que a menudo son muy importantes en la estructura y función de las comunidades vivas, raramente se conservan (aunque algunas veces existen sus trazas), y el tiempo promedio puede combinar poblaciones no sólo temporalmente disyuntas sino comunidades discretas. Diferentes ambientes están sujetos a distintas tasas de sedimentación y no depósito, y las partes duras de diferentes mineralogías y microestructuras están sujetas a diferentes tasas y patrones de conservación. Estas dificultades se agravan en las comunidades de plantas y animales terrestres, donde las ricas acumulaciones tienden a estar formadas de restos transportados más que de restos *in situ*. Casi todos los procesos ecológicos, como la sucesión, son infinitamente breves cuando se consideran escalas de tiempo geológico, y los intentos por reconocerlos en el registro fósil generalmente han sido engañosos. (Una excepción que es prometedora son los arrecifes y otras comunidades marinas

del fondo duro, en los cuales la superposición temporal involucrada en los procesos sucesionales se mantiene a una escala apropiada; ver [32]). A pesar de todos estos obstáculos, los paleontólogos han sido capaces de reconocer asociaciones recurrentes que parecen tener por lo menos algún significado ecológico en una multitud de ambientes marinos y no marinos.

Las escalas de tiempo del registro fósil son más adecuadas para estudiar la persistencia, cohesividad, y reemplazo de estas asociaciones bióticas, y no su funcionamiento interno. Por ejemplo, ahora contamos con mucha evidencia fósil (revisado en [25]) para apoyar la idea de que al final de la última glaciación ocurrió una fragmentación profunda de las comunidades terrestres, y muchas especies que habían sido simpátricas ahora son distantemente alopátricas y aparentemente incompatibles desde el punto de vista ecológico. Esta perspectiva a largo plazo plantea límites al concepto de unidades ecológicas estables, fuertemente unidas, y es interesante que cualquier reajuste necesario a los nuevos asociados ecológicos (predadores, presas, competidores) ha ocurrido con poco cambio morfológico detectable (la estasis ha sido penetrante, aún en grupos con generaciones cortas, como los insectos [14]).

En una escala mayor, el registro fósil puede darnos ideas sobre los patrones de declinación y reemplazo entre taxa ecológicamente equivalentes, aunque otra vez, la contemporaneidad o la dinámica entre las poblaciones individuales generalmente está más allá de la resolución. Por ejemplo, Benton [6] ha argumentado que los dinosaurios no desplazaron competitivamente a los reptiles terápsidos sino que, regresando a uno de nuestros primeros temas, radiaron después de que los terápsidos habían empezado a declinar, presumiblemente debido a cambios climáticos y de vegetación. Entre los invertebrados marinos, como se mencionó arriba, las tres faunas de Sepkoski [53] parecen exhibir separaciones ecológicas así como temporales: éstas y otras innovaciones importantes se originan en hábitats cerca de la playa y se expanden hacia el mar abierto en decenas de millones de años [31]. Las diferencias en la riqueza de especies dentro de estas faunas sucesivas no se acomodan por adición de especies a las comunidades con patrones muy similares de organización, sino que evidentemente son resultado de cambios en la organización de la comunidad y el número de tipos adaptativos [2]. Tales estudios paleontológicos pueden otra vez probar los límites de la extrapolación para fenómenos ecológicos y detectar procesos adicionales que no se manifiestan en niveles inferiores y a escalas de tiempo más pequeñas. Nosotros esperamos una extensión más fructífera con diferencias, no una refutación, de los principios darwinianos.

Conclusión: Fortalezas y Debilidades del Registro Fósil

El registro fósil contiene una riqueza de información biológica, pero nos enfrentamos con fuertes limitaciones y sesgos para obtener esa información. Aquí sólo los resumiremos brevemente.

Calidad de conservación

Por lo general los esqueletos duros son las partes que se conservan, con poca o ninguna información de los tejidos blandos, la bioquímica o el genoma. Sin embargo, las Lagerstätten ocasionales pueden conservar extraordinariamente detalles de tejidos blandos, incluyendo la anatomía interna, y aún ciertos tipos de información sobre el comportamiento.

Cantidad de conservación

Sólo se conserva una pequeña fracción de la biomasa original o de la diversidad taxonómica (quizás 250 mil especies conservadas vs. los varios miles de millones que seguramente vivieron en el pasado). Dado que la fosilización y la preservación subsecuente requieren de condiciones extraordinarias, el registro está sesgado y ciertos ambientes y modos de vida están sobre o sub-representados. Pero nuestra muestra disponible está concentrada en los invertebrados marinos con esqueletos bien constituidos, lo cual permite un enfoque comparativo entre clados en muchos casos. También enfrentamos sesgos temporales, con ciertas eras geológicas representadas de manera desproporcionada en el registro estratigráfico; y además está el sesgo (que depende del tiempo) en el cual la preservación es mejor en las rocas más jóvenes, siendo la biota actual una muestra extraordinariamente buena, cualitativamente diferente. El control de estas dificultades representa un enorme desafío para los paleobiólogos. Hoy en día disponemos de nuevos enfoques para la elección de taxa apropiados, intervalos de tiempo, procedimientos de muestreo y el establecimiento de límites de confianza realistas.

Resolución temporal

Bajo ciertas circunstancias, una sección estratigráfica local puede conservar una cronología año por año. Pero en la mayoría de los casos, se manejan paquetes de tiempo separados, los cuales van siendo añadidos y forman una fracción del tiempo total transcurrido. Dentro de esos paquetes, la bioturbación y otros agentes de tiempo-promedio a menudo limitan la resolución temporal. La sedimentación es espacialmente irregular, así que no hay garantía (y rara vez hay forma de demostrarlo), de que el mismo instante de tiempo está siendo muestreado en localidades muy separadas. Hoy disponemos de modelos para evaluar la resolución dentro de y entre secciones estratigráficas y éstos mejorarán sustancialmente nuestra capacidad para escoger la magnitud de la pregunta que se haga. La estructura fina del proceso de especiación no se podrá

recuperar de casi ninguna de las secuencias paleontológicas, pero el registro fósil documenta copiosamente el origen y declinación de un sinnúmero de taxa superiores y adaptaciones importantes.

Resolución geográfica

Normalmente no es posible mapear distribuciones en un instante de tiempo debido a problemas de correlación; en el mejor de los casos, se debe permitir una incertidumbre de decenas o cientos de miles de años. El análisis además se ve limitado por el hecho de que el registro litológico, para un intervalo de tiempo dado, puede estar restringido a unos cuantos sitios dispersos alrededor del mundo. Por lo tanto, los estudios biogeográficos deben realizarse a una escala más amplia que la empleada por los biólogos. Esta desventaja se ve compensada por la posibilidad de examinar los cambios en diversidad y distribución mediante lapsos sucesivos de tiempo (los cuales, desde luego, se vuelven más amplios al aumentar la edad de los afloramientos estudiados).

La deriva de los continentes hace más difícil la biogeografía, excepto en las partes más jóvenes del registro. Pero la deriva de los continentes también sugiere una nueva diversidad de preguntas interesantes, desde el papel de la provincialidad cambiante en la regulación de la diversidad global, hasta los efectos bióticos exhibidos “cuando las provincias chocan” 29. Al igual que con muchas otras preguntas biológicas, el registro fósil nos permite tratar estos fenómenos directamente, y no por medio de extrapolaciones hechas a partir de observaciones de los sistemas vivientes a corto plazo.

Literatura citada

1. Ager, D.V., 1980. The nature of the stratigraphical record. 2nd ed. Wiley, New York.
2. Bambach, R.K., 1983. Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. In Tevesz, M.J.S., McCall P.L. (edits), Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities Plenum Press, New York, pp. 719-746.
3. Beherensmeyer, A.K., Kidwell, S.M., 1985. Taphonomy and paleobiology. Paleobiology, vol. 11, núm.1, pp. 105-119.
4. Beherensmeyer, A.K., Schindel, D., 1983. Resolving time in paleobiology. Paleobiology, vol. 9, núm. 1, pp. 1-8.
5. Belyea, P.R., Thunnell, R.C., 1984. Fourier shape and planktonic foraminiferal evolution: The *Neoglobobadrina-Pulleniatina* lineage: Journal Paleontology, vol. 58, pp. 1026-1040.

6. Benton, M.J., 1983. Dinosaur success in the Triassic: A non competitive ecological model: *Quaterly Review Biology*, vol. 58, núm. pp. 29-55.
7. Berggren, W.A., Casey, R.E. (edits), 1983. Symposium on tempo and mode of evolution from micropaleontological data: *Paleobiology*, vol. 9, núm. 4, pp. 326-428
8. Buttner, D., 1982. Biometric un Evolution der Viviparu-Arte (Mollusca, Gasteropoda) aus del Plio-Pleistozaan-Abfolge von Ost-Kos (Dodekanes, Griechenland). *Berliner Geowiss Abh A*, vol. 42, pp. 1-79.
9. Buss, L.W., 1983. Somatic variation and evolution: *Paleobiology*, vol. 9, núm. 1, pp. 12-16
10. Carson, H.L., Templeton, A.R., 1984. Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: The founding of new populations: *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, vol. 15, pp. 97-131
11. Cisne, J.L., Chandler, G.O., Rabe, B.D. Cohen, J.A., 1982. Clinal variation, episodic evolution, and possible parapatric speciation: The trilobite *Flexicalymene senaria* along and Ordovician depth gradient. *Lethaia*, vol. 15, pp. 325-341.
12. Cohen, J. Massey B.D., 1983 Larvae and the origins of major phyla. *Biol. J. Linn. Soc.*, vol. 19, pp. 321-328.
13. Cooke, J. Webber, J.A., 1983. Vertebrate embryos: Diversity in developmental strategies. *Nature*, vol. 306, pp. 423-424.
14. Coope, G.R., 1979. Late Cenozoic fossil Coleoptera: Evolution, biogeography and ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, vol. 10, pp. 247-268.
15. Cope, J.C.W. Skelton, P.W. (edits), 1985. Evolutionary cases histories from the fossil record: *Spec. Paper Paleontology*, vol. 33, pp. 1-203.
16. Cronin, T.M., 1985. Speciation and stasis in marine Ostracoda: Climatic modulation of evolution: *Science*, vol. 227, pp. 60-63
17. Dingus, L. Sadler, P.M., 1982. The effects of stratigraphic completeness on estimates of evolutionary rates. *Syst. Zool.*, vol. 31, pp. 400-412.
18. Dodd, J.R., Staton, R.J. Jr., 1981. *Paleoecology concepts and applications*. Wiley, New York.
19. Einsele, G. Seilacher, A. (edits), 1982. *Cyclic and event stratification*. Springer, Berlin.
20. Erwin, D.H., Valentine, J.W., 1984. "Hopeful monsters" transposons, and Metazoan radiation: *Proc. Natl Acad. Sci. USA.*, vol. 81, pp. 5482-5483.
21. Fisher, D.C., 1985. Evolutionary morphology: Beyond the analogous, the anecdotal, and the ad hoc: *Paleobiology*, vol. 11, núm.1, pp. 120-138.
22. Gould, S.J., 1982. The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. *In: Milkman R. (edit), Perspective on Evolution: Sinauer, Sunderland, MA pp. 83-104.*

23. Gould, S.J., 1984. Morphological channeling by structural constraint: Convergence in styles of dwarfing and gigantism in *Cerion*, with a description of two new species and a report on the discovery of the largest *Cerion*. *Paleobiology*, vol. 10, núm. pp.172-194.
24. Gould, S.J. Lewontin, R.C., 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proc. R. Soc. Lond.*, B 205, pp. 581-598.
25. Graham, R.W. Lundelius, E.L. Jr., 1984. Coevolutionary disequilibrium and Pleistocene extinctions. *In* Martin, P.S., Kellin, R.G. (edits), *Quaternary Extinctions*. University of Arizona Press, Tucson pp. 223-249.
26. Hansen, T.A., 1980 Influence of larval dispersal and geographic distribution on species longevity in neogastropods. *Paleobiology*, vol. 6, núm. 1, pp. 193-207.
27. Hoffman, A. Kitchell, J.A., 1984. Evolution in a pelagic planktic ecosystem: A paleobiologic test of models of multispecies evolution. *Paleobiology*, vol. 10, núm. 1, pp. 9-33
28. Jablonski, D., 1986. Larval ecology and macroevolution in marine invertebrates. *Bull Mar Sci*
29. Jablonski, D., Flessa, K.W. Valentine, J.W., 1985. Biogeography and paleobiology. *Paleobiology*, vol. 11, núm. 1, pp. 75-90.
30. Jablonski, D. Lutz, R.A., 1983. Larval ecology of marine benthic invertebrates: paleobiological implications. *Biol. Rev.*, vol. 5, pp. 21-89
31. Jablonski, D., Sepkoski, J.J.Jr., Bottjer, D.J. Sheehan, P.M., 1983. Onshore-offshore patterns in the evolution of phanerozoic shelf communities. *Science*, vol. 222, pp. 1123-1125.
32. Jackson, J.B.C., 1983. Biological determinants of present and past sessile animal distribution: *In* Tevesz, M.J.S., McCall, P.L. (edits), *Biotic interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*. Plenum Press, New York, pp. 39-120.
33. Jerison, H.J., 1973. *Evolution of the brain and intelligence*. Academic Press, New York.
34. Johnson, A.L.A., 1981. Detection of ecophenotypic variation in fossils and its application to a Jurassic scallop. *Lethaia*, vol. 14, pp. 277-285.
35. Johnson, J.G., 1982. Occurrence of phyletic gradualism and punctuate equilibria through geological time. *Journal of Paleontology*, vol. 56, pp. 1329-1331.
36. Kidwell, S.M., Aigner, T.A., 1985. Sedimentary dynamics of complex shell beds: Implications for ecologic and evolutionary patterns: *In* Bayer, U., Seilacher, A. (edits), *Cycles in Sedimentation and Evolution*: Springer, Berlin pp. 382-395.

37. Lande, R., 1976. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution*, vol. 30, pp. 314-334.
- 37a. Levinton, J.S., 1983. Stasis in progress: The empirical basis of macroevolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, vol. 14, pp. 103-137.
38. Maynard Smith J., 1984. Paleontology at the high table. *Nature*, vol. 309, pp. 401-402
39. Miyazaki, J.M., Mickevich, M.F., 1982. Evolution of *Chesapecten* (Mollusca:Bivalvia, Miocene-Pliocene) and the biogenetic Law. *Evolutionary Biology*, vol. 15, pp. 369-409
40. Mensink, H., 1984. Die Entwicklung der Gastropoden im Miozänen See des Steinheimer Beckens (Süddeutschland). *Palaeontographica Abt A* 183 pp. 1-63
41. Niklas, K.J., Tiffney, B.H. Knoll, A.H., 1985. Patterns in vascular land plant diversification: A factor analysis at the species level: *In* Valentine, J.W. (edit), *Phanerozoic Diversity Patterns. Profiles in Macroevolution*. Princeton University Press, Princeton NJ.
42. Padian, K., 1983. A functional analysis of flying and walking in pterosaurs. *Paleobiology*, vol. 9, núm. 2, pp. 218-239.
43. Patterson, C., 1981. Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, vol. 12, pp. 195-223
44. Paul, C.R.C., 1982. The adequacy of the fossil records: *In* Joysey, K.A., Friday, A.E. (edits), *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. Syst. Assoc. Spec. Vol. 21 Academic Press London pp. 75-117
45. Raup, D.M., 1972, Taxonomic diversity during the Phanerozoic. *Science*, vol. 177, pp.1065-1071
46. Raup, D.M., 1979, Biases in the fossil record of species and genera. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, vol. 13, pp. 85-91.
47. Raup, D. Crick, R.E., 1981. Evolution of single characters in the Jurassic ammonite *Kosmoceras*. *Paleobiology*, vol. 7, núm. 2, pp. 200-215.
48. Reyment, R.A., 1983. Phenotypic evolution in microfossils. *Evol. Biol.*, vol. 16, pp. 209-254
49. Rudwick, M.J.S., 1964. The inference of function from structure in fossils: *Brit. J. Phil. Sci.*, vol. 15, pp. 27-40.
50. Seilacher, A., 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktionsmorphologie. *Lethaia*, vol. 3, pp. 393-396.
51. Seilacher, A., 1972. Divaricate patterns in pelecypod shells. *Lethaia*, vol. 5, pp. 325-343.
52. Seilacher, A., Reif, W.E. Westphal, F. (edits), 1982. Studies in paleoecology: *N. Jb. Geol. Palaont. Abh.* 164, pp. 1-305
53. Sepkoski, J.J. Jr., 1984. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity

- III Post Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, vol. 10, núm. 2, pp. 246-267
54. Simpson, G.G., 1960. The history of life: *In* Tax, S. (edit), *Evolution after Darwin*, vol. 1. University of Chicago Press, Chicago pp. 117-180.
55. Stanley, S.M., 1973. An explanation for Cope's Rule. *Evolution*, vol. 27, pp. 1-26.
56. Stanley, S.M., 1979. *Macroevolution: Pattern and Process*. WH Freeman, San Francisco.
57. Templeton, A.R., 1980. Modes of speciation and inferences based on genetic distances: *Evolution*, vol. 34, pp. 719-729.
58. Van Valen, L., 1973. A new evolutionary law: *Evol. Theory*, vol. 1, núm. 1, pp. 1-30.
59. Velbel, D.B., 1984, Sedimentology and taphonomy in a clastic Ordovician sea. *Geol. Soc. Am., Abstr Prog* 16, p. 204.
60. Vrba, E.S., 1984. Patterns in the fossil record and evolutionary processes. *In* Ho M.W., Saunders, P.T. (edits), *Beyond NeoDarwinism*. Academic Press, London pp. 115-142.
61. White, T.D. Harris, J.M., 1977. Suid evolution and correlation of African hominid localities. *Science*, vol. 198, pp. 13-21.
62. Williamson, P.G., 1981. Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin. *Nature*, vol. 293, pp. 437-443.

Texto original en inglés, tomado de: *Patterns and Processes in the History of Life*. Eds. D. M. Raup and D. Jablonski, pp. 7-22. Dahlem Konferenzen 1986. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg. Dr. S. Bernhard, Dahlem Konferenzen.

Tafonomía y registro fósil

Anna K. Behrensmeyer

Los complejos procesos que preservan los restos orgánicos en las rocas también dejan sus propias marcas, agregando otra fuente de información a las muestras fósiles.

La muerte de un organismo es el inicio de un proceso creativo de transformación biológica y física. Los restos corporales pueden ser reciclados inmediatamente por otros organismos que se alimentan de ellos, o pueden ser reducidos en forma gradual hasta llegar a convertirse en materia prima de otras estructuras biológicas. Algunos pueden ser removidos de este sistema para preservarse como fósiles. Los restos que escapan al reciclaje a través de la fosilización alcanzan un cierto grado de inmortalidad, y una pequeña parte de ellos se convierte en el registro fósil que usamos como evidencia de la evolución orgánica a través del tiempo geológico.

Un hecho aceptado en paleontología es que la mayoría de los organismos nunca llega a convertirse en fósiles, aun así los paleontólogos asumen que sus muestras de vida antigua constituyen una aproximación razonable a los patrones evolutivos de los seres antiguos. En la actualidad esta suposición está siendo reexaminada, con base en una comprensión cada vez mejor de los efectos complejos de la preservación. Cada resto fosilizado de una planta o animal puede ofrecer una gran cantidad de información sobre su historia evolutiva, y también pistas acerca de su ambiente, su lugar en la cadena alimenticia y sus interacciones con otras especies, asimismo puede aportar indicios de que los restos esqueléticos fueron movidos del lugar donde ocurrió la muerte hasta el sitio donde finalmente fueron enterrados y posteriormente descubiertos. Dicha información está codificada de una manera compleja y, para leer el código correctamente, primero debemos comprender los procesos de preservación.

Los problemas que implican los efectos de la preservación sobre el registro fósil se extienden a lo largo de todos los phyla y abarcan más de tres mil millones de años de historia, hasta las primeras formas de vida que existie-

ron sobre la Tierra. Las variantes de conservación en el registro fósil tienen un efecto significativo sobre la forma en que concebimos la historia de la vida. Por ejemplo, la más antigua de las aves pudo ser erróneamente identificada como un reptil, de no ser por las impresiones de las plumas que, por fortuna, se preservaron en la Caliza Solenhofen de Alemania. En cuanto a la vida en los mares antiguos, la complejidad de la fauna antes del Periodo Cámbrico (el cual se inició hace 570 millones de años) quizá esté subestimada hoy en día, simplemente porque los organismos de ese tiempo carecían de conchas duras u otras partes que pudieran fosilizarse fácilmente.

Aunque sabemos que muchos tipos de animales, incluso los dinosaurios, se extinguieron hace 60 millones de años, hasta ahora no se han encontrado evidencias de mortandad masiva, como pudiera esperarse si un gran cometa hubiese chocado contra la Tierra. La falta de evidencia quizá se debe a que en los fósiles no se puede registrar este tipo de evento catastrófico. De ser así, este sesgo ha fomentado una impresión de cambio gradual, aunque el pasado pudo haber sido puntuado por diversos lapsos de gran estrés para la biota del mundo.

Dado que la tafonomía es el estudio de los procesos naturales de preservación y destrucción, aborda directamente el problema de cómo es que los fósiles representan organismos del pasado, patrones evolutivos y eventos biológicos importantes en la historia de la Tierra. La palabra “tafonomía” proviene del griego y significa “la ciencia de las leyes del enterramiento,” el término fue acuñado por el paleontólogo ruso I. A. Efremov (1940). Al definir el campo como “el estudio de la transición (en todos sus detalles) de los restos orgánicos de la biósfera a la litósfera,” Efremov se propuso incluir tanto plantas como animales; cambios físicos y químicos como la litificación y el enterramiento, y el importante problema del sesgo en el registro fósil.

Aunque todos los organismos que han vivido sobre la Tierra han dejado relativamente pocos restos fósiles, la fosilización no siempre es un evento raro. Existen incontables microorganismos fósiles bajo el suelo de los océanos, y miles de millones más alrededor de nosotros en las rocas continentales. En algunos ambientes del pasado y también en los actuales, la fosilización es la regla y no la excepción. Las posibilidades de que un organismo se fosilice no están distribuidas al azar en el tiempo y en el espacio, sino que siguen patrones discernibles y probabilidades medibles. Así, los fósiles se pueden considerar como los productos de un “muestreo natural” de las biotas originales. Una vez que se entienden los procesos tafonómicos responsables de la formación de estas muestras, es posible reconstruir con mayor exactitud los patrones biológicos subyacentes, o reconocer cuándo las muestras no concuerdan con una cuestión particular en lo referente a la evolución o la paleoecología.

La tafonomía juega un papel importante en muchos tipos distintos de problemas paleontológicos. Puede ayudar a contestar la pregunta de por qué los restos de un cierto tipo de molusco están fragmentados e incompletos, mientras que los de otro molusco en la misma roca están intactos, lo cual indica posibles sesgos en la preservación de diferentes especies. Tales consideraciones tafonómicas pueden ser muy importantes cuando la presencia o ausencia de especies particulares se emplea para correlacionar estratos y ubicarlos en una secuencia de tiempo. En capas de roca donde abundan los huesos, conchas o restos vegetales, el análisis tafonómico puede ayudar a diferenciar entre lo que fue enterrado cerca del lugar de muerte y lo que fue transportado de otro sitio lejano: esta información es valiosa para los paleoecólogos cuando tratan de reconstruir comunidades de organismos extintos. Además, los arqueólogos emplean la tafonomía para determinar si los patrones de agrupamiento o de ruptura en huesos, fueron causados por actividad humana o por otros animales como hienas o lobos.

La tafonomía tiene que ver no sólo con los fósiles, sino con todos los procesos orgánicos e inorgánicos que afectan a los restos desde su muerte hasta la litificación y finalmente la recolección. Desde una perspectiva tafonómica los fragmentos esqueléticos pueden ser más interesantes que los esqueletos completos, porque la naturaleza de la fragmentación puede indicar cuáles fueron los procesos responsables de la preservación. Como consecuencia, los tafónomos estudian el registro fósil de una manera mucho más completa que aquellos investigadores que buscan restos perfectamente conservados. La investigación de la muerte, descomposición y enterramiento en ambientes modernos también es parte de la tafonomía, ya que éstos constituyen análogos esenciales para comprender el pasado.

De la biosfera a la litosfera.

El marco conceptual de la tafonomía consta de fases sucesivas de transformación -muerte, descomposición, enterramiento, fosilización- separadas por los procesos que ocurren entre cada fase. Todos los organismos que llegan a fosilizarse deben pasar por transformaciones importantes: mueren, son consumidos o sufren descomposición por la exposición al sol, la lluvia, etcétera, sus restos son movidos o enterrados en el sitio donde quedaron, y por fin después del enterramiento permanente son litificados. La muestra resultante inevitablemente porta la marca de los procesos que ha sufrido, pero las pistas de estos "rasgos" tafonómicos tal vez no sean muy aparentes. Dada la complejidad de las transformaciones, resulta fácil ver por qué las muestras fósiles no se pueden considerar, a priori, como equivalentes de las muestras biológicas tomadas

de ecosistemas modernos. Para reconstruir los atributos biológicos de los organismos fósiles es necesario tomar en cuenta las etapas de la fosilización, considerando en cada fase sus posibles influencias sobre las muestras fósiles.

Aunque los procesos tafonómicos se inician con la muerte, algunos organismos tienen mayores probabilidades que otros de llegar a ser fósiles, debido a sus hábitos y a los hábitats que ocupan durante su vida. Obviamente los organismos acuáticos tienen una gran ventaja sobre los que viven en planicies de erosión u otros lugares donde sus restos tienen poca oportunidad de ser enterrados permanentemente. Los organismos que habitan tales ambientes indudablemente han sido importantes en la evolución, pero su registro se perdió en etapas tempranas en la transición de la biósfera a la litósfera. Algunos organismos tienen ventajas para la fosilización porque viven total o parcialmente enterrados, y por esta razón las especies que habitan en madrigueras o que poseen estructuras de sujeción o raíces en el sustrato, estarían mejor representadas en los conjuntos fósiles.

La morfología original, el tamaño poblacional, la historia de vida y la conducta de los organismos igualmente afectan su potencial de fosilización. No debe sorprendernos que los moluscos marinos, con sus conchas resistentes y mineralizadas, formen una parte significativa del registro fósil, mientras que los restos de insectos son raros. El estudio tafonómico debe tener en cuenta tales efectos generales heredados del mundo viviente, y preguntas tales como “¿Esta especie de trilobite era originalmente abundante, o sólo se preservó con facilidad?” son a menudo una consideración muy importante al reconstruir las comunidades antiguas.

Generalmente los mejores fósiles son producidos por el enterramiento de organismos vivos mediante catástrofes naturales. Muchos de nuestros especímenes más completos son resultado de tales eventos, un ejemplo notable son los restos humanos conservados por erupciones volcánicas como la de Pompeya, y los fósiles que resultan del entrapamiento de animales vivos en las chapopoterías del Rancho La Brea, cerca de Los Ángeles. Las oportunidades de preservación pueden verse favorecidas por tormentas severas, epidemias o cambios en la temperatura, disponibilidad o química del agua; todos estos factores pueden dejar al mismo tiempo gran cantidad de individuos muertos, enterrados y no enterrados. La mortalidad en masa típicamente rebasa las capacidades de reciclaje de los carroñeros locales, lo cual da tiempo para el enterramiento de restos más o menos completos.

Con frecuencia, bajo circunstancias normales de muerte y acumulación paulatina de cadáveres debidas a depredación, enfermedad, accidentes y vejez, los materiales orgánicos son consumidos o destruidos, pero algunos tipos de organismos dejan grandes cantidades de fósiles potenciales. Animales como

los ostrácodos (crustáceos pequeños) y, en el pasado los trilobites, mudan sus partes mineralizadas cuando crecen y cada individuo deja muchos esqueletos. Organismos pequeños y prolíficos como los foraminíferos y algas unicelulares producen grandes cantidades de restos mineralizados que se acumulan cuando las poblaciones experimentan ciclos normales de nacimiento y muerte. Muchos de estos restos pueden pasar, aun a través de los depredadores, sin sufrir daño alguno.

Dado que la mortalidad en masa o la muerte y enterramiento instantáneo crean las condiciones iniciales óptimas para la fosilización, es posible que una porción significativa de nuestro registro fósil se deba a eventos excepcionales como esos. Por supuesto que la preservación a largo plazo también depende de

muchos otros factores, y un episodio como la posible extinción en masa de los dinosaurios al final del Periodo Cretácico quizá no reunió todas las condiciones tafonómicas requeridas para dejar un registro fósil abundante.

Hay pocas dudas acerca de que el registro también incluye grandes muestras de acumulación lenta de restos. Las dos fuentes de evidencia fósil, catastrófica y paulatina, tienen consecuencias muy diferentes para los estudios evolutivos. Los organismos cuyo mejor registro se conserva mediante eventos de mortalidad masiva, constituyen muestras de un solo momento, como fotografías instantáneas, a menudo con períodos largos de tiempo intermedio entre ellas. Los organismos que dejan registros paulatinos ofrecen muestras más continuas. La cantidad de tiempo que puede estar representada en esas muestras afecta de manera significativa las interpretaciones de los patrones evolutivos como “puntuados” o “graduales,” porque las

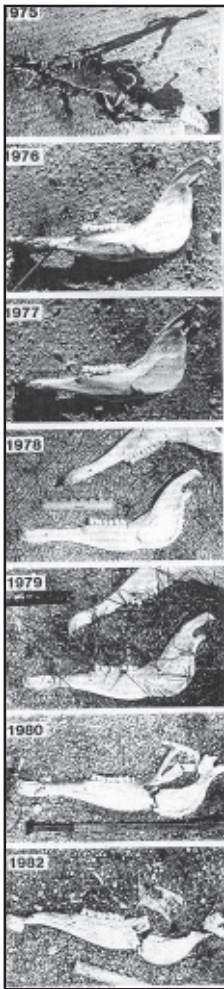


Figura 1. La desintegración de un hueso durante un periodo de siete años, ilustra algunos de los procesos que destruyen a los restos orgánicos, pero que también dejan marcas distintivas que pueden permitir la identificación de dichos procesos. Este gnú se fotografió primero unas cuantas horas después de su muerte. La mandíbula (con longitud aproximada de 30 cm) se separó del resto del esqueleto en el primer año, y se le puede observar sufriendo los efectos de la exposición al sol, la lluvia, las tormentas de polvo y el pisoteo de otros organismos, en el Parque Nacional Amboseli en Kenia. La destrucción de la colágena cerca de la superficie ósea provoca descamación y astillamiento, pero los principales procesos responsables de la desintegración final son el pisoteo y el crecimiento de plantas al rededor de la mandíbula. Los restos de vertebrados que escapan a la destrucción por estos procesos, generalmente a través de enterramiento rápido, eventualmente pueden ser recuperados como fósiles. (Fotografía de la autora).

muestras más continuas parecen mostrar cambios graduales y las muestras instantáneas indican cambios puntuados, repentinos, independientemente de sus patrones originales subyacentes.

Aunque los paleontólogos en general, y los paleoecólogos en particular, han apreciado la diferencia entre estos dos tipos de información en el registro fósil, se ha trabajado relativamente poco en las implicaciones teóricas que esto tiene para los estudios evolutivos. Hasta hace poco tiempo han empezado a aparecer en la literatura algunas discusiones sobre la cantidad de tiempo representada en las muestras fósiles (Schindel, 1982; Sadler & Dingus, 1982; Behrensmeier, 1982a; Gingerich, 1983). Otros tipos de tanatocenosis (asociaciones de muerte), como los cadáveres que son acumulados por depredadores y carroñeros, o aquellas que se deben a la repetición de eventos en pequeña escala, como tormentas o inundaciones, tienen diferentes implicaciones para los estudios evolutivos y paleoecológicos, y requieren mayor investigación.

Cuando un organismo muere y sus restos se acumulan, ya sea por eventos paulatinos o catastróficos, generalmente se establece una competencia intensa entre otros organismos por los nutrientes almacenados en su cuerpo. Esto, combinado con el intemperismo físico y la disolución de las partes duras, lleva pronto a la destrucción (como se ilustra en la Fig. 1) a menos que los restos sean enterrados rápidamente (Behrensmeier, 1978). Un mecanismo de enterramiento rápido es la revoltura y mezcla del sustrato que llevan a cabo los organismos excavadores. En ambientes marinos, los restos de moluscos no excavadores, peces y otros organismos pueden ser enterrados en el sustrato y en la superficie del suelo, el mismo proceso ayuda a enterrar los huesos. Por supuesto, los animales que deliberadamente entierran huesos o tienen escondites bajo la tierra o en cuevas -perros, hienas y hasta seres humanos- aumentan la probabilidad de que se preserven sus alimentos preferidos. El pisoteo del lodo blando alrededor de los charcos o a lo largo de las orillas de los lagos también puede conducir al enterramiento rápido de cualquier objeto que sea pisoteado.

Estos mecanismos contrastan con la imagen popular del enterramiento, concebido como una acumulación lenta de sedimento por períodos largos de tiempo, una precipitación que gradualmente cubre los restos orgánicos. Esta forma de enterramiento ocurre en efecto, sobre todo en las profundidades del océano, pero en muchos casos la preservación por enterramiento lento no podría contrarrestar las rápidas tasas de destrucción y reciclaje orgánico

Los restos que no se entierran poco tiempo después de la muerte del organismo se ven sujetos a muchos tipos de procesos que tal vez no los destruyan inmediatamente, pero que pueden dejar sus propias marcas en el registro fósil. Las conchas que yacen sobre el piso oceánico típicamente se ven colonizadas por algas calcáreas incrustantes o por briozoarios, y las muestras fósiles

resultantes permiten a los investigadores evaluar la probable importancia de los restos de conchas no enterrados, que actúan como sustratos duros y afectan la estructura de la comunidad antigua (Kidwell & Jablonski 1984). Los huesos y dientes que son arrastrados por los ríos pueden adquirir rastros de abrasión y también presentar agujeros o excavaciones, los cuales muestran que sirvieron como alimento o habitación de larvas de insectos acuáticos, o que fueron parcialmente disueltos en agua acidificada.

La mezcla de diferentes tipos de restos orgánicos indica una historia tafonómica larga y compleja. Algunos sitios fosilíferos bien conocidos, como la Colina del Diente de Tiburón en el sur de California y los Acanuilados Calvert de Maryland, tienen una combinación de restos óseos de mamíferos terrestres y marinos, dientes de tiburón y restos de aves e invertebrados marinos. Estos sitios guardan registro del transporte y mezcla de restos en ríos, estuarios y playas, restos acumulados que provienen de una área muy grande y que se han ido acumulando durante cientos o miles de años.

A menudo los procesos tafonómicos dejan rastros distintivos en los fósiles, los cuales llegan a ser en sí mismos un objeto de estudio. Si se logra identificar el agente o proceso responsable de ciertos rasgos particulares de una asociación fósil, esto indica cuáles sesgos tafonómicos se pueden presentar en el conjunto. Por ejemplo, los puercoespines de Sudáfrica colectan huesos secos y los llevan a cuevas o madrigueras para mastocarlos, al parecer con el propósito de mantener afilados sus incisivos (Brain 1980, 1981). Sus marcas de masticación son distintivas, y los paleontólogos que encuentren huesos fosilizados con tales marcas deben tener en cuenta la posibilidad de que el conjunto de fósiles haya sido creado, al menos en parte, por los puercoespines. Esto llega a ser importante para decidir si los animales representados en el conjunto nos dan una imagen verdadera de la comunidad original, y si el agente que reunió los huesos pudo haber sido una hiena o un antepasado humano, en lugar de un puercoespín. Para los restos con historias tafonómicas simples o complejas, el enterramiento sigue siendo el paso más crítico en el proceso de preservación, y sólo el enterramiento permanente producirá fósiles duraderos. Ésta es una función de los procesos geológicos a gran escala; las cuencas que experimentan una acumulación neta de sedimentos a través del tiempo preservan el registro orgánico, y los intervalos de acumulación de sedimento y erosión determinan en última instancia los tiempos de la preservación fósil y los lapsos entre ellos.

Generalmente se considera que los fósiles “se convirtieron en piedra” debido al reemplazamiento de las partes duras originales por minerales secundarios. Sin embargo, muchos fósiles conservan una gran proporción de sus componentes minerales originales y en algunos casos también quedan restos de las partes blandas. Con frecuencia el carbonato de calcio original en corales y

foraminíferos fósiles está lo suficientemente preservado para permitir el análisis isotópico de la composición del agua en que habitaban estos animales cuando estaban vivos. Los huesos pueden conservar suficiente fosfato de calcio original para permitir el análisis del consumo de estroncio del animal vivo, proporcionando así información acerca de su dieta. Los problemas que dichos análisis presentan, por lo general se deben a la contaminación con minerales nuevos depositados en los espacios porosos, y no a la pérdida de minerales originales.

El proceso de mineralización, o diagénesis, es sumamente variado y está en función de la composición original del organismo, combinada con la química del ambiente donde quedó enterrado el resto. En muchos ambientes químicos - por ejemplo en los suelos altamente ácidos de las selvas tropicales- las partes duras y blandas de un organismo se pueden disolver completamente, produciendo un sesgo diagenético en contra de los organismos ahí enterrados. La pérdida de un fósil puede ocurrir en cualquier momento posterior al enterramiento; muchos se conservan hasta que son expuestos por levantamientos de tierra y erosión, sólo para ser destruidos por la disolución del suelo antes de que algún colector los encuentre. Los cortes que se hacen al construir carreteras, y otras excavaciones humanas a gran escala, son populares entre los paleontólogos porque exponen las rocas por debajo de esta zona de disolución que está en la superficie.

Otros cambios que pueden ocurrir durante la diagénesis incluyen la compresión, distorsión y fragmentación de material esquelético por el peso del sedimento sobreyacente. Los organismos enterrados en lodos o turba, materiales altamente compresibles, pueden preservar menos información útil que aquellos enterrados en arena, debido a la mayor distorsión que se da en los sedimentos más susceptibles a la compresión. La mala preservación es la ruina de muchos de los intentos que realiza el paleontólogo por reconstruir la anatomía de un fósil importante. Por ejemplo, los cráneos de *Sivapithecus*, un homínido del Mioceno de China, se preservaron en lignito (carbón) y están tan aplanados que gran parte de su anatomía craneana interna es inaccesible, al menos por los métodos existentes. En particular la cuestión de la capacidad craneana o el volumen del cerebro, son difíciles de establecer en cráneos que han sido rotos o aplastados (Walker 1980), como es el caso del cráneo de *Ramapithecus* que se muestra en la Figura 2. En contraste, el cráneo de *Australopithecus* ha conservado gran parte de su estructura original porque se llenó con arena durante la fosilización.

De la litosfera a la actualidad

Tradicionalmente los paleontólogos sólo han buscado los especímenes mejor conservados para realizar estudios morfológicos y evolutivos aunque, si no dis-

ponen de otra cosa, también han aprendido a sacar el mayor provecho del material fragmentario. La búsqueda de los fósiles más completos ha resultado en sesgos fuertes hacia aquellos individuos, especies y situaciones de sedimentación que ofrecen la mejor preservación. La mayoría de las colecciones de museos, aunque poseen muchos ejemplos de buena preservación, no pueden ofrecernos datos precisos sobre la composición de las comunidades antiguas. Por ejemplo, a menudo uno no puede estar seguro si la ausencia de una especie en una localidad particular es “real” o se debe al descuido consciente o inconsciente del colector.

Al plantearse nuevas interrogantes en torno a la biología de poblaciones fósiles y en paleoecología, se han hecho esfuerzos por coleccionar muestras no sesgadas en las cuales se recupere todo el material fósil de una localidad nueva, independientemente de que los ejemplares sean grandes o pequeños, estén completos o fragmentados. Esta forma de recolección en afloramientos fosilíferos antiguos puede ayudar a resolver dudas acerca de la presencia o ausencia de una especie.

El nuevo tipo de colecta representa un desafío para los museos, porque su valor radica en las características tafonómicas de todo el conjunto de fósiles y no en las de algunas especies identificables. Generalmente los museos catalogan y almacenan los especímenes de acuerdo a lo que son y no a las características tafonómicas que representan, y así es probable que esta nueva orienta-

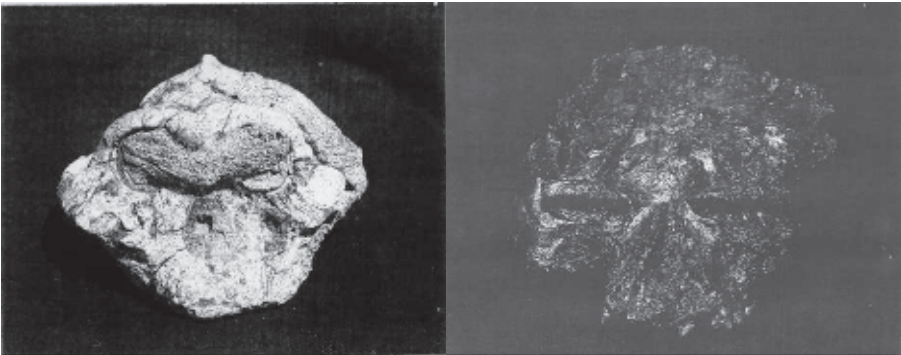


Figura 2. Un extraordinario cráneo de Ramapitécido proveniente de China (izquierda), con una edad aproximada de 8.5 millones de años, se conoce como “el cráneo perfecto” porque está casi completo; sin embargo, debido a que sufrió aplanamiento durante su preservación en un depósito de lignito, será difícil reconstruir sus rasgos morfológicos. La deformación es más notoria en las órbitas oculares, que en la vida del organismo eran más redondas pero ahora se ven casi planos. En cambio el cráneo del *Australopithecus* robusto (derecha), con una edad aproximada de 1.5 millones de años y proveniente de Kenia, no sufrió aplanamiento durante la fosilización porque se rellenó de arena. Las órbitas oculares redondeadas, los arcos supraciliares y la cresta en la parte superior del cráneo (sitio de inserción para los fuertes músculos mandibulares) han conservado su estructura original (Fotografía superior por Margo Crabtree, cortesía de *Science* 84)

ción del trabajo paleontológico produzca algunos cambios en el último de los lugares donde lleguen a descansar los restos orgánicos que han sobrevivido la transición de la biósfera a la litósfera. Las colecciones de los museos con información tafonómica permitirán a los investigadores construir una base de evidencia sólida para entender los procesos de preservación y sus efectos en el registro fósil.

Dado que la tafonomía busca en el mundo actual la información sobre los procesos que transforman los restos orgánicos en fósiles, el estudio de los ambientes recientes y el trabajo experimental en problemas como el transporte de conchas y huesos en el agua, forman parte importante de la investigación tafonómica. Sin embargo, este enfoque tiene sus limitaciones, porque no todos los procesos que han afectado el registro fósil se pueden encontrar en los ecosistemas modernos o reproducirse experimentalmente. Muchos procesos biológicos, e incluso algunos físicos, fueron distintos en épocas pasadas y en sí mismos han evolucionado. Por ejemplo, en los mamíferos, el desarrollo de dientes capaces de triturar huesos tuvo un efecto claro en el grado de conservación de los restos dejados por los depredadores. Parte de nuestra comprensión de los procesos tafonómicos antiguos debe derivarse del examen cuidadoso de las marcas que quedaron en el registro fósil, particularmente en el pasado más distante, donde los análogos recientes tienen un valor limitado (Olson 1980). En muchos casos, es necesario admitir las limitaciones en las muestras fósiles sin poder descifrar los procesos que provocaron sus sesgos tafonómicos.

Temas recurrentes

En paleontología y arqueología se están investigando actualmente diversos problemas tafonómicos. Ya que la tafonomía es un campo relativamente nuevo, y casi toda la investigación paleontológica tiene sus propias consideraciones tafonómicas, no existe aún una síntesis teórica que sea aceptada ampliamente, o un conjunto de problemas tafonómicos “típicos.” Sin embargo, hay varios temas recurrentes que cruzan los límites tradicionales entre disciplinas como la paleontología de invertebrados y la de vertebrados. Estos temas incluyen la identificación de procesos específicos que dejan marcas en los restos orgánicos, las circunstancias que preservan unas especies y no a otras en los conjuntos fósiles, el transporte de los restos orgánicos, y “el tiempo promedio” o la cantidad de tiempo representado en las muestras fósiles. Cada uno de estos casos puede ser ilustrado mediante un ejemplo de la investigación tafonómica actual.

Una de las formas más conocidas de investigación tafonómica es la identificación de procesos o agentes específicos, por medio de las marcas que dejan en los fósiles. Dicho trabajo es importante para revelar sesgos en las

reconstrucciones paleoecológicas, y además puede proveer evidencia acerca de la conducta de organismos extintos -los agentes tafonómicos que modificaron los restos orgánicos. En algunos casos, como el de las marcas de mordedura que un reptil marino extinto dejó en la concha de un amonite similar a *Nautilus* (Kauffman & Kesling 1960), la identidad del agente es muy obvia. Sin embargo, en muchos otros casos la evidencia puede ser ambigua: la rotura generalizada en conchas de amonites puede ser causada por depredadores, por aplastamiento bajo las capas de sedimento o por implosión debida a la presión del agua. El problema principal para identificar un proceso tafonómico es mostrar qué características particulares de un fósil o conjunto de fósiles pudieron haber sido causadas por ese único proceso.

Como agentes tafonómicos, los seres humanos o sus ancestros han estado trabajando por lo menos desde que su comportamiento comenzó a incluir el consumo de carne y el uso de herramientas. Es casi seguro que los primeros homínidos se proveían de carne en formas distintas a como lo hacen otros carnívoros y carroñeros; por tanto deben haber dejado marcas distintivas en los restos óseos. La identificación de estas marcas ha sido objeto de estudio entre quienes investigan los orígenes de la humanidad (Gifford, 1981), porque puede aportar evidencias firmes acerca de la conducta de nuestros primeros ancestros y quizás también la evidencia más antigua de un rasgo distintivo de los humanos: el uso de herramientas. (Ver "Home Basis and Early Hominids" de Richard Potts, en *American Scientist*, julio-agosto de 1984).

Durante algunos años los antropólogos y divulgadores basaron sus hipótesis de conducta violenta entre los antiguos humanos en los conocidos depósitos de huesos rotos en cuevas de Sudáfrica (p. ej., Dart, 1949). Sin embargo, recientemente han habido muchos estudios sobre rupturas óseas provocadas por agentes distintos a los humanos, y está claro que la mayoría, si no es que todas las rupturas, pudieron haber sido causadas por hienas y otros carnívoros o carroñeros que frecuentaban las cuevas. Los patrones de ruptura parecen deberse tanto a las propiedades físicas de los diferentes huesos como al agente que provocó la ruptura (Brain, 1981). Sin embargo, continúa la búsqueda de patrones de ruptura específicos de seres humanos, y es de particular interés en cuestiones tales como, por ejemplo, cuándo fue que los primeros humanos llegaron a Norteamérica (Haynes, 1983).

Actualmente, las marcas de corte en huesos se consideran como evidencia de actividad humana con mayor importancia que las rupturas u otros patrones de daño óseo (Bunn, 1981; Potts & Shipman, 1981; Shipman & Rose, 1983). Existen muchos procesos que dejan marcas similares en los huesos, incluyendo la masticación por carnívoros, el mordisqueo por roedores, los cortes con instrumentos de piedra, de hueso o de metal, el pisoteo y aún la prepa-

ración de especímenes fósiles con excavadores dentales. En un esfuerzo por clasificar estas marcas, con los microscopios óptico y electrónico de barrido se han examinado aquellas que son distintivas y que fueron halladas en una pequeña muestra de huesos fósiles de la Cañada de Olduvai y de la parte oriental del Lago Turkana. Para tener una base de comparación, se examinaron también huesos frescos cortados con diversos tipos de instrumentos afilados. De todas las marcas encontradas, las diminutas estriaciones paralelas que se observan en el fondo de las ranuras parecen provenir solamente del empleo de instrumentos de piedra por seres humanos, y tales rasgos se presentan en huesos fósiles del Pleistoceno temprano, como se muestra en la Figura 3. Los resultados de este trabajo apoyan la idea de que los homínidos de Olduvai y del Lago Turkana (hace 1.9-1.8 millones de años) comían carne, aunque sin duda continuarán las investigaciones acerca de otros procesos que puedan dejar estriaciones microscópicas.

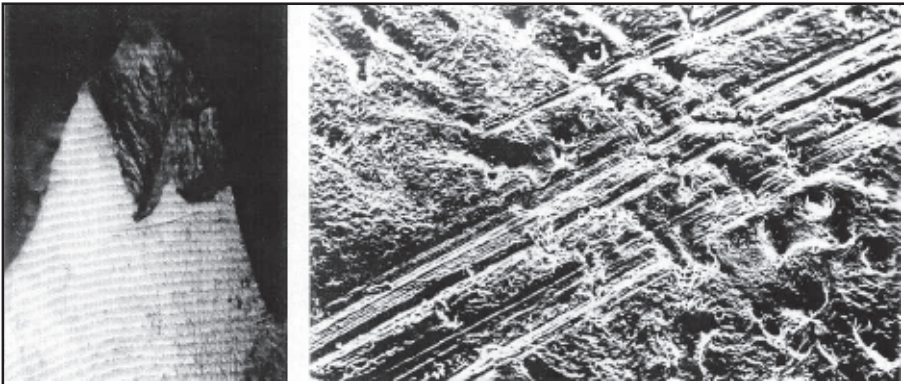


Figura 3. El uso de herramientas de piedra deja una marca característica en los huesos: finas estrías paralelas en el fondo del surco. El hueso en la foto de la izquierda proviene de los depósitos Pleistocénicos de la Barranca de Olduvai en Tanzania y presenta dichas marcas, las cuales se han interpretado como evidencia importante de consumo de carne por parte de los homínidos hace 1.9-1.8 millones de años. La micrografía electrónica de barrido en la imagen de la derecha muestra un acercamiento de esas marcas, hechas en hueso reciente que fue cortado experimentalmente con un instrumento afilado de piedra. (Fotografía cortesía de R. Potts).

Como segundo tema de investigación tafonómica, la preservación diferencial de especies representa un punto de interés fundamental para los paleoecólogos, y también para los estratígrafos, que necesitan apoyarse en sólo unos cuantos fósiles de cada conjunto para establecer correlaciones. Es bien sabido que porciones importantes de las comunidades vivientes originales no quedaron representadas en el registro fósil; un importante artículo de Lawrence (1968) compara comunidades actuales y oligocénicas de ostras marinas, y calcula que se ha perdido 75% de la información acerca de la comunidad de

especies oligocénicas. La parte que falta incluiría formas planctónicas y de cuerpo blando, que fueron destruidas por completo o transportadas lejos del sitio de preservación. Así, el subconjunto de organismos que forman la asociación fósil se usa para la reconstrucción paleoecológica a sabiendas que se trata sólo de una pequeña porción de la comunidad original.

Ciertos ejemplos espectaculares de preservación en el registro geológico incluyen a los organismos de cuerpo blando y nos muestran lo que falta en los conjuntos fósiles más típicos, que sólo contienen partes mineralizadas. Uno de los ejemplos más notables es la fauna de la Lutita Burgess, un conjunto de organismos de cuerpo blando y otros con partes duras, que representa la vida marina de hace aproximadamente 530 millones de años.

Los animales incluyen trilobites, braquiópodos, gusanos, esponjas, crustáceos, moluscos primitivos, medusas, los cordados más antiguos, así como numerosos artrópodos y otros organismos con morfologías misteriosas. En la lutita se encontraron cuerpos completos, incluyendo partes delicadas como las antenas, preservados en forma de delgadas películas de aluminosilicato y de carbón. Con base en este material se han identificado unas 150 especies, aproximadamente la mitad de ellas corresponde a organismos de cuerpo blando (principalmente artrópodos) que son exclusivos de este conjunto fósil. La lutita se presenta a lo largo de una pendiente rocosa en Columbia Británica; la zona fosilífera tiene aproximadamente 10 metros de espesor, pero muchos de los restos mejor conservados se encontraron en una unidad cuyo espesor es menor a 1 metro (Whittington 1971, 1980). La Figura 4 muestra dos fósiles y una reconstrucción paleoecológica de esta comunidad marina del Cámbrico.

Las circunstancias que condujeron a esta preservación han sido estudiadas con mucha atención. Aunque las discusiones que se han publicado no emplean la palabra "tafonomía," son buenos ejemplos de cómo los paleontólogos reconstruyen la historia tafonómica de una asociación fósil que carece de análogos modernos. La mayoría de los autores está de acuerdo en que el depósito se formó en un sitio donde la base de un arrecife se unió con los abanicos submarinos que delimitaban depresiones de agua estancada, venenosa para la mayoría de los organismos aeróbicos. Entre el arrecife y el agua anóxica había una zona inclinada cuyo sustrato lodoso sirvió de sustento a una rica fauna marina. El deslizamiento del lodo inestable arrastró consigo organismos vivos y material esquelético hacia la zona anóxica, donde la muerte y el enterramiento probablemente ocurrieron en forma instantánea. No hubo oportunidad para que los carroñeros actuaran sobre los restos, y el ambiente químico del lodo evitó la acción bacteriana, preservando así las partes duras y blandas sin desintegración. Los cambios subsecuentes tuvieron que ver principalmente con la compresión de los restos (Morris & Whittington, 1979; Whittington, 1980).

La reconstrucción de los organismos requiere una cuidadosa excavación de las delgadas películas que forman las impresiones corporales, seguida del estudio bajo el microscopio. El mismo animal puede verse muy diferente, dependiendo de la orientación de su cuerpo durante la compresión. A fin de evitar confusiones o identificaciones erróneas se han desarrollado métodos especiales para reconstruir animales “en volumen” a partir de las impresiones bidimensionales de sus cuerpos (Briggs & Williams, 1980). Tales técnicas ayudan a eliminar un sesgo tafonómico que podría resultar en la designación de un número de especies mayor al que en realidad estuvo presente en la comunidad. La distorsión es un problema recurrente en todas las ramas de la paleontología.

Para el caso de la fauna de Burgess, existen otros problemas tafonómicos involucrados en la reconstrucción paleoecológica de esa comunidad marina original. Dado que los organismos fueron transportados al lugar de enterramiento, en vez de quedar enterrados donde habían vivido, es difícil recrear sus asociaciones reales de vida, así como sus hábitats. De hecho, la reconstrucción que se muestra en la figura 4 combina taxa provenientes de distintas capas del depósito; sus patrones de asociación en vida siguen siendo una suposición. Los distintos modos de vida, ya sea excavador, nadador, o de movimientos activos sobre la superficie del fondo, se deben inferir partiendo de las características morfológicas y no del contexto sedimentario.

Una pregunta importante para los paleontólogos es qué tan bien la fauna de Burgess representa la vida en los mares del Cámbrico. A pesar de una tendencia generalizada en el sentido de considerarla como una fauna rara, no

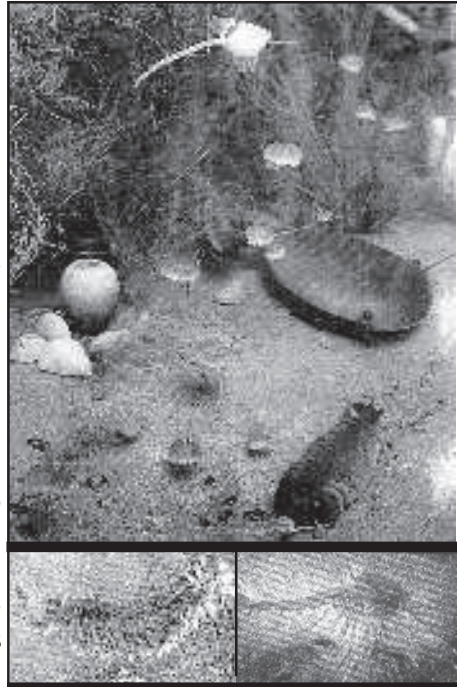


Figura 4. Reconstrucción paleoecológica de la vida de los mares del Cámbrico, hace 530 millones de años, basada en el registro único preservado en la Lutita Burgess de Columbia Británica. Las dos fotografías pequeñas muestran a organismos de cuerpo blando tal y como aparecen en la lutita, *Waptia fieldienis* (arriba) y *Opanibia regalis* (abajo). Aunque éstos organismos, y los otros que se muestran en la reconstrucción, fueron enterrados juntos, probablemente no vivieron en el mismo lugar. En vida, los diversos taxa habitan diferentes nichos en el mar, y los procesos tafonómicos los llevaron al mismo lugar de enterramiento. (Fotografías cortesía de C. Clark y la Smithsonian Institution).

representativa, Whittington (1980) ha argumentado que realmente puede ser una buena muestra de la vida marina durante el Cámbrico. Señala que la fauna incluye organismos típicos del Cámbrico con esqueletos mineralizados, y que la gran cantidad de animales de cuerpo blando se puede explicar por las raras circunstancias de enterramiento y preservación. Probablemente muchas comunidades del Cámbrico fueron dominadas por artrópodos y gusanos, pero como éstos rara vez se conservan en el registro fósil, las muestras típicas de organismos con partes duras están sesgadas (como la comunidad de ostras que se mencionó anteriormente) debido a la pérdida de un gran porcentaje de la diversidad original.

El estudio de la historia del transporte -cómo los restos orgánicos pudieron haber viajado del sitio original de muerte hasta su lugar de enterramiento final- es otro tema que se repite en las investigaciones tafonómicas. Los restos durables tienen más probabilidad que los fragmentos delicados de soportar uno o más episodios de movimiento y sobrevivir a ellos para llegar a convertirse en fósiles. Las conchas pueden ser transportadas por gaviotas, olas o corrientes de marea; los huesos son movidos por depredadores, por acción de los arroyos o aún (en el caso de los huesos de roedores) por las hormigas (Shipman & Walker, 1980). Mientras más durables sean los restos, y mientras más tiempo permanezcan al descubierto antes de ser enterrados, más compleja será la historia de su transporte. Así, las rayaduras en huesos debidas al pisoteo pueden ser borradas por una fase subsecuente de transporte en un arroyo arenoso. Finalmente, los restos pueden llegar a convertirse en guijarros redondeados de hueso o de concha, perdiendo así toda evidencia de los procesos anteriores debido a la acción desgastante del agua, el viento y los sedimentos.

Para muchas muestras fósiles compuestas de restos fragmentarios, cierto grado de transporte parece ser la regla y no la excepción. Los restos más resistentes de los vertebrados, como mandíbulas, dientes y huesos de los pies, pueden sobrevivir varias fases de transporte, primero pueden ser movidos por las tormentas a una planicie de inundación, para ser enterrados a poca profundidad y luego quedar expuestos de nuevo por efectos de la erosión, para finalmente caer a un río y ser arrastrados por la corriente (Behrensmeyer, 1982b). Dado que los huesos frescos están llenos de espacios porosos, son relativamente ligeros, y aún algunos huesos grandes pueden ser movidos por corrientes moderadas de 30 a 50 cm/s. Así, se puede asumir con seguridad que la mayoría de los huesos encontrados en los cauces de los ríos o en depósitos de playa, han sido transportados y no se enterraron en el sitio donde murió el animal.

Los huesos son objetos transportables, pero difícilmente se les puede comparar con el polen, uno de los restos orgánicos que más fácilmente se dispersa. El polen y las esporas vegetales son de gran importancia para las reconstrucciones paleoecológicas del Mesozoico y del Cenozoico, y los

palinólogos continuamente enfrentan el problema de saber qué significan sus muestras en términos de los patrones originales de la vegetación. La presencia, ausencia y abundancia relativa de especies de flores depende de con cuánta facilidad puede ser desplazado el polen, cuánto produce una especie, qué tan lejos puede estar la muestra del lugar donde crecía la especie, y cómo era el ambiente de depósito.

Quizá porque el transporte es un problema tan obvio para los palinólogos es que se han hecho esfuerzos considerables para comprobar la relación entre vegetación reciente y el polen que se halla en la superficie del suelo, en pantanos y en lagos (p. ej., Davis *et al.*, 1975; Webb *et al.*, 1978; Jacobson & Bradshaw 1981; Heide & Bradshaw, 1982). Estos trabajos han puesto en claro que las muestras de pantanos corresponden muy bien a la vegetación local, pero que las muestras de lagos son altamente variables, pues dependen principalmente del aporte de los afluentes. Los palinólogos trabajan con muestras de pantanos cuando pueden, y aceptan las limitaciones en la interpretación de la ecología local cuando se ven forzados a emplear zonas lacustres.

Conocer la historia del transporte de un conjunto fósil, ya sea polen, huesos, conchas u otro restos, permite especificar la resolución espacial de la muestra. Tal información es crucial para determinar, por ejemplo, si los huesos representan animales de una área tan pequeña como un hábitat local o tan grande como una cuenca de drenaje entera. A veces los restos transportados son depositados en hábitats en el fondo del mar durante una tormenta, y la mezcla faunística resultante debe ser separada, si lo que se busca es reconstruir con precisión la comunidad original.

Un cuarto tema recurrente en tafonomía es el tiempo promedio, o el problema de saber cuánto tiempo representa una muestra fósil. A menudo los paleontólogos emplean la palabra “contemporáneo” para describir organismos que vivieron “al mismo tiempo.” Pero en la década pasada se han dado cuenta de que la precisión de esta importante aseveración puede variar mucho, dependiendo de las circunstancias de muerte y enterramiento, y del tiempo promedio que representa la muestra fósil. Los conjuntos que son producto de un evento catastrófico natural contienen organismos que vivieron en el mismo instante de tiempo, pero muchos otros combinan los restos de años, de cientos de miles o de millones de años. Tales conjuntos plantean problemas a los paleoecólogos y a los morfólogos por igual, porque las muestras pueden incluir especies e individuos que vivieron durante lapsos de tiempo mucho más largos de los que se pueden observar y medir en los ecosistemas modernos.

El tiempo promedio se puede observar en los procesos tafonómicos que afectan a los huesos de vertebrados terrestres en sistemas fluviales. Los huesos que hoy se encuentran en los ríos de Wyoming incluyen a muchos que

han sido erosionados de la márgenes y que cayeron al cauce del río; allí se habrían mezclado con otros huesos derivados de esqueletos que se encontraban en las planicies de inundación (Behrensmeyer, 1982b). Los especímenes erosionados de las márgenes incluyen, por ejemplo, los restos de *Bison* (como se muestra en la fig. 5), una especie que localmente ha estado extinta por casi un siglo. Así, en el futuro, una muestra fósil de estos ríos representaría al menos 100 años de tiempo en promedio, y mezclaría los registros de la comunidad de vertebrados en Wyoming.

Como otro ejemplo, el río South Platte en el noreste de Colorado mezcla huesos de mamíferos extintos del Pleistoceno, como el camello y el perezoso, con huesos de gatos domésticos y de res; en este caso el tiempo promedio es de al menos 10,000 años. Los huesos más antiguos por lo general están parcialmente mineralizados pero en muy buenas condiciones, y de hecho, si todos los huesos fueran enterrados y posteriormente mineralizados, probablemente no sería posible distinguir entre los componentes más antiguos y los más recientes. Tales ejemplos son una advertencia, en el sentido de que los restos de vertebrados que se encuentran en el mismo depósito de canal tal vez no representen animales que interactuaron en los ecosistemas del pasado (Behrensmeyer, 1982a; Behrensmeyer & Schindel, 1983).

Los cuatro temas de investigación discutidos aquí representan sólo parte de la actividad actual en el campo de la tafonomía, pero ilustran cómo ésta puede proveer nuevas evidencias acerca de la historia de la vida, así como alertar a los investigadores en lo relativo a la pérdida de información y los sesgos en el registro fósil. Este papel dual de la tafonomía se está extendiendo rápidamente. Por otro lado, mientras más se aprende acerca de los procesos tafonómicos, se aprecia con mayor claridad que éstos pueden influir también en el curso de la evolución misma, dado que los organismos que pueden utilizar eficazmente los restos orgánicos tienen una ventaja selectiva en ciertas circunstancias evolutivas (Behrensmeyer & Kidwell, no publicado).

El registro fósil aporta la historia a largo plazo de procesos (biológicos)



Figura 5. El cráneo de un bisonte, con un cuerno bien visible, es expuesto por la erosión en un banco del Río East Fork en Wyoming. El bisonte ha estado extinto en ésta área desde hace un siglo, pero un vez en el río, el cráneo o las partes de él que han soportado el proceso de erosión, se mezclarán con los restos de otros habitantes más recientes del área. De esta manera, una muestra de fósiles tomados del río nos daría una mezcla de animales que vivieron durante un lapso de tiempo de cien años o más. (Fotografía de la autora).

de corto plazo, y hay muchas preguntas evolutivas que sólo pueden ser resueltas con los fósiles. Una de las contribuciones más importantes que la tafonomía puede hacer en el futuro es alentar más el intercambio entre biólogos y paleontólogos, proporcionando una conceptualización de los fósiles como muestras naturales, una metodología para descifrar cómo estas muestras representan la biología del pasado, y preguntas nuevas que aprovechen la información única que se conserva en el registro fósil.

Referencias

- Behrensmeyer, A.K. 1982a. Time sampling intervals in the vertebrate fossil record. *Proc. Third North Am. Paleont. Conv.* **1**:41-45.
- . 1982b. Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. *Paleobiology* **8**:211-27.
- . 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* **4**:150-62.
- Behrensmeyer, A.K. and S.M. Kidwell. Unpubl. Taphonomy's contributions to paleobiology.
- Behrensmeyer, A.K. and D. Schindel. 1983. Resolving time in paleobiology. *Paleobiology* **9**:1-8.
- Brain, C.K. 1980. Some criteria for the recognition of bone-collecting agencies in African caves. In *Fossils in the Making*, ed. A.K. Behrensmeyer and A. Hill, pp. 108-31, Univ. Chicago Press.
- . 1981. *The Hunters or the Hunted?* Univ. of Chicago Press.
- Briggs, D.E.G., and S.H. Williams 1980. The restoration of flattened fossils. *Lethaia* **14**:157-64.
- Bunn, H.T. 1981. Archaeological evidence for meat-eating by Plio-Pleistocene hominids from Koobi Fora and Olduvai Gorge. *Nature* **291**:574-77.
- Dart, R.A. 1949. The predatory implemental technique of *Australopithecus*. *Am. J. Phys. Antropol.* **7**:1-38.
- Davis, R.B., J.E. Bradstreet, R. Stuckenrath, and H.W. Borns, Jr. 1975. Vegetational and associated environments during the past 14,000 years near Moulton Pond, Maine. *Quatern. Res.* **5**:435-66.
- Efremov, I.A. 1940. Taphonomy: A new branch of paleontology. *Pan-Am. Geol.* **74**:81-93.
- Gifford, D.P. 1981. Taphonomy and paleoecology: A critical review of archaeology's sister disciplines. In *Advances in Archaeological Method and Theory*, Vol. 4, ed. M.B. Schiffer, pp. 365-438. Academic Press.
- Gingerich, P.D. 1983. Rates of evolution: Effects of time and temporal scaling. *Science* **222**:159-61.

- Haynes, G. 1983. Frequencies of spiral and green-bone fractures on ungulate limb bones in modern surface assemblages. *Am. Antiquity* **48**:102-14.
- Heide, K., and R. Bradshaw. 1982. The pollen-tree relationship within forests of Wisconsin and Upper Michigan, U.S.A. *Rev. Paleobot. Palynol.* **36**:1-24.
- Jacobson, G.L., Jr., and R.H. Bradshaw. 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. *Quatern. Res.* **16**:80-96.
- Kauffman, E.G., and R.V. Kesling. 1960. An Upper Cretaceous ammonite bitten by a Mososaur. *Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Michigan* **15**:193-248.
- Kidwel, S.M., and D. Jablonski. 1984. Taphonomic feedback: Ecological consequences of shell accumulation. In *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*, ed. M.J.S. Tevesz and P.L. McCall, pp. 195-248. Plenum.
- Lawrence, D.R. 1968. Taphonomy and information losses in fossil communities. *Bull. Geol. Soc. Am.* **79**:1315-30.
- Morris, S.C., and H.B. Whittington. 1979. The animals of the Burgess Shale. *Sci. Am.* **241**:122-33.
- Olson, E.C., 1980. Taphonomy: Its history and role in community evolution. In *Fossils in the Making*, ed. A.K. Behrensmeier and A. Hill, pp. 5-19. Univ. Chicago Press.
- Potts, R., and P. Shipman 1981. Cutmarks made by stone tools on bones from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature* **291**:577-80.
- Sadler, P.M., and L.W. Dingus. 1982. Expected completeness of sedimentary sections: Estimating a time-scale dependent, limiting factor in the resolution of the fossil record. *Proc. Third North Am. Paleontol. Conv.* **2**:461-64.
- Schindel, D.E. 1982. Time resolution in cyclic Pennsylvanian strata: Implications for evolutionary patterns in *Glabrocingulum* (Mollusca: Archaeogastropoda). *Proc. Third North Am. Paleontol. Conv.* **2**:482a-482e.
- Shipman, P., and J. Rose. 1983. Early hominid hunting, butchering, and carcass-processing behaviors: Approaches to the fossil record. *J. Antropol Archaeol.* **2**:57-98.
- Shipman, P., and A.C. Walker. 1980. Bone-collecting by harvesting ants. *Paleobiology* **6**:496-502.
- Walker, A.C. 1980. Functional anatomy and taphonomy. In *Fossils in the Making*, ed. A.K. Behrensmeier and A.P. Hill, pp. 182-96. Univ. Chicago Press.
- Webb, T.,III, R.A. Laseski, and J.C. Bernabo. 1978. Sensing vegetational patterns with pollen data: Choosing the data. *Ecology* **59**:1151-63.
- Whittington, H.B. 1971. The Burgess Shale: History of research and preservation of fossils. *Proc. First North Am. Paleontol. Conv.* Part 1:1170-201.

— 1980. The significance of the fauna of the Burgess Shale, Middle Cambrian, British Columbia. *Proc. Geol. Assoc.* **91**:127-48.

Texto original en inglés, Taphonomy and the fossil record, tomado de *American Scientist*, volumen 72, noviembre-diciembre, 1984, pp. 558-566.

Los bosques petrificados del parque Yellowstone

Erling Dorf

Se trata de los bosques fósiles más extensos de su clase en el mundo, contienen información abundante acerca de la historia geológica de la región de las Montañas Rocosas y de su clima, hace 55 millones de años.

El cuadrante noreste del Parque Nacional de Yellowstone es una región montañosa muy plegada, situada entre los 1800 y 3300 metros sobre el nivel del mar. Su clima se caracteriza por ser de frío-templado a subártico y sus bosques consisten de coníferas con una pequeña mezcla de árboles con hojas deciduas. Durante la época del Eoceno, que duró de hace unos 60 a hace 40 millones de años, esta misma área presentaba un aspecto notablemente diferente, con una serie de valles ribereños anchos y planos, separados por colinas de suave pendiente. La elevación promedio era entre 600 y 1200 metros y el clima variaba de cálido-templado en las colinas a subtropical en los valles. La precipitación pluvial probablemente oscilaba entre 1270 y 1520 mm anuales. En términos generales, la composición de los densos bosques en las tierras bajas era el reverso de lo que

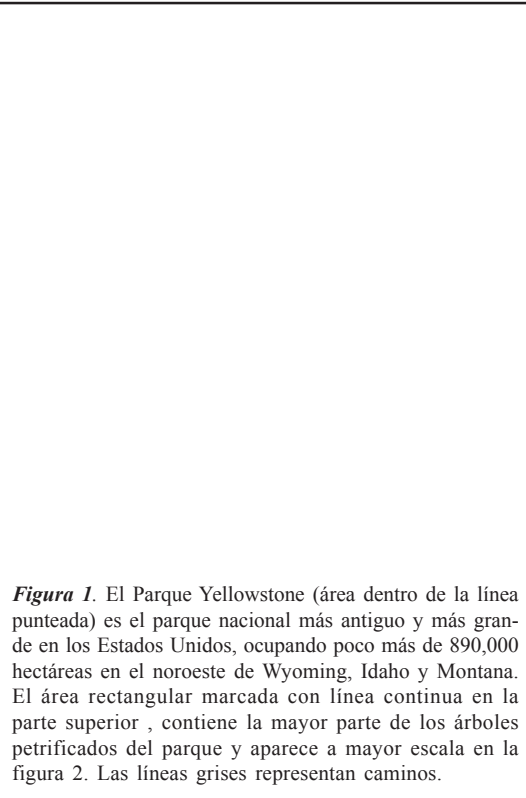


Figura 1. El Parque Yellowstone (área dentro de la línea punteada) es el parque nacional más antiguo y más grande en los Estados Unidos, ocupando poco más de 890,000 hectáreas en el noroeste de Wyoming, Idaho y Montana. El área rectangular marcada con línea continua en la parte superior, contiene la mayor parte de los árboles petrificados del parque y aparece a mayor escala en la figura 2. Las líneas grises representan caminos.

es actualmente, es decir, dominaban los árboles con hojas deciduas y las coníferas eran minoría.

Estos y muchos otros detalles de las condiciones geológicas, climáticas y botánicas que prevalecieron en la región durante el Eoceno, se han preservado por una serie notable de eventos que transformaron los antiguos bosques en bosques petrificados. La primera etapa en esta transformación fue repentina y catastrófica. Las erupciones volcánicas al este y noreste de los límites actuales

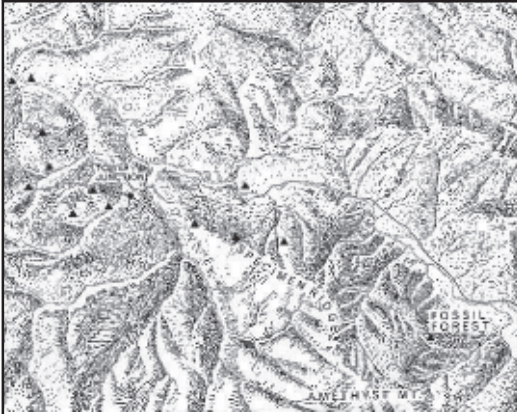


Figura 2. En este mapa, los triángulos negros indican los sitios principales en donde se han descubierto los árboles petrificados y otros restos de plantas fosilizadas. El "Bosque Fósil" está en la parte inferior derecha.

del Parque Yellowstone cubrieron los valles circundantes con rocas, cenizas y otros materiales que se acumularon gradualmente por varios años, hasta que al final del periodo de actividad volcánica, los bosques en los valles se hallaban enterrados a una profundidad promedio de 3 a 4.5 metros. Después de unos 200 años comenzó a crecer un nuevo bosque sobre la capa desolada de depósitos volcánicos. Mientras tanto, las aguas subterráneas cargadas de minerales habían comenzado

el largo proceso de transformar en roca los troncos de los árboles sepultados. Hoy, muchos millones de años después, la matriz volcánica que rodeaba a los troncos enterrados ha sido erosionada en diferentes lugares, dejando al descubierto los restos petrificados de los árboles antiguos, que permanecen erguidos en el lugar exacto donde originalmente crecían los árboles.

Tan solo esta preservación notablemente fortuita puede ser suficiente para hacer de los bosques petrificados del Parque Yellowstone algo extremadamente valioso para los paleobotánicos. El famoso "bosque petrificado" en la región del Desierto Pintado, en el este de Arizona, en realidad no es un bosque. Los cientos de enormes troncos pétreos que yacen dispersos en todas direcciones en esta región, están lejos del lugar en donde crecieron, ya que fueron transportados corriente abajo hace unos 175 millones de años. Si bien existen algunos otros lugares en el oeste de Estados Unidos en donde los troncos petrificados están aún de pie en su posición original, los bosques fósiles del Parque Yellowstone son por mucho los más extensos de su clase en el mundo, abarcando un área de poco más de 103 km².

Sin embargo, lo que hace a estos bosques aún más extraordinarios es la

evidencia de que, al menos en un sitio, el proceso de sepultamiento y petrificación tuvo lugar no sólo una, sino muchas veces. En un escarpado risco desde el cual se observa el Río Lamar, unos cuantos kilómetros arriba de su confluencia con el Río Yellowstone (Figs. 1 y 2) han quedado expuestas por erosión no menos de 27 capas distintas de árboles petrificados. Estas capas, con un espesor total cercano a los 360 metros, representan periodos alternados de actividad volcánica violenta y de bosques creciendo tranquilamente, durante un lapso de unos 20,000 años. Un estudio detallado de los troncos petrificados, de las hojas fosilizadas y de otros restos vegetales en estas capas, ha generado una vasta información acerca del clima y la historia geológica de la región de las Montañas Rocosas durante la época del Eoceno.



Figura 3. *Bosque Fósil* es el nombre común que se le ha dado a este lugar en la ladera noreste de la Montaña Amethyst, en donde los restos petrificados de no menos de 27 bosques del Eoceno han quedado expuestos a la vista por la erosión. En la página siguiente aparece un dibujo de este lugar.

El “Bosque Fósil” en la vecindad del Río Lamar y otros grupos de árboles petrificados cercanos, fueron descubiertos en la década de 1870 por W. H. Holmes, un artista, explorador y geólogo. En un reporte al U.S. Geological Survey hecho en 1879, Holmes escribió: “Los troncos blanquecinos de los bosques antiguos...se yerguen en las salientes de la montaña como las columnas de un templo en ruinas.” Holmes pudo contar “diez o más bosques sepultados” los cuales ilustró en un dibujo que acompañaba su reporte. En los últimos años, mis estudiantes de la Universidad de Princeton y yo, hemos visitado el lugar en muchas ocasiones y nuestras investigaciones han añadido 17 capas de bosque a las 10 de Holmes; la revisión que hicimos de su dibujo aparece en la figura 5, ver también las figuras 3 y 4.

Los bosques están enterrados en tres tipos diferentes de rocas sedimentarias: (1) conglomerados, o masas consolidadas de guijarros redondeados que posiblemente se acumularon como depósitos de corriente; (2) brechas, o masas similares compuestas principalmente de fragmentos angulosos y que probablemente fueron depositados en el curso de extensos flujos de lodo o deslizamientos de tierra, y (3) tobas, cenizas volcánicas solidificadas que se depositaron directamente de la atmósfera en lagos y arroyos. De estas rocas, únicamente las tobas contienen otros restos vegetales aparte de los

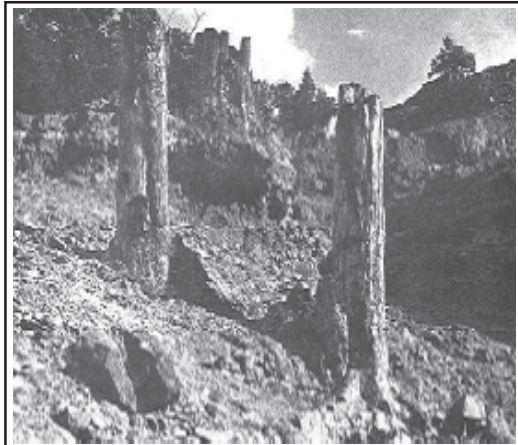


Figura 4. La erosión ha dejado al descubierto estos grandes troncos que permanecen en pie, al remover los depósitos volcánicos que los cubrieron durante el Eoceno Temprano (hace unos 55 millones de años). Estos troncos se encuentran en la ladera norte de la Sierra Specimen. En el extremo inferior derecho de la fotografía se pueden observar las raíces de un ejemplar.

troncos petrificados; estos restos incluyen hojas, helechos, conos, agujas y semillas fosilizados (ver la figura 6). Asociadas a las capas volcánicas fosilíferas están otras capas -algunas de ellas con 300 metros de espesor- de basalto, una lava solidificada oscura y de grano fino. Debido a que la lava estaba caliente al momento de extenderse sobre el terreno, no existen troncos petrificados ni otros restos vegetales en estas capas.

Durante mucho tiempo, los geólogos han sospechado que los sedimentos volcánicos se depositan mucho más rápido que otros sedimentos. Nosotros pudimos confirmar esta sospecha al calcular la tasa de depósito de las capas fosilíferas en la región del Río Lamar. Observamos que cada uno de los 27 bosques en estas capas fue sepultado por una sola emisión de cenizas volcánicas. También sabemos, a partir de las erupciones volcánicas más recientes en México, que un nuevo bosque comienza a crecer sobre sedimentos volcánicos cerca de 200 años después de que se depositó el sedimento. Al contar el número de anillos anuales de crecimiento en los tocones enterrados, pudimos también estimar la edad de cada uno de los bosques al momento de su sepultamiento. En algunos casos encontramos hasta 500 de estos anillos de crecimiento. A partir de estos datos pudimos calcular que la totalidad de los 360 metros de sedimentos expuestos en este lugar pudieron haberse depositado en un periodo de unos 20,000 años. Esto equivale a cerca de 1.9 cm al año, una tasa de depósito 100 veces más rápida que la estimada para los sedimentos arenosos o

lodosos en aguas someras de la misma edad en la región costera del Golfo, en el sureste de Norteamérica.

Los mecanismos involucrados en la preservación de las plantas fósiles en los sedimentos volcánicos varían considerablemente. Actualmente se sabe

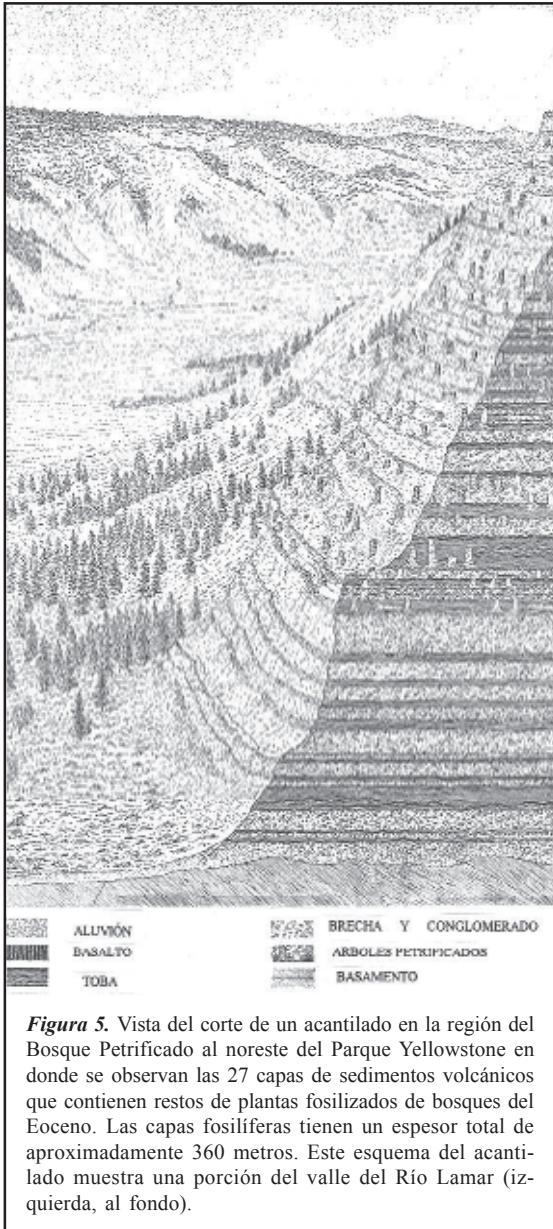


Figura 5. Vista del corte de un acantilado en la región del Bosque Petrificado al noreste del Parque Yellowstone en donde se observan las 27 capas de sedimentos volcánicos que contienen restos de plantas fosilizados de bosques del Eoceno. Las capas fosilíferas tienen un espesor total de aproximadamente 360 metros. Este esquema del acantilado muestra una porción del valle del Río Lamar (izquierda, al fondo).

que en la mayoría de los casos, el proceso de petrificación que transforma a los troncos sepultados en roca, es muy distinto a la explicación que se encuentra en los libros de texto antiguos, donde se habla de un “reemplazamiento molécula por molécula” de los materiales vegetales por materia mineral. En 1927 Ruth N. St. John de la Universidad de Cornell demostró que, por lo general, la materia mineral únicamente rellena los huecos dentro de las células vacías de la madera. Durante el proceso, las paredes celulares duras de la madera comienzan a rodearse de la materia mineral petrificante. Esto preserva incluso los detalles microscópicos más delicados de la madera original (figuras 7 y 8).

En la región del Parque Yellowstone el mineral petrificante es casi siempre sílice, o cuarzo (SiO_2), el cual provino de los sedimentos volcánicos y fue conducido hasta los árboles enterrados por el agua subterránea, la cual probablemente estaba caliente. En la superficie pulida de un pedazo de madera petrificada de la región, se puede disolver el sílice su-

mergiendo cuidadosamente la muestra en ácido fluorhídrico; esto expondrá un residuo en relieve de la madera embebida, cuya estructura celular original generalmente se encuentra muy bien preservada. Es común que la madera original conserve su forma y consistencia lo suficientemente bien para ser cortada con una cuchilla o seccionada en láminas para su estudio, exactamente de la misma manera en que se prepara la madera ordinaria. Las secciones pueden cortarse también directamente a partir de la madera petrificada (ver figura 9).

Las hojas fosilizadas y otros restos frágiles de plantas no se preservaron por los procesos de petrificación. En lugar de ello, el enterramiento rápido

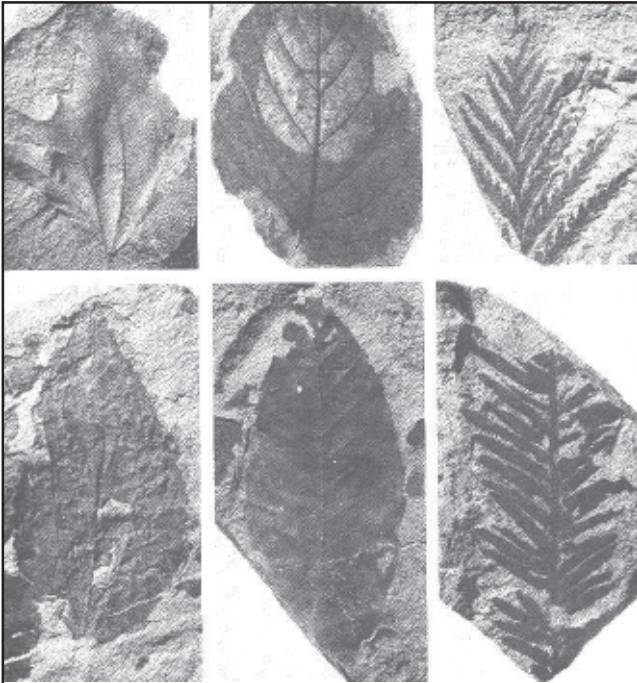


Figura 6. Seis especies extintas de plantas nativas de los bosques en la región de Yellowstone durante el Eoceno están representadas por los fósiles en estas fotografías. En el extremo superior izquierdo está la impresión de una hoja de una especie extinta de sicomoro, el árbol más abundante en los bosques del Eoceno. Arriba en el centro está la hoja de una vid extinta. Arriba a la derecha está un helecho relacionado con el culantrillo actual. Abajo a la izquierda está la hoja de un árbol relacionado con el raro árbol katsura de China. Abajo en el centro está una hoja del árbol meliosma, cuyos parientes actuales más cercanos están restringidos a los bosques tropicales y subtropicales. Las agujas de abajo a la derecha son de un pariente antiguo del árbol de la secoya actual. Todos estos fósiles, excepto la hoja de sicomoro, contienen restos de las substancias vegetales originales y se conocen como compresiones.

de estos materiales en ceniza volcánica fina impidió su putrefacción, preservándolos tanto en forma de compresiones, en las cuales parte de la materia vegetal original aún está presente, o de impresiones finas sobre los sedimentos (figura 6). (Los restos fosilizados de animales son extremadamente raros en los depósitos volcánicos de Yellowstone, debido probablemente a que los animales son capaces de migrar fuera de la región volcánica tan pronto como la proporción de ceniza y polvo en el aire dificulta la respiración.)

Hasta ahora hemos podido identificar más de 100 especies diferentes de plantas en las capas

fosilíferas a lo largo del valle del Río Lamar. De estas, cerca de una cuarta parte son coníferas, helechos y otras plantas sin flores. Las tres cuartas partes restantes son varias especies con flores, predominantemente árboles con hojas deciduas. Las especies más numerosas de este tipo de árboles en los bosques del Eoceno fueron aparentemente sicomoros de hojas grandes, nogales, magnolias, castaños, robles, secoyas, maples y cornejos. Los parientes vivientes más cercanos de la mayoría de estas especies viven en bosques cálidos-templados a subtropicales, como los que se encuentran en el sureste de los Estados Unidos. También son bastante comunes las especies de higueras y laureles, cuyos parientes actuales más cercanos viven principalmente en bosques tropicales. Especies exóticas, cuyos descendientes ya no se encuentran en América del Norte, incluyeron a parientes antiguos del árbol oriental katsura, a los árboles asiáticos chinkapin y al “árbol del pan”. Entre las especies menos abundantes estuvieron los helechos trepadores, los pinos, jaboncillos, nogales americanos, arrayanes, olmos y sauces.

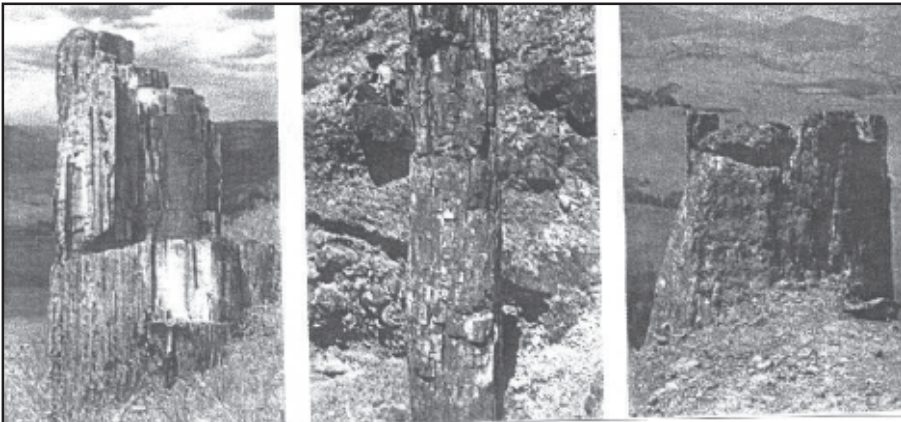


Figura 7. Todos los troncos de árboles petrificados fueron fotografiados en la vecindad de la Sierra Specimen en el noreste del Parque Yellowstone (ver mapa). El tocón de pino (izquierda) está en la ladera norte del cerro. El sicomoro (al centro) ha quedado libre de los materiales volcánicos circundantes. El tocón de secoya (derecha) es uno de los de mayor diámetro en el área, con una circunferencia de aproximadamente 4.8 metros.

La suposición acerca de las condiciones climáticas que prevalecieron en esta región durante la época del Eoceno están basadas en que estas especies de plantas fósiles pudieron haber tenido los mismos requerimientos climáticos generales que sus parientes actuales. Así concluimos que el clima del Eoceno en la vecindad de lo que hoy es el Parque Yellowstone fue esencialmente similar al que prevalece hoy en la región costera del Golfo, en el sureste de Norteamérica. El cambio de un clima húmedo, casi subtropical, a las actuales condiciones frío-templadas a subárticas, probablemente fue resultado de un amplio enfriamiento

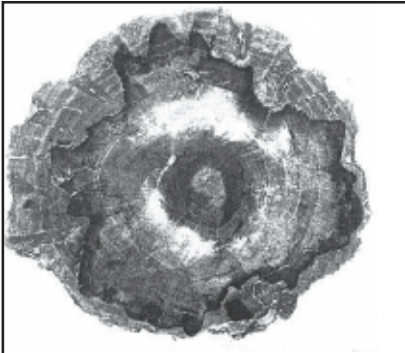


Figura 8. En esta fotografía se muestra, con un ligero aumento, el corte transversal de una rama petrificada de un género extinto de pino, *Pityoxylon*. Las coloraciones son causadas por impurezas en el mineral petrificante (sílice) y por carbón residual de la madera original.

ellas datan ya sea de la parte tardía del Eoceno Temprano o de la parte temprana del Eoceno Medio (hace aproximadamente 55 millones de años). El lapso de tiempo que abarca este intervalo es probablemente menor a un millón de años.

¿Es probable que en la región del Parque Nacional de Yellowstone se inicie de nuevo una actividad volcánica similar a la que produjo estos bosques fósiles?

Recientemente, F.R. Boyd de la Institución Carnegie, ha presentado nuevas evidencias que indican que el último derrame de lava en esta región ocurrió durante el Pleistoceno, probablemente hace menos de 100,000 años. En los últimos años, la actividad continua de géiseres, fuentes de aguas termales y otros fenómenos hidrotermales, así como los temblores recurrentes, sugieren que la actividad volcánica en la región del Parque Yellowstone está latente y se puede reanudar en cualquier momento.

global acompañado por un levantamiento gradual de toda el área de las Montañas Rocosas hasta los 2100 metros durante los últimos 40 millones de años.

Nuestro estudio de las especies de plantas fósiles de las rocas volcánicas de Yellowstone nos ha permitido también determinar, con mayor exactitud que antes, la edad de estas rocas. Al compararlas con especies fósiles conocidas de diferentes partes del mundo, hemos encontrado que

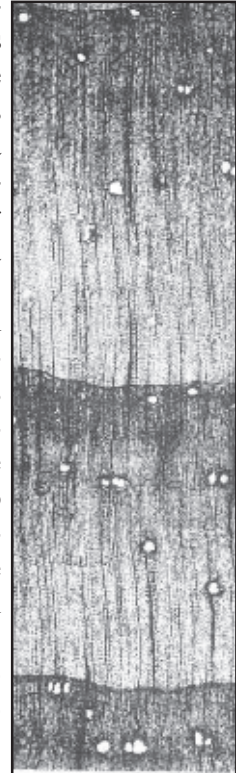


Figura 9. La estructura celular de una pieza petrificada de madera de pino extinto está excepcionalmente bien preservada en esta sección transversal. Las bandas horizontales oscuras son anillos de crecimiento anuales. La sección fue cortada directamente de la madera petrificada, con una sierra de diamante

Bibliografía:

Cenozoic Stratigraphy and Structural Geology, Northeast Yellowstone National Park, Wyoming and Montana. Charles W. Brown in *The Geological Society of America Bulletin*, Vol. 72, No. 8, pages 1173-1193; August, 1961.

Fossil Flora of the Yellowstone National Park. Frank Hall Knowlton in *United States Geological Survey Monographs*, Vol. 32, Part 2, pages 651-791. Government Printing Office, 1899.

Tertiary Fossil Forests of Yellowstone National Park, Wyoming, Erling Dorf in *Geological Society Guidebook of the Eleventh Annual Field Conference*, 1960.

Texto original en inglés, *The petrified forest of Yellowstone Park*, tomado de: *Scientific American*, Abril, 1964, Volumen 210, No. 4, pp. 106-114

Historia del clima de la Tierra

Rhodes W. Fairbridge

¿Cómo reconstruye un historiador la historia clásica? Principalmente a partir de documentos escritos. ¿Y cómo lleva a cabo su trabajo un prehistoriador? Utiliza cabezas de hachas de pedernal, puntas de flechas, o los relictos o ruinas de campamentos y asentamientos humanos antiguos; en ambos casos *se reconstruye*, verbal o artísticamente, *la imagen* de un tiempo antiguo, su población, su ecología, su cultura y su paisaje.

Pero, ¿cómo reconstruye un geólogo las imágenes de la remota antigüedad, no sólo de hace unos cuantos miles de años, sino de millones? Golpea con el martillo las rocas, cava, hace pozos profundos, emplea instrumentos geofísicos. Puede coleccionar datos suficientes con los cuales traza mapas geológicos detallados que representan una imagen tridimensional de las rocas de la corteza terrestre. Puesto que los mapas geológicos indican por medio de claves de color las edades de las rocas así como su litología, el mapa representa objetos en cuatro dimensiones; la cuarta, que es el tiempo, se deduce de la lectura de la clave.

Esta compleja documentación no le dice nada al observador casual. ¿Qué sabemos realmente de la vida, de los tiempos y de la geografía de las edades geológicas mismas, que están representadas por las rocas, los minerales, los fósiles, y que han sido sintetizadas en esos mapas bellamente coloreados, pero mudos al fin?

En el Antiguo Testamento, en el libro de Job, se puede leer: “Háblale a la Tierra y ella te enseñará”. Para el



Figura 1. Representación de un conjunto de jirafas; su antigüedad va de 5,000 a 13,000 años, se encontró en la segunda catarata del río Nilo donde hoy el clima es demasiado árido para estos animales.

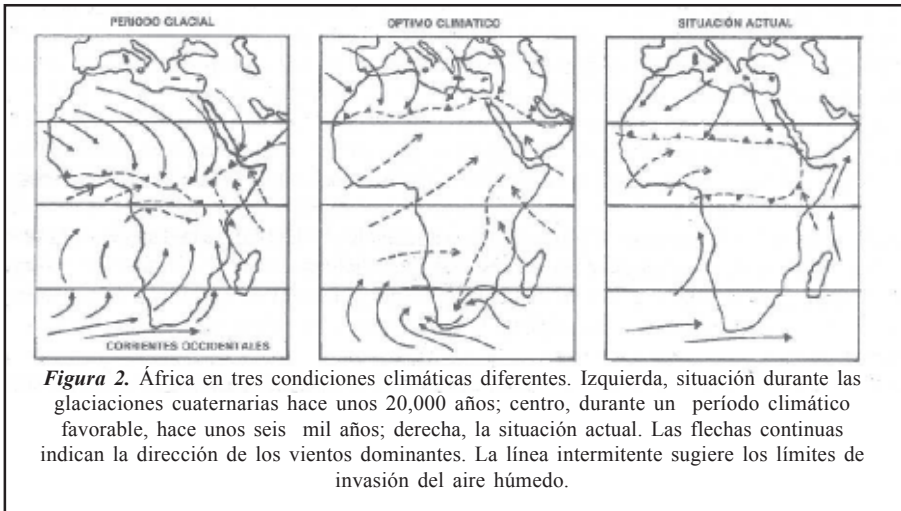
geólogo entrenado, las piedras y los fósiles realmente hablan. En la actualidad los geólogos conceden mucha atención a la reconstrucción de imágenes lógicas y coherentes de cada una de las etapas de la historia de la Tierra, interpretaciones descriptivas y pictóricas de la paleogeografía de cualquier momento dado de nuestra inmensa evolución.

La paleoclimatología es una de las ciencias que generalmente estudian los geólogos, aunque también, en cierto grado, la estudian los petrólogos, botánicos y zoólogos, y en algunas ocasiones también los físicos y meteorólogos. Del mismo modo que la climatología moderna se apoya en el análisis estadístico de las observaciones directas y en los métodos instrumentales de la meteorología, el estudio de los climas del pasado remoto requiere del análisis estadístico de las deducciones indirectamente obtenidas de los llamados “indicadores climáticos”. Por ejemplo, si se encuentran hojas de palma fosilizadas en Groenlandia, se puede concluir que antiguamente el clima fue más caliente. Si se encuentran huesos de reno en alguna cueva de Francia central, se concluye que ahí el clima fue alguna vez más riguroso.

Estas deducciones cualitativas pueden ser llevadas a una mayor precisión mediante diversos refinamientos. Por ejemplo, comparando los rangos ecológicos de animales y plantas de la antigüedad con los de la época moderna, agrupándolos convenientemente y manejándolos mediante los métodos de cálculo estadístico disponibles en computadoras, es posible llegar a establecer las temperaturas medias anuales del verano y del invierno, así como la precipitación estacional aproximada.

La presión atmosférica del pasado no puede ser conocida; pero pueden llegar a deducirse los antiguos sistemas de los vientos mediante el análisis estructural de las viejas dunas de arena, de las ondulaciones y de las texturas de las formaciones sedimentarias. En esta forma son identificadas las posiciones aproximadas de los centros de las celdas anticiclónicas antiguas y deducidas las trayectorias de las tormentas de régimen regular. En las regiones desérticas existe una distribución muy característica de las dunas longitudinales (“seif”) que ayuda a la identificación de la transición entre los vientos del oeste y los vientos alisios (en la actualidad a 25° de latitud). Las dunas en el Sahara del norte, por ejemplo, avanzan del ONO hacia el ESE, después tuercen gradualmente hacia el S y luego hacia el SO u OSO, describiendo un giro semejante a una gigantesca “horquilla” para el pelo. La bisectriz media de este remolino es llamada a veces “latitud de la conversión”, y si se establece para un periodo geológico antiguo, indica con certeza la posición de la zona tropical en aquel tiempo.

Al edafólogo le interesan los climas antiguos debido a que, una vez establecida la mayoría de los procesos de la evolución de los suelos, jamás



pueden ser borrados totalmente. El suelo es el complejo producto del intemperismo físico y químico de las rocas superficiales o de las acumulaciones aluviales. Hay tres formas específicas de formación de suelos de acuerdo con la altitud y la latitud: (a) *la acción del hielo* (crioturbación, gelifracción y soliflucción), mecanismos de congelamiento y de deshielo, que aumentan hacia los polos en las latitudes medias pero disminuyen nuevamente en las regiones de hielos perpetuos; (b) *el deslave* (descomposición química y disolución de los minerales), que aumenta hacia el ecuador porque es acelerado por la acción biológica positivamente orientada hacia las latitudes calientes y húmedas; y (c) *la evaporación* (que involucra los movimientos capilares ascendentes de las soluciones y de los precipitados químicos de las cortezas del suelo), procesos característicos de las regiones en las cuales la evaporación atmosférica excede a la precipitación pluvial por lo menos durante una estación del año y es un excelente indicador de los climas subtropicales del tipo mediterráneo o de sabana.

El suelo es un medio dinámico en el que cualquier cambio climático inicia un nuevo régimen bioquímico y geoquímico. Pero esta reacción es a menudo lenta, por lo que el suelo más joven “hereda” restos de los minerales o de las estructuras más estables originadas durante algún régimen anterior. En suelos que en la actualidad están en regiones totalmente áridas, donde las termitas no podrían sobrevivir, pueden llegar a ser encontradas las formas y convoluciones características de los antiguos nidos de termitas o termiteros (cuya presencia es favorecida por los climas tropicales y subtropicales húmedos). Esos suelos antiguos son llamados paleosoles y resultan de gran utilidad para la identificación de los climas del pasado.



En algunas partes, por ejemplo, en África occidental y algunos sitios de Sudamérica, Australia y la India, existen paisajes dominados por completo por un tipo especial de paleosol llamado coraza de hierro, ferricrete o ferralita, que es una corteza de mineral de hierro que se desarrolló en tres ciclos distintivos: primero, un suelo laterítico (rico en hierro) en un clima caliente y húmedo, seguido por un periodo de fuerte evaporación que propició la concentración de la solución de hierro (como sesquióxidos), la cual formó una costra compacta cerca de la superficie, algunas veces de 1 a 3 m de espesor; hoy en día llegan a ser vistos en lugares totalmente carentes de lluvia o en áreas muy húmedas, en las que no existe una estación del año con evaporación vigorosa.

Existe otro paleosol cuya presencia se debe también a un proceso análogo de evaporación y que consiste en una corteza calcárea o calcrete, en las latitudes mediterráneas; los árabes la llaman “nari”, y los españoles y americanos “caliche”. Un tercer ejemplo de estos procesos, notable en Australia, es el que produce una corteza de sílice o silicrete (las famosas gemas de ópalo de Australia son un subproducto de este proceso de formación del paleosol). Un cuarto proceso, que origina un producto muy valioso, es una corteza muy rica en aluminio, constituida por el mineral llamado *bauxita*: en el sur de Francia (zona antigua-

mente tropical) y en algunos otros lugares de Europa se localizan pequeños manchones, pero las Guayanas de América del Sur, África occidental, las Indias occidentales (Jamaica) y el norte de Australia cuentan con vastas áreas de esta formación. Un quinto ejemplo de este proceso de formación de cortezas bajo condiciones climáticas del pasado es la costa rica en níquel a la cual deben su existencia los importantes recursos de níquel que se encuentran en Nueva Caledonia, Cuba y Filipinas.

En conclusión, las arenas de los viejos desiertos y los suelos del pasado dicen mucho acerca de los climas y los ambientes anteriores, pero no siempre es posible descubrir estas rocas indicadoras y estos paleosoles. Debe tomarse en cuenta el papel que juega el azar en la geología. El suelo y las arenas de la superficie terrestre son relictos de otros tiempos, y lo más probable es que sean destruidos por la erosión subsecuente. Entonces, ¿hacia dónde debemos ver? Hacia los depósitos de sedimentos que anteriormente fueron marinos, depositados grano a grano en los fondos oceánicos, sepultados a salvo durante largos periodos. También las arenas y los polvos de los desiertos, los “lechos rojos” de los suelos tropicales y los depósitos arrastrados por los glaciares contienen evidencias acerca de climas y medio-ambientes antiguos; y en cuencas cerradas o pobremente comunicadas, como el Mediterráneo, existirán depósitos de sal que testimoniarán los periodos de aislamiento y evaporación.

La nueva teoría de la tectónica de las placas nos dice cómo evolucionan lentamente los pisos oceánicos y sus sedimentos a través del tiempo geológico, cómo se trasladan separándose hasta un momento crítico en el cual la corteza entre el piso oceánico y la margen continental se resquebraja y el equilibrio se rompe. La placa continental generalmente se desplaza por encima de la oceánica y los sedimentos marinos se pierden de vista, para ser consumidos, fundidos y “reciclados” en forma de rocas graníticas y lavas volcánicas. Todas las huellas de sus características anteriores y los fósiles en ellos sepultados son destruidos. Por fortuna, no todos los sedimentos marinos son consumidos durante ese proceso llamado subducción. Debido al avance de la masa continental, algunos de los sedimentos son doblados hacia arriba, plegados y empujados a la cima de cadenas montañosas. Por consiguiente, es en los valles profundos y en las laderas de las montañas donde podemos hallar los registros buscados. Las rocas se encuentran, por lo general, algo endurecidas y distorsionadas; pero es posible descubrir la composición material original y extraer pacientemente los fósiles de floras y faunas antiguas. En ese momento pueden comenzar su trabajo los paleoecólogos y los especialistas en paleoambientes.

El científico práctico desarrolla muchas técnicas especializadas y formula numerosas suposiciones que constantemente revisa y prueba. Algunas de

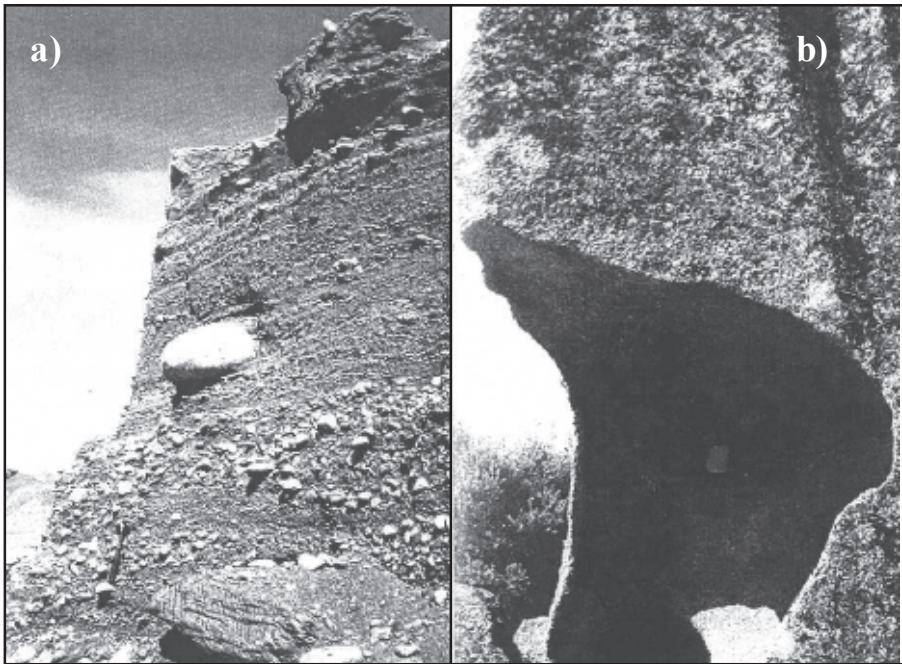


Figura 4. Las imágenes representan la evidencia geológica del clima del pasado: a) Un depósito de glaciar de hace 12 mil años en Quebec, Canadá. b) Alteración de las rocas debido a condiciones glaciares. c) Un depósito arcillo-pedregoso que se formó en un clima semi-árido y actualmente está afectado por un proceso de lateralización en un clima cálido-húmedo de Brasil. d) Elevadas terrazas sobre el río Nilo que constituyen evidencias de intensa depositación fluvial. e) Depósito de Loess; se trata de partículas transportadas por el viento, producto de tormentas de polvo.

sus ideas cambian en el transcurso de las décadas, pero ciertos principios básicos no varían y para él es esencial el concepto de actualismo. Juzgamos el pasado empleando la potencia del razonamiento humano basado en la evidencia de experiencias actuales, de experimentos y procesos que observamos hoy día. En la geología no recurrimos a milagros, o al menos no lo hemos hecho desde la época predarwiniana, desde los días de Cuvier y Buckland, hace ya siglo y medio. El actualismo no supone que el mundo fue siempre exactamente como es ahora. Pero los cambios han sido evolutivos y sólo ocasionalmente revolucionarios. El cambio de un medio ambiente a otro diferente ha obedecido a razones estrictamente lógicas de causa y efecto.

Revisemos la historia de los medios ambientes del globo a la luz de la historia que leemos ahora. Debe recordarse que el hombre no es inmortal y que le es imposible ver a través de las nieblas del tiempo. Sin embargo, el hecho de que podamos reconstruir un panorama del mundo antiguo que parece satisfi-



cer la mayoría de las exigencias lógicas de los contemporáneos y ser susceptible a pruebas y predicciones científicas es uno de los milagros de la marcha triunfante del hombre a través de la ciencia.



***Inicio de la historia:
hace 4500 a 3500 millones de años***

De acuerdo con las teorías modernas de la cosmología, las observaciones astronómicas que se han hecho de otros sistemas solares deberían proporcionar un modelo razonable del origen de nuestro planeta. Generalmente se acepta el concepto de que ocurrió una agregación en frío de polvo planetario, de partículas y trozos de materia con bordes como madrêporas, que en su



conjunto contenían todas las sustancias químicas encontradas comúnmente en los meteoritos y en la Tierra misma. El primer problema es el calor interno. Es natural que deba esperarse la presencia de un gran calentamiento. Aunque la nube de polvo primigenia debió ser fría, probablemente con temperaturas menores de -200°C , los múltiples choques y el entrapamiento de partículas radiactivas de vida breve pero con alta energía, deben haber calentado el incipiente planeta. Después, o bien la Tierra se calentó con rapidez, fundiendo todos sus componentes y empezando después la convección y la gradual pérdida de calor, o se calentó lenta y progresivamente desde el interior.

El primer modelo, el concepto de “rápida ebullición”, supone que quedó una escoria que formó una corteza superficial semejante a la de los altos hornos de acero: éste sería el origen de la corteza terrestre como la conocemos actualmente. En el segundo modelo, la corteza no necesariamente habría resultado de la fusión general, sino de fusiones parciales por etapas en respuesta a las relaciones críticas entre temperatura y presión, y estaría formada por intrusiones del material primigenio proveniente de la elevación de filones de ingredientes fundidos por los hornos que están por debajo.

Las rocas más antiguas conocidas son las arcaicas; las técnicas isotópicas para fechar indican que algunas se estabilizaron desde hace 3 mil 700 millones de años. En Groenlandia, Rusia y la Antártida existen rocas de esa edad, y posiblemente más antiguas. Fechas muy similares se reportan para los núcleos continentales del mundo. Es evidente que el terreno para la formación de todos nuestros continentes fue preparado durante los primeros mil millones de años del tiempo geológico. ¿Qué nos dicen las rocas más antiguas? Ante todo, que contienen conglomerados, o sea, rocas redondeadas por haber rodado en corrientes de agua o a lo largo de las costas del mar. Esto significa mucho: había ya una hidrósfera con agua en estado líquido, no como hielo o vapor. De modo que la Tierra era fría, o suficientemente tibia; las condiciones térmicas no deben haber diferido mucho de las actuales, digamos dentro de un rango de temperaturas promedio de 25°-50°C.

¿Qué pasaba con la atmósfera? Algunos de los conglomerados más antiguos contienen guijarros de los minerales de piritita y de pechblenda. Estos son compuestos inestables en un aire húmedo, rico en oxígeno. Sin embargo, no se descompusieron. Parece ser posible que existiera una *atmósfera reductora*, sin oxígeno. Los geoquímicos han hecho experimentos para demostrar que la vida primigenia en este planeta sólo pudo evolucionar en una atmósfera reductora que consistía principalmente de hidrógeno, helio, dióxido de carbono, amoníaco y metano. Ahora bien, el H y el He son elementos ligeros y se dispararían rápidamente en la Tierra debido al viento solar y a sus altas velocidades, lo que podría conducir a la desaparición de los átomos libres de estos elementos. En un aire sin hidrógeno, el amoníaco y el metano no son estables y tenderían a disociarse liberando hidrógeno adicional.

Primeras formas de vida: hace 3500 ± 300 millones de años

En las rocas de principios del arcaico (Precámbrico) existe clara evidencia de erosión y sedimentación, las que, unidas, precisan un tipo de ambiente climático semejante al actual, sólo que carente de vida en un principio. Numerosos

experimentos han demostrado que, bajo la energía solar, posiblemente con la ayuda de tormentas y de las descargas eléctricas que las acompañaron, una síntesis de las moléculas atmosféricas, en presencia del agua que empezaba a surgir de las profundidades a través de fuentes termales y volcanes, condujo a la formación de grandes moléculas orgánicas capaces de autorreproducirse. Así fue preparado el camino para la vida primitiva: la Revolución I en la historia de la Tierra.

En Swazilandia, en África del sur y en otros lugares han sido encontradas huellas de bacterias. Las primeras huellas de vida megascópica son los estromatolitos, similares a algunas formaciones actuales que pueden ser encontradas en lugares tan distantes entre sí como la Florida y el oeste de Australia. Se trata de cortezas calizas que se desarrollan en las planicies sujetas a mareas durante el crecimiento de las algas marinas primitivas

. En tanto que las bacterias tienen un amplio rango ecológico, los medios ambientes favorables a las algas estromatolíticas modernas se encuentran dentro de los valores de 15° a 25°C en aguas oceánicas someras que no sean ni demasiado salinas ni demasiado frescas. De esta forma obtenemos una imagen de los tiempos arcaicos. Los tipos de minerales de los sedimentos de aquellos días sugieren un paisaje desolado, sin mucha vida, sujeto a aguaceros, inundaciones, erosión fluvial y sedimentación. Las rocas volcánicas prevalecían en mayor medida que ahora, pero la imagen no era diferente de algunas partes del Sahara actual.

Las áreas terrestres más primitivas no tenían montañas altas ni amplias mesetas como en la actualidad; mas bien consistían de grandes números de pequeñas islas rodeadas por un amplio océano somero global. No existían grandes profundidades oceánicas. Los climas eran marítimos y los efectos de la continentalidad eran mínimos, aunque los contrastes entre el día y la noche eran mayores que hoy en día.

El primer oxígeno

Hace aproximadamente 2 mil 900 ± 200 millones de años, con la evolución de las algas fotosintéticas, la atmósfera, entonces rica en dióxido de carbono, empezó a recibir oxígeno, el “producto de desecho” de la fotosíntesis. Esta fue la Revolución II en la historia de la Tierra. Desde el punto de vista del hombre y del mundo animal, este hecho fue casi tan importante como la vida misma, porque sin oxígeno nunca hubieran evolucionado.

Como en el suelo y en el agua primitivos había muchas sustancias químicas reducidas (pobres en oxígeno), todo el oxígeno producido era captura-

do inmediatamente por ellas mediante uniones químicas. El hierro, por ejemplo, se encontraba primordialmente en estado ferroso y era muy soluble, por lo que el océano primitivo era rico en hierro disuelto. La liberación de oxígeno empezó a producir hierro férrico (Fe O), el cual, una vez precipitado, originó en el Precámbrico Medio una enorme²³ formación de depósitos de mineral de hierro en toda la Tierra, principalmente bajo la forma de Fe O . Es significativo que todas las formaciones realmente grandes de mineral²³ de hierro provengan específicamente de este tiempo. Es verdad que existen depósitos más recientes, pero jamás volvieron a tener un desarrollo tan notable.

Al principio, el oxígeno libre se producía sólo lentamente, y no fue sino hasta hace aproximadamente mil 600 millones de años que el O alcanzó un nivel igual al 1% de su nivel actual. Mientras tanto, el vapor de agua² y el dióxido de carbono continuaban la construcción de la atmósfera. A medida que aparecían, las moléculas de oxígeno tendían a partirse como consecuencia de la fuerte radiación ultravioleta del Sol y a recombinarse como ozono (O). La superficie terrestre debió haber sido fatal para cualquier forma de vida.³ Pero gradualmente, con el vapor de agua, el CO y el oxígeno se inició un “efecto de invernadero” que logró dos cosas: primero², comenzó a actuar como una pantalla que aisló la superficie terrestre de las radiaciones potencialmente letales; segundo, ayudó a crear climas más tibios. Por ello, la segunda revolución vio la completa sustitución de la atmósfera primigenia por una nueva, que ha evolucionado gradualmente a través del tiempo.

Hay algo de fundamental importancia para quien quiera entender o legislar con conocimiento de causa y con buenos deseos acerca de la preservación de la ecología actual: las plantas de este planeta crearon el oxígeno libre. Con anterioridad a la aparición gradual del oxígeno libre, no existía posibilidad alguna de vida animal ni humana.

Las primeras montañas: c. 2500 millones de años

Como ya se explicó, la primera corteza terrestre servía de soporte a islas bajas de naturaleza continental, rodeada por un amplio mar somero. Fue más bien delgada y no muy estable. No hubiera podido sustentar ni altas montañas ni grandes mesetas; en cambio, había numerosos volcanes pequeños. Los científicos que se han especializado en la era Precámbrica (entre 4 mil 500 y 600 millones de años antes de la época actual) reconocen que hace aproximadamente 2 mil 500 millones de años ocurrió un cambio muy importante. Las rocas más antiguas del grupo arcaico están asociadas sólo con la corteza más primitiva. Después, en el Proterozoico, comenzaron a formarse depresiones a lo

largo de los bordes de las masas continentales y se formaron los depósitos sedimentarios en forma de anillo. Estas depresiones, que tienen un gran desarrollo lineal pero raras veces alcanzan más de unos cuantos cientos de kilómetros de ancho, se conocen con el nombre de geosinclinales. A medida que la sedimentación en esos geosinclinales continuaba por grandes periodos, se originaban situaciones de inestabilidad y la corteza terrestre tendía a fracturarse y plegarse. El desplazamiento de una fracción de corteza por encima de otra genera estructuras complejas, y hasta la duplicación del espesor original de la corteza, con la consiguiente elevación del terreno. Cualquier engrosamiento de la corteza llegará a ocasionar una elevación a causa de la naturaleza histórica de la “piel” de la Tierra (debido a su estado viscoelástico). Y a continuación de todo ascenso se presenta la erosión: los picos y los valles son esculpidos, y así llegamos a tener montañas.

Una de las características más notables del proceso de construcción de las montañas en la historia geológica es que tiene lugar por etapas. Durante nuestra vasta historia han existido prolongadas épocas de relativa tranquilidad entremezcladas con “crescendos” de gran actividad, caracterizados por el vulcanismo y por la formación de pliegues y de montañas: la orogenia. El descubrimiento de las técnicas de fechado “absoluto” (que emplean las tasas de desintegración radiactiva) ha proporcionado pruebas estadísticas de que existió una larga periodicidad rítmica de los movimientos de la Tierra, identificada por primera vez por Arthur Holmes, de Edimburgo, y estudiada posteriormente con mayor amplitud por Gordon Gastil en los Estados Unidos. Esta periodicidad, alguna vez descrita poéticamente como “los vigorosos latidos del corazón de la Madre Tierra”, es de aproximadamente 200 millones de años, o sea, casi la misma del periodo de rotación de nuestra galaxia, pero no se ha dado ninguna prueba convincente de correlación entre ambos fenómenos. Sin embargo, nos tiente a especular con la idea de que los momentos de la vida de la Tierra sean regidos gravitatoriamente por nuestro movimiento cósmico.

En nuestros días existe un desacuerdo fundamental entre los geólogos acerca de la causa de los movimientos de la Tierra. La escuela endogenetista sostiene que el flujo de calor desde el interior de la Tierra debe producir corrientes internas masivas de convección que inevitablemente llegarán a acoplarse con las placas corticales superficiales y ocasionarán su desplazamiento - como se observa en la deriva continental-. La otra, la de los exogenetistas, supone que una convección de régimen uniforme conduciría a una continua dispersión del fondo oceánico, a una constante deriva y a movimientos orogénicos permanentes. Pero la realidad no es así; tanto la expansión del piso oceánico como la deriva continental y la orogenia son fenómenos episódicos y más o

menos cíclicos. Un estímulo externo, como lo serían las mareas volumétricas causadas por los campos gravitatorios del sistema solar o de la galaxia, constituiría un modelo más aceptable. Es difícil separar ambos modelos porque, sin lugar a dudas, si los “picos” o épocas de esfuerzo máximo que se presentan episódicamente llegan a causar la apertura ocasional de cinturones de fractura, es de esperar un surgimiento de calor y de materiales en fusión. ¿Cómo se distinguiría este surgimiento de las “plumas” que subirían como consecuencia de una hipotética corriente de convección?

En lo que se refiere a las primeras montañas y a los primeros grandes glaciares y ventisqueros, pueden hacerse consideraciones más realistas. Si se tiene en cuenta que la Tierra estaba formada de pequeñas placas de corteza de baja elevación, rodeadas por el océano global, el clima general debió ser marítimo. Bajo condiciones de extrema oceanidad no pueden presentarse edades de hielo. Sin altas montañas no pueden existir ni siquiera pequeños ventisqueros. Sin embargo, en el registro geológico del Proterozoico se han encontrado numerosas tilitas, que son sedimentos compuestos por una mezcla aleatoria de fragmentos de todo tipo de rocas, que no estuvieron sujetos a la selección que normalmente resulta de ser arrastrados por el agua, sino que fueron depositados en forma habitual, al fundirse el hielo de un glaciar. Los cantos rodados presentan estrías características que constituyen la “rúbrica” distintiva dejada por el hielo. Existen en la geología otros procesos de desplazamientos lentos y de arrastre, por ejemplo los aludes y los deslizamientos de tierra, que también producen estrías, pero de formas y “rúbricas” diferentes. Por lo tanto, el geólogo entrenado puede reconocer las huellas de antiguas glaciaciones con un alto grado de certidumbre.

Muchas de estas glaciaciones tuvieron lugar durante el Proterozoico, lo cual es evidencia de que hubo fases frías y de la existencia de áreas polares sobre el continente. Las tilitas se presentan sólo como intercalaciones relativamente raras y periódicas, dentro de cuyas secuencias de formación se encuentran indicadores subtropicales, como en el caso de los “arrecifes” de estromatolitos. En nuestros días es posible encontrar ejemplos de estos episodios glaciares *en todos y cada uno de los continentes*. ¿Qué significa esto? Si los episodios de orogenia en el Proterozoico fueron cíclicos ¿no sería probable que las fases glaciares hayan sido también episódicas? Esta hipótesis parece estar respaldada por la evidencia encontrada en el campo. Pero, ¿por qué las tilitas se encuentran en todo el mundo? ¿Fueron globales los efectos de las glaciaciones? Por supuesto, sería muy difícil visualizar todo esto en el cinturón ecuatorial. Un modo más razonable sería imaginar cómo fueron los principios de la tectónica de las placas en los comienzos del Proterozoico. Con cada una

de las fases de rompimiento (fase tafrogénica) se iniciaría la dispersión del fondo oceánico y los continentes serían desplazados a latitudes diferentes. Los estudios iniciales sobre el paleomagnetismo de las rocas proterozoicas provenientes de diferentes partes del mundo aportan pruebas de cambios importantes en la paleoaltitud, aunque los datos son tan escasos que aún no es posible integrar ninguna imagen convincente de aquellas relaciones geográficas generales.

Una de las muestras más claras y mejor preservadas de las glaciaciones precámbricas es la que tuvo lugar hacia fines de este periodo, hace aproximadamente 700 a 600 millones de años. Esta glaciación es llamada a menudo glaciación Eocámbrica, ya que ocurrió un poco antes del inicio del Cámbrico y se presentó en todos los continentes. Fue descubierta en Noruega y después en otros lugares del norte de Europa; más tarde en Australia, China, las islas Spitzbergen, Groenlandia y Norteamérica; y más recientemente se encontró un desarrollo muy vasto en África occidental (el que casi coincide con la distribución de la famosa glaciación ordovícica que tuvo lugar 200 millones de años después).

Si aceptamos que las zonas climáticas se encontraban distribuidas aproximadamente como hoy día (y casi todos los indicadores geológicos sugieren que así fue), es claro que deben postularse conceptos fundamentales y de largo alcance acerca de los diversos continentes Eocámbricos. Esto es de significación crítica para la teoría de la tectónica de las placas, puesto que algunos especialistas afirman que los únicos corrimientos de continentes que han tenido dimensiones importantes son aquellos ocurridos en los últimos 200 millones de años, y que en los eventos precedentes debieron estar limitados a desplazamientos minúsculos. Actualmente existe una clara y sólida oposición a esta teoría desde el punto de vista paleoclimático.

Los paleoclimas

La primera vida animal inició su evolución en cierto momento aún desconocido del Proterozoico. Se requería contar con cierto nivel mínimo de oxígeno, aunque el tiempo y las circunstancias precisas en que ello ocurrió son aún desconocidos. Lo que se sabe es que a principio de los tiempos Eocámbricos ya se había desarrollado una extensa y refinada biota marina formada por organismos de cuerpo suave. Sus impresiones y huellas se encuentran ampliamente distribuidas, están bien estudiadas y proporcionan una buena cantidad de información acerca de aquellos medios ambientes: en la atmósfera había oxígeno, las temperaturas eran uniformes (alrededor de $15^{\circ} \pm 10^{\circ}\text{C}$), y las condiciones marinas eran comparables a las actuales.

Existe una teoría popular según la cual en el Proterozoico la Luna estaba mucho más cerca de la Tierra, lo cual significaría que los días eran muy cortos, la rotación alrededor de la Tierra muy rápida y las mareas, inmensas. Los sedimentos de esos tiempos deberían contener indicios de grandes dunas submarinas formadas por violentas corrientes generadas por las mareas: hasta ahora no ha sido posible encontrar ninguna. Debería haber cinturones que mostrarán el catastrófico daño de los pisos oceánicos, y no los hemos visto. En contraste, los estromatolitos nos hablan de condiciones de aguas someras y relativamente tranquilas, que permitieron la formación de estructuras similares a las que actualmente se forman en la Florida. Las huellas de los fósiles descritas por Glaessner son de organismos de cuerpo suave, impresos en bancos planos de arenas lodosas que hubieran sido destruidos por mareas gigantescas. Se sugiere que los astrónomos revisen aquella teoría.

Las primeras conchas de mar: c. 570 millones de años

Inmediatamente después de la época glacial Eocámbrica sobrevino un largo periodo de calma y condiciones moderadas que presenciaron una de las revoluciones más obvias y atractivas de la historia: la aparición de las primeras conchas marinas, es decir, la Revolución III. En el periodo Cámbrico es evidente la aparición y difusión de organismos marinos de concha dura, en una gran variedad y complejidad de formas que abarcan desde los moluscos hasta los trilobites. Estas criaturas no eran simples glóbulos unicelulares de protoplasma primordial, sino organismos complicados, completos, con un sistema digestivo complejo, miembros y órganos prensiles, órganos sexuales, sistema nervioso, ojos y otras células sensoriales.

Por más de un siglo, la aparición casi “instantánea” de esta compleja biota ha maravillado a geólogos y biólogos. La explicación más verosímil es en parte climática: las temperaturas se iban elevando; en parte geoquímica: iba en aumento la alcalinidad del océano global (haciendo difícil excretar el carbonato de calcio -CaCO₃-); y en parte biológica: aumentaba la presión debida a la población y a la predación, y ello condujo a una selección darwiniana de aquellos organismos que desarrollaron caparazones duros.

Desde fines del Eocámbrico, a través del Cámbrico y hasta cerca del final del Ordovícico parecen haber persistido en toda la Tierra condiciones de temperatura que iban de tibias a cálidas. La casi universalidad de los organismos más grandes, como los trilobites, constituye una prueba de la presencia de condiciones favorables difundidas en todo el planeta. Sin embargo, no se sabe

nada acerca de las plantas terrestres. Los depósitos ricos en carbonato estaban ampliamente difundidos (actualmente sólo son comunes en latitudes entre los 30°N y los 30°S). Los estromatolitos y los arqueociátidos (organismos similares a las esponjas), formaban bancos parecidos a arrecifes. En las latitudes apropiadas, importantes cuencas de evaporación permitían la acumulación de gruesos depósitos de sal de roca y de minerales relacionados. La imagen general es la de un largo intervalo cálido.

La primera parte del Paleozoico (Cámbrico y Ordovícico) se cerró con otra gran era glacial. Hace alrededor de 450 millones de años, esto es, 200 millones de años después de la refrigeración Eocámbrica, volvieron a presentarse las condiciones para la formación de hielo continental a gran escala y probablemente se mantuvieron a lo largo de 10 millones de años como mínimo. En estos tiempos el Continente Africano llegó a situarse, debido a la deriva continental, en la región del Polo Sur. América del Sur estaba en aquel entonces unida con África occidental, pero la mayor parte de Europa, Asia y América del Norte se encontraban separadas de África por un amplio brazo de mar que en ocasiones es llamado "Paleo Tethys". Las regiones cubiertas por los glaciares eran probablemente tan grandes como la moderna Antártida, si no mayores. Los indicios están muy claramente preservados en las regiones hiperáridas del Sahara: en Argelia, Marruecos, Mauritania, etcétera.

Los primeros árboles: c. 400 millones de años

Después de la glaciación del «Sahara», hacia fines del Ordovícico, el mundo regresó casi en su totalidad a condiciones tibias o cálidas. En estas circunstancias favorables los artrópodos fueron remplazados por los peces como los habitantes más importantes del mar. Los corales comenzaron a desarrollarse a partir de pólipos solitarios hasta formar grandes asociaciones coloniales. Poseedores de estructuras calcáreas duras, rápidamente construyeron escolleras parecidas a fortalezas, las biohermas, que al proveer por sí mismas abrigo y alimento, crearon ambientes locales favorables para una vasta variedad de simbiontes y criaturas asociadas. Los arrecifes del Silúrico y del Devónico tienen una distribución casi mundial, así que cualquier reconstrucción de la deriva de los continentes no altera su distribución estadística alrededor del globo. En las latitudes medias se depositaron yacimientos de sal de rocas y vastos depósitos de evaporitas.

Sobre las tierras, el rasgo distintivo fue la aparición de las primeras plantas no acuáticas, principalmente de tipo primitivo -palmas, cicadáceas y

otras similares- que se desarrollaron hasta convertirse en grandes árboles. Los fósiles de esta antigua vegetación se encuentran ampliamente distribuidos, y algunos árboles crecieron hasta alcanzar 30 m de altura. Los bosques, a su vez, dieron amparo (de la misma manera que los arrecifes lo hicieron en el mar) a una biota muy variada que compartía ese nuevo hábitat y que empezó a evolucionar entonces.

La característica quizás más sorprendente en este escenario es que tan pronto como el ambiente contó con árboles, la evolución produjo los organismos voladores: los escarabajos, polillas y libélulas de aquellos días, que pudieron volar entre esos árboles y que presumiblemente utilizaron su protección y explotaron sus flores y sus frutos. Ante la ausencia de predadores, algunos de estos organismos voladores alcanzaron dimensiones gigantescas: se conocen fósiles de libélulas con alas de 60 cm de extensión.

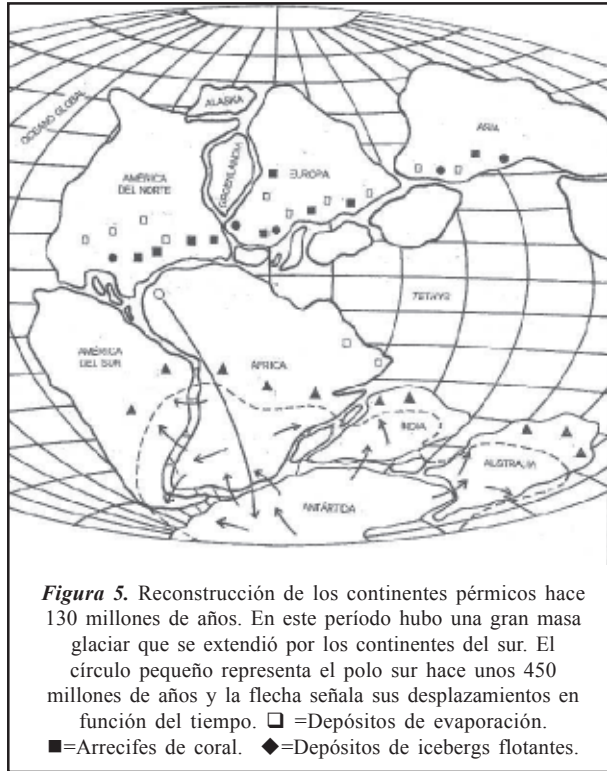
Esta parte central del Paleozoico, que incluye los periodos Silúrico y Devónico, fue evidentemente una fase de climas generalmente tibios, pero los continentes ya habían iniciado sus desplazamientos. Las colisiones entre los primeros y la subducción de las orillas de las placas condujo a un tremendo proceso de formación de enormes cadenas montañosas a lo largo de cinturones bien determinados: los más importantes son los llamados cinturones caledónicos, que se extienden a través del noroeste de Europa y del este de América del Norte. Este proceso, acaecido en los periodos Ordovícico y Devónico, cerró en forma efectiva el ancestral océano Noratlántico y creó un continente gigantesco, reconocido desde hace mucho por los geólogos (¡que aún no tenían conocimiento alguno de la tectónica de placas!) como el «continente de las areniscas rojas antiguas». El clima árido que lo caracterizaba era consecuencia de las sombras pluviométricas y del factor climático de continentalidad, consecuencia a su vez de las nuevas montañas y de las mayores distancias a las que se encontraban los océanos. En las cuencas del continente de las areniscas rojas antiguas, del «Viejo Rojo», se acumularon dunas desérticas y sedimentos lacustres aislados del mar, con un color rojo característico. La fractura de esta gigantesca isla continuó hasta el final del Devónico, permitiendo que muchas de las áreas terrestres regresaran a las condiciones marinas. Este episodio continental fue acompañado de una vasta formación de lagos y lagunas de evaporación, por lo que el oxígeno atmosférico disminuyó a un nivel inferior al precedente. En general, la mayor parte de las áreas terrestres del mundo disfrutaron de un clima caliente y seco (comparable al del actual Turkestán en Asia Central). En los océanos, separados en muchas provincias por las tierras que emergían, se registró una importante multiplicación de las variedades de organismos (aunque desapareció la totalidad de algunas poblaciones).

El primer carbón: c. 340 millones de años

Los primeros bosques se desarrollaron de manera natural en los lugares más húmedos: los deltas bajos y pantanosos cercanos a los lagos o a las costas del mar. Esta etapa siempre ha sido llamada el periodo Carbonífero, debido a la gran difusión de carbón en el hemisferio norte. Como continuación del Pérmico descendió una nueva gran glaciación, pero esta vez sobre el hemisferio sur. En tanto que en el hemisferio norte las tierras se separaron nuevamente después

de las colisiones caledónicas, las tierras del sur (tradicionalmente conocidas como el continente de Gondwana) habían permanecido unidas como un solo continente desde el tiempo Cámbrico. En el intervalo de 200 millones de años el Polo Sur se había desplazado lenta y progresivamente desde el África occidental a través del Brasil, al sur de África, y de ahí a través de la Antártida hasta Australia.

Estas tierras, incluyendo la India, constituían el continente de Gondwana. Aparentemente, en un principio la glaciación se



presentó en forma dispersa y relativamente reducida, limitada a determinadas cadenas montañosas. Pero de una manera cíclica y en ondas continuamente crecientes, las fases glaciales aumentaron cada vez más, hasta que, a final del Carbonífero y en el inicio del Pérmico, se extendieron capas gigantescas de hielo sobre las tierras comprendidas desde América del Sur hasta Australia, incluyendo la India. La máxima acumulación de hielo parece haber avanzado por etapas, del oeste al este, acompañando un desplazamiento comparable del Polo Sur, como se deduce de las mediciones paleomagnéticas. La evidencia de



Figura 6. Estructuras glaciares en lo que actualmente es el desierto del Sahara cuya antigüedad se remonta a 450 millones de años.

esta edad de hielo permo-carbonífera fue inicialmente descubierta por Blanford, un joven geólogo del «Official Geological Survey», de la India, hace más de un siglo. ¡Que descubrimiento tan llamativo! En esa época él no podía tener ninguna idea de la deriva continental ni de la migración de los polos. Pero en el curso de un decenio surgieron evidencias comparables en Australia, Sudáfrica y América del Sur.

Al mismo tiempo que el Polo Sur se encontraba sobre los continentes meridionales, el Polo Norte se hallaba en algún lugar del Océano Pacífico septentrional y los continentes norteamericano, europeo y norasiático estaban esparcidos como «islas» en las latitudes ecuatoriales. Los sedimentos y los fósiles narran la historia: era un ambiente similar al de las selvas actuales; los bosques, densos y pantanosos, favorecieron el desarrollo de los reptiles terrestres; más tarde evolucionarían allí los mamíferos primitivos.

De tiempo en tiempo se presentaban oscilaciones gigantescas del nivel del mar, que ahogaban las grandes selvas y sus poblaciones, sepultándose bajo estratos de sedimentos fangosos. Así nacieron los grandes depósitos de carbón que explotamos hoy día. El material orgánico sepultado, privado de oxígeno, tiende lentamente a revertir al carbono su componente primario no volátil, dejando minúsculas cantidades de oxígeno y de hidrógeno en el material que forma la lignina y la celulosa de la vegetación boscosa. Eso es lo que ahora llamamos carbón.

Pero, ¿qué pudo haber causado tan gigantescas inundaciones? Es

difícil considerar sólo una coincidencia el hecho de que precisamente al mismo tiempo que evolucionaban los pantanos de carbón se presentaran olas sucesivas de avance y retroceso de los glaciares en el hemisferio sur. El mar proporcionaba la humedad necesaria para formar las capas de los glaciares, y cuando éstos se desarrollaban en «crescendo», el nivel del mar descendía hasta 200 m por debajo del habitual. En la fase de fusión que seguía, este nivel se elevaba otra vez e invadía las planicies costeras que se habían secado. La elevación «glacioeustática» del nivel del mar resultaría de la fusión de los glaciares del hemisferio sur e inundaría las selvas ecuatoriales.

La humanidad, que todavía hoy depende de manera importante de los inmensos depósitos de carbón para la producción de su energía termoeléctrica, debe estar agradecida a la gran glaciación Permocarbonífera del hemisferio sur. En la mayor parte del hemisferio norte el carbón es de la época Carbonífera, mientras que el del hemisferio sur es sobre todo Pérmico (han sido encontrados otros depósitos de carbón en el Terciario, pero pertenecen a un ciclo posterior). Los geoquímicos que estudian los isótopos del azufre pueden probar ahora que tanto durante el Carbonífero como en el Pérmico se presentó un abatimiento en la disponibilidad de oxígeno. Fue una época «continental», en la cual los niveles del mar fueron por lo general bajos; y, con excepción de las regiones glaciales y de los pantanos costeros y ecuatoriales en los que se generaba el carbón, los climas tendían a ser extremosos (con veranos cálidos e inviernos fríos) y secos (como el actual desierto de Gobi), y existía un número apreciable de lagos de evaporación efímeros y estacionales en su mayor parte.

El Mesozoico: una nueva era: c. 225 a 65 millones de años

Con el fin del Pérmico terminó también la Era Paleozoica, primera gran Era en la cual dominaron los animales dotados de caparazón y las plantas altamente organizadas.

El primer periodo del Mesozoico es el Triásico, llamado así a causa de la división en tres partes, que por primera vez fue observada en Europa en sedimentos rojos que le son característicos y que han sido denominados «la nueva arenisca roja». La triásica es, en efecto, bastante análoga a la «antigua arenisca roja». Los continentes boreales sufrieron una nueva serie de severas colisiones. Los Apalaches y los montes de Mauritania son los documentos que hablan de la colisión entre África y América. El norte y el sur de Europa entraron en colisión a lo largo de una franja que se extiende desde el sur de Irlanda hasta los Cárpatos. La Europa oriental y Siberia también lo hicieron a lo largo de los Montes Urales y han permanecido unidas desde entonces.

Una vez más, en ese tiempo se ve a la «continentalidad» constituirse en el hecho climático dominante. En el Pérmico tardío comenzaron a formarse desiertos y lagos desérticos que perduraron durante todo el Triásico. Los colores rojos dominaban en las rocas de estas edades desde las montañas Rocallosas, a través de Europa y hasta el Asia Septentrional.



Figura 7. Huellas de un dinosaurio dejadas en las riveras de un lago hace 200 millones de años. Connecticut, EUA.

Contra este telón empezaron a evolucionar los primeros reptiles gigantescos, los dinosaurios. Sus huesos y las huellas de sus pisadas están a menudo perfectamente conservadas en los depósitos fangosos de las márgenes de los antiguos lagos desérticos. Es evidente que la mayoría de estos lagos eran oasis exuberantes que se encontraban aislados de peligros y a salvo de los predadores del océano. Así, los dinosaurios pudieron reinar sin ser molestados. Las faunas de los océanos del Triásico sugieren que las condiciones eran tibias o calientes, sin huellas de glaciaciones en ninguna parte del mundo. Pueden encontrarse casi los mismos organismos marinos a través de todo el océano global. Es claro que sólo un océano universalmente tranquilo podría dar lugar a una distribución de este tipo. Pero la composición de esta fauna es radicalmente diferente a la del Pérmico. Es como si una fantástica epidemia o peste hubie-

ra barrido con la mayor parte de la vida paleozoica, mientras de pronto surgían y proliferaban formas genéticas completamente nuevas. Algunos físicos han sugerido que una dosis catastrófica de radiación cósmica o solar pudo haber causado daños genéticos irreparables, y por lo tanto la extinción; una seria objeción a esta idea es que las principales familias que habitaban la tierra firme, los reptiles y los mamíferos primitivos, hayan podido sobrevivir, mientras que los habitantes de los océanos mostraron un daño mayor, pese a que en esa región se encuentran ampliamente protegidos de los efectos de la radiación cósmica.

Otros científicos han sugerido que los efectos climáticos de la edad glacial Permocarbonífera jugaron un papel decisivo en las extinciones de fines del Paleozoico. La evidencia es clara: durante el Pérmico las familias paleozoicas más vigorosas se extinguieron misteriosamente una tras otra. No hubo una destrucción apocalíptica masiva en el límite entre el Pérmico y el Triásico. Los estudios que a lo largo de todo el mundo han realizado dos experimentados paleontólogos, Bernard Kummerl, de Harvard, y Curt Teichert, de Kansas, han demostrado que este límite fue esencialmente transicional. Las formas paleozoicas desaparecieron gradualmente y fueron remplazadas por las formas mesozoicas en sus correspondientes nichos ecológicos.

No parece haber factor climático alguno de importancia que se encuentre involucrado en las extinciones del Paleozoico, aunque la mayor parte de las tierras del Pérmico tardío parecen haber sido excesivamente áridas (se han encontrado depósitos desérticos y acumulaciones de evaporitas ampliamente distribuidos); pero los mares, fríos al comienzo, terminaron con evidencia de calentamiento (arrecifes de coral, etc.). ¿Pudo haber sido el geoquímico el factor clave de aquella extinción biológica? El aumento progresivo en el oxígeno atmosférico durante el Paleozoico se vio revertido a causa del tremendo consumo de ese gas en el Carbonífero y el Pérmico, debido al desarrollo de vastos bosques que, al ser convertidos en carbón, extrajeron permanentemente el oxígeno y el carbono (así como el azufre) del dióxido de carbono atmosférico y de los sistemas marinos sulfatados. El retorno hacia climas cálidos y secos al principio del Mesozoico (Triásico) contribuyó en forma apreciable a un incremento en la presión parcial del oxígeno. Fue así como los pantanos carboníferos anunciaron la evolución de los reptiles gigantes, de las aves y los mamíferos.

Curiosamente, a pesar de que todos los mamíferos evolucionaron de manera uniforme a través del Mesozoico, esta Era ha llegado a ser conocida como la edad de los reptiles, ya que fueron los dinosaurios los que dominaron durante todo ese periodo (hace 225 a 65 millones de años). Este paraíso de los

reptiles puede haber tenido una explicación climatológica. Casi no existían elevadas montañas sino extensas llanuras. El nivel del mar era alto, lo cual propiciaba que se presentara el efecto máximo del océano sobre el clima. Durante este intervalo de tiempo, que duró 160 millones de años, no existe en ningún momento, ni en ninguno de los continentes, evidencia alguna de una glaciación de importancia. Estos «días de vino y rosas» favorecieron un notable desarrollo evolutivo; no sólo los dinosaurios prosperaron y alcanzaron tallas gigantes, sino que también evolucionó una rama de reptiles marinos y otra de reptiles voladores que serían más tarde sustituidos por las aves, el primer orden de criaturas elegantemente especializadas para el arte de volar. La mayor parte de las tierras se cubrió de bosques y se presentó una disminución neta del oxígeno atmosférico.

Las condiciones del medio ambiente y del clima favorecieron la vitalidad y la prosperidad de la vida mesozoica, la que desarrolló una vegetación exuberante en árboles y áreas pantanosas. Sobre las tierras existen también pruebas de este intervalo climático favorable en los paleosoles subtropicales: las lateritas, bauxitas y otras más. Lo mismo es aplicable a la vida marina: los corales formaron arrecifes (pero de una

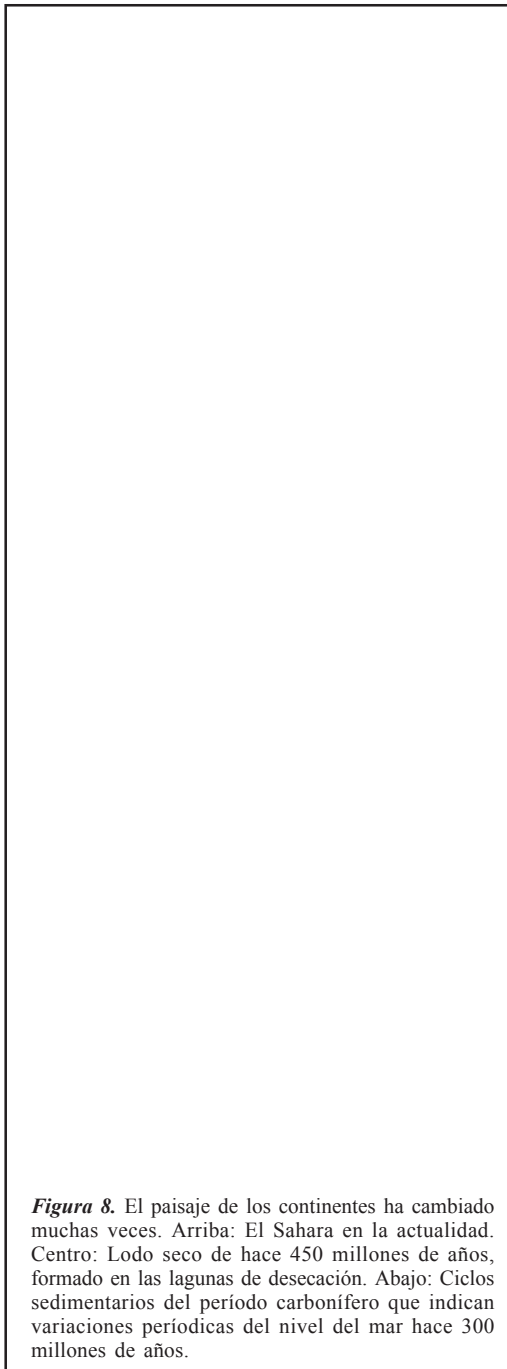


Figura 8. El paisaje de los continentes ha cambiado muchas veces. Arriba: El Sahara en la actualidad. Centro: Lodo seco de hace 450 millones de años, formado en las lagunas de desecación. Abajo: Ciclos sedimentarios del periodo carbonífero que indican variaciones periódicas del nivel del mar hace 300 millones de años.

clase diferente de los paleozoicos), y aún ciertos moluscos y esponjas contribuyeron con comunidades en forma de arrecifes. Las temperaturas del mar, según estos indicadores, debieron mantenerse en un rango de variación de 15°C a 35°C expresadas como promedios mensuales (puede llegar a aceptarse que hubo temperaturas extremas mayores, pero sólo por unas cuantas horas).

En el último cuarto de la Era Mesozoica, el Cretácico superior, se presentó un notable «florecimiento» de pequeños organismos flotantes. Se trata del nanoplacton, constituido de organismos vegetales unicelulares (*coccolithophoridae*), y de animales también unicelulares (*foraminifera*), cuyas minúsculas conchas están formadas en gran parte por carbonato de calcio. Anteriormente, la mayor parte de la vida marina era bentónica (formada por animales que vivían en los fondos) o nectónica (formada por animales que nadaban libremente). Pero ahora, por primera vez, una vasta proliferación de formas pelágicas (flotantes) comenzó a poblar las aguas superficiales del mar global. Esto sólo pudo ser posible bajo condiciones de temperaturas tibias y con pequeños cambios estacionales regulares presentes en todo el orbe. El resultado de este «florecimiento» fue la precipitación de conchas muertas hacia el fondo oceánico, hasta formar lo que conocemos como greda (o marga), que ahora se encuentra distribuida por todo el mundo, desde Dover hasta Texas y desde Ucrania hasta Australia. Es especialmente significativa para los climatólogos la sustracción semipermanente de dióxido de carbono de la atmósfera bajo la forma de CaCO_3 . Así, nuestra atmósfera perdió CO_2 y ganó aún más oxígeno. Esto debe haber³ conducido a una leve disminución del «efecto de invernadero», favoreciendo una tendencia al enfriamiento, que sería perceptible en el curso de la Era siguiente.

El Cenozoico: nuestra era c. 65 millones de años al presente

Como se destacó anteriormente, el fin de la Era Paleozoica se caracterizó por grandes extinciones y el principio de la Mesozoica por la aparición de una biota abundante y floreciente. A principios del Cenozoico puede constatarse la «readaptación» de una gran parte de la inmensa biota de fines del Mesozoico, comparable con la de fines del Paleozoico. Nuevamente, el mecanismo de este fenómeno constituye un profundo misterio. De la evidencia en los sedimentos y en los suelos se sabe que ni en esta transición ni en la del Paleozoico se presentaron grandes glaciaciones ni cambios climáticos violentos.

Han sido propuestas numerosas teorías *ad hoc* para explicar estos eventos: algunas consideran los factores ambientales; otras, los climáticos o los atmosféricos, y otras más, los biológicos. Por ejemplo, el testimonio geológico

revela que hubo un aumento en la formación de montañas al final del Mesozoico. La partición de los continentes y su deslizamiento hacia una separación de los principales bloques continentales entre sí (las tierras de Gondwana en el Hemisferio Sur y de Eurasia en el norte) había comenzado a principios del Mesozoico, y los eventos de separación final no se presentaron hasta fines de esta Era. ¿Pudieron las fajas de nuevas montañas inhibir la migración de los organismos? Es posible, pero más importante aún, ¿pudo la separación final de los continentes (por ejemplo el oeste de África y América del Sur se separaron hace 80 millones de años) causar el aislamiento de las fuentes de genes necesarios para la supervivencia de los reptiles más importantes, conduciéndolos así a su extinción? Esta es una idea interesante.

El aumento progresivo de la actividad de expansión del fondo oceánico debe haber conducido a un flujo acelerado del calor del interior hacia el exterior, a lo largo de los ejes de propagación, y esto causaría la expansión cortical que, a su vez, conduciría a una elevación universal del nivel del mar.

Hace unos 80 millones de años el nivel del mar alcanzó mas de 500 m sobre su nivel actual y se redujo notablemente la superficie de tierras disponibles; al final del Cretácico sólo un 15% de la superficie terrestre eran tierras secas. El apiñamiento de la población debe haber sido Malthusiano (y aquí puede haber una lección objetiva para la humanidad: ¡seamos cautos!). La ausencia de catástrofes naturales del tipo de las glaciaciones durante el Mesozoico contribuyó al crecimiento de la población. Existe abundante evidencia en los fósiles de que los predadores, como el *Tyrannosaurus rex*, se desarrollaron en una

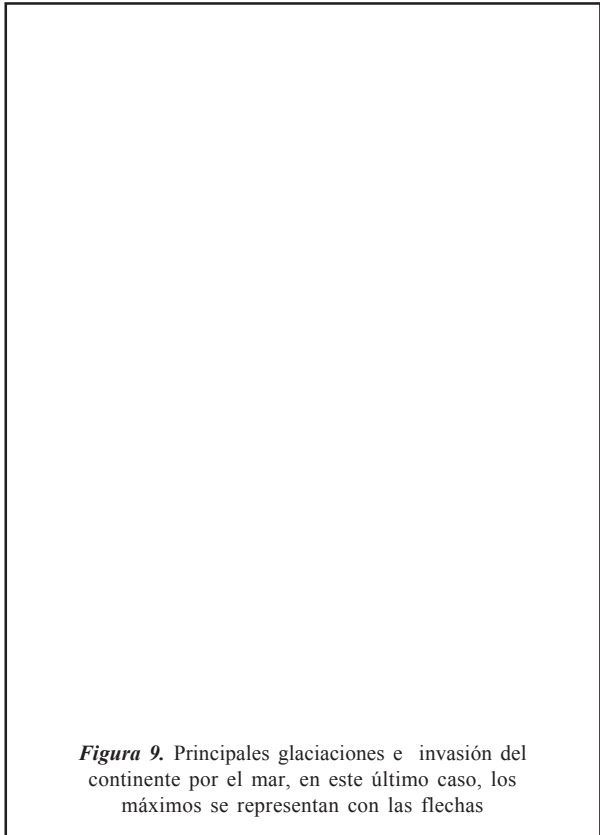


Figura 9. Principales glaciaciones e invasión del continente por el mar, en este último caso, los máximos se representan con las flechas

escala inmensa, fenómeno que sugiere escasez de alimentos y una competencia desesperada.

Una teoría ingeniosa relaciona el surgimiento de las plantas angiospermas con la declinación de los dinosaurios. La elevación eustática del nivel del mar a fines del Mesozoico dio origen a mares y lagunas someras e inmensamente grandes, que fueron sitios favorables para el crecimiento de gigantescos manglares pantanosos. Pero se piensa que los dinosaurios no pudieron vencer el impenetrable espesor de los manglares, encontrándose progresivamente aislados y condenados a morir.

Otra idea sugiere que la orogenia del final del Mesozoico estuvo asociada a una imponente actividad volcánica que condujo al depósito de estratos de cenizas que se distribuyeron por toda la Tierra, lo que apareció ilustrado en la película *Fantasia* de Walt Disney, con la música de Stravinski; los dinosaurios caían en las grietas gigantescas de la Tierra, eran sumergidos por las corrientes de lava y asfixiados por los humos y el polvo volcánicos.

O aún más, se ha propuesto que el desarrollo gradual de los mamíferos condujo a la aparición de los roedores, quienes como grupo gustan de nutrirse con huevos. Si los huevos de los dinosaurios estuvieron sujetos a una constante depredación por parte de las hordas de ratas de fines del Mesozoico (o sus equivalentes), no tomaría mucho tiempo que los gigantescos reptiles se extinguieran.

Un fenómeno característico del metabolismo de los reptiles es que prosperan en una atmósfera rica en dióxido de carbono, en tanto que los mamíferos no pueden hacerlo. El crecimiento del oxígeno biogénico en la totalidad de la atmósfera aumentó supuestamente en forma constante durante todo el curso del Mesozoico; y hacia el final de la Era los medios ambientes fueron más favorables para quienes competían con los reptiles. La disminución del dióxido de carbono continuaba debido a la formación de depósitos de greda, CaCO_3 , en las profundidades de los mares. Los estudios de los isótopos del azufre muestran que en el curso del Mesozoico se había establecido un serio déficit de oxígeno, situación que fue revertida al inicio del Cenozoico.

Pero existe una seria falla en todos estos argumentos: sólo tratan de explicar la extinción de una clase de organismos: los dinosaurios. ¿Qué puede decirse de todos los cambios que ocurrían exactamente en forma contemporánea entre animales marinos y plantas? También ellos exhibieron la misma clase de trastornos violentos en su evolución.

¿Qué explicación geofísica que incluya a todos los organismos conocidos puede ser ofrecida? Por ejemplo, se sabe que el campo magnético de la Tierra se debilita de tiempo en tiempo y hasta que puede cambiar de polaridad.

¿Pudieron faunas de ese tiempo desorientarse de un modo tal que no les fuera posible sobrevivir? Es una hipótesis sugestiva, pero olvida que el Reino Vegetal también evolucionó en ese tiempo y que las plantas tienen poco que ver con la locomoción.

El campo magnético de la Tierra controla también la pantalla global que filtra la radiación y rodea al planeta. Esta pantalla es reconocida popularmente como el cinturón de Van Allen y aísla a la Tierra en forma muy efectiva, reduciendo las radiaciones solar y cósmica potencialmente peligrosas y hasta letales. Los organismos, tanto las plantas como animales, serían afectados por igual, aunque aquellos que viven bajo la tierra o en las profundidades de los mares estarían protegidos. Los que habitan en espacios abiertos y en aguas someras superficiales serían los más vulnerables. Esta es la explicación más viable en el presente, pero la evidencia es pobre. Tal vez sea más satisfactoria simplemente porque las otras son menos convincentes.

La historia climática del globo durante la Era Cenozoica arroja mucha luz sobre los fenómenos porque muestra cómo se inicia una edad glacial. Hay evidencias de que a principios de este periodo el clima era universalmente moderado y subtropical, esto es, cálido y húmedo. Las dimensiones de los continentes eran al principio muy pequeñas, y el factor de oceanidad era el dominante. Fue una Era «talasocrática», con bajos extremos climáticos. La

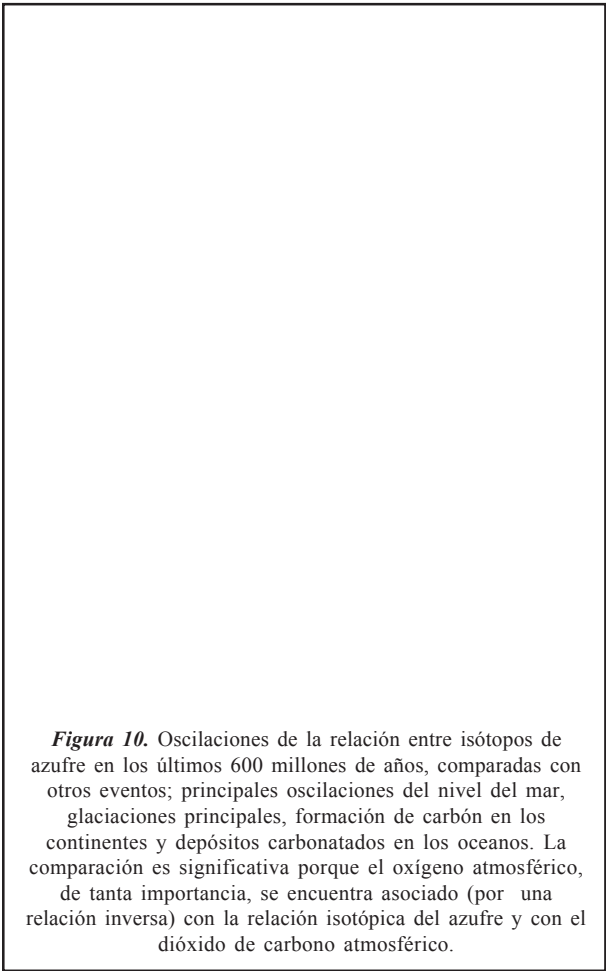


Figura 10. Oscilaciones de la relación entre isótopos de azufre en los últimos 600 millones de años, comparadas con otros eventos; principales oscilaciones del nivel del mar, glaciaciones principales, formación de carbón en los continentes y depósitos carbonatados en los océanos. La comparación es significativa porque el oxígeno atmosférico, de tanta importancia, se encuentra asociado (por una relación inversa) con la relación isotópica del azufre y con el dióxido de carbono atmosférico.

deriva de los continentes y la expansión de los fondos oceánicos durante el Cenozoico condujeron progresivamente a una serie de colisiones intercontinentales en la región que se extiende desde España hasta los Himalayas. Lo que en tiempos Mesozoicos había sido una amplia faja de mar ecuatorial, el Tethys o Mediterráneo ancestral, que conectaba al Atlántico septentrional con el Pacífico meridional, quedó ahora bloqueada. Desde hace aproximadamente 30 millones de años no ha sido posible ninguna migración adicional de este a oeste por mar. En el Mioceno superior (hace 12 millones de años), el Mediterráneo quedó reducido a un lago salado. Otras barreras también se estaban elevando: en las Indias orientales, el surgimiento de cadenas de islas casi llegó a conectar Australia con el sudeste de Asia; en la región de Panamá las cadenas volcánicas unieron a América del Norte con su compañera del Sur.

¿Qué sucede con un automóvil cuando falla su sistema de regulación de temperatura? ¿Qué ocurre cuando el radiador es obstruido con óxido? El motor se recalienta y hierve. El balance térmico de la Tierra está relacionado principalmente con la *pérdida de calor*; por lo tanto, ¿qué pasa cuando existe un bloqueo en los sistemas que regulan la temperatura global? Se presenta una glaciación.

Primero, la nieve del invierno dejó de fundirse durante el verano como consecuencia de la formación de montañas, la clausura de los sistemas oceánicos reguladores de la temperatura y el desplazamiento de los continentes hacia las latitudes polares. Ciclos climáticos menores se superpusieron a las tendencias principales, de manera que las regiones cubiertas de hielo se ensancharon poco a poco. Desde hace 30 millones de años existían ya signos aislados. Estos se extendieron más y más (desde la Antártida hasta Alaska), hasta que hace unos 2 millones de años se considera que se inició definitivamente la edad de hielo aún presente (el periodo Cuaternario). Comenzaron a aparecer faunas islándicas en el Mediterráneo. Las grandes etapas glaciales se abatieron sobre el globo en ciclos de duración cada vez mayores (alrededor de 100 mil años cada uno). Actualmente nos encontramos en una de las fases interglaciales moderadas pero, ¿cuánto durará?

A través de la Era Cenozoica, a medida que nos acercamos a nuestra época las evidencias geológicas se hacen cada vez más completas y precisas. Esto permite comprobar numerosos conceptos fundamentales. Por ejemplo: ¿coinciden algunas de las reducidas extinciones y apariciones de fauna observadas en este periodo con reversiones paleomagnéticas? Hay fuertes indicios de que así ha ocurrido. Y suponiendo que haya sido así, ¿cuáles son los mecanismos biológicos involucrados?

Más aun, hay un creciente número de evidencias que sugieren la existencia de una relación definitiva entre el magnetismo terrestre y los cambios

climáticos contemporáneos. En forma intuitiva puede parecer que en última instancia ambos fenómenos están controlados por la radiación solar. Pero ya existe una cantidad sustancial de observaciones que sostienen esta intuición. El climatólogo ruso M. I. Budyko (*Tellus*, 21, p. 612, 1969) ha mostrado que la radiación solar recibida en las estaciones terrestres de superficie en el hemisferio norte ha disminuido paulatinamente desde 1938, y Murray Mitchell (de ESSA, Washington, D. C.) ha encontrado que desde 1940 la temperatura media mundial ha ido en descenso, en tanto que la intensidad media del campo magnético terrestre se ha elevado. Sin embargo, también existen tendencias regionales inversas durante el mismo periodo: en algunas partes de América del Norte y en el hemisferio sur hay una tendencia climática al calentamiento, paralela a un descenso en la intensidad magnética. La distribución excéntrica del dipolo del campo magnético de la Tierra y su desplazamiento secular hacia el oeste puede ser una de las razones para que se presenten esas anomalías regionales en el geomagnetismo. Ya que es probable que el clima global medio sea gobernado por efectos que coincidan con el mayor de los hemisferios de la Tierra (el Pacífico y el del Sur), lo más significativo hoy en día es la intensificación del campo magnético y el abatimiento de la temperatura sobre Eurasia.

Ha sido posible medir la radiación solar del pasado por medio de una técnica indirecta. El isótopo inestable C^{14} es generado por la radiación solar (o la cósmica) en la atmósfera superior. Después se asienta como CO_2 y se incorpora a las plantas y a otros organismos vivos. Si se cuentan los anillos de los árboles a partir del más superficial hacia adentro, pueden ser calibrados en términos de un calendario sideral exacto. Pero si se determina la relación de desintegración del C^{14} en la madera para cada uno de los años, se encuentran anomalías. La tasa de generación del C^{14} parece ser variable; el autor de este artículo mostró que hay correlación entre ella y otro de los indicadores mundiales de la temperatura: la oscilación del nivel del mar. El cálculo se efectuó para los últimos 1000 años (en 1961), pero desde aquel entonces el registro ha sido extendido hacia atrás a 8 mil años mediante el trabajo dendrocronológico sistemático que incluye el fechado por carbono radiactivo. Se encontró que durante esta época hubo una variación notable y sistemática que alcanzó su nivel máximo hace aproximadamente 5 mil años, época en la cual la temperatura media mundial fue la mayor en casi 100 mil años.

Los esquemas del clima mundial se ven seriamente afectados por fenómenos de retroalimentación. Por ejemplo, si la temperatura de Eurasia se hace más fría en 1 o 2°C a lo largo de algunos decenios, cada primavera las nieves del invierno permanecerán sobre el terreno desde unos días hasta unas semanas más. La radiación solar recibida en ese tiempo, en lugar de calentar el

terreno será perdida en su mayor parte por ser reflejada en la superficie blanca (efecto de albedo); como consecuencia, se perderá una parte del calor neto que llega a la Tierra. Por consiguiente el clima general se volverá cada vez más frío.

Durante una fase glacial existe un efecto de retroalimentación que tiene consecuencias estupendas. La transferencia de humedad de los océanos hacia los glaciares continentales provoca el descenso del nivel del mar. En el último máximo glacial alcanzado hace aproximadamente 18 mil años, cerca de 80 millones de km³ de hielo cubrirían las latitudes más altas de la Tierra, abatiendo por lo tanto el nivel del mar en aproximadamente 200 m respecto al que tenía antes de la glaciación. ¿Qué resultados ocasiona esto en la geografía mundial? Deja expuesta a la acción de la atmósfera una superficie continental 12% mayor y reduce el tamaño de los océanos. Aumenta la «continentalidad» mundial y éste es un fenómeno que favorece a los climas extremosos, especialmente en su mayor frío, puesto que las áreas continentales más grandes están situadas en las latitudes altas.

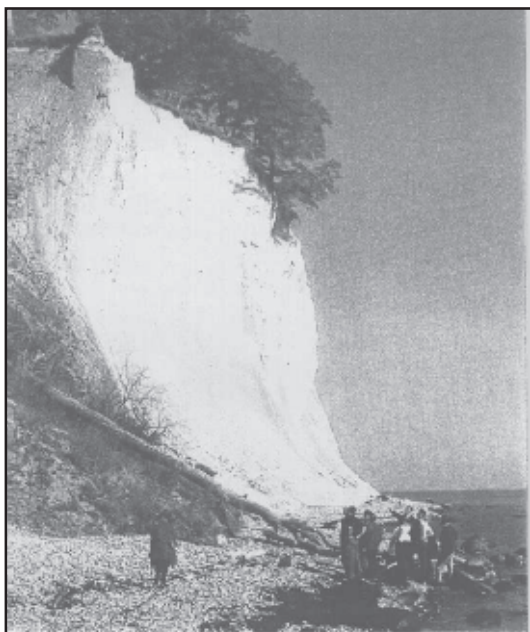


Figura 11. La formación de grandes depósitos carbonatados representa el empobrecimiento del dióxido de carbono que sufrió la atmósfera debido a la actividad de los organismos que habitaron el océano.

Y un tercer mecanismo de retroalimentación comienza a operar: la disminución de la profundidad de los mares del norte, por ejemplo en torno del Canadá ártico y de la plataforma continental de Siberia, lo que permite que estas zonas se enfríen y congelen con mayor facilidad; de esta manera el descenso del nivel del mar favorece el aumento en la cantidad de hielo marino. Pero éste es blanco, lo que contribuye aún más a la pérdida de calor por reflexión (albedo).

Existe todavía un cuarto mecanismo de retroalimentación. A medida que los glaciares crecen en las altas latitudes, tienden a lanzar icebergs al océano cada primavera y cada verano; estos gigantescos témpanos de

hielo flotante son transportados por las corrientes oceánicas a las bajas latitudes, donde se funden y ocasionan también el descenso en la temperatura de las latitudes intermedias.

Finalmente, mencionaremos una quinta consecuencia del enfriamiento global y de la formación de los glaciares. El autor de este artículo presentó este argumento en una reunión sobre cambios climáticos que tuvo lugar en Roma en 1961, organizada conjuntamente con la F.A.P. y la Organización Meteorológica Mundial. El razonamiento fue el siguiente: un enfriamiento general de la superficie oceánica, unido a una reducción de la radiación solar, debería abatir el valor medio de la evaporación, y esto a su vez debería causar una disminución en la precipitación pluvial. Las glaciaciones deberían coincidir con una aridez mundial. El descenso eustático del nivel del mar y el aumento de las áreas de hielo marino amplificarían este efecto por la reducción en la superficie de las aguas oceánicas disponibles para la evaporación. Un efecto contrastante sería generado por el aumento en el gradiente térmico del ecuador a los polos. Esto debería aumentar la velocidad de los vientos y elevar la tasa de la evaporación, pero sólo en regiones limitadas. De acuerdo con Hubert Lamb, el meteorólogo inglés, el régimen climático glacial estaría caracterizado por un bloqueo, es decir por una supresión de los vientos zonales normales, los vientos prevalecientes del oeste, que acarrearán el grueso de la humedad a las regiones continentales con latitudes medias. En contraste, habría mucha turbulencia de norte a sur, pero puesto que las masas de tierra boreales están orientadas en esta misma dirección, dicha turbulencia no favorecería el aumento de la precipitación a escala global. Este argumento se presta a controversias porque la teoría tradicional sostiene que las glaciaciones estuvieron caracterizadas por un aumento en la precipitación.

La aridez en las épocas glaciales puede ser probada mediante la evidencia geológica. Durante el último máximo glacial las áreas terrestres del globo fueron intensamente áridas. Violentas tormentas de polvo se abatieron sobre toda Eurasia desde la costa de Francia hasta el mar Amarillo y a través del medio oeste de Norteamérica. Los desiertos del Sahara y de Kalahari se expandieron desastrosamente e invadieron las sabanas tropicales que alguna vez fueron fértiles, e incluso penetraron en la región del Congo. Lo mismo ocurrió en América del Sur, donde las dunas de arena se extendieron desde Argentina hasta Brasil, y gran parte de la cuenca del Amazonas se convirtió en semiárida. Los especialistas en análisis de polen como Van der Hammen y sus colaboradores, en los Países Bajos, han estudiado sistemáticamente los depósitos geológicos del último periodo glacial. Realizaron perforaciones de prueba en cuencas lacustres adecuadas en Italia, España, Grecia y otros lugares en los

cuales una sedimentación continua debería preservar todo un ininterrumpido registro de los hechos. En regiones en donde hoy existen bosques y climas húmedos, durante el periodo glacial hubo pastizales de climas semiáridos; y en las montañas, inclusive condiciones de la tundra. Numerosos ríos grandes que no fueron alimentados por deshielos de los glaciares casi se secaron durante el máximo glacial; el Nilo y el Níger sufrieron grandes pérdidas de descarga. Muchos de los lagos ecuatoriales experimentaron cambio de régimen: el lago Victoria por ejemplo se transformó en una cuenca cerrada de evaporación, carbonatada y sin posibilidades de provocar inundaciones.

La imagen de la desecación en la edad glacial contrasta con la idea clásica de que las épocas glaciales estuvieron conectadas, en cierta forma, con el diluvio bíblico. En el último siglo, cuando comenzaron a ser reconocidas las evidencias de la glaciación, el dogma del Diluvio era universalmente aceptado. Pensar en las precipitaciones de “los cuarenta días y las cuarenta noches” como una precipitación de nieve en las latitudes altas fue sólo un pequeño salto intelectual. Hoy en día ni siquiera se estima necesario proveer un aumento en la precipitación para que los glaciares se expandan; el enfriamiento puede hacer que disminuya la tasa de deshielo. De hecho, la mayoría de las actuales regiones glaciales son «desiertos helados». Permanecen como glaciales simplemente porque la cantidad de nieve que cae anualmente no es superada por el deshielo anual o por ablación; el factor de control es la temperatura continuamente baja.

La correlación entre la glaciación y una precipitación excesiva ha conducido a este error de correlación notablemente universal. Hay evidencia muy extendida acerca de la existencia de gigantescos lagos y antiguos ríos en las regiones subtropicales, particularmente en África. El lago Chad, por ejemplo, llegó a abarcar un área equivalente a la mitad de la extensión de Europa occidental. Llegó a presumirse que esta gran extensión del lago estaba correlacionada con la última glaciación. La evidencia de repetidos escenarios «pluviales» en muchas partes del mundo ha conducido a una servil correlación con los glaciares. Pero el fechado con carbono radiactivo aplicado a las antiguas terrazas de los lagos produjo un revolucionario cambio de punto de vista. El nivel más alto del lago (del Paleo-Chad) se presentó hace aproximadamente 5 mil años. Desde el tiempo de los faraones el norte de África ha estado secándose. En esa época habitaban en la extensa sabana toda clase de animales salvajes, y el hombre neolítico dibujó imágenes en las rocas para dramatizar la escena.

Durante los últimos 5 mil años ha habido una progresiva desecación de la región del Sahara. Aún en los tiempos clásicos de Herodoto y Ptolomeo existían vívidas descripciones del «lago grande» (Paleo-Chad); los fósiles de

cocodrilos e hipopótamos encontrados hoy dan testimonio de sus antiguas dimensiones. La desecación se ha acelerado desde la época de los romanos y, aunque el avance de los desiertos es un fenómeno oscilatorio, la predicción a largo plazo del futuro de las regiones de sabana en latitudes bajas (por ejemplo de Mauritania a Etiopía, de partes de la India, de Australia septentrional, del norte de México, etc.) es muy inquietante. En la conferencia que tuvo lugar en Rhode Island en 1972 se concluyó que el siguiente periodo glacial debe esperarse en un plazo de pocos miles de años, como máximo, aunque posiblemente ocurra dentro de unos cientos de años. Es muy importante que nos demos cuenta de que estos cambios climáticos no se realizan de modo uniforme y constante, sino que más bien avanzan con fuertes oscilaciones: en ciertos periodos son más calientes, en otros más fríos, pero al fin alcanzan un límite de umbral, cuando el deterioro climático es rápido y absoluto.

Epílogo

En esta revisión hecha del clima y del medio ambiente en la historia de nuestro planeta hemos visto cómo los eventos se han sucedido uno tras otro como en un tiiovivo (véase el diagrama de Glaessner en este volumen). A medida que gira lentamente, más y más pasajeros lo abordan sin que ninguno baje. Algunos parecen estar sepultados bajo la multitud, pero con el tiempo el efecto es que todo en la Tierra se complica progresivamente. Este es un concepto interesante para los físicos y los filósofos de las matemáticas. La ley de la *entropía* es una ley básica de la física y enuncia que al pasar el tiempo en los procesos fisicoquímicos se presenta una tendencia al desorden y un aumento en la entropía, que deviene así una medida del desorden. Con la pérdida progresiva de energía se presenta una tendencia hacia la disociación o el desorden. Pero en los procesos a largo plazo relacionados con la geología y la biología, la entropía parece ser en general negativa (esto es, exactamente lo opuesto), porque la corteza terrestre y sus poblaciones, lejos de desorganizarse, se hacen progresivamente más complejas. Esto no puede ser cierto en el tiempo cósmico, pero lo es para el registro de 4 mil 500 millones de años que tenemos tras nosotros.

En tanto que la tendencia hacia el equilibrio, o máxima entropía, se presenta en los sistemas aislados, el complejo global no se encuentra así e inclusive está sujeto a muchas influencias externas de radiación y gravitatorias. *Tenemos la historia de un sistema en estado no estable*. Sólo algunos procesos de corta duración pueden ser considerados en términos de un estado estable.

Para hacer una breve recapitulación, las siguientes tendencias en la evolución del clima pueden ser consideradas como fundamentales:

1. *La atmósfera* ha sido generada en forma progresiva por emanaciones del interior de la Tierra (H₂O, CO₂, SO₂, etc.), y modificada, en forma esencial, por la generación de oxígeno debida al proceso de fotosíntesis realizado por las plantas, y en parte por el sepultamiento de sedimentos (por ejemplo, de carbono en los depósitos de carbón e hidrocarburos de yeso y anhidrata, de caliza y greda).

2. *La hidrósfera* ha crecido también en forma progresiva de modo similar a la atmósfera (con una tasa desconocida), en tanto que su composición química ha cambiado a través del tiempo, parcialmente como respuesta a los cambios de la atmósfera. La tendencia ha sido desde un principio de un carácter muy ácido, rico en dióxido de carbono, hacia condiciones de mayor alcalinidad.

3. *La composición química de los sedimentos* ha evolucionado como respuesta a los cambios en la corteza terrestre, y sus contenidos han tenido progresivamente menos hierro y magnesio, pero más calcio y sodio.

4. *La litología de los sedimentos* ha ido siendo más y más clasificada, es decir, organizada a través del tiempo. En la corteza primigenia todas las componentes estaban mezcladas. En la actualidad, las vastas formaciones de arenas de cuarzo, de arcillas o calizas hablan de largos periodos de selección y segregación.

5. *Los continentes* han llegado a ser progresivamente más altos y sus cortezas más gruesas; cada uno de ellos contiene ahora rocas representativas de todos y cada uno de los periodos geológicos.

6. *Las cuencas oceánicas* se han hecho cada día más profundas y más separadas unas de otras, mientras que las plataformas continentales se han reducido en extensión.

7. *La biósfera* -vida organizada, tanto de plantas como de animales- ha llegado a ser sucesivamente más compleja a través del tiempo. A medida que aumenta la producción de nuevas especies, las poblaciones totales de cada una de ellas tienden a decrecer. A pesar de las numerosas extinciones, ningún phylum ha desaparecido por completo y el número total de clases, de grupos y de especies tiende a aumentar con el tiempo.

La evolución de este planeta y de sus seres vivos sólo puede ser vista como secular si se contempla desde una perspectiva lejana, exactamente como la historia y la cultura humana, cuya evolución tiende a marchar en series de saltos, alternando niveles de umbral con mesetas de realizaciones, e inclusive con retrocesos. Este lenguaje humanístico puede parecer a primera vista como los buenos deseos de un hombre que quiere interpretar todas las cosas en términos de lo familiar. Pero lejos de ello, la historia geológica de este planeta ha sido obtenida a golpes de martillo con penosa dificultad, partiendo de continuas

interrogantes, recotejando y revaluando constantemente. Cada nuevo instrumento descubierto abre al estudio nuevas áreas. Pero las leyes básicas de nuestra ciencia fueron correctamente establecidas hace más de un siglo. Día tras día los nuevos descubrimientos amplían nuevos horizontes, pero en su mayor parte no contradicen las conclusiones a las cuales llegaron los pioneros.

Bibliografía:

- Cloud, P., *Evolution of ecosystems*, en Amer. Sci., LXI, 1:54 (1974).
- Van den Henvel, E. P. J., Buurman, P., *Possible causes of glaciations*, en Herman Y. (ed.), *Marine geology and oceanography in the Arctic Seas*, New York (1974).
- Condie, K. C., *Archean magmatism and crustal thickening*, en Geol. Soc. Amer. Bull., LXXXIV, 2981 (1973).
- Bigarella, J. J., *Paleocurrents and the problem of continental drift*, en Geol. Rundsch., LXI, 2, 447 (1973).
- Fairbridge, R. W., *Glaciation and plate migration*, en: Tarling F., Runcorn S.K. (ed.), *Paleoclimatic implications of glaciation and continental drift*, New York (1973).
- Holland, H.D., *Systematics of the isotopic composition of sulfur in the oceans during the Phanerozoic and its implication for atmospheric oxygen*, en Geochim. Cosmochim. Acta, XXXVII, 605 (1973).
- Pitrat, C.W., *Vertebrates and the Permo-Triassic extinction*, en Paleogeogr., Paleoclimat., Paleocol., XIV 249 (1973).
- Wollim, G. et al., *Magnetic intensity and climatic changes 1925-70*, en Nature, CCXLII, 5392, 34 (1973).
- Woodrow, D.L., et al., *Paleogeography and paleoclimate at the deposition sites of the Devonian catskill and old refacies*, en Geol. Soc. Amer. Bull., LXXXIV, 3051 (1973).
- Fairbridge, R. W., *Climatology of a glacial cycle*, en Quat. Res., II, 283 (1972).
- Goldreich, P., *Tides and the Earth-moon system*, en Sci. Amer., CCXXVI, 4, 42 (1972).
- Holland, H.D., *The geologic history of seawater - an attempt to solve the problem*, en Geochim. Cosmochim., XXXVI, 637 (1972).
- Lamb, H.H., *Climates and circulation regimes developed over the Northern hemisphere during and since the last ice age*, en Paleogeogr. Paleoclimat., Paleocol., X, 125 (1972).
- Nairn, A.E.M., *Paleoclimatology: present status*, en Naturwissenschaften, LIX, 388 (1972).
- Newell, N.D., *L'evoluzione delle scogliere*, en Le Scienze, 52 (1972).
- Tendral, A.F., *Revolution in Earth history*, en J. Geol. Soc. Australia, XIX, 287 (1972).
- Valentine, J.W., Moores E.M., *Global tectonics and the fossil record*, en J. Geol., LXXX, 167 (1972).
- Beuf, S. et al., *Les gres du Paleozoique inferieur au Sahara*, Parigi (1971).
- Fairbridge, R. W., *Upper Ordovician in Northwest Africa? Reply*, en Geol. Soc. Amer. Bull., LXXXII, 269 (1971).
- Van der Hammen, T., Wijmstra, T.A., Zagwijn, W.H., *The floral record of the late Cenozoic of Europe*, en: Turekian K.K. (ed.) *Late Cenozoic glacial ages*, New Haven (1971).
- Kukla, J., *Correlations between loesses and deep-seas sediments*, en Geologiska Föreningen i Stockholm Föreläsningar, XCII, 148 (1970).
- Mc Alester, A.L., *Animal extinctions, oxygen consumption and atmospheric history*, en: J. Paleontol., XLIV, 405 (1970).

- Merifield, P.M., Lamar, D.L.. *Paleotides and the geologic record*, en: Runcorn S.M. (ed.), *Paleogeophysics*, London (1970).
- Budyko, M.I.. *The effect of solar radiation variations on the climate of the Earth*, en *Tellus*, XXI, 5, 611(1969).
- Mesolella, K. J., Matthews, R.K., Broecker, W.S., Thurber, D.L.. *The astronomical theory of climatic changes, Barbados data*, en: *J of Geol.*, LXVI, 250 (1969).
- Bray, J.R.. *Glaciation and solar activity since the fifth century B.C. and the solar cycle*, en *Nature*, CCXX, 672 (1968).
- Cloud, P.. *Atmospheric and hydrospheric evolution on the primitive Earth*, en *Science*, CLX, 729 (1968).
- Fairbridge, R.W.. *Carbonate rocks and paleoclimatology in the biogeochemical history of the planet*, en: Chilingar G.V., Bissell H.G., Fairbridge R.W. (ed.), *Carbonate rocks*, Amsterdam (1967).
- Newell, N.D.. *Revolutions in the history of life*, en *Geol. Soc. Spec. Pap.*,LXXXIX, 63 (1967).
- Harland, W.B., Rudwick M.S.J., *The great infra-Cambrian ice age*, en *Sci. Am.*, CCXI, 2, 28 (1964).
- Nairn, A.M.. *Problems of climatology*, en *Proceedings of the NATO paleoclimates conference*, London (1963).
- Schwarzbach, M.. *Climates of the Past -An introduction to paleoclimatology*, London (1963), Fairbridge R.W. (ed.), *Solar variations, climatic changes, and related geophysical problems*, en *New York Acad. Sci. Annals*, XCV (1961).
- Barghoorn, E.S.. *Evidence of climatic change in the geological record of plant life*, en: Shapley H. (ed.), *Climatic change*, Cambridge (1953).

Artículo original tomado de:

El Redescubrimiento de la Tierra, CONACYT, México, 1982, p. 233-250.

El origen de la vida en la Tierra

Leslie E. Orgel

Cada vez se cuenta con más evidencias que apoyan la idea de que el surgimiento del RNA catalítico fue un paso temprano crucial. Aún se desconoce cómo es que se originó el RNA.

Cuando la Tierra se formó hace unos 4600 millones de años, era un lugar sin vida e inhóspito. Mil millones de años después estaba infestado con organismos que se parecían a las algas verdiazules. ¿Cómo llegaron ahí?. En resumen, ¿cómo se inició la vida?. Esta añeja pregunta sigue generando fascinantes conjeturas y experimentos ingeniosos, muchos de los cuales se centran en la posibilidad de que el surgimiento del RNA auto-replicante fue un acontecimiento crítico en el camino hacia la vida.

Antes de la mitad del siglo XVII, casi toda la gente creía que Dios había creado al género humano y a otros organismos superiores y que los insectos, ranas y otras criaturas pequeñas podrían originarse espontáneamente en el lodo o materia en descomposición. Durante los dos siglos siguientes, esas ideas estuvieron sujetas a críticas cada vez más severas, y a mediados del siglo diecinueve dos avances científicos importantes fijaron la plataforma para las discusiones modernas del origen de la vida.

En un primer avance Luis Pasteur desacreditó el concepto de generación espontánea. Ofreció pruebas de que aun las bacterias y otros microorganismos surgen de padres que se parecen a ellos. Con eso, vislumbró una pregunta intrigante: ¿Cómo surgió la primera generación de cada especie?

El segundo avance, la teoría de la selección natural, sugirió una respuesta. De acuerdo a esta hipótesis, propuesta por Charles Darwin y Alfred Russel Wallace, algunas de las diferencias entre los individuos de una población son hereditarias. Cuando el ambiente cambia, los individuos poseedores de ciertos rasgos que proporcionan la mejor adaptación a este nuevo ambiente, cuentan con el mejor éxito reproductivo. Consecuentemente, la siguiente generación contiene un mayor porcentaje de individuos bien adaptados, que poseen las

características útiles. En otras palabras, las presiones ambientales seleccionan los rasgos adaptativos para su perpetuación.

Al repetirse generación tras generación, la selección natural podría llevar a la evolución de organismos complejos a partir de unos sencillos. La teoría, entonces, implicaba que todas las formas vivientes actuales podrían haber evolucionado de un solo progenitor sencillo -un organismo al que se conoce como el último ancestro común de la vida. (Esta forma de vida se dice que es “la última” y no la “primera” porque es el ancestro más cercano que comparten todos los organismos contemporáneos; ancestros más distantes debieron haber aparecido antes).

Darwin, doblegándose de alguna manera a los sesgos religiosos de su tiempo, postuló en el párrafo final de *El Origen de las Especies* que “el Creador” originalmente dió el aliento de vida “a unas cuantas formas o a una”. Entonces la evolución tomó el mando: “De un inicio tan simple, un sinfín de formas bellas y maravillosas han evolucionado y continúan haciéndolo”. Sin embargo, en su correspondencia privada él sugirió que la vida podría haber surgido a través de la química, «en algún pequeño charco caliente, con toda clase de sales fosfóricas y compuestos amoniacales, luz, calor, electricidad, etc., presentes”. Durante gran parte del siglo XX, la investigación sobre el origen de la vida ha tratado de aclarar la hipótesis privada de Darwin para elucidar cómo, sin intervención sobrenatural, la interacción espontánea de las moléculas relativamente simples disueltas en los lagos u océanos del mundo prebiótico, podría haber producido el último ancestro común de la vida.

Encontrar una solución a este problema requiere conocer algo acerca de las características de ese ancestro. Obviamente, tenía que poseer información genética, esto es, instrucciones heredables para funcionar y reproducirse y los medios para replicar y llevar a cabo esas instrucciones. De otra manera no habría dejado descendientes. También, el sistema para replicar su material genético tuvo que permitir alguna variación aleatoria en las características heredables de la descendencia, de manera que las nuevas características pudieran ser seleccionadas y llevar a la creación de especies diversas.

Los científicos han logrado entender mejor el carácter del último ancestro común al identificar rasgos comunes en los organismos contemporáneos. Se puede inferir con seguridad que las características intrincadas presentes en todas las variedades modernas de la vida también aparecieron en ese ancestro común. Después de todo, es casi imposible que dichas características universales hayan evolucionado en forma separada. El razonamiento es el mismo que se aplicaría al descubrir dos obras de teatro virtualmente idénticas, que difieran sólo en unas cuantas palabras. No sería razonable pensar que los guiones fue-

ron creados independientemente por dos autores distintos. De la misma manera, sería seguro suponer que un guión era una copia imperfecta del otro o que ambas versiones eran copias ligeramente alteradas de un tercero.

Un hecho común fácilmente observable es que todas las cosas vivientes constan de compuestos orgánicos similares (ricos en carbono). Otra propiedad compartida es que las proteínas que se encuentran en los organismos actuales, están formadas a partir de un juego de 20 aminoácidos estándar. Estas proteínas incluyen a las enzimas (catalizadores biológicos) que son esenciales para el desarrollo, la sobrevivencia y la reproducción.

Además, los organismos contemporáneos llevan su información genética en los ácidos nucleicos -RNA y DNA- y usan esencialmente el mismo código genético. Este código especifica las secuencias de aminoácidos de todas las proteínas que cada organismo necesita. Para decirlo con más precisión, las instrucciones toman la forma de secuencias específicas de nucleótidos, los bloques constructores de los ácidos nucleicos. Estos nucleótidos constan de un azúcar (desoxirribosa en el DNA, y ribosa en el RNA), un grupo fosfato y una de las cuatro bases nitrogenadas. En el DNA, las bases son adenina (A), guanina (G), citosina (C) y timina (T). En el RNA, el uracilo (U) sustituye a la timina. Las bases constituyen el alfabeto, y los tripletes de bases forman las palabras. Como ejemplo, el triplete CUU en el RNA indica a la célula añadir el aminoácido leucina a una cadena creciente de proteína en formación.

A partir de tales descubrimientos podemos inferir que nuestro último ancestro común almacenaba la información genética en los ácidos nucleicos que especificaban la composición de todas las proteínas necesarias. También dependía de las proteínas para dirigir muchas de las reacciones requeridas para su propia perpetuación. Por lo tanto, el problema central de las investigaciones sobre el origen de la vida se puede delinear mejor si preguntamos ¿por medio de qué series de reacciones químicas surgió este sistema interdependiente de ácidos nucleicos y proteínas?

Cualquiera que trate de resolver este rompecabezas inmediatamente encuentra una paradoja. Hoy en día, los ácidos nucleicos se sintetizan sólo con la ayuda de proteínas, y las proteínas se sintetizan sólo si está presente su secuencia de nucleótidos correspondiente. Es extremadamente improbable que las proteínas y los ácidos nucleicos, ambos estructuralmente complejos, surgieran espontáneamente en el mismo lugar y al mismo tiempo. También parece imposible tener uno sin el otro. Y así, a primera vista, uno tendría que concluir que, de hecho, la vida nunca pudo haberse originado por medios químicos.

A finales de los sesentas Carl R. Woese de la Universidad de Illinois, Francis Crick, quien entonces trabajaba en el Consejo de Investigaciones Mé-

dicas en Inglaterra, y yo (trabajando en el Instituto Salk de Estudios Biológicos en San Diego) sugerimos independientemente una alternativa a este problema. Propusimos que el RNA bien podría haberse originado primero y establecido lo que ahora se conoce como el mundo del RNA -un mundo en el cual el RNA catalizaba todas las reacciones necesarias para que sobreviviera y se replicara un precursor del último ancestro común de la vida. También planteamos que el RNA podría subsecuentemente haber desarrollado capacidad de unir aminoácidos y así formar proteínas. Este escenario podría haber ocurrido, si el RNA prebiótico tuvo dos propiedades que hoy en día no son evidentes: la capacidad de replicarse sin la ayuda de proteínas y la capacidad de catalizar cada paso de la síntesis de proteínas.

Hubo algunas razones por las que preferimos al RNA sobre el DNA como el originador del sistema genético, aunque el DNA es ahora el principal depositario de la información hereditaria. Una consideración fue que los ribonucleótidos en el RNA se sintetizan más fácilmente que los desoxiribonucleótidos en el DNA. Además, fue fácil imaginar diversas formas en las que el DNA pudo haber evolucionado a partir del RNA y entonces, al ser más estable, tomar el papel del RNA como un depositario de la herencia. Sospechamos que el RNA se originó antes que las proteínas, en parte porque tuvimos dificultades para construir cualquier escenario en el cual las proteínas pudieran replicarse en ausencia de ácidos nucleicos.

Durante los últimos diez años, una buena cantidad de evidencia ha dado crédito a la idea de que el mundo hipotético de RNA en realidad existió y llevó al surgimiento de vida basada en DNA, RNA y proteínas. Notablemente, en 1983 Thomas R. Cech de la Universidad de Colorado en Boulder e, independientemente, Sidney Altman de Universidad de Yale descubrieron las primeras ribozimas conocidas, enzimas hechas de RNA. Hasta entonces, se pensaba que las proteínas llevaban a cabo todas las reacciones catalíticas en los organismos contemporáneos. Efectivamente, el término “enzima” está generalmente reservado para las proteínas. Las primeras ribozimas identificadas podían hacer poco más que cortar y unir RNA preexistente. Sin embargo, el hecho que se comportaran como enzimas añadió peso a la noción de que el RNA antiguo también pudo haber sido catalítico.

Hasta ahora no se han identificado en la naturaleza moléculas de RNA que dirijan la replicación de otras moléculas de RNA. Pero mediante técnicas ingeniosas diseñadas por Cech y Jack W. Szostak, del Hospital General de Massachussets, se ha logrado modificar ribozimas naturales para que puedan realizar algunas de las subreacciones más importantes en la replicación del RNA, tales como unir nucleótidos u oligonucleótidos (secuencias cortas de nucleótidos).

Recientemente, Szostak encontró evidencia aún más fuerte de que una molécula de RNA producida mediante síntesis prebiótica pudo haber llevado a cabo la replicación del RNA en la Tierra primitiva. Empezó por crear un estanque de oligonucleótidos aleatorios, para simular la supuesta producción azarosa que existía hace cuatro mil millones de años. De este estanque pudo aislar un catalizador que era capaz de unir oligonucleótidos. Igualmente importante es el hecho de que el catalizador podía extraer energía para la reacción a partir de un grupo trifosfato (tres fosfatos unidos), el mismo grupo que ahora abastece casi todas las reacciones bioquímicas en los sistemas vivientes, incluyendo la replicación de los ácidos nucleicos. Tal similitud apoya la idea de que una molécula de RNA podría haberse comportado en forma parecida, y precedido a los catalizadores proteínicos que hoy llevan a cabo la replicación del material genético en los organismos vivientes. Mucho queda por hacer, pero ahora parece probable que en un futuro no muy lejano se podrá demostrar algún tipo de reproducción de RNA catalizada por RNA.

Los estudios con ribosomas, a menudo llamados la fábrica de proteínas de las células, han proporcionado apoyo para otra parte importante de la hipótesis del mundo de RNA: la propuesta de que el RNA pudo haber creado la síntesis de proteínas. Los ribosomas, los cuales consisten de RNA ribosomal y proteína, viajan a lo largo de cadenas de RNA mensajero (cadenas sencillas que transcriben la información de los genes del DNA para codificar proteínas). Al moverse los ribosomas, unen un aminoácido específico al siguiente, formando uniones peptídicas entre ellos. Harry F. Noller Jr., de la Universidad de California, en Santa Cruz, ha encontrado que es probable que el RNA en los ribosomas, y no la proteína, sea el que catalice la formación de las uniones peptídicas.

Otro trabajo indica que el RNA primitivo habría sido capaz de evolucionar, como se requeriría en cualquier material que dió origen a los genes en el último ancestro común de la vida. Sol Spiegelman, cuando estaba trabajando en la Universidad de Illinois, y otros investigadores inspirados por sus ideas, han demostrado que las moléculas de RNA pueden ser inducidas para que adopten nuevas características. Por ejemplo, cuando al RNA se le dejó replicarse repetidamente en presencia de una ribonucleasa (una enzima que normalmente rompe el RNA), el RNA eventualmente se volvía resistente a la enzima degradativa. En forma similar, Gerald F. Joyce del Instituto de Investigaciones Scripps y otros, recientemente han aplicado procedimientos más sofisticados para obtener ribozimas que rompen una variedad de uniones químicas, incluyendo uniones peptídicas.

Así pues, hay buenas razones para pensar que el mundo de RNA existió y que el RNA inventó la síntesis de proteínas. Si esta conclusión es correcta, el

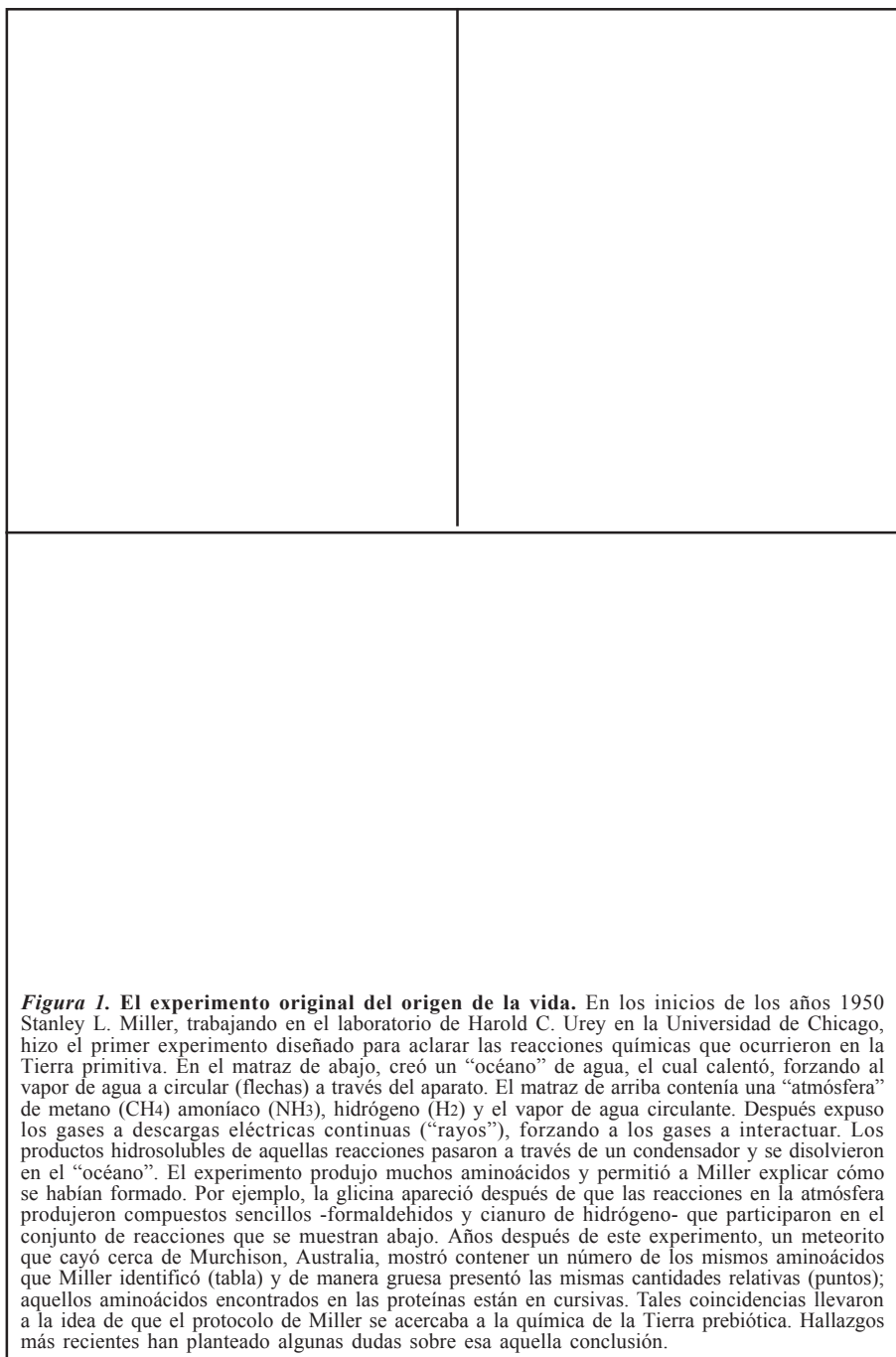
principal objetivo de la investigación sobre el origen de la vida será explicar como surgió el mundo de RNA. La respuesta a esta pregunta requiere conocer algo acerca de la química de la sopa prebiótica: la solución acuosa de moléculas orgánicas en la cual se originó la vida. Afortunadamente, aun antes de que se propusiera la hipótesis del mundo de RNA, los investigadores ya sabían bastante al respecto.

Por los años 1930 Alexander I. Oparin, en Rusia y J.B.S. Haldane en Inglaterra habían señalado que los compuestos orgánicos necesarios para la vida no podrían haberse formado en la Tierra si la atmósfera era tan rica en oxígeno (oxidante) como lo es hoy. El oxígeno, el cual toma átomos de hidrógeno de otros compuestos, interfiere con las reacciones que transforman las moléculas orgánicas sencillas en complejas. Oparin y Haldane propusieron, entonces, que la atmósfera de la Tierra primitiva, igual que la de los planetas externos, era reductora: contenía muy poco oxígeno y era rica en hidrógeno (H_2) y compuestos que pueden donar átomos de hidrógeno a otras sustancias. Tales gases presumiblemente incluían metano (CH_4) y amoníaco (NH_3).

Las ideas de Oparin y Haldane inspiraron el famoso experimento Miller-Urey, con el cual en 1953 empezó la era de química experimental pre-biótica. Harold C. Urey de la Universidad de Chicago y Stanley L. Miller, un estudiante graduado en el laboratorio de Urey, se cuestionaron acerca de los tipos de reacciones que ocurrieron cuando la Tierra estaba todavía envuelta en una atmósfera reductora. En un aparato autónomo, Miller creó tal “atmósfera”. Consistió de metano, amoníaco, agua e hidrógeno sobre un “océano” de agua. Sometió los gases a “rayos” en forma de descargas eléctricas continuas. Después de unos pocos días analizó el contenido del océano simulado.

Miller encontró que hasta el 10 por ciento del carbono en el sistema se había convertido en un número relativamente pequeño de compuestos orgánicos identificables y hasta el 2 por ciento del carbono pasó a formar parte de aminoácidos de los tipos que sirven como constituyentes de proteínas. Este último descubrimiento fue particularmente excitante porque sugirió que los aminoácidos necesarios para la formación de proteínas -y de la vida misma- habrían sido abundantes en el planeta primitivo. En ese tiempo, los investigadores aún no ponían mucha atención al origen de los ácidos nucleicos; estaban más interesados en explicar cómo aparecieron las proteínas en la Tierra.

Los análisis cuidadosos elucidaron muchas de las reacciones químicas que ocurrieron en el experimento y que podrían haber ocurrido en el planeta prebiótico. Primero, los gases en la “atmósfera” reaccionaron para formar un número de compuestos orgánicos simples, incluyendo cianuro de hidrógeno (HCN) y aldehídos (compuestos que contienen el grupo CHO). Luego los



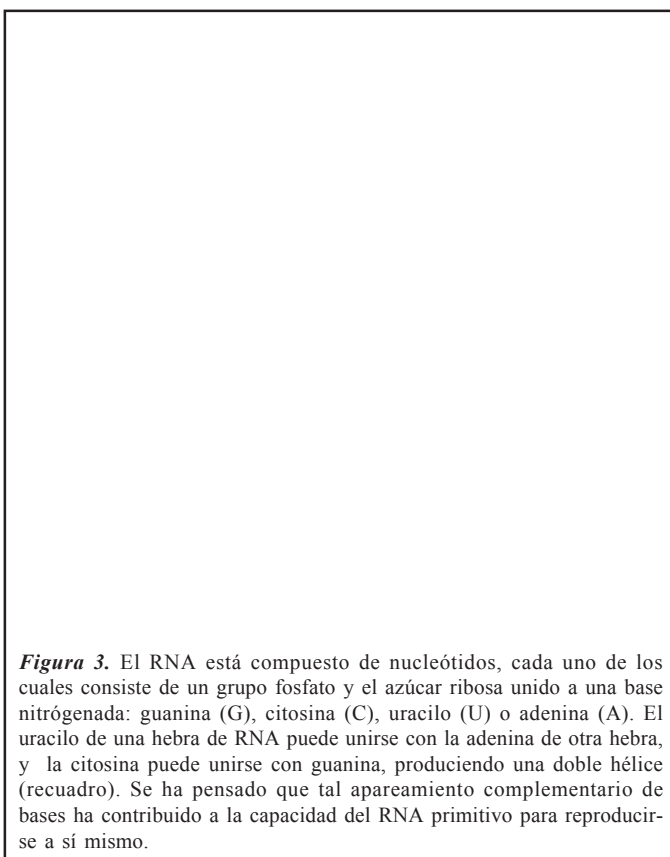
aldehídos se combinaron con amoníaco y cianuro de hidrógeno para generar productos intermediarios llamados aminonitrilos, que interactuaron con agua en el “océano” para producir aminoácidos y amoníaco. La glicina fue el aminoácido más abundante, resultado de la combinación de formaldehído (CH_2O), amoníaco y cianuro de hidrógeno. También se formó en cantidades menores un número sorprendente de los veinte aminoácidos estándar.

Desde entonces, los investigadores han sometido diferentes mezclas de gases simples a diversas fuentes de energía. Los resultados de estos experimentos se pueden resumir claramente. Bajo condiciones suficientemente reductoras, los aminoácidos se forman fácilmente. Contrariamente, bajo condiciones oxidantes éstos no se forman en absoluto o sólo lo hacen en pequeñas cantidades.

Estudios similares proporcionaron algunas de las primeras evidencias de que también los componentes de los ácidos nucleicos podrían haberse formado en la sopa prebiótica. En 1961 Juan Oró, quien entonces trabajaba en la Universidad de Houston, trató de determinar si los aminoácidos se podían obtener mediante procesos químicos más simples que los que habían operado en el experimento Miller-Urey. Mezcló cianuro de hidrógeno y amoníaco en una solución acuosa, sin introducir aldehídos. Encontró que a partir de esos compuestos se formaban aminoácidos. Además, hizo un descubrimiento inesperado: la molécula compleja más abundante que identificó fue la adenina.

La adenina, si recordamos, es una de las cuatro bases nitrogenadas presentes en el RNA y el DNA. Es también un componente del trifosfato de adenosina (ATP), la principal molécula que proporciona la energía bioquímica. El trabajo de Oró implicó que si la atmósfera era realmente reductora, la adenina -sin duda una de las moléculas bioquímicas más esenciales- habría estado disponible para ayudar a que la vida empezara. Estudios posteriores establecieron que las otras tres bases de los ácidos nucleicos podrían haberse obtenido de reacciones entre cianuro de hidrógeno y otros dos compuestos que podrían haberse formado en una atmósfera reductora prebiótica: cianógeno (C_2N_2) y cianoacetileno (HC_3N). Por lo tanto, los primeros experimentos parecían indicar que bajo plausibles condiciones prebióticas, los constituyentes importantes de las proteínas y los ácidos nucleicos podrían haber estado presentes en la Tierra primitiva.

Sorprendentemente, se ha demostrado que muchos de los compuestos generados en estos experimentos también existen en el espacio exterior. Una familia de aminoácidos que se traslapa fuertemente con aquellos formados en el experimento de Miller-Urey, ha sido identificada en meteoritos carbonosos, junto con las bases púricas (adenina y guanina). Además, la familia de peque-



ñas moléculas que los experimentos de laboratorio han implicado como participantes en las síntesis prebióticas -amoníaco, agua, cianuro de hidrógeno, formaldehído, y cianoacetileno- es abundante en las nubes de polvo interestelar, donde nacen las nuevas estrellas.

La coincidencia entre las moléculas presentes en el espacio exterior y las que se producen en simulaciones de laboratorio de química prebiótica, generalmente ha sido interpretada en el

sentido de que las simulaciones han esbozado un esquema razonable de la química que ocurrió en la Tierra primitiva. Sin embargo, debo señalar que esta conclusión es ahora más débil de lo que alguna vez parecía. Han surgido algunas dudas, pues investigaciones recientes indican que la atmósfera de la Tierra nunca fue tan reductora como Urey y Miller supusieron. Sospecho que muchos compuestos orgánicos generados en estudios anteriores se habrían producido aun en una atmósfera que contuviera menos hidrógeno, metano y amoníaco. No obstante, parece prudente considerar otros mecanismos para la acumulación de los componentes de las proteínas y ácidos nucleicos en la sopa prebiótica.

Por ejemplo, los aminoácidos y las bases nitrogenadas necesarios para la vida en la Tierra podrían haber llegado con el polvo estelar, los meteoritos y los cometas. Durante los primeros quinientos millones de años de la historia de la Tierra, el bombardeo por meteoritos y cometas debió haber sido intenso, aunque el grado en que el material orgánico podría haber sobrevivido a tales

Figura 4. La replicación del RNA primero empezó, de acuerdo a un escenario, después de que los nucleótidos reactivos (a) en la Tierra unieron y formaron polímeros aleatorios (b), uno de los cuales era un catalizador (a la izquierda). Los nucleótidos libres entonces se alinearon sobre el catalizador (c) -al igual que otros polímeros (no mostrados)- y se unieron (d) para formar una hebra complementaria (a la derecha). Después de que el catalizador y su complemento se separaron (e), el catalizador se acomoda “copiando” (haciendo un complemento de) el complemento (a la izquierda en f). Con eso se produjo una réplica de sí mismo (hebra izquierda a la derecha en f). El copiado catalítico del catalizador (a la izquierda en g) y de su complemento (a la derecha en g) aseguró una replicación repetida (h) de ambas hebras. De acuerdo con esta idea, los investigadores han logrado por medio de moldes, la síntesis de hebras complementarias a polímeros cortos (c y d). Pero ninguno ha reproducido un polímero original sin la ayuda de proteínas.

impactos es tema de debate. También es posible, aunque menos probable, que algunos de los materiales orgánicos requeridos por la vida no se originasen en la superficie de la Tierra. Pudieron haber surgido en ventanas del mar profundo,

fisuras submarinas en la corteza terrestre a través de las cuales se reciclan gases a altas temperaturas.

Aun si suponemos que uno u otro proceso permitió que los componentes de los ácidos nucleicos aparecieran en el planeta prebiótico, aquellos que apoyamos la hipótesis del mundo de RNA todavía tenemos que explicar cómo se formó el RNA auto-replicante a partir de estos componentes. La hipótesis más simple supone que los nucleótidos en el RNA se formaron cuando las reacciones químicas directas llevaron a unir el azúcar ribosa con las bases de los ácidos nucleicos y los fosfatos (el cual podría haber estado disponible en el material inorgánico). Después, estos ribonucleótidos se unieron espontáneamente para formar polímeros, por lo menos uno de los cuales resultó ser capaz de dirigir su propia reproducción.

Este escenario es atractivo pero, como se verá, ha sido difícil de confirmar. Antes que nada, en ausencia de enzimas, los investigadores han tenido problemas para sintetizar ribosa en cantidad y pureza adecuadas. Desde hace tiempo se ha sabido que la ribosa se puede producir fácilmente a través de una serie de reacciones entre moléculas de formaldehído. Aun cuando tales reacciones ocurran, producen una mezcla de azúcares en la cual la ribosa es siempre un producto menor. La pobreza relativa de la ribosa debilitaría (la idea) del desarrollo de un mundo de RNA, porque los otros azúcares se combinarían con bases de ácidos nucleicos para formar productos que inhiben la síntesis y replicación del RNA. Todavía nadie ha descubierto una cadena de reacciones simple y completa que termine con la ribosa como el principal producto.

Lo que es más, los intentos por sintetizar nucleótidos directamente a partir de sus componentes bajo condiciones prebióticas, han tenido sólo un éxito moderado. Una serie de experimentos alentadores ha producido nucleósidos de purina, es decir, unidades que consisten de ribosa y una base púrica, pero no incluyen al grupo fosfato, que estaría presente en un nucleótido terminado. Desafortunadamente, los investigadores no han sido capaces de producir eficientemente nucleósidos de pirimidina (combinaciones de ribosa con citosina o uracilo) sin la ayuda de enzimas.

La formación de nucleótidos combinando fosfatos con nucleósidos se ha logrado mediante simples reacciones prebióticas. Pero los tipos de nucleótidos que existen en la naturaleza, surgieron junto con moléculas relacionadas que tenían estructuras incorrectas. Si tales mezclas se produjeron en el planeta primitivo, los nucleótidos anormales podrían haber interactuado con los normales para interferir en la catálisis y la replicación del RNA. Por lo tanto, aunque cada paso de la síntesis de ribonucleótidos se puede lograr hasta cierto punto, no es fácil ver cómo las reacciones prebióticas podrían haber llevado al desarrollo de los ribonucleótidos necesarios para producir el RNA auto-replicante.

Una forma de abordar este problema es suponer que hubo catalizadores inorgánicos disponibles para asegurar que sólo se formaran los nucleótidos correctos. Por ejemplo, cuando los componentes de los nucleótidos se adsorbieron en la superficie de algún mineral, éste podría haber causado que se combinaran sólo en orientaciones específicas. La posibilidad de que los minerales sirvieran como catalizadores útiles permanece real, pero ninguno de los minerales probados hasta ahora ha demostrado tener la especificidad necesaria para producir sólo nucleótidos con la arquitectura correcta.

También es posible que ocurrieran reacciones no-enzimáticas que llevaran a la síntesis eficiente de ribonucleótidos puros, pero los científicos simplemente han sido incapaces de identificarlas. Por ejemplo, Albert Eschenmoser del Instituto Federal Suizo de Tecnología recientemente consiguió limitar el número de azúcares diferentes generados cuando la ribosa se formó por la polimerización de moléculas de formaldehído. En sus experimentos, sustituyó un intermediario normal de la reacción en la que se forma la ribosa, con otro intermediario cercanamente relacionado, un compuesto fosforilado, y entonces permitió que procedieran los pasos posteriores. Bajo algunas condiciones, el principal producto terminal del proceso fue un derivado fosforilado de la ribosa. Los grupos fosfato en este producto tendrían que haber sido rearrreglados en orden para producir la ribosa fosforilada que se encuentra en los ribonucleótidos. Sin embargo, los resultados sugieren que reacciones aún no descubiertas en la sopa prebiótica podrían haber llevado a una síntesis eficiente de los ribonucleótidos.

Supongamos que los investigadores pudieran probar que los ribonucleótidos fueron capaces de surgir sin la intervención de enzimas. Quienes favorecen el escenario sencillo descrito arriba, todavía tendrían que demostrar que los nucleótidos podrían formar




Figura 5. Recientemente se han construido dos moléculas relacionadas al RNA (no se muestran los átomos de hidrógeno sobre los átomos de carbono). El RNA piranosilo (arriba) difiere del RNA en que su ribosa contiene un anillo de seis miembros, en vez de cinco. El péptido del ácido nucleico (abajo) tiene las bases de los ácidos nucleicos pero un esqueleto parecido al de las proteínas. En tiempos prebióticos los polímeros con características similares pueden haberse formado y replicado más rápidamente que el RNA; y el RNA pudo haber evolucionado de una molécula similar.

polímeros y que los polímeros podrían replicarse sin la ayuda de proteínas. Muchos investigadores están ahora enfrentando estos retos. Una vez más, los minerales podrían de un modo imaginable haber catalizado la unión entre nucleótidos reactivos para formar polímeros. De hecho, James P. Ferris del Instituto Politécnico Resnsselaer encontró que una arcilla común, la montmorilonita, cataliza la síntesis de oligonucleótidos de RNA.

Es más difícil imaginar los pasos por los cuales el RNA habría empezado a replicarse en ausencia de proteínas. Los primeros trabajos en mi laboratorio inicialmente sugirieron que tal replicación era posible. En estos experimentos, sintetizamos oligonucleótidos y los mezclamos con nucleótidos libres. Los nucleótidos se alinearon sobre los oligonucleótidos y se combinaron entre sí para formar nuevos oligonucleótidos.

Para ser más específico, desde 1953, cuando James D. Watson y Francis Crick resolvieron la estructura tridimensional del DNA, se sabe que la adenina de los nucleótidos se aparea con la timina en el DNA y con el uracilo en el RNA. De igual manera, la guanina se acopla con la citosina. Tales unidades apareadas se conocen ahora como los pares de bases Watson-Crick. Los oligonucleótidos que se formaron en nuestros experimentos surgieron mediante apareamiento de bases Watson-Crick y fueron complementarios a las cadenas originales. Por ejemplo, un molde o patrón que estaba formado solamente de ribonucleótidos con citosina, dirigió la construcción de un polímero complementario que constaba por completo de ribonucleótidos con guanina.

La formación de tales complementos a partir de un molde original - proceso al que llamaré "copiado"- sería el primer paso en la replicación prebiótica de una cadena seleccionada de RNA. Después tendrían que separarse, y tendría que formarse un complemento del complemento (una réplica de la cadena original). Los experimentos descritos arriba claramente establecen que la atracción mutua entre adenina y uracilo y entre guanina y citosina es suficiente por sí misma para producir cadenas complementarias de muchas secuencias de nucleótidos. Las enzimas simplemente hacen el proceso más eficiente y permiten que se pueda copiar un rango más amplio de RNAs.

Sin embargo, después de años de ensayos no hemos sido capaces de lograr el segundo paso de la replicación -la copia de una cadena complementaria para producir un duplicado del primer molde- sin la ayuda de enzimas proteínicas. Igualmente frustrante, podemos inducir la copia del molde original sólo cuando corremos nuestros experimentos con nucleótidos teniendo una configuración dextral. Todos los nucleótidos sintetizados biológicamente hoy son dextrales. Sin embargo en la Tierra primitiva, igual número de nucleótidos dextrales o levógiros (derechos e izquierdos) habrían estado presentes. Cuando

pusimos igual número de ambos tipos de nucleótidos en nuestras mezclas de reacción, el copiado fue inhibido.

Todos estos problemas son inquietantes, pero no se descarta completamente la posibilidad de que el RNA inicialmente haya sido sintetizado y replicado por procesos relativamente sencillos. Quizás los minerales realmente catalizaron tanto la síntesis de nucleótidos estructurados, como su polimerización en una familia azarosa de oligonucleótidos. Entonces sin replicación habría producido un par de cadenas complementarias. Si, como Szostak ha postulado, una de las cadenas era una ribozima que podía copiar su complemento y entonces duplicarse a sí misma, se habrían establecido las condiciones necesarias para la replicación exponencial de las dos hebras (ver ilustración en página previa). Este escenario es ciertamente muy optimista, pero podría ser correcto.

Ya que la síntesis de nucleótidos y el logro de la replicación del RNA bajo condiciones prebióticas plausibles han probado ser problemas desafiantes, los químicos están considerando crecientemente la posibilidad de que el RNA no fuese la primera molécula auto-replicante en la Tierra primitiva- que un sistema replicador más simple fue el primero. Bajo este punto de vista, el RNA sería el Frankenstein que finalmente desplazó a su inventor. A. Graham Cairns-Smith de la Universidad de Glasgow fue el primero en especular sobre esta clase de aprobación genética. El y otros argumentan que los componentes del primer sistema genético fueron ya sea muy simples o por lo menos podrían ser

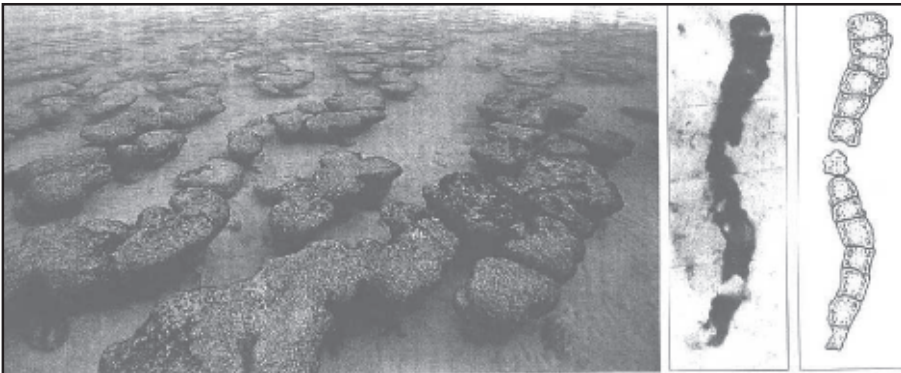


Figura 6. Los estromatolitos modernos (fotografía izquierda), estructuras construidas por cianobacterias (algas verdi-azules), adornan la Bahía Shark en Australia. En algún sitio en Australia, J. William Schopf de la Universidad de California en Los Angeles ha encontrado restos de estromatolitos de 3600 millones de años descansando cerca de fósiles de células de 3500 millones de años, que se parecen a las cianobacterias modernas; los fósiles (fotografía derecha) representan aparentemente fibras de células microscópicas (diagrama). Los descubrimientos de Schopf indican que, sin importar como empezó la vida, ésta ya estaba bien establecida 1000 millones de años después de que se formara la Tierra.

generados de manera muy sencilla. Cairns-Smith también ha planteado una de las propuestas más radicales sobre la naturaleza de este sistema genético primordial.

Hace 30 años propuso que el primer sistema replicador fue inorgánico. Vislumbró irregularidades en la estructura de una arcilla -por ejemplo, una distribución irregular de cationes (iones con carga positiva)- como el almacén de la información genética. La replicación se lograría en este ejemplo si cualquier arreglo dado de los cationes en una capa de arcilla preformada dirigiera la síntesis de una nueva capa con una distribución casi idéntica de cationes. La selección se podría lograr si la distribución de cationes en una capa determinara qué tan eficientemente se copiaría esa capa. Hasta ahora nadie ha probado esta osada hipótesis en el laboratorio. Sin embargo, en términos teóricos parece poco plausible. Las irregularidades estructurales en la arcilla que fuesen lo suficientemente complicadas para establecer el escenario para el surgimiento del RNA, probablemente no serían adecuadas para una auto-replicación exacta.

Otros investigadores también han empezado la búsqueda de materiales genéticos alternativos. En un ejemplo intrigante, Eschenmoser creó una molécula llamada piranosilo RNA (pRNA) que está relacionada cercanamente al RNA, pero incorpora una versión diferente de la ribosa. En el RNA natural, la ribosa contiene un anillo de cinco miembros de cuatro átomos de carbono y un átomo de oxígeno; la ribosa en la estructura de Eschenmoser está rearrreglada para contener un átomo de carbono extra en el anillo.

Eschenmoser encontró que las hebras complementarias de piranosilo RNA pueden combinarse por apareamiento Watson-Crick estándar, para dar unidades de doble cadena que permiten menos variaciones no deseadas en la estructura que las que son posibles con el RNA normal. Además, las hebras no se enrollan una alrededor de la otra, como lo hacen en la doble hélice de RNA. En un mundo sin enzimas proteínicas, el enrollamiento evitaría que las hebras se separaran limpiamente antes de la replicación. En muchos sentidos, entonces, el piranosilo RNA parece ser más adecuado para la replicación que el mismo RNA. Si se encontraran mecanismos sencillos para sintetizar ribonucleótidos conteniendo un azúcar con anillos de seis miembros, se tendría evidencias para argumentar que esta forma de RNA podría haber precedido a la forma más familiar de la molécula.

En un enfoque un poco diferente, Peter E. Nielsen de la Universidad de Copenhaga ha usado una construcción de modelos de computadora para diseñar un polímero que combine un esqueleto parecido a las proteínas con bases de ácidos nucleicos en las cadenas laterales. Como ocurre con el RNA, una hebra de este polímero, o péptido de ácido nucleico (pNA, por sus siglas en inglés) se

puede combinar en forma estable con una hebra complementaria; este resultado implica que, como en el caso del RNA estándar, el péptido de RNA puede ser capaz de servir como molde para la construcción de su complemento. Muchos polímeros con esqueletos relacionados pueden comportarse de manera similar; quizás uno de ellos estuvo involucrado en un sistema genético primitivo.

Tanto el piranosilo RNA como el péptido de ácido nucleico dependen de los pares de bases Watson-Crick como el elemento estructural que hace posible el apareamiento complementario. Los investigadores interesados en descubrir sistemas genéticos más sencillos también están tratando de construir moléculas complementarias que no dependan de las bases de nucleótidos para el copiado con base en moldes. Hasta ahora, sin embargo, no hay buenas evidencias que nos indiquen que los polímeros construidos a partir de tales monómeros pueden replicarse. Puede anticiparse que la búsqueda de antecedentes del RNA se vuelva el principal objetivo de experimentación para los interesados en la química prebiótica.

Si el RNA surgió espontáneamente o reemplazó algún sistema genético anterior, su desarrollo fue probablemente el evento partaguas en el desarrollo de la vida. Probablemente llevó a la síntesis de proteínas, la formación de DNA y el surgimiento de una célula que se convirtió en el último ancestro común de la vida. Los eventos precisos que dieron lugar al mundo de RNA permanecen oscuros. Como hemos visto, los investigadores han propuesto muchas hipótesis, pero la evidencia en favor de cada una de ellas es fragmentaria en el mejor de los casos. Los detalles completos de cómo surgieron el mundo de RNA, y la vida, tal vez no se revelen en el futuro cercano. Sin embargo, si los químicos, bioquímicos y biólogos moleculares cooperan en experimentos cada vez más ingeniosos, seguramente se llenarán muchas de las partes faltantes del rompecabezas.

Lecturas complementarias:

- The Origins of Life on the Earth. Stanley L. Miller y Leslie E. Orgel. Prentice-Hall, 1974.
- Genetic takeover and the Mineral Origins of Life. A. Graham Cairns-Smith. Cambridge University Press, 1982.
- Directed Molecular Evolution. Gerald F. Joyce in *Scientific American*, Vol. 267, No. 6, págs. 48-55; Diciembre 1992.
- The Oldest Fossils and what they mean. J. W. Schopf in *Major Events in the History of Life*. J. W. Schopf (ed.). Jones and Bartlett, 1992.
- The RNA World. Raymond F. y John Atkins (eds.). Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1993.

Texto original en inglés, tomado de: Orgel, L.E. 1994. *The origin of*

life on the Earth. Scientific American, 271:52-61.

Leslie E. Orgel es profesor e investigador del Instituto de Estudios Biológicos Salk en San Diego, California al cual se integró en 1965. Obtuvo su Doctorado en Química en 1951 en la Universidad de Oxford, posteriormente fue conferencista en la Universidad de Cambridge y contribuyó al desarrollo de la "Teoría de los Campos de Enlace". La NASA apoya su extensa investigación química que puede ser relevante para explicar el origen de la vida. Orgel es miembro de la Real Sociedad de Londres y de la Academia Nacional de Ciencias de los Estados Unidos.

El fin del eón proterozoico

Andrew H. Knoll

Hace unos 800 millones de años la Tierra entró en un periodo de importantes cambios tectónicos y ambientales. Probablemente en este tiempo ocurrió un incremento en los niveles de oxígeno, que a su vez pudo haber abierto las puertas a los grandes animales.

Los organismos vivientes han habitado la superficie de nuestro planeta por aproximadamente 4000 millones de años. Sin embargo, las plantas y animales que definen nuestra existencia cotidiana tienen un origen mucho más reciente. Los ancestros de los árboles y animales terrestres modernos colonizaron la tierra por primera vez hace unos 450 millones de años. En los océanos, los animales tienen un registro más antiguo, no obstante, los invertebrados macroscópicos no aparecieron sino hasta hace aproximadamente 580 millones de años (casi el 85 % del camino en la historia de la vida). Los primeros animales, que colectivamente son referidos como la fauna de Ediacara (por los montes Ediacara en el sur de Australia), han intrigado a los paleontólogos desde su descubrimiento hace más de 50 años.

La sorprendente juventud de los fósiles representa un interesante acertijo. Si la vida es tan antigua, por qué los animales aparecieron tan tarde en el proceso evolutivo? ¿Por qué (una vez establecido el patrón básico de la vida) no aparecieron los animales por más de 3000 millones de años? o de manera alternativa se puede preguntar ¿si el registro fósil es un mal indicador? o ¿es posible que los animales sean mucho más viejos de lo que sugiere su registro fósil?

Para contestar estas preguntas mis colegas y yo hemos empleado gran parte de los últimos 15 años viajando a lugares remotos del mundo en busca de claves acerca de la evolución temprana de la vida. Cerniendo sedimentos antiguos hemos tratado de entender la naturaleza de la vida justo antes de que los animales de Ediacara aparecieran, así como identificar factores ambientales que pudieran explicar el tiempo de su aparición.

Nuestro tiempo ha sido bien invertido. Ahora sabemos que la radiación de Ediacara fue en realidad repentina y que la base geológica del registro fósil de los animales es tanto real como abrupta. Aun más importante, tenemos razones para pensar que la aparición de los animales estuvo estrechamente relacionada con cambios sin precedente en las condiciones ambientales físicas de la Tierra, incluyendo un incremento significativo en el oxígeno atmosférico que pudo haber hecho posible la evolución de animales grandes.

Antes de presentar la evidencia en la que basamos estas conclusiones, nuestros descubrimientos tienen que ser situados dentro del marco de referencia del tiempo geológico. La historia de la Tierra está convenientemente dividida en tres eones. El más antiguo es el Arqueano, que incluye en su historia desde el origen de la tierra hasta hace 2500 millones de años; el eón más reciente es el Fanerozoico, que comienza con la expansión de los organismos formadores de esqueletos hace 540 millones años y continúa hasta el presente. Separando a éstos está el eón Proterozoico que tuvo una duración de 2100 millones de años. Es casi al finalizar el Proterozoico cuando tuvieron lugar los eventos que se describen en este artículo.

Muchos paleontólogos han sido seducidos por los misterios de la evolución temprana de los animales. No obstante, mientras muchos de mis colegas se han concentrado en la identificación y clasificación de los primeros fósiles animales, mi meta ha sido ubicar a los fósiles en el contexto de un patrón más amplio de la biología y cambios ambientales del Proterozoico tardío. Para hacer esto, ha sido necesario que yo encontrara depósitos sedimentarios excepcionalmente bien con-

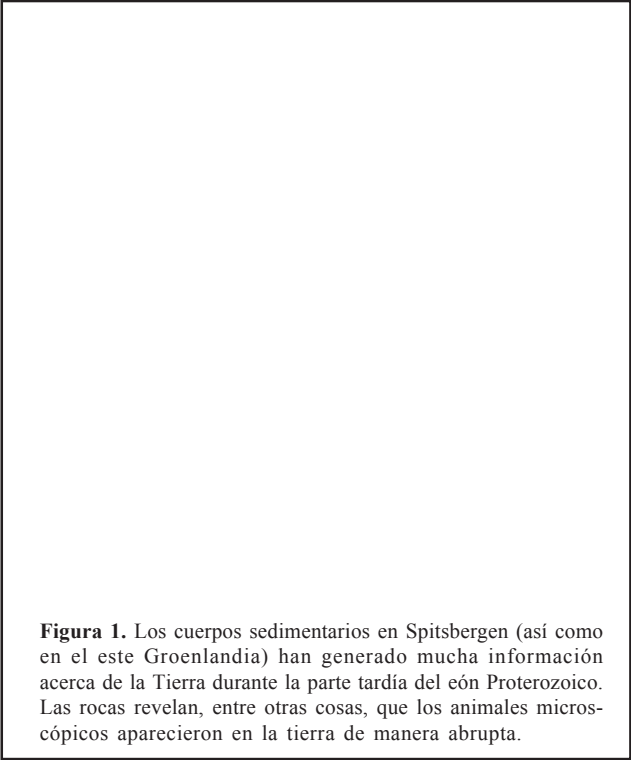


Figura 1. Los cuerpos sedimentarios en Spitsbergen (así como en el este Groenlandia) han generado mucha información acerca de la Tierra durante la parte tardía del eón Proterozoico. Las rocas revelan, entre otras cosas, que los animales microscópicos aparecieron en la tierra de manera abrupta.

servados, ubicados apenas por debajo de la radiación de Ediacara.

Afortunadamente existen algunos de estos registros. Uno de los mejores se encuentra en las montañas con glaciares de Spitsbergen, una pequeña isla a mitad del camino entre Noruega y el Polo Norte. Aquí los glaciares han expuesto aproximadamente 7000 metros de rocas sedimentarias ligeramente deformadas, pero esencialmente sin metamorfizar, que corresponden a depósitos oceánicos poco profundos de hace 600 a 850 millones de años. Durante la década pasada, Keene Sweet de la Universidad de Iowa y yo hemos analizado estas rocas en busca de signos biológicos y cambios ambientales.

El resultado es que las rocas de Spitsbergen nos brindan una imagen sin precedente de la forma en que existieron la tierra y su biota poco antes de la radiación de Ediacara. De hecho, la riqueza de los fósiles de Spitsbergen nos ha permitido hacer un número significativo de descubrimientos. Para comenzar, encontramos que los fósiles de Spitsbergen no sólo representan a una variedad de ambientes, sino que también pertenecen morfológica y taxonómicamente a una diversidad de taxa. Además, en estos sedimentos están presentes tanto células procariontes como eucariontes. Los procariontes son en general organismos simples cuyas células carecen de núcleos y otros organelos; están representados por las bacterias incluyendo a las cianobacterias, o “algas” verdeazules. De acuerdo con Julian W. Green, quien hace tiempo fue estudiante en mi laboratorio y que ahora se encuentra en la Universidad del Sur de Carolina en Spartanburg, muchos de los procariontes de Spitsbergen y áreas relacionadas exhiben características morfológicas, de desarrollo y comportamiento (de acuerdo a lo inferido de su orientación en los sedimentos) que los hacen virtualmente indistinguibles de cianobacterias y otras bacterias que viven en hábitats comparables en la actualidad.

Los eucariontes, que incluyen a los protozoarios unicelulares y algas, así como a las plantas multicelulares, animales y hongos, difieren de los procariontes por tener el núcleo rodeado por una membrana; la mayoría también presentan procesos que producen energía localizados en organelos tales como las mitocondrias y cloroplastos. Algunos de los eucariontes de Spitsbergen se parecen a algas (verdes) prasinofitas, mientras que otros muestran una semejanza mayor con las llamadas algas cromofitas, tales como los dinoflagelados que en los océanos actuales son cosmopolitas.

La mayoría exhiben un patrón evolutivo bastante distinto al de los procariontes de la misma roca. Comparando fósiles de sedimentos con el mismo rango de edad, de 600 a 850 millones de años, encontramos que los eucariontes unicelulares sufrieron una marcada diversificación durante el Proterozoico tardío. En contraste con los procariontes que evolucionaron durante el mismo tiempo, y que muestran una llamativa estasis y apariencia mo-

Figura 2. Evolución de grupos mayores. Los organismos unicelulares han sido la forma dominante de vida a través de gran parte de la historia de la Tierra. Los procariontes representados por las Archaeobacterias y Eubacterias, comenzaron a diversificarse tan antiguamente como hace 3500 millones de años. Los eucariontes unicelulares (el grupo que contiene a todos los organismos excepto las bacterias) pudieron haber evolucionado al mismo tiempo, pero aparecen en el registro fósil hace 1800 millones de años. Los primeros animales macroscópicos, conocidos como la fauna Ediacara, no aparecieron hasta el final del eón Proterozoico, transcurrida ya, cerca del 85% de la historia de la Tierra.

derna, los eucariontes muestran patrones de diversificación, evolución y extinción más parecido al de las plantas, animales y microplancton del Fanerozoico.

También encontramos que no todos los fósiles de Spitsbergen son unicelulares. Nicholas Butterfield, un estudiante de mi laboratorio encontró algas marinas multicelulares en estratos con edad aproximada de 800 millones de años, conservadas de manera preciosa,. Están representados varios de los grandes grupos de algas, incluyendo especies que alguna vez formaron extensos tapetes sobre substratos tranquilos en la zonas de inframarea.

En los sedimentos de Spitsbergen aún con la presencia de algas multicelulares y eucariontes unicelulares diversos, no hay indicios de vida animal. En estos sedimentos y en otras capas de edad comparable, simplemente no se han encontrado huellas, pistas u horadaciones asociadas normalmente a la actividad animal. Este descubrimiento, combinado con el hecho de que muchos de los sedimentos están finamente laminados, ofrece evidencia convincente de que no existían en aquel tiempo animales suficientemente grandes como para interrumpir la sedimentación fina.

Lógicamente debió haber un periodo de prehistoria animal que preceda a la radiación de Ediacara; las estimaciones moleculares sugieren que los animales se originaron entre hace 800 y 1000 millones de años. Tales datos pueden ser reconciliados con el registro fósil si uno acepta el punto de vista prevalente acerca de que los primeros animales eran pequeños y de cuerpo blando, por lo que no fosilizaron. De esta manera, la aparición de la fauna de Ediacara señala no sólo el alcance de la multicelularidad (después de todo las algas marinas y animales microscópicos poseen modos complejos de desarrollo), sino también el alcance de tallas macroscópicas en animales. ¿Qué causas pudieron impedir el surgimiento de grandes animales hasta ya tan avanzado el proceso evolutivo? La radiación de las algas unicelulares y los protozoarios en el Proterozoico puede sugerir que la evolución de la célula eucarionte fue un factor limitante, pero esta noción pierde validez con el descubrimiento de fósiles de eucariontes en sedimentos mucho más antiguos que aquellos de Spitsbergen.

Se han encontrado vesículas esféricas sencillas que son interpretadas de manera razonable como quistes de resistencia producidos por algas, en estratos que aproximadamente duplican la edad a los de Spitsbergen. Además, los esteranos que corresponden a formas geológicas de los esteroides (moléculas que se piensa sólo pueden ser sintetizadas por células nucleadas) han sido identificados en depósitos de petróleo con una antigüedad de al menos 1700 millones de años por Roger E. Summons y sus colegas del Ministerio de Recursos Mineros, Geología y Geofísica de Australia. De manera definitiva, las células eucariontes aparecieron más de 1000 millones de años antes de que se diera la radiación de Ediacara y pudieron haber surgido mucho antes. Las inferencias

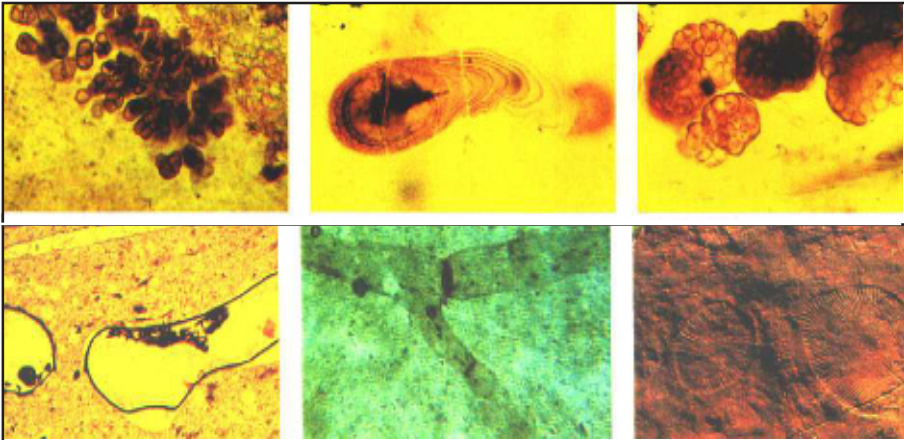


Figura 3. Diversos organismos, incluyendo formas fotosintéticas como cianobacterias, protistas y algas marinas, pueden ser encontrados en sedimentos del Proterozoico Superior, indicando que muchos de los grandes eventos de la vida ocurrieron en aquel entonces. Aquí están representados *Synodophycus euthemos*, una probable cianobacteria (a); *Polybessurus bipartitus*, una cianobacteria que formaba costras en ambientes de marea (b); *Hyella dichotoma*, una cianobacteria que horadaba sedimentos carbonatados (c); *Trachyhystrichosphaera vidalii*, un alga unicelular grande (d); y un alga verde o alga marina multicelular (aún no nombrada) (e). Los animales macroscópicos, tales como *Dickinsonia costata* (f), no aparecieron sino hasta cerca del final del Proterozoico, hace 580 millones de años.

basadas en la comparación molecular de especies vivientes han sugerido a Carl Woese de la Universidad de Illinois en Urbana-Champaign, y a otros investigadores, que los eucariontes aparecieron de forma total tan pronto como lo hicieron los procariontes en el proceso evolutivo.

Además, las rocas de Spitsbergen y otras más antiguas muestran que la evolución de la multicelularidad no disparó de forma directa la radiación de Ediacara. Du Rulin del Instituto de Geología de Hebei ha encontrado eucariontes multicelulares (algas marinas) en estratos con edad de 1400 millones de años.

Toda la evidencia, por lo tanto, apunta en una dirección. Esto es, mucho antes de la radiación de Ediacara existieron comunidades complejas de bacterias y protistas, incluyendo tanto formas autótrofas, (aquellas que producen materia orgá-

nica a partir de moléculas inorgánicas) como heterótrofas, (aquellas que se alimentan de materia orgánica producida por otros organismos), algas marinas y posiblemente pequeños ancestros de metazoarios. Sin lugar a duda las cadenas alimentarias en estas comunidades ancestrales eran complejas, y con excepción del ciclo biogénico del sílice, (que está controlado principalmente por esponjas formadoras de esqueleto, diatomeas y radiolarios que aparecieron después) todos los ciclos biogeoquímicos mayores estaban ya bien establecidos.

Nosotros estamos seguros, por lo tanto, que los animales de Ediacara no radiaron en un mundo carente de diversidad, sino en uno que era ecológicamente complejo y taxonómicamente diverso. Esto ofrece el marco evolutivo de referencia dentro del cual tiene que ser entendida la evolución temprana de los metazoarios. Igualmente importante es, sin embargo, el contexto ambiental.

¿Qué eventos físicos pudieron haber facilitado la evolución de los animales macroscópicos? Más específicamente, ¿qué tipo de barreras ambientales pudieron haber separado a un mundo habitado por organismos unicelulares y algas marinas de otro que albergara a los grandes animales? Una respuesta creíble a esta pregunta fue ofrecida hace más de 30 años por J. Ralph Nursall de la Universidad de Alberta, quien propuso que a través de la historia de la tierra (hasta el tiempo de la radiación de Ediacara), los niveles de oxígeno atmosférico eran demasiado bajos como para permitir la actividad metabólica de los invertebrados macroscópicos. Desde entonces esta idea ha sido abanderada por muchos paleontólogos y biólogos, de manera notable por Preston Cloud de la Universidad de California en Santa Barbara, quien desde hace mucho ha argumentado que las claves importantes de la evolución biológica se encuentran en el registro geoquímico de los sedimentos.

La hipótesis más citada sobre el control de oxígeno fue propuesta hace más de 25 años por Lloyd V. Berkner y Lauristo C. Marshall del Centro de Investigación de Graduados de la Universidad de Suroeste de Dallas. Ellos sugirieron que el oxígeno no superó el 1% del nivel actual hasta el final del eón Proterozoico. Sólo entonces sería posible el metabolismo aeróbico y pudo haberse acumulado suficiente ozono en la atmósfera para absorber la letal radiación ultravioleta del sol. La mayoría de los investigadores continúa considerando al 1% del actual nivel de oxígeno como un punto crítico para la actividad biológica, no obstante ahora está claro que este límite se cruzó por lo menos 1300 millones de años antes de la aparición de Ediacara, descontando así un efecto directo sobre la aparición de los grandes animales. No obstante, el oxígeno no puede ser descartado como un factor en la evolución de los metazoarios. Para empezar, aunque el 1% de los niveles atmosféricos actuales representan un punto crítico para las células y animales pequeños de arquitectura sencilla, los animales macroscópicos demandan concentraciones mucho más altas de

oxígeno. Las funciones fisiológicas que requieren de concentraciones significativamente altas de oxígeno incluyen a la síntesis del colágeno, así como el metabolismo del ejercicio y la oxigenación de los tejidos del cuerpo.

Tomando en consideración estas funciones, Bruce Runneagar de la Universidad de California en los Ángeles ha estimado que los invertebrados relativamente simples encontrados en comunidades del tipo Ediacara necesita-

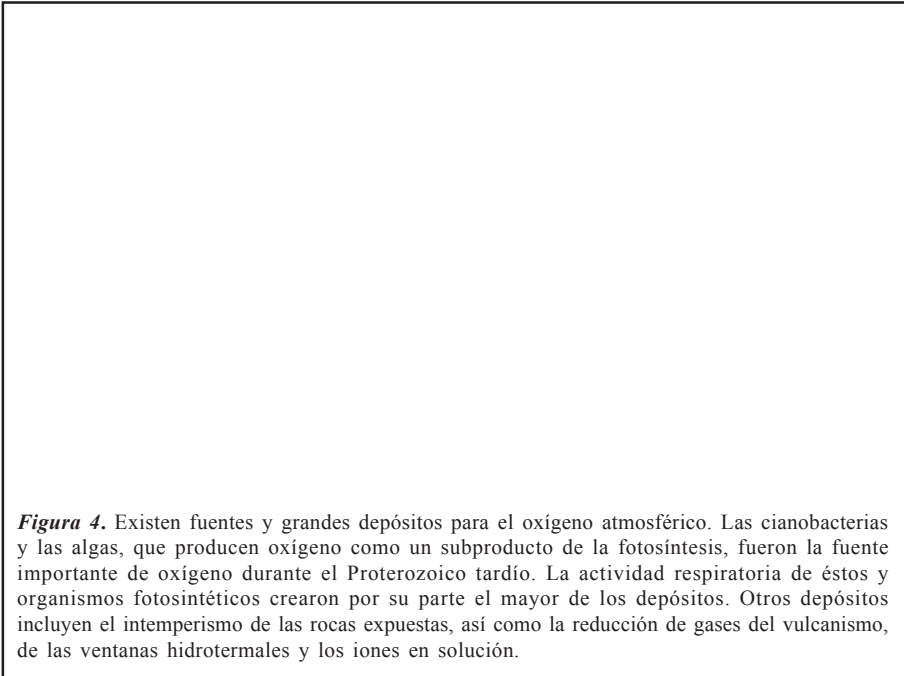


Figura 4. Existen fuentes y grandes depósitos para el oxígeno atmosférico. Las cianobacterias y las algas, que producen oxígeno como un subproducto de la fotosíntesis, fueron la fuente importante de oxígeno durante el Proterozoico tardío. La actividad respiratoria de éstos y organismos fotosintéticos crearon por su parte el mayor de los depósitos. Otros depósitos incluyen el intemperismo de las rocas expuestas, así como la reducción de gases del vulcanismo, de las ventanas hidrotermales y los iones en solución.

rían concentraciones de oxígeno iguales o mayores al 6 al 10% de su concentración atmosférica actual. Sus estimaciones suponen que los animales de Ediacara tuvieron un sistema circulatorio bien desarrollado y capaz de transportar eficientemente el oxígeno a sus tejidos. Pero seguramente los primeros animales macroscópicos carecieron de esta sofisticada circulación, oxigenando sus células por difusión simple. En este caso, para sostener a los animales macroscópicos, serían necesarios niveles de oxígeno substancialmente altos (posiblemente semejante al actual).

El reconocimiento de que los primeros animales grandes tenían altos requerimientos de oxígeno nos permite reformular la hipótesis del control de oxígeno, sosteniendo un valor crítico mayor que el sugerido por Berkner y Marshall. No obstante, la hipótesis está basada completamente en las necesidades fisiológicas de organismos vivientes. Aunque tales datos son consistentes con un incremento en oxígeno atmosférico durante el Proterozoico tardío,

ellos no prueban que tal aumento en realidad haya ocurrido.

Deseando realizar tal prueba, mis colegas y yo nos dedicamos a examinar el registro sedimentario del Proterozoico tardío para encontrar evidencia concreta de cambios en los niveles de oxígeno. Aunque el contenido de oxígeno del aire del Proterozoico no puede ser medido de manera directa, nuestros datos si muestran que la Tierra sufrió una serie de cambios físicos profundos cerca del final del Proterozoico, que muy seguramente incluyeron un aumento significativo de oxígeno atmosférico.

Antes de que nuestros hallazgos puedan ser interpretados, la fuente de oxígeno libre debe ser determinada. La mayoría de los científicos están de acuerdo en que el monto producido por procesos no biológicos es despreciable; virtualmente todo el oxígeno libre proviene de la fotosíntesis, el proceso por medio del cual las plantas verdes, algas y cianobacterias utilizan la energía del sol para convertir el dióxido de carbono y agua en azúcares (que las células después acaparan) y oxígeno (que es liberado como un derivado). La mayoría del tiempo el oxígeno atmosférico parece estar en estado estable. Esto es, la cantidad de oxígeno generado por la fotosíntesis es balanceado por la cantidad de oxígeno consumido por actividad biológica o geológica. Tales actividades incluyen a la respiración (proceso por el cual los organismos utilizan el oxígeno para derivar energía de las moléculas orgánicas), intemperismo (oxidación de sulfuro reducido, hierro, y otros materiales en rocas expuestas) y oxidación de gases reducidos liberados por organismos y volcanes. Los niveles de oxígeno se incrementarán sólo cuando el monto de oxígeno liberado por la fotosíntesis rebase al monto consumido por oxidación.

Parece razonable asumir que la producción de oxígeno atmosférico proseguiría si cada vez se produce más materia orgánica fotosintética. Sin embargo, esto no necesariamente tiene que ser así, porque el oxígeno producido por la fotosíntesis es generalmente consumido en altas proporciones por la respiración y el intemperismo. Entonces, los niveles de oxígeno seguramente se incrementan no cuando se produce mayor cantidad de materia fotosintética, sino cuando más de ésta queda enterrada en los sedimentos. Recuerde que durante la fotosíntesis la materia orgánica es sintetizada y el oxígeno es liberado. Debido a que la remoción de materia orgánica por enterramiento disminuye la cantidad de materia orgánica disponible para la respiración, se propicia un aumento neto en la proporción de oxígeno. (Desde luego, el oxígeno sólo se acumulará en la atmósfera si este no es consumido por el intemperismo y otras reacciones de oxidación).

Para nuestra buena fortuna, la relación entre la producción de oxígeno y el enterramiento de carbón orgánico provee una forma de estimar los cam-

bios ambientales durante el Proterozoico tardío. Si los niveles de oxígeno se incrementaron durante ese periodo, podríamos esperar encontrar el incremento reflejado en mayores tasas de enterramiento de carbón orgánico. Aunque estas tasas son de difícil medición directa, la composición isotópica del carbón en los antiguos carbonatos y materia orgánica generan una estimación útil.

Déjenme explicar por qué. El elemento carbono tiene dos isótopos estables: el ^{12}C , que contiene seis protones y seis neutrones y forma aproximadamente el 99% de todos los átomos de carbón y el ^{13}C que tiene un neutrón extra y es más pesado. (Un porción muy pequeña de átomos de carbono, tiene ocho neutrones y forma el isótopo radioactivo ^{14}C ; porque este isótopo tiene un decaimiento a nitrógeno con una vida media de tan sólo unos cuantos miles de años, no figura en la discusión del carbón del Proterozoico).

El carbón se encuentra principalmente en minerales carbonatados tales como la calcita y la aragonita, así como en la diatomita (que también contiene magnesio) y la materia orgánica. Una vez formado, la tasa de ^{13}C a ^{12}C a través del tiempo cambia tan sólo ligeramente. La proporción depende principalmente de la fracción isotópica asociada con la toma preferencial de ^{12}C (el isótopo más ligero) durante la fotosíntesis, pero en cierto grado también depende del flujo relativo de carbonatos y materia orgánica hacia el interior y exterior de los sedimentos (ver ilustración de abajo).

Los estudios indican que cuando el carbono del manto de la Tierra (la fuente esencial de carbón en la biosfera) entra a los océanos y la atmósfera, la proporción, de ^{13}C a ^{12}C es alrededor de -5.5 por mil (ver cuadro en la siguiente página). Si todo el carbono derivado del manto que entra a los océanos fuera removido del sistema en forma de carbonato, la proporción de carbón isotópico en el mundo carbonado sería el mismo que el de la fuente, es decir -5.5 por millón. La misma relación sería verdadera si de alguna manera todo el carbón en circulación fuera removido y guardado en forma de materia orgánica. En otras palabras, el monto de ^{13}C y ^{12}C que entra y sale al océano y a la atmósfera se mantiene esencialmente constante.

Como consecuencia, cualquier alteración en la proporción relativa de carbonato y materia orgánica removida por enterramiento sedimentario será igualada por un cambio en sus composiciones isotópicas. Los cambios en las proporciones de carbonato y de carbono orgánico enterrado se visualizan principalmente como el producto de las variaciones en la deposición orgánica. Por lo que al medir la proporción de ^{13}C a ^{12}C en un perfil sedimentario, (que refleje las tasas de enterramiento de carbón orgánico al tiempo de la depositación), se pueden estimar sus cambios a través del tiempo.

Con esto en mente, John M. Hayes de la Universidad de Indiana, A.

Jay Kaufman, ahora en la Universidad de Harvard y yo decidimos analizar las proporciones de carbón isotópico en los sedimentos de Spitsbergen. Encontramos que muchas de las rocas estaban muy enriquecidas con ^{13}C , indicando que durante mucho tiempo en el Proterozoico las tasas de enterramiento de carbón orgánico eran iguales o excedían los niveles más altos observados durante los siguientes 540 millones de años (esto es, el eón Fanerozoico completo). Más aún, las tasas no eran consistentemente elevadas pues el patrón general de enriquecimiento de ^{13}C estuvo puntuado en periodos cortos con tasas cercanas a la normalidad isotópica. Significativamente, las diferencias entre composición isotópica de los carbonatos y el carbono orgánico permanecieron aproximadamente constantes a través del registro de Spitsbergen. Este hallazgo y el hecho de que las variaciones isotópicas no se relacionan con el tipo de sedimento, nos convenció de que los patrones reflejan adecuadamente las condiciones al tiempo de sedimentación y que no fueron afectados fuertemente por procesos postdeposicionales.

Aunque tenemos confianza en nuestras conclusiones, debe recordarse que Spitsbergen es tan sólo una pequeña esquina del mundo. Como el exiliado escritor Australiano Clive James alguna vez comentara, Aquel que abandona su reclamo de ser único es aun menos soportable cuando clama ser representativo. Aunque confinada a una crítica autobiográfica, esta maravillosa observación resume nítidamente un dilema esencial de los geólogos. Sencillamente establece ¿cuan creíbles son las reconstrucciones de la historia de la tierra cuando los datos provienen de tan sólo unas cuantas localidades?. ¿Representará el patrón de Spitsbergen cambios de gran escala en los océanos del Proterozoico, o es un patrón único, una secuencia que tan sólo habla de una pequeña porción del planeta? Sólo analizando sitios ampliamente distribuidos geográficamente podremos contestar con seguridad esta pregunta.

Datos que provienen de otros continentes refuerzan fuertemente la probabilidad de que Spitsbergen represente al planeta como un todo. Para comenzar, las mediciones de carbón isotópico hechas hace más de una década por Manfred Schidlowski y sus colegas en el Instituto para Química Max Planck en Mainz indican también que las tasas de enterramiento del carbón orgánico se incrementaron durante el Proterozoico tardío. Aunque estos datos dispersos proveen de soporte confiable a la idea de un mayor enterramiento de carbón orgánico, su resolución estratigráfica no es suficiente como para mostrar cambios en el tiempo a escala más fina, como se ha demostrado en Spitsbergen.

Recientemente Hayes, Kaufman y yo encontramos perfiles de carbón isotópico como el de Spitsbergen en rocas del Proterozoico tardío en secuencias de África del Sur y Canadá. Los datos implican fuertemente que las altas tasas de enterramiento de carbón orgánico son parte de un fenómeno global, y

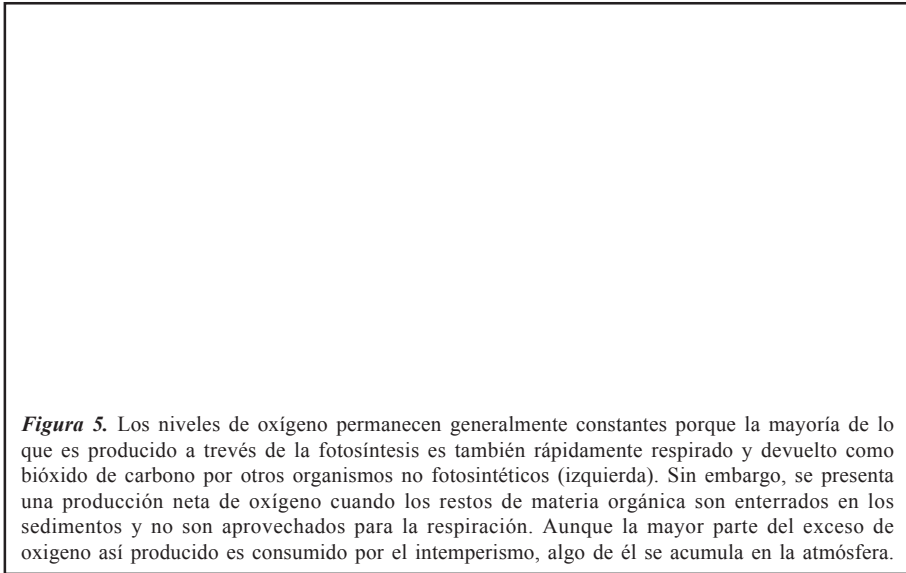


Figura 5. Los niveles de oxígeno permanecen generalmente constantes porque la mayoría de lo que es producido a través de la fotosíntesis es también rápidamente respirado y devuelto como bióxido de carbono por otros organismos no fotosintéticos (izquierda). Sin embargo, se presenta una producción neta de oxígeno cuando los restos de materia orgánica son enterrados en los sedimentos y no son aprovechados para la respiración. Aunque la mayor parte del exceso de oxígeno así producido es consumido por el intemperismo, algo de él se acumula en la atmósfera.

colocan al Proterozoico tardío aparte, tanto de periodos geológicos más viejos como más jóvenes. Para explicar altas tasas de enterramiento poco usuales de carbón orgánico y relacionarlas con la evolución animal temprana, necesitamos considerar otras características del Proterozoico tardío.

Sedimentos depositados hace de 600 a 800 millones de años incluyen dos tipos poco frecuentes de rocas. Una son las formaciones de hierro, un sedimento compuesto principalmente de sílice y minerales contenedores de hierro precipitados en aguas marinas. Aunque las formaciones de hierro son comunes en el Arqueano y Proterozoico temprano con edades de 1900 millones de años o mayores, son prácticamente desconocidas en sedimentos más jóvenes. Las formaciones de hierro del Proterozoico tardío se encuentran en cinco continentes en asociación con otras rocas distintivas de estas áreas: tilitas y sedimentos relacionados depositados por glaciares.

Tal asociación ha proporcionado argumentos críticos acerca del cambio ambiental en el Proterozoico tardío. Aunque las cubiertas continentales de hielo más antiguas se formaron entre 2300 y 2400 millones de años antes del presente, no ocurrieron glaciaciones mayores sino hasta el Proterozoico tardío. Cuando menos hubo cuatro grandes edades de hielo entre los 600 y 850 millones de años antes del presente, cuando el clima de la Tierra variaba entre las condiciones de invernadero y el congelamiento. Una de ellas, la edad de hielo Varanger que ocurrió hace aproximadamente 600 millones de años, ha sido probablemente la más severa en la historia de la Tierra. Es claro que la Tierra estaba su-

friendo cambios físicos dramáticos en un periodo inmediatamente anterior a la radiación de Ediacara. Una clave importante en el acertijo es nuestro hallazgo de que el corto intervalo de reducción en ^{13}C en los sedimentos del Proterozoico tardío coincide con periodos de glaciación y formación de hierro.

Existe otra clave en la forma del estroncio. Al igual que el carbón, el estroncio se encuentra en varias formas isotópicas, de las cuales dos (^{87}Sr y ^{86}Sr) son de interés aquí. Sin embargo, en contraste con el carbono, la proporción de estos dos isótopos en el agua de mar (y en los carbonatos precipitados en agua de mar) dependen de la erosión continental (que generalmente aporta estroncio con una proporción alta de ^{87}Sr a ^{86}Sr), y de la fuente hidrotermal asociada con la extensión de las crestas oceánicas (que típicamente provee una baja proporción de ^{87}Sr a ^{86}Sr).

Ján Veizer de la Universidad de Ottawa ha medido la composición isotópica de estroncio en carbonatos con edad entre 600 y 850 millones de años y encontró que en ellos la proporción de ^{87}Sr a ^{86}Sr es generalmente baja. Él concluyó que el Proterozoico terminal debió haber sido una época de llamativa actividad hidrotermal anómala. Igualmente importante es que los datos de Veizer

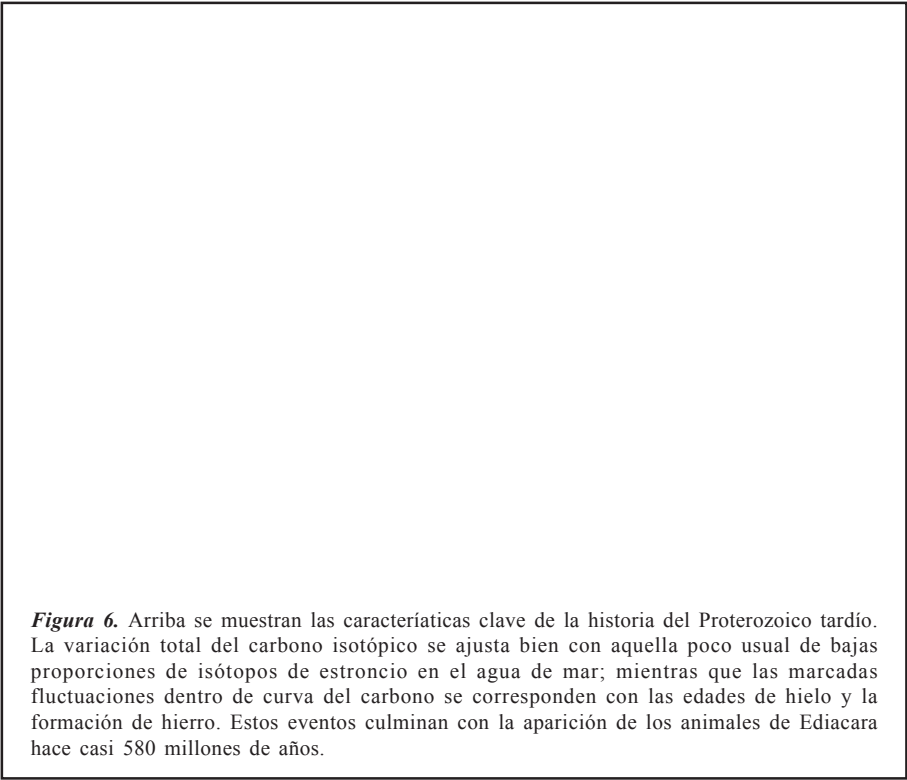


Figura 6. Arriba se muestran las características clave de la historia del Proterozoico tardío. La variación total del carbono isotópico se ajusta bien con aquella poco usual de bajas proporciones de isótopos de estroncio en el agua de mar; mientras que las marcadas fluctuaciones dentro de curva del carbono se corresponden con las edades de hielo y la formación de hierro. Estos eventos culminan con la aparición de los animales de Ediacara hace casi 580 millones de años.

muestran un claro deslizamiento hacia una mayor proporción de ^{87}Sr a ^{86}Sr poco antes de la radiación de Ediacara.

Mis colegas de Harvard, Stein B. Jacobsen, Louis Derry, Yemane Asmeron y yo hemos encontrado proporciones similares de estroncio en los carbonatos de Spitsbergen y otras localidades, reforzando la idea de que al Proterozoico terminal lo caracterizó una fuerte actividad hidrotermal anormal. Este panorama está de acuerdo con los datos geológicos que sugieren que durante este tiempo la Tierra experimentó una intensa actividad tec-tónica, incluyendo el rompimiento incipiente de un supercontinente y la construcción de montañas.

Ahora está claro que el final del Proterozoico estuvo rodeado de cambios. Las proporciones de isótopos de carbón indican, además de fluctuaciones, un alto enterramiento de carbón orgánico que prevaleció durante la mayor parte de sus últimos 300 millones de años. Los isótopos de estroncio sugieren que también hubo fuerte actividad hidrotermal en los océanos, misma que parece estar relacionada con rompimientos del continente y formación de montañas. Finalmente, la coincidencia en el incremento de la formación de hierro, la actividad glacial, y la fluctuación de los isótopos de carbono sugiere que los océanos sufrieron estancamientos periódicos (acompañados de la disminución de oxígeno en aguas profundas) al mismo tiempo que el planeta experimentaba cambios climáticos considerables.

El entendimiento cabal de cómo estos fenómenos se relacionan uno con otro aún permanece vago. Sin embargo, recientemente James C. G. Walker de la Universidad de Michigan y yo desarrollamos un modelo computarizado para probar que cada uno de estos cambios pudo afectar a otro. Encontramos que las altas tasas de enterramiento de carbono orgánico, al comienzo de la edad de hielo y la deposición de hierro podían relacionarse con la actividad tectónica del Proterozoico tardío, particularmente al incremento de actividad hidrotermal.

CÓMO SE DETERMINAN LAS TASAS DE ENTERRAMIENTO DEL CARBÓN

I. Proporción de los isótopos de carbono

El valor numérico de las proporciones de los isótopos de carbono se expresan convencionalmente como $\delta^{13}\text{C}$. El número representa la diferencia entre la proporción de ^{13}C respecto a ^{12}C encontrado en una muestra dada y la proporción que existe en un universo estándar, expresado en partes por mil (%), o en milésimas) respecto a la desviación del estándar. Las letras PDB se refieren al estándar, que está basado en conchas de

moluscos fósiles de la Formación Pee Dee, un depósito cretácico de Carolina del Sur.

II. Tasas de enterramiento del carbono orgánico.

Las proporciones isotópicas del carbono brindan estimaciones útiles acerca de las tasas de enterramiento del carbono orgánico durante el pasado geológico. La razón es que las variaciones en la composición isotópica del carbono de los océanos del mundo están determinadas principalmente por cambios en las tasas de enterramiento de la materia orgánica. Consecuentemente, al medir los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en el tiempo se obtiene información sobre el incremento o decremento del enterramiento de carbón.

En la gráfica que aquí se presenta, ideada por John Hayes de la Universidad de Indiana, el porcentaje de carbono enterrado como materia orgánica en un tiempo determinado, (más que como carbono mineral depositado) se muestra en el eje horizontal. La proporción $^{13}\text{C} : ^{12}\text{C}$, expresada como $\delta^{13}\text{C}$, se muestra en el eje vertical.

El carbono que entra a los océanos proveniente del intemperismo en el continente o las ventilas hidrotermales del fondo oceánico tiene una composición isotópica de alrededor de -5.5 por mil, que es similar a aquella del carbono del manto (la fuente primaria de carbono encontrada en la superficie de la Tierra). Debido a que el número total de átomos de ^{13}C y ^{12}C que abandonan el océano a través de la sedimentación tiene que ser igual al número que entra, la composición isotópica para carbonatos y carbono orgánico va a variar a lo largo de dos líneas diagonales, de acuerdo a la proporción de materia orgánica y carbonatos que entran a los sedimentos. Las líneas del carbono perteneciente a los carbonatos y al carbono orgánico están separadas una de otra por 28.5 partes por mil, que se aproxima al grado en el cual la fotosíntesis enriqueció al carbono orgánico con ^{12}C durante el Proterozoico tardío.

Por ejemplo, si el 20% del carbono fue enterrado en forma de materia orgánica, el valor de ^{13}C en los carbonatos de este periodo sería alrededor de 0 partes por mil (a), mientras que el valor de $\delta^{13}\text{C}$ para la materia orgánica sería de alrededor de -28.5 partes por mil (b). Si la proporción de carbono enterrado como materia orgánica fuera el doble, entonces el valor de $\delta^{13}\text{C}$ para el carbono de los carbonatos y el carbono orgánico se desplazaría hasta aproximadamente 5 partes por mil (c) y -23.5 por millar (d), respectivamente. Por lo tanto, los valores altos de $\delta^{13}\text{C}$ registrados en los carbonatos y la materia orgánica durante el Paleozoico tardío, señalan tasas inusualmente altas de enterramiento de carbono orgánico durante gran parte de este intervalo.

insertar grafica

Sin embargo, de nuestro modelo surge una preocupación: la producción de gases volcánicos reducidos en asociación con una intensa actividad hidrotermal pudieron haber consumido todo el oxígeno liberado por el enterramiento del carbono. De hecho, las altas tasas de enterramiento de carbón orgánico sugeridas por las proporciones de los isótopos de carbón en el Proterozoico tardío pudieran asociarse en realidad a una disminución en los niveles de oxígeno. (Esto explicaría por qué los animales -sí existieron 600 millones de años antes del presente debían de ser pequeños.) Afortunadamente, los datos de los isótopos de estroncio indican que la intensa actividad hidrotermal terminó hace casi 600 millones de años, y, de acuerdo a nuestro modelo, los niveles de oxígeno también aumentaron rápidamente en este tiempo, que coincide con la diversificación de los animales.

Por lo tanto la evidencia disponible relaciona a la radiación de Ediacara con un incremento de oxígeno atmosférico en el Proterozoico tardío. Aun más, estos eventos parecen estar ahora incluidos en un marco de referencia mayor que contempla cambios tectónicos, climáticos y biogeoquímicos. Creo que el factor fundamental de los cambios en el Proterozoico tardío fue la tectónica. De manera específica creo que los eventos hidrotermales y volcánicos asociados a la actividad tectónica promovieron el enterramiento anómalo de altas proporciones de carbón orgánico en las cuencas del Proterozoico tardío. Un enterramiento mayor pudo, como consecuencia, incrementar el potencial oxidativo de la atmósfera y de la hidrósfera y eventualmente dar lugar a una biosfera mucho más rica en oxígeno. Una vez eliminada la barrera fisiológica impuesta por el suministro limitado de oxígeno, los primeros metazoarios microscópicos quedaron libres para evolucionar hacia las formas macroscópicas que pronto se convirtieron en las dominantes del mundo animal.

En el presente, esta hipótesis, como otras que le antecedieron debe ser considerada heurísticamente más que como la última palabra. Sin embargo, la propuesta articula una serie de relaciones explícitas entre la Tierra y su biota, y

hace predicciones que pueden ser puestas a prueba. Si mi particular punto de vista sobre el Proterozoico tardío va o no a soportar estas pruebas, es aún poco claro. La velocidad con la cual mis colegas y yo somos sorprendidos por los nuevos hallazgos acerca del mundo del Proterozoico sugiere que la diversión aun no termina. Lo importante es que hemos comenzado a generar nuevas preguntas sobre la evolución en una Tierra dinámica. En este caso, estamos comenzando con un sentido vívido de que el mundo moderno surgió al unirse los ciclos biogeoquímicos con los profundos cambios físicos y biológicos sufridos en la Tierra a lo largo del eón Proterozoico.

Lecturas sugeridas:

- The Cambrian Explosion: Animals or Fossils? Bruce Runnegar *In Journal of the Geological Society of Australia*, Vol. 29, pages 395-411; 1982.
- Secular Variation in Carbon Isotope Ratios from Upper Proterozoic Successions of Svalbard and East Greenland. A. H. Knoll, J. M. Hayes, A. J. Kaufman, K. Swett and I. B. Lambert in *Nature*, Vol.321, No.6073, pages 832-838; June 26, 1986.
- Paleomicrobiological Information in Proterozoic Rocks. A. H. Knoll in *Microbiological Mats: Physiological Ecology of Benthic Microbial Communities*, edited by Yehuda Cohen and Eugene Rosenberg, American Society for Microbiology, 1989.
- Origin and Early Evolution of the Metazoa. Edited by J. H. Lipps and P. W. Signor. Plenum Press (in press).

Texto original en inglés, tomado de: *Scientific American*, Octubre 1991, pp. 64-73.

La vida primitiva en tierra firme

Jane Gray y William Shear

Fósiles diminutos nos ofrecen evidencias de que la vida invadió tierra firme millones de años antes de lo que previamente se pensaba.

La vida se originó en los mares primitivos menos de mil millones de años después de que se formó la Tierra. Debieron pasar otros tres mil millones de años antes de que las primeras plantas y animales aparecieran sobre los continentes. La transición de la vida desde el mar hacia la tierra fue quizá un reto evolutivo comparado con el origen mismo de la vida.

¿Qué formas de vida fueron capaces de realizar un cambio tan drástico en su forma de vivir? La visión tradicional de los primeros organismos terrestres está basada en los megafósiles, especímenes relativamente grandes y esencialmente completos de plantas y animales. Las plantas vasculares, relacionadas con los helechos modernos y las plantas con semilla, dejaron el primer registro amplio de megafósiles. Debido a ello, comúnmente se ha asumido que la secuencia de invasión del medio terrestre refleja la evolución de los ecosistemas terrestres modernos. Bajo esta óptica, las plantas vasculares primitivas colonizaron primero los márgenes de las aguas continentales, seguidas por los animales que se alimentaban de ellas y por último de los animales que se alimentaban de aquellos herbívoros. Además, los megafósiles sugieren que la vida terrestre apareció y se diversificó casi explosivamente cerca del límite entre los períodos Silúrico y Devónico, hace poco más de 400 millones de años.

Sin embargo, recientemente los paleontólogos han estudiado con mayor atención los sedimentos que se encuentran debajo de ese límite. Resulta que algunos fósiles pueden ser extraídos de esos sedimentos digiriendo las rocas en un baño de ácido. Dicha técnica ha puesto al descubierto nueva evidencia en los sedimentos que fueron depositados cerca de los márgenes de antiguos océanos; microfósiles de plantas y piezas microscópicas de pequeños animales. En muchas ocasiones los especímenes tienen un diámetro de 1/10 de milímetro.

Aunque estuvieron enterrados en las rocas durante cientos de millones de años, muchos de los fósiles constan de restos orgánicos químicamente alterados.

Estos fósiles recién descubiertos no sólo han revelado la existencia de organismos previamente desconocidos, sino que también han enviado hacia atrás en el tiempo las fechas referentes a la invasión de la tierra por organismos multicelulares. Ahora nos encontramos revisando nuestras concepciones acerca de la naturaleza de las primeras comunidades de plantas y animales. Y con esas revisiones hay nuevas especulaciones acerca de los primeros colonizadores.

Inmigrantes terrestres

¿Qué forma de vida fue la primera en colonizar los continentes? Desafortunadamente el registro fósil brinda poca evidencia directa acerca de aquellos migrantes; sus formas no dejaron impresiones en las rocas. Aunque tal vez nunca se conocerán con certeza su identidad y la naturaleza de su transición hacia la tierra firme, la evidencia circunstancial nos provee de algunas claves acerca de los primeros colonizadores.

Entre los candidatos más viables están las cianobacterias, llamadas anteriormente algas verde-azules. Las cianobacterias fueron comunes en los mares antiguos durante la mayor parte del Precámbrico, desde hace aproximadamente 3500 millones de años, hasta hace 1400 millones de años. Los fósiles de sus comunidades, llamados estromatolitos, son abundantes en las rocas sedimentarias hasta que evolucionaron los animales marinos que se alimentaban de ellas. Los estromatolitos aún se encuentran en aguas cálidas y someras en el Golfo Pérsico, y a lo largo de las costas occidentales de Australia y México, donde sus depredadores son escasos.

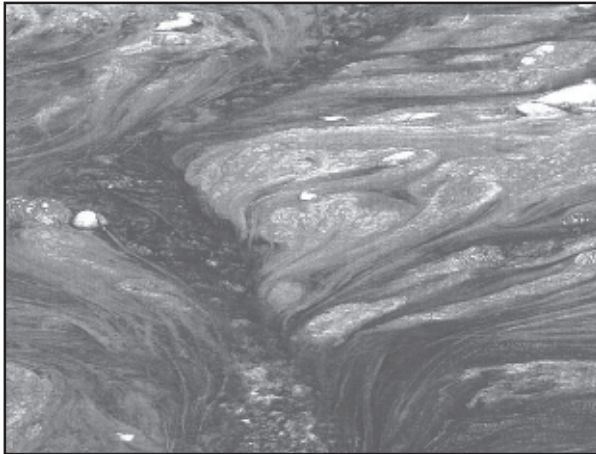


Figura 1. Se ha considerado a las algas verdes entre las primeras formas de vida sobre los continentes. Se ha pensado que junto con las cianobacterias, las algas verdes invadieron las aguas dulces y la superficie terrestre hace más de 600 millones de años en la era Precámbrica. En la imagen se observa como las algas que rellenan un arroyo, evocan una sugestiva escena de lo que fue la vida primitiva sobre los continentes.

Algunas especies actuales de cianobacterias se encuentran en agua dulce y sobre tierra seca, donde han invadido una variedad de hábitats. Lo más sobresaliente es que las cianobacterias tienen la capacidad de sobrevivir en algunos de los sitios más inhóspitos del mundo. Es frecuente que grandes masas de cianobacterias formen costras sobre los ardientes suelos del desierto, que pueden contener poco material orgánico (Campbell, 1979). De hecho, algunos de estos organismos que forman costras son similares a las cianobacterias que estuvieron presentes en los océanos precámbricos, particularmente en la zona intermareal. La vida en las costas de los antiguos océanos debió haber expuesto a las cianobacterias a un amplio margen de salinidad y a la desecación diaria. La sobrevivencia en condiciones tan difíciles sugiere que algunas cianobacterias podían haber poseído características que las predispusieron a la invasión de tierra firme (Campbell 1979). De hecho, existe evidencia creciente de que los estromatolitos de agua dulce habían existido a través del tiempo geológico por lo menos desde el Precámbrico tardío (Awramik 1984). La estructura y la química de los suelos fósiles del Precámbrico también sugieren la presencia de algunas formas de vida (Ratallack 1992).

¿Qué otros organismos podían haber estado entre los primeros en colonizar los continentes? Es probable que las algas verdes (clorofitas) fueran también de los primeros emigrantes hacia tierra firme. En parte el argumento está basado en las relaciones evolutivas de las algas verdes. La estructura celular y la bioquímica de estos organismos sugieren fuertemente que alguna clorofita antigua fue la progenitora de todas las plantas terrestres. Además, las actuales algas verdes son habitantes extremadamente exitosas de cuerpos de agua dulce y superficies terrestres.

En este escenario hipotético, las algas verdes se unieron a los hongos muy poco tiempo después de haber llegado a tierra firme. Como ocurre actualmente, las algas y los hongos pudieron haberse combinado simbióticamente para formar los líquenes. La presencia de líquenes modernos en zonas áridas y en otras partes deshabitadas del mundo, también sugiere que este tipo de unión simbiótica pudo haber progresado sobre los primeros continentes. La sucesión de organismos que se observa hoy en día sobre las rocas recién expuestas (cianobacterias, líquenes y luego musgos) sugiere también una invasión terrestre que involucró a los líquenes (Gray y Boucot 1977).

Aunque se carece de evidencia fósil, podemos reconstruir un escenario plausible para los primeros habitantes de los continentes. Es fácil imaginar, quizá en algún momento del Precámbrico, a los tapetes de cianobacterias y algas invadiendo el agua dulce y la tierra seca. Seguidos poco después por los hongos y los líquenes; los lodos microbianos y algales deberían haber sentado

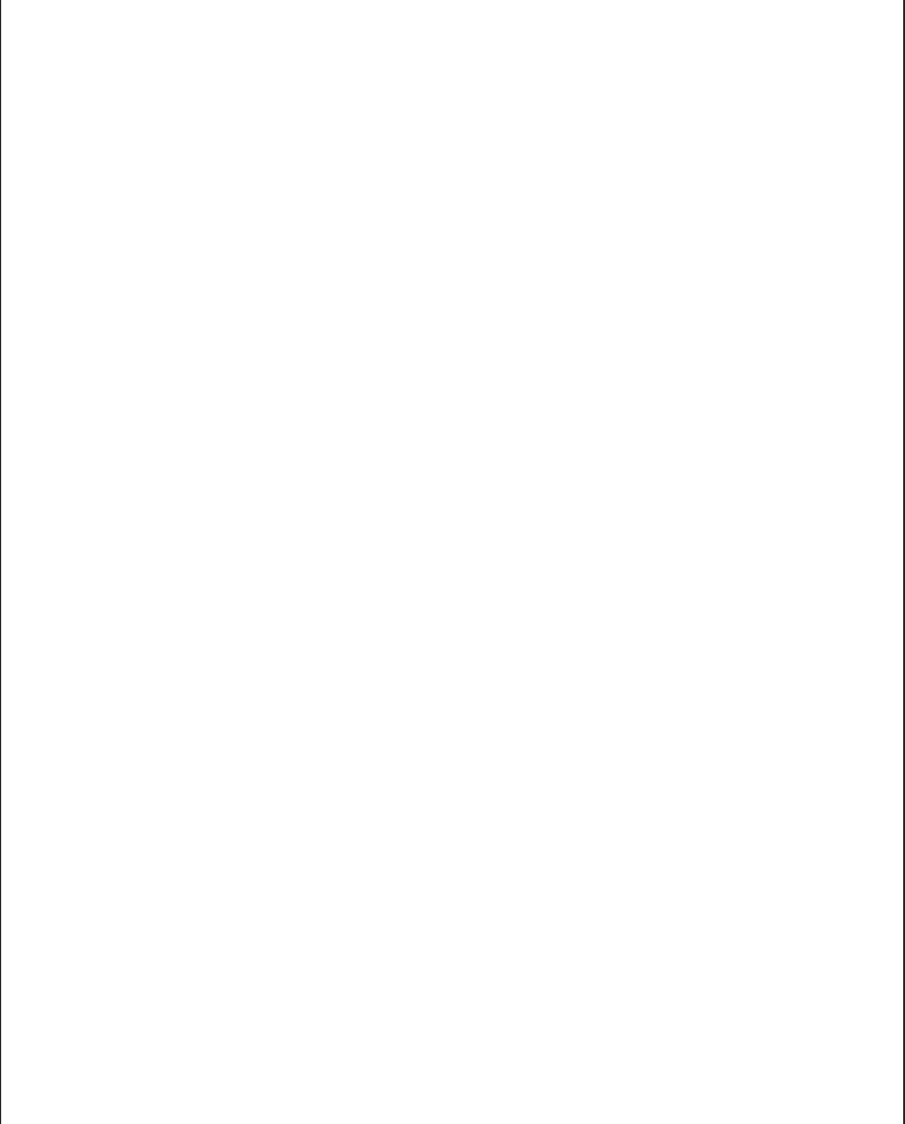


Figura 2. La evidencia fósil para algunos de los principales grupos de plantas y animales, data de la era Paleozoica, hace más de 400 millones de años. Las esporas fósiles microscópicas de antiguas plantas, nos ofrecen la primera evidencia de vida terrestre, hace aproximadamente 470 millones de años. En sedimentos que fueron depositados hace 440 millones de años, aparecen pequeños fragmentos de plantas extintas (cutículas y tubos). El mega fósil más antiguo que se conoce, parecido a una traqueofita (*Cooksonia*), data de aproximadamente 420 millones de años. La evidencia indiscutible y más antigua de traqueofitas (plantas vasculares) se refiere a una planta llamada *Baragwanathia* que vivió durante el Silúrico tardío hace aproximadamente 410 millones de años. Los cien pies, mil pies y los animales parecidos a las arañas llamados trigonotarbios, nos proveen de los fósiles identificables más antiguos de animales terrestres. Los recientes descubrimientos de madrigueras fósiles y diminutos fragmentos de pequeños artrópodos que datan de hace 430 millones de años, sugieren que algunos animales pudieron haber estado sobre los continentes un poco de tiempo antes de tal fecha. La mayoría de la evidencia fósil acerca de los primeros animales terrestres se deriva de tres sitios: Gilboa en el estado de Nueva York, Rhynia en Escocia y Ludford Jave, Ludlow en la frontera de Gales.

las bases para el desarrollo de suelos más complejos. Como en la sucesión de los organismos en las rocas recién expuestas, la muerte y descomposición del primer tipo de vida sobre la tierra firme, debió liberar nutrientes minerales absorbidos originalmente de las rocas. De esta forma se enriquecieron los suelos inorgánicos y el escenario estaba listo para los nuevos inmigrantes.

Las primeras plantas terrestres

Los tapetes algales y de cianobacterias probablemente dominaron la vida sobre tierra firme durante muchos millones de años en el Precámbrico y el Paleozoico Temprano. El siguiente paso, la evolución de las plantas terrestres, fue evidentemente una transición difícil. Esto debería ser aparente cuando uno considera los retos físicos que enfrentan los organismos terrestres, en comparación con una forma acuática. El agua es un medio protector que rodea a un organismo y le proporciona nutrientes y gases disueltos, mientras le resguarda contra cambios extremos de temperatura. En tierra, las plantas no sólo necesitan los medios para adquirir y retener el agua, sino que también deben protegerse a sí mismas contra grandes dosis de radiación ultravioleta.

¿Qué tipo de planta fue la que se adaptó primero a la vida terrestre? De nuevo, el registro fósil no nos ayuda. Sin embargo, es ampliamente aceptado que alguna forma de alga verde acuática o terrestre fue la progenitora de las dos grandes clases de plantas terrestres actuales, las briofitas y las traqueofitas. Resulta interesante que un grupo moderno de algas verdes llamadas carofitas, compartan cierto número de similitudes estructurales y bioquímicas con las briofitas y las traqueofitas. Puede ser que un antiguo grupo de algas carofíceas sea el ancestro tanto de las modernas carofitas como de las plantas terrestres actuales.

Figura 3. Las briofitas y las traqueofitas pudieron haber evolucionado a partir de las algas verdes que vivieron hace más de 600 millones de años. El alga ancestral probablemente fue una forma filamentosa relacionada con las actuales algas verdes Charofíceas. Las briofitas comprenden tres linajes -hepáticas, musgos, antoceros- conocidos comúnmente como plantas no vasculares. Las traqueofitas referidas cotidianamente como plantas vasculares, incluyen a los lycopodios, equisetos, helechos y plantas con semilla.

Las briofitas modernas, que incluyen a los musgos, antoceros y hepáticas, están típicamente limitadas a los hábitats húmedos. Sin embargo, algunas especies son capaces de sobrevivir en condiciones similares al desierto, sobre rocas desnudas y aún en el Antártico. Sorprendentemente, las briofitas se han podido adaptar a esas condiciones a pesar de la carencia de tejidos altamente especializados para conducir fluidos y nutrientes.

En contraste, las traqueofitas modernas (licopodios, equisetos, helechos y plantas con semilla) han desarrollado tejidos vasculares llamados xilema y floema para el transporte de agua y nutrientes. El xilema contiene lignina, un compuesto orgánico que sirve para dar fuerza y soporte a la planta erecta. El desarrollo de estas características ha permitido a las plantas vasculares sobrevivir en hábitats sumamente diferentes, incluyendo algunas de las regiones más áridas del planeta.

Las briofitas y las traqueofitas comparten algunas características de su desarrollo que sugieren que evolucionaron a partir de un ancestro común. Estas plantas terrestres tienen un ciclo de vida alternante, consistente en dos diferentes fases. Una fase del ciclo, el llamado esporofito, contiene dos juegos de cromosomas y, en las traqueofitas y briofitas que producen esporas, se liberan estas últimas y se distribuyen en el ambiente de las plantas. Cuando la espora germina, produce una planta con un solo juego de cromosomas. Esta fase del ciclo, llamada gametofito, produce los óvulos y el esperma de las plantas. Cuando los óvulos del gametofito son fertilizados por el esperma, se produce un embrión que al final se desarrolla en un esporofito, y el ciclo se repite. Debido a que ambas forman un embrión, a las briofitas y las traqueofitas se les conoce conjuntamente como embriofitas.

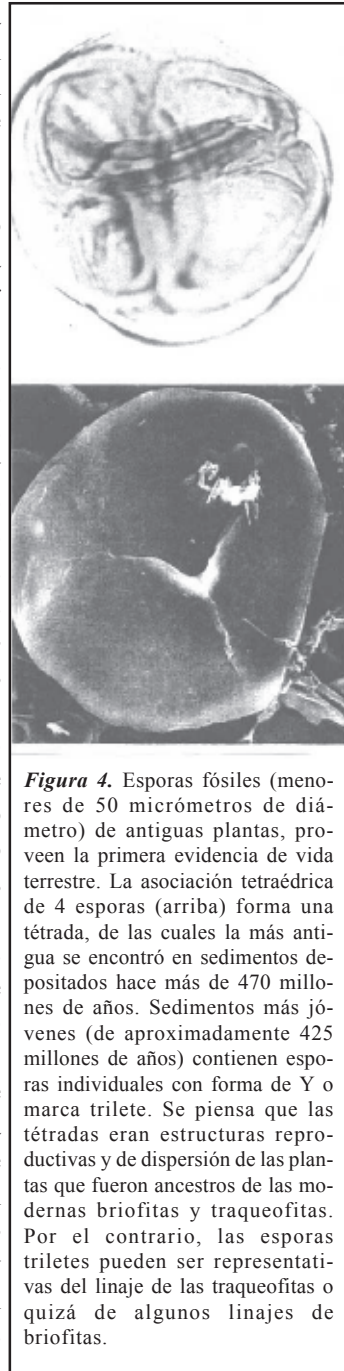


Figura 4. Esporas fósiles (menores de 50 micrómetros de diámetro) de antiguas plantas, proveen la primera evidencia de vida terrestre. La asociación tetraédrica de 4 esporas (arriba) forma una tétrada, de las cuales la más antigua se encontró en sedimentos depositados hace más de 470 millones de años. Sedimentos más jóvenes (de aproximadamente 425 millones de años) contienen esporas individuales con forma de Y o marca trilete. Se piensa que las tétradas eran estructuras reproductivas y de dispersión de las plantas que fueron ancestros de las modernas briofitas y traqueofitas. Por el contrario, las esporas triletes pueden ser representativas del linaje de las traqueofitas o quizá de algunos linajes de briofitas.

Las embriofitas también tienen ciertas cualidades que las distinguen de las algas verdes carofíceas. Las paredes de las esporas embriofíticas están hechas de una sustancia orgánica resistente llamada esporopolenina, que resiste los ataques químicos y físicos del ambiente. El desarrollo de estas esporas inmóviles también está típicamente caracterizado por una asociación tetraédrica de cuatro esporas, llamada tétrada.

En contraste con las embriofitas, las algas verdes carofíceas sólo tienen una fase distintiva en su ciclo de vida, que únicamente posee un juego de cromosomas. El cigoto unicelular es la única estructura con dos juegos de cromosomas; nunca se forma un embrión multicelular. Las esporas de estas algas carecen de paredes con esporopolenina y típicamente presentan un flagelo (que da propulsión a la espora en el agua), estructura de la que carecen las esporas de las embriofitas. Y significativamente, las esporas de las carofitas nunca presentan en su desarrollo un estadio de tétrada similar al de las embriofitas.

Es probable que las cualidades que distinguen a las embriofitas de las carofitas fueron desarrolladas evolutivamente después de que los dos grupos divergieron de su ancestro común. Consecuentemente, las tétradas de esporas con esporopolenina están consideradas como un desarrollo que caracteriza a la embriofita ancestral. Lo anterior es consistente con la observación de que algunas hepáticas modernas, de las que se cree que son similares a las embriofitas ancestrales (Mishler y Churchil 1985), también tienen esporas que están asociadas permanentemente en un cuarteto (Gray 1985).

El descubrimiento reciente de esporas fósiles (menos de 50 micrómetros de diámetro) es consistente con la teoría de que las esporas en tétrada fueron un desarrollo temprano de las embriofitas (Gray 1985, 1991). Las esporas en tétrada se han encontrado en depósitos del Ordovícico Medio y del Silúrico Temprano (de 470 a 430 millones de años) en muchas partes del mundo, incluyendo Australia, América, Europa, Arabia Saudita y África (Gray 1985, 1988b; Burgess 1991). Hasta ahora no hemos descubierto ningún fósil que revele la apariencia de estas plantas. Sin embargo, existe alguna especulación de que estas plantas antiguas pudieron haber sido comparables con algunas hepáticas modernas, especialmente porque las esporas fósiles son similares a las de las hepáticas (Gray 1985).

Las esporas fósiles más antiguas de Arabia Saudita (aproximadamente de 470 millones de años) están siendo estudiadas actualmente por uno de nosotros (Gray) y por Harold McClure y Arthur Boucot en la Universidad de Oregon. Las esporas de Arabia proveen la primera evidencia directa de plantas terrestres, que tiene como resultado el ampliar hacia atrás en el pasado, por lo menos

50 o 60 millones de años, la fecha tradicionalmente aceptada para ubicar la presencia de formas superiores de vida en tierra firme. Estas embriofitas primitivas pudieron haber sido las primeras en suceder a las comunidades algales y de cianobacterias, como las formas de vida dominantes sobre tierra firme.

Aproximadamente hace 425 millones de años, en el Silúrico Temprano, ocurrió un cambio importante en las asociaciones de esporas. En lugar de permanecer intactas, la mayoría de las tétradas maduras se separó en cuatro esporas individuales. Cada espora se caracteriza por una cicatriz en forma de «Y», llamada sutura trilete, la cual indica que estaba unida a otras tres, formando una tétrada. Aunque las esporas en tétrada permanecieron hasta el Silúrico Tardío, nunca dominaron en las asociaciones de esporas después del Silúrico Temprano. Las esporas individuales de tipo trilete se convirtieron en la forma dominante en el registro fósil.

¿Qué tipos de plantas produjeron las esporas triletes? Aún no está claro si las plantas evolucionaron de aquellas que producían las esporas maduras en tétradas durante el Ordovícico y el Silúrico Temprano, o si un nuevo linaje había entrado ya en el escenario evolutivo. Sin embargo, ahora sabemos, por el registro fósil, que las primeras traqueofitas primitivas y las plantas parecidas a traqueofitas, tenían esporas triletes. La mayoría de las traqueofitas modernas que producen esporas, incluyendo a los helechos primitivos, también producen esporas triletes. El surgimiento de las esporas triletes en el Silúrico Temprano sugiere que las traqueofitas y quizá algunos linajes de las briofitas tuvieron sus orígenes hace aproximadamente 425 millones de años (Gray 1989, 1991).

Aunque ningún resto macroscópico de plantas fósiles acompaña al cambio observado en las asociaciones de esporas, los fósiles de plantas parecidas a las traqueofitas aparecieron aproximadamente hace 420 millones de años en Irlanda (Edwards y Feehan 1980), y las traqueofitas más antiguas conocidas aparecieron hace aproximadamente 415 millones de años en Australia (Garratt y coautores 1984). Tal cercanía en el tiempo entre la aparición de las esporas triletes y la aparición de los megafósiles, es muy sugerente. Es tentador considerar al cambio en el tipo de esporas como un indicador de la primera radiación

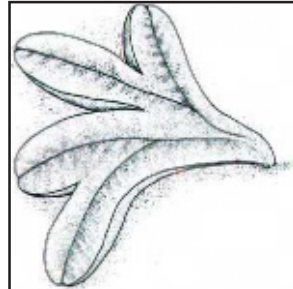


Figura 5. Una Embriofita primitiva hipotética -ancestro de las briofitas y traqueofitas- puede haberse parecido a una hepática primitiva. El ancestro fue probablemente una planta incrustante que se piensa vivió en el periodo Ordovícico hace 470 millones de años. Probablemente, los cuerpos productores de esporas de estas plantas estuvieron embebidos en sus superficies superiores. Aunque ningún fósil nos revela la forma de estas plantas primitivas, algunas hepáticas modernas presentan algunos rasgos primitivos, incluyendo la formación de esporas tétradas.

adaptativa de las traqueofitas o de sus predecesores inmediatos.

¿Por qué les tomó tanto tiempo a las plantas terrestres aparecer como megafósiles cuando sus esporas ya se encontraban desde mucho tiempo antes? ¿Por qué son las traqueofitas los primeros megafósiles de plantas en conservarse, en lugar de algún tipo ancestral parecido a las briofitas? La respuesta puede estar en la evolución de la lignina. Esta sustancia orgánica es muy resistente a la degradación biológica y geológica, y probablemente permitió que algunos tejidos de las traqueofitas sobrevivieran a los estragos del tiempo geológico. Las briofitas modernas no producen lignina y puede ser que las primeras plantas productoras de esporas (parecidas a briofitas) no se preservaran debido a que tampoco producían esa sustancia. El único registro que queda de ellas son sus esporas, cuya sobrevivencia se aseguró por la presencia de esporopolenina.

Desde el Silúrico medio y hasta el Devónico Temprano apareció toda una variedad de megafósiles de plantas que complementaron la creciente diversidad de las asociaciones de esporas triletes. Muchas de estas primeras plantas eran superficialmente similares a las traqueofitas, pero al parecer carecían de tejidos vasculares. Hace poco tiempo, Dianne Edwards y sus colegas de la Universidad de Cardiff encontraron elementos vasculares (Edwards, Davies y Axe 1992). En algunos casos la anatomía es más parecida a la de una

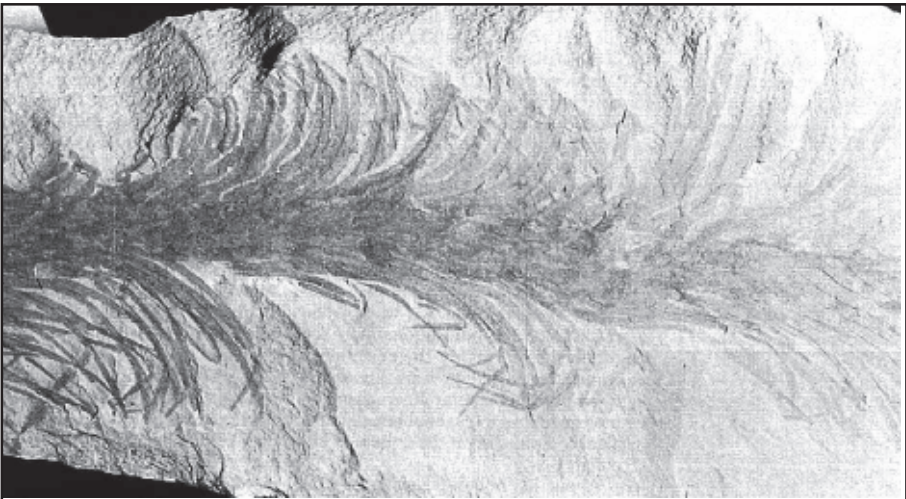


Figura 6. El mega fósil *Baragwanathia* nos provee definitivamente de la evidencia más antigua de las traqueofitas. Encontrada en los depósitos del Silúrico tardío (hace unos 410 millones de años), *Baragwanathia* era marcadamente avanzada comparada con otras plantas del mismo periodo. Algunos especímenes devónicos erguidos hasta un metros de altura, sobrepasaban a sus contemporáneos quienes tenían unos cuantos centímetros.

briofita que a la de una traqueofita. Algunas de estas plantas de hecho pueden ser briofitas, mientras que otras parecen ser experimentos evolutivos que se extinguieron en el Devónico, incapaces quizá de competir con las traqueofitas.

Durante la primera parte del Devónico se incrementó el número de traqueofitas fósiles comprobables como tales. Este periodo atestiguó el comienzo de los mayores cambios estructurales y reproductivos asociados a la diversidad actual de las traqueofitas. Para finales del Devónico ya había aparecido la mayoría de los linajes principales de las traqueofitas, incluyendo a los licopodios productores de esporas, los equisetos, los helechos y las primeras plantas con semilla. La mayoría de ellas eran estructuralmente modernas: tenían hojas, algunas tenían crecimiento leñoso y semillas; y muchas eran tan altas como los árboles modernos (Gensel y Andrews 1987).

Tal diversidad de vida vegetal fue un antecedente importante para la invasión de la tierra por parte de los animales. Las primeras plantas jugaron un papel importante al ir mejorando las condiciones del ambiente terrestre. Las raíces de las plantas le dieron estabilidad al suelo y evitaron la erosión, mientras que la transpiración de las hojas elevó la humedad local. En vida, sus masas brindaban protección, y ya muertas contribuían con materia orgánica mientras se formaba una capa de humus. Y por supuesto, debieron haber sido una fuente de alimento para los primeros animales terrestres.

Los primeros animales terrestres

Los restos de los animales terrestres más antiguos que se conocen consisten de varios fragmentos o trozos de lo que fueron sus cuerpos. Algunos pedazos son enigmáticos, pues no son claramente atribuibles en particular a ninguna parte del cuerpo e incluso a ningún grupo animal conocido. En otros casos, los restos originales han desaparecido desde hace mucho tiempo, todo lo que queda son marcas o huellas de su actividad, por ejemplo, marcas de desplazamiento o madrigueras. Sólo en muy pocos casos tenemos restos relativamente intactos de esas primeras formas.

El rescate de fragmentos microscópicos de animales es un evento relativamente raro y reciente. El baño de ácido que se utiliza para

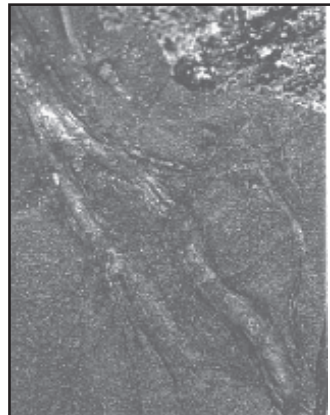


Figura 7. Las madrigueras encontradas en los suelos fósiles de Pennsylvania pueden ser los primeros indicios de vida animal sobre la tierra. El suelo parece haber sido perturbado por una criatura escavadora hace más de 430 millones de años cerca de una antigua línea de costa. Se desconoce la identidad del escavador (cortesía de Greg Retallack, Universidad de Oregon).

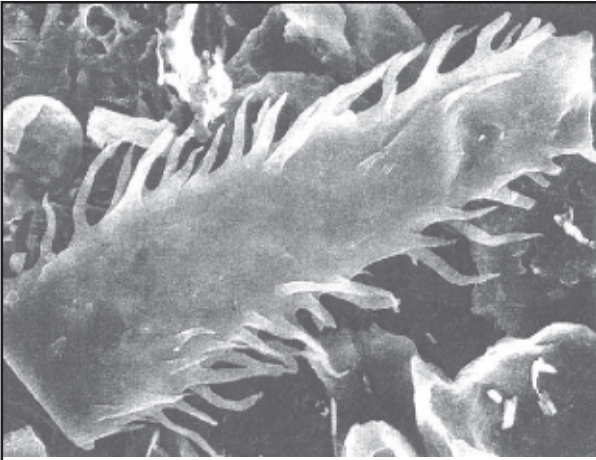


Figura 8. El fragmento microscópico de una cerda animal provee la evidencia de que los continentes fueron habitados hace 430 millones de años. Las cerdas y cutículas extraídas de las rocas depositadas al inicio del periodo Silúrico, sugieren que algunos animales similares a los artrópodos pudieron haber vivido sobre los continentes aproximadamente 30 millones de años antes de lo que se pensó. El fragmento que aquí se muestra tiene cerca de 70 micrómetros de longitud.

recuperar los fragmentos, fue desarrollado originalmente en los años 50 por los paleobotánicos para dejar al descubierto los restos orgánicos de plantas. Uno de los baños más comúnmente utilizados, el del ácido fluorhídrico, funciona debido a que el ion fluoruro ataca los silicatos de la lutita y la arenisca sin dañar la materia orgánica que se encuentra incluida en ellas. La técnica no se utilizó para la recuperación de restos animales hasta principios de los años 70, cuando algunos paleo-

botánicos descubrieron accidentalmente cutículas de animales en depósitos que contenían plantas fósiles. En realidad, la mayoría de los restos animales encontrados por medio de la técnica del baño de ácido, surgieron al estar buscando esporas fósiles o partes de plantas.

Ya sea que los fósiles consistan de restos intactos o de pequeños fragmentos, parece claro que los primeros animales terrestres fosilizados fueron artrópodos (animales segmentados relacionados a los insectos, arañas y crustáceos). Como en el caso de las investigaciones sobre las primeras plantas terrestres, la visión tradicional asume que estos animales llegaron a tierra firme durante el final del Silúrico y a principios del Devónico, hace poco más de 400 millones de años. La evidencia fósil más reciente sugiere que los animales pudieron haber estado sobre tierra firme 30 millones de años antes o más.

En este contexto es importante señalar que los tapetes de algas y líquenes del Paleozoico Temprano probablemente pudieron haber sostenido a una pequeña comunidad de artrópodos, gusanos y otros animales que viven en el suelo. Los tapetes debieron haber servido como oasis propicios donde estos primeros colonizadores pudieron alimentarse de microorganismos, de los productos de su descomposición y de unos y otros. La ausencia de evidencia fósil no indica necesariamente la ausencia de animales en tal ambiente.

La evidencia potencial para una comunidad de ese tipo aparece tardíamente en el Ordovícico (hace poco más de 430 millones de años), en depósitos de Pennsylvania central. Aquí, Retallack y Feakes (1987) descubrieron suelos fósiles que contenían madrigueras construidas aparentemente por pequeños animales. ¿Qué tipo de animal perturbó este suelo hace 430 millones de años? Existe cierta posibilidad de que tal criatura fuera un animal marino; por sí mismos, los depósitos están cerca de una antigua línea de costa. Dichos habitáculos de animales son comunes en depósitos marinos de sedimentos Ordovícicos. Finalmente, no existe una forma fácil de determinar la identidad del constructor sin tener su cuerpo.

Sedimentos ligeramente más jóvenes, del Silúrico Temprano (aproximadamente hace 430 millones de años) contienen pequeños restos de animales, que ocasionalmente son identificables. En Pennsylvania, cerca de las capas que contienen los habitáculos de animales, uno de nosotros (Gray) y Arthur Boucot descubrieron restos que se parecen a la cutícula y a las cerdas de criaturas similares a los artrópodos. Aunque los depósitos están cerca de una antigua línea de costa, los sedimentos definitivamente no son marinos; los restos animales también están asociados a esporas de plantas terrestres. Es posible que los restos sean de animales ribereños y aún de animales terrestres.

Los depósitos del Silúrico Tardío (hace aproximadamente 415 millones de años) en la Isla Gotland sobre el mar Báltico, Suecia, contienen otro tipo de

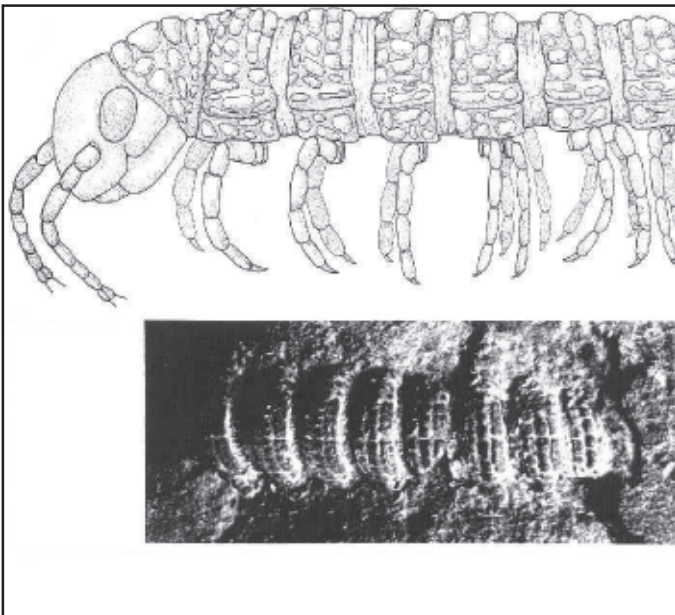


Figura 9. Aquí en la reconstrucción, se muestra a un trigonotarbido similar a una araña; este tipo de organismo se encontraba entre los artrópodos más comunes y de aspecto temible que vivieron hace 400 millones de años. Los trigonotar-bidos fueron pequeños animales depredadores (de 1 a 14 mm de longitud) que se encontraban dentro de una armadura protectora y poseían una especie de colmillos distintivos. A diferencia de las arañas modernas, los trigonotar-bidos no poseían ningún tipo de estructura especializada para tejer telarañas. Los trigonotarbidos se extinguieron hace más de 250 millones de años.

restos que pueden ser indicativos de vida animal (Sherwood-Pike y Gray 1985). Se han encontrado pequeños y enigmáticos pelets en depósitos lutíticos que también contienen esporas de plantas terrestres. La naturaleza de los pelets era incierta hasta que nos dimos cuenta de que estaban compuestos de filamentos fúngicos microscópicos (hifas). Resulta que algunos artrópodos modernos que habitan en el suelo, tienen una dieta a base de hongos y producen materia fecal similar a los pelets fósiles. Quizá un antiguo pariente de un artrópodo moderno se alimentaba de una dieta similar en el Silúrico Tardío.

La tierra parece haber sido colonizada por una amplia variedad de artrópodos a finales del Silúrico y principios del Devónico. Los artrópodos terrestres indiscutiblemente más antiguos se encontraron en depósitos del Silúrico Tardío (aproximadamente hace 415 millones de años) en Ludford Lane, Gales (Jeram y coautores 1990). Aquí, Paul Selden de la Universidad de Manchester y sus colegas Andrew Jeram del Museo de Belfast y Dianne Edwards, han descubierto los que pueden ser los fósiles más antiguos de centípedos

El aspecto de estos artrópodos sugiere que son el resultado de un largo período de adaptación terrestre. Depósitos ligeramente más jóvenes en otro sitio de Inglaterra contienen fósiles de animales grandes parecidos a milípedos. Aunque no hay evidencia de que estos animales fueran terrestres, sí presentan un parecido extraordinario con los milípedos terrestres actuales.

Sin embargo, la mayor parte de lo que sabemos sobre los artrópodos terrestres del Devónico está basado en otros dos sitios. Cerca de Rhynie en Escocia, existe un lugar que es más famoso por sus restos vegetales de 400 millones de años de antigüedad, descubiertos durante la primera mitad de este siglo (Kidston y Lang 1917). No obstante, el sitio también contiene animales preservados en rocas silíceas o pedernal. Los restos, algunos de animales completos, han sido estudiados a través de secciones delgadas de roca y pequeños fragmentos de la misma (Hirst 1922).

El segundo sitio, cerca de la pequeña población de Gilboa en la parte superior del Estado de Nueva York, es uno de los depósitos fosilíferos más ricos en el mundo, que contiene a los primeros animales de vida terrestre. El sitio incluye una notable diversidad de formas de vida de un lapso temporal cercano al Devónico Medio, de 380 a 375 millones de años (Shear y coautores 1984). En contraste con los fósiles de Rhynie, los restos animales de Gilboa se recuperan por medio de la técnica de extracción con ácido.

Estos depósitos devónicos están limitados a sedimentos de tierras bajas y húmedas. Los primeros sedimentos de tierras bajas tienden a contener fósiles debido a que son sitios óptimos para la preservación de plantas y animales. Tales cuencas también tienden a acumular restos de plantas y animales que son

transportados desde otros ambientes. A pesar de la aparente desviación hacia el registro fósil de tierras bajas, es probable que muchas otras regiones de los continentes estuviesen habitadas, en especial porque la tierra firme probablemente ya estaba cubierta por vegetación durante el Devónico Temprano.

El artrópodo más común en Gilboa y Rhynie es una criatura extinta parecida a una araña, y llamada trigonotárbido.

En Gilboa se han encontrado cinco especies de trigonotárbidos y otras tres en Rhynie (Shear y coautores 1987). Otro fósil de trigonotárbido casi completo se encontró en Ludford Lane, un sitio del Silúrico Tardío en Gales. La similitud de los trigonotárbidos de Inglaterra y del estado de Nueva York no es tan sorprendente como inicialmente uno pudiera suponer. Durante el Silúrico y el Devónico estos dos sitios estaban geográficamente mucho más cerca uno de otro, de lo que están actualmente.

¿Qué clase de animal era un trigonotárbido? Al igual que una araña, un trigonotárbido tenía el cuerpo dividido en abdomen y cefalotorax, este último con seis pares de apéndices. También los pulmones de los trigonotárbidos son muy parecidos a los de las arañas actuales. A pesar de estas similitudes, los trigonotárbidos más bien eran parientes, y no ancestros, de las arañas modernas. A diferencia de las arañas, los trigonotárbidos estaban protegidos por una pesada armadura segmentada. Algunos fósiles extremadamente bien conservados también revelan que los trigonotárbidos no tenían espineteras, que son los apéndices productores de seda de las arañas, y por lo tanto no podían tejer una telaraña. Los colmillos de los trigonotárbidos no muestran evidencia de conductos ponzoñosos, por lo que probablemente carecían del veneno que las arañas modernas utilizan para someter a sus presas.

El descubrimiento de los fósiles de trigonotárbidos entre las cubiertas de esporas fosilizadas en Rhynie sugiere, para algunos, que estos animales podían haberse alimentado de esporas (Kevan y coautores 1975). Sin embargo,

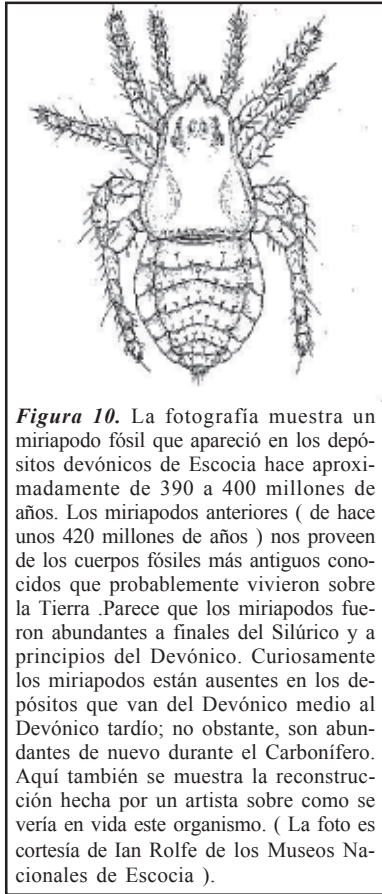


Figura 10. La fotografía muestra un miriapodo fósil que apareció en los depósitos devónicos de Escocia hace aproximadamente de 390 a 400 millones de años. Los miriapodos anteriores (de hace unos 420 millones de años) nos proveen de los cuerpos fósiles más antiguos conocidos que probablemente vivieron sobre la Tierra .Parece que los miriapodos fueron abundantes a finales del Silúrico y a principios del Devónico. Curiosamente los miriapodos están ausentes en los depósitos que van del Devónico medio al Devónico tardío; no obstante, son abundantes de nuevo durante el Carbonífero. Aquí también se muestra la reconstrucción hecha por un artista sobre como se vería en vida este organismo. (La foto es cortesía de Ian Rolfe de los Museos Nacionales de Escocia).

la ausencia de conductos de veneno no significa que los trigonotárbidos fueran herbívoros. Los colmillos y las mandíbulas de los trigonotárbidos son claramente los de un depredador, del tipo de los que mastican y disuelven a sus presas como lo hacen las arañas modernas. Un animal que se alimentara de esporas no debería tener las estructuras especializadas para procesar los alimentos, como las que se encuentran en los trigonotárbidos. Algunas masas de cutícula de artrópodo bien masticadas, descubiertas en Gilboa, podrían ser las sobras del alimento de un trigonotárbido.

¿Qué otros animales vivieron durante ese período? Gilboa ofrece evidencia de las primeras arañas, centípedos, milípedos y seudoescorpiones. La araña de Gilboa fue considerada originalmente como un trigonotárbido, pero Paul Selden de la Universidad de Manchester, comparó positivamente el patrón de su cutícula con la perteneciente a la espinereta de una araña, encontrada

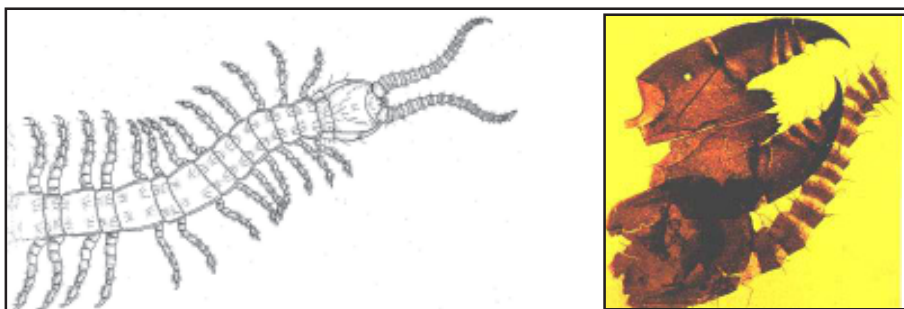


Figura 11. La cabeza y las mandíbulas venenosas, se preservan en fragmentos de lo que son los restos del cien pies más primitivo que se conoce, y que vivió hace aproximadamente 375 millones de años. Los restos orgánicos originados del animal, fueron encontrados en sedimentos arenosos del Devónico en Gilboa, Nueva York. La reconstrucción nos muestra de que manera pudieron estar unidas a un cuerpo segmentado, tanto la cabeza como las mandíbulas. La longitud total del animal sería de 10 mm.

cerca de la cutícula. También se han encontrado unas cuantas partes de verdaderos escorpiones. Los escorpiones más antiguos conocidos fueron animales de agua salobre o marina durante el Silúrico. Parece que se introdujeron en ambientes de agua dulce durante el Devónico Temprano. El escorpión más antiguo que se conoce y que respiraba aire, data del Carbonífero Temprano, aproximadamente hace 335 millones de años (Jeram 1990). Todavía no hemos sido capaces de determinar si algunos restos de escorpiones (mandíbulas, pinzas, aguijones) de Gilboa fueron de un animal acuático o terrestre.

También se han encontrado en Gilboa y Rhynie algunos de los ácaros más antiguos que se conocen. En los depósitos de Gilboa parece estar representado uno de los grupos modernos de ácaros, los oribátidos. Los oribátidos

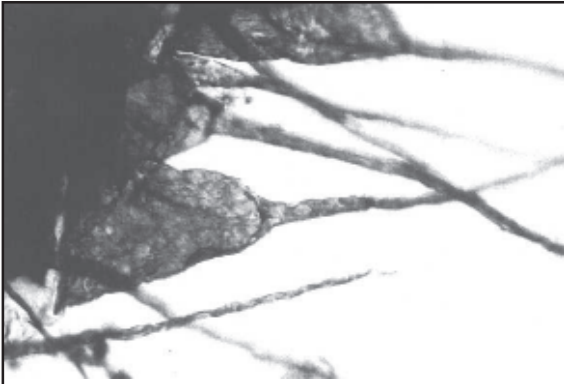


Figura 12. Las espineretas productoras de seda nos proveen evidencia acerca de las primeras arañas (aproximadamente de 375 millones de años de antigüedad). De los sedimentos devónicos de Gilboa se han desenterrado muchos restos de arañas, incluyendo mandíbulas y patas. Aún no queda claro si con la seda las arañas elaboraban una tela aérea o la utilizaban para algún otro propósito, como el de revestir la entrada de un túnel.

actuales juegan papeles importantes en los ecosistemas edáficos, pues se alimentan principalmente de hongos y detritus. Los oribátidos de Gilboa pudieron haber sido igualmente valiosos para los ecosistemas edáficos del Devónico, donde al parecer se alimentaron de detritus. Los alicorágidos, otro grupo de ácaros, también está representado en los depósitos de Gilboa. Las similitudes entre estos ácaros y los alicorágidos modernos, que se alimentan

de gusanos nemátodos, sugieren que los ácaros antiguos también pueden haber sido depredadores (Norton y coautores 1988, Kethy y coautores 1989).

Aún continúa la extracción de fósiles de las rocas de Gilboa por uno de nosotros (Shear) y Patricia Bonamo de la Universidad Estatal de Nueva York en Binghamton, para recuperar los restos de animales previamente desconocidos y de los primeros representantes de taxa modernos. Por ejemplo, recientemente hemos descubierto un grupo enigmático de animales que se parecen a los milípedos. Aunque sin relación con los actuales milípedos, los animales pueden pertenecer a los artropléuridos, un grupo extinto de artrópodos. Se sabe que los artropléuridos gigantes, que vivieron durante el período Carbonífero, fueron detritívoros. También hemos determinado que algunos fragmentos pequeños de cutícula pertenecen a los arqueognatos, un grupo primitivo de insectos sin alas que incluye a los lepismas actuales. Aunque se han encontrado restos más antiguos de ellos en depósitos del Devónico Temprano de Canadá (Labandeira, Beall y Hueber 1989), existe la posibilidad de que los especímenes sean contaminantes modernos de dichas muestras (Jeram y coautores 1991).

Es importante destacar aquí que lo repentino de la invasión a tierra firme por esos artrópodos cerca del límite entre el Silúrico y el Devónico, puede ser más aparente que real. El estudio de las esporas fósiles ha mostrado que la súbita abundancia de megafósiles de plantas terrestres durante el Silúrico Tardío y el Devónico Temprano, no representa el verdadero escenario evolutivo.

No hay razón para pensar que la repentina aparición de los animales terrestres durante este período, refleje exactamente la historia de su migración hacia tierra firme; más bien puede deberse a una alteración a la hora de muestrear o durante los procesos de fosilización.

Finalmente, los vertebrados tetrápodos, que junto con los insectos dominan las comunidades terrestres actuales, aparecieron tardíamente durante el Devónico, hace aproximadamente 365 millones de años. La evidencia reciente sugiere que algunos de los primeros colonizadores vertebrados permanecieron inicialmente como organismos acuáticos y se alimentaron principalmente de peces (Ahlberg 1991).

Los primeros ecosistemas

Sólo tenemos una imagen rudimentaria de los primeros ecosistemas continentales (Gray 1988, Shear 1991, Behrensmeier y coautores 1992). El registro fósil no nos permite integrar a las comunidades de plantas y animales que existieron en tierra firme antes del Paleozoico medio. Los primeros indicios de plantas y animales terrestres están separados por decenas de millones de años, no obstante que deberían haber tenido historias evolutivas interdependientes.

Las primeras comunidades de embriofitas prevasculares que siguieron a los hipotéticos tapetes de algas del Precámbrico tardío y del Paleozoico Temprano, parecen haber permanecido solitarias sobre tierra firme durante la mayor parte del Ordovícico y del Silúrico Temprano. Las asociaciones de esporas

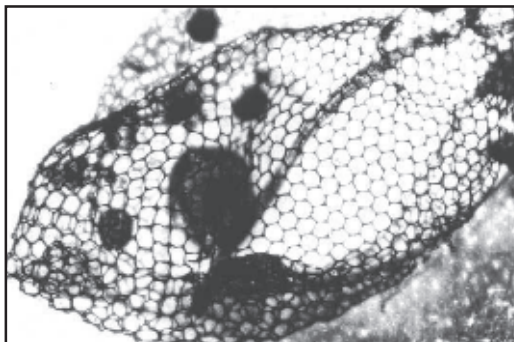


Figura 13. El almacén de un ojo compuesto es la evidencia indisputable más antigua de la existencia de insectos terrestres. Los restos consisten de materia orgánica original y de algunos fragmentos de cutícula, fueron descubiertos en los depósitos de Gilboa cuya antigüedad es de 375 millones de años. Aunque en este periodo se han encontrado algunos restos de insectos, existe poca evidencia de ellos en el registro fósil durante los siguientes 50 millones de años.

en tétradas pertenecientes a esas plantas son bastante similares durante un lapso de 50 a 60 millones de años, lo que sugiere un largo período de estasis evolutiva. Aproximadamente hace 420 millones de años, casi al final del Silúrico Temprano, se registra un cambio rápido de las esporas fósiles en las comunidades vegetales. Las traqueofitas o sus precursores inmediatos comenzaron a transformar el paisaje (Gray 1991).

Sin embargo, durante este período existe poca evidencia directa de los animales que

podieron acompañar a las plantas terrestres. Trazas de habitáculos de animales en depósitos ordovícicos y pequeños restos de cutícula de artrópodos en el Silúrico Temprano, ofrecen indicios de que las primeras plantas podían estar ligadas a algunos animales. De ser así, los primeros pasos de los artrópodos en tierra firme pudieron haberse dado antes del arribo de las plantas vasculares, se trataba de formas delicadas que colonizaron los tapetes microbianos. Estos diminutos colonizadores habrían estado en una posición favorable para explotar el hábitat alterado proveído por las primeras plantas terrestres. Tal escenario permitiría el tiempo suficiente para la evolución de las refinadas adaptaciones terrestres que se observan en los artrópodos fósiles de Ludford Lane, Rhynie y Gilboa. La presencia de formas similares en estos sitios, con una duración de por lo menos 40 millones de años, sugiere que los artrópodos terrestres también pudieron haber estado en un periodo de estasis evolutiva.

¿Qué clase de ambiente formaron estas plantas y animales? La evidencia fósil sugiere que los artrópodos del Devónico estuvieron organizados en una comunidad no muy diferente a la de los ecosistemas edáficos actuales con humus. Tales ecosistemas están dominados por artrópodos y gusanos que comen detritus y otros animales.

La presencia de una comunidad basada en suelo y detritus ofrece un rompecabezas para los paleontólogos. Durante la mayor parte de los periodos geológicos, los organismos que habitaron el suelo y el humus están pobremente representados, en comparación a los ecosistemas que se localizan por encima del suelo. ¿Había muchos artrópodos u otros invertebrados viviendo por encima de la capa de suelo y materia orgánica? ¿Por qué se preservaron tan pocos animales de este tipo? Es verdad que las plantas del Devónico Temprano y Medio fueron bastante pequeñas, quizá demasiado pequeñas para sostener y proteger a la vida animal. Sin embargo, el fin del Devónico fue testigo de la evolución de las comunidades vegetales que habrían rivalizado con algunos bosques modernos. Y aún así hay muy poca evidencia sobre los artrópodos que habrían vivido sobre la superficie.

Es particularmente irritante la escasez de restos de insectos en el Devónico. Los lepismas primitivos (arqueognatos no voladores) descubiertos en los depósitos Devónicos de Canadá y en Gilboa, son los únicos insectos potenciales conocidos de este período. Sorprendentemente los insectos no aparecen de nuevo en el registro fósil sino hasta después de 35 millones de años, durante el Carbonífero Tardío, hace aproximadamente 315 millones de años. Para entonces, los insectos voladores eran abundantes y se habían diversificado en muchas formas (Shear y Kukalová-Peck 1990).

Los sedimentos del Carbonífero Tardío también contienen la primera evidencia de insectos que se alimentaban de plantas vasculares vivas. No sólo

los fósiles de algunas plantas carboníferas presentan las marcas de las mordidas de los insectos, sino que además la estructura del aparato bucal y el contenido de sus intestinos, nos revelan su predilección por las plantas (Labandeira y Beall 1990). Aunque originalmente se pensó que la ausencia de herbívoros en el Silúrico y Devónico era un artificio de la preservación, ahora parece posible pensar que los artrópodos herbívoros no formaban parte de las primeras cadenas alimenticias. El retraso en la aparición de los herbívoros puede atribuirse al bajo valor nutritivo de las primeras plantas vasculares o a la presencia de toxinas desagradables.

Los vertebrados fueron aún más lentos para optar por las plantas vivas como fuente de alimento. Los vertebrados siguieron dependiendo de los insectos, los peces y el canibalismo para obtener su sustento, casi hasta finales del período Carbonífero, hace aproximadamente 280 millones de años. En ese tiempo, unos cuantos reptiles y anfibios mostraban adaptaciones sugerentes de una dieta a base de plantas, por ejemplo, dientes que embonan como clavijas, y cuerpos en forma de barril. No obstante, la adaptación más crítica fue probablemente el establecimiento de relaciones simbióticas con microorganismos que pudieran digerir y desintoxicar los materiales de las plantas vasculares (Shear y Kukulová-Peck 1991).

Es evidente que existen muchos huecos y rompecabezas en el registro fósil de la vida terrestre primitiva. Con frecuencia los paleontólogos deben utilizar análogos modernos para deducir los hábitos y estrategias de los primeros organismos, que se extinguieron desde hace mucho tiempo. Aunque con frecuencia este método es ineludible, la mejor evidencia de las primeras comunidades de plantas y animales, proviene de especímenes fósiles bien conservados. Existe una urgente necesidad de contar con más fósiles del Paleozoico Temprano y Medio. Todas las hipótesis acerca de la ecología y de la historia evolutiva de la vida terrestre, deben comprobarse a través de la evidencia dejada en las rocas.

Bibliografía

- Ahlberg, P. E. 1991. Tetrapod or near-tetrapod fossils from the Upper Devonian of Scotland. *Nature* 354:298-301.
- Almond, J. E. 1985. The Silurian-Devonian fossil record of the Myriapoda. In *Evolution and Environment in the Late Silurian and Early Devonian*, ed. W. G. Chaloner and J. D. Lawson, pp. 227-237. *Philosophical transactions of the Royal Society of London* B309.
- Awramik, S. M. 1984. Ancient stromatolites and microbial mats. In *Microbial Mats: Stromatolites*, ed. Y. Cohen, R. W. Castenholz, H. O. Halvorson, pp. 1-22. New Yprk: A. R. Liss.
- Behrensmeyer, A. K., J. D. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, H. D. Sues and S. L. Wing. 1992. *Terrestrial Ecosystems Trough Time*. Chicago: University of Chicago Press.
- Burgess, N. D. 1991. Silurian cryptospores and miospores from the type Llandovery area, south-west Wales. *Palaeontology* 34:575-579.

- Campbell, S. E. 1979. Soil stabilization by a prokaryotic desert crust: implications for Pre-Cambrian land biota. *Origins of Life* 9:335-348.
- Duvinin, V. B. 1991. Class Acaromorpha. In *Fundamentals of Paleontology*, volume 9, ed. D. B. Rodendorf, translated by D. R. Davis, pp. 681-722. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Edwards, D. and J. Feehan. 1980. Records of *Cooksonia*-type sporangia from Late Wenlock strata in Ireland. *Nature* 287:41-42.
- Edwards, D. K. L. Davies and L. Axe. 1992. A vascular conducting strand in the early land plant *Cooksonia*. *Nature* 357:683-685.
- Garratt, M. J. J. D. Tims, R. B. Rickards, T. C. Chambers, J. G. Douglas. 1984. The appearance of *Baragwanathia* (Lycophytina) in the Silurian. *Botanical Journal of the Linnean Society* 89:355-358.
- Gensel, P. G. and H. M. Andrews. 1987. The evolution of early land plants. *American Scientist* 75:478-489.
- Gray, J. 1984. Ordovician-Silurian land plants: The interdependence of ecology and evolution. *The Palaeontological Association, Special Paper in Palaeontology no. 32*:281-295.
- Gray, J. 1985. The microfossils record of early land plants: advances in understanding of early terrestrialization, 1970-1984. In *Evolution and environment in the Late Silurian and Early Devonian*, ed. W. G. Chaloner and J. D. Lawson, pp. 167-195. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*.309.
- Gray, J. 1988a. Evolution of the freshwater ecosystem: the fossil record. In *Paleolimnology: Aspects of Freshwater Paleoecology and Biogeography*, ed. J. Gray, pp. 1-214. Amsterdam: Elsevier.
- Gray, J. 1988b. Land plants spores and the Ordovician-Silurian Boundary. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology* 43:351-358.
- Gray, J. 1989. The adaptative radiation of early land plants. *28th International Geological Congress*.
- Gray, J. 1991. Tetrahedraletes, Nodospora, and the 'cross' tetrad: and accretion of myth. In *Pollen and Spores, Systematics Associations Special Volume No. 44*, ed. S. Blackmore and S. H. Barnes, pp. 49-87. Oxford: Clarendon Press.
- Gray, J. and A. J. Boucot. 1972. Palynological evidence bearing on the Ordovician-Silurian paraconformity of Ohio. *Geological Society of America Bulletin* 83:1299-1314.
- Gray, J. and A. J. Boucot. 1971. Early Silurian spore tetrads from New York: Earliest New World evidences for vascular plants? *Science* 173:918-921.
- Gray, J. and A. J. Boucot. 1977. Early vascular plants: proof and conjecture. *Lethaia* 10:145-174.
- Gray, J., D. Massa, and A. J. Boucot. 1982. Caradocian land plant microfossils from Libya. *Geology* 10:197-201.
- Gray, J., J. N. Theron and A. J. Boucot. 1986. Age of the Cedalberg Formation South Africa and early land plant evolution. *Geological Magazine* 123:445-454.
- Gray, J., G. K. Colbath, A. deFaria, A. J. Boucot and D. M. Rohr. 1985. Silurian age fossils from the Paleozoic Parana Basin, southern Brasil. *Geology* 13:521-525.
- Hirst, S. 1922. On some arachnid remains from the Old Red Sandstone (Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire). *Annals and Magazine of Natural History* 9:455-474.
- Jeran, A. 1990. Book-lungs in a Lower Carboniferous scorpion. *Nature* 343:360-361.
- Jeran, A. J., P. A. Selden and D. Edwards. 1990. Land animals in the Silurian: Arachnids and Myriapods from Shropshire, England, *Science* 250:658-661.
- Kethley, J. B., R. A. Norton, P. M. Bonamo, and W. A. Sheare. 1989. A terrestrial alicorhagid mite (Acari: acariformes) from Devonian of New York. *Micropaleontology* 35(4):367-373.
- Kevan, P. G., W. G. Chaloner and D. B. O. Savile. 1975. Interrelationships of early terrestrial arthropods and plants. *Palaeontology* 18:391-417.

- Kidston, R. and W. H. Lang, 1917. On Old Red Sandstone plants showing structure from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire, part 1: *Rhynia gwynne-vaughani* Kidston and Lang. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 51:761-784.
- Labandeira, C. and B. S. Beall. 1990. Arthropod terrestrialization. In *Short Courses in Paleontology, No. 3: Arthropod Paleobiology*, ed. D. Mikulic and S. J. Culver, pp. 214-232. Knoxville, Tennessee: The Paleontological Society.
- Labandeira, C. C., B. S. Beall and F. M. Hueber. 1989. Early insect diversification: evidence from Lower Devonian bristletail from Quebec, *Science* 242:913-916.
- Little, C. 1990. *The Terrestrial Invasion*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mishler, B. D. and S. P. Churchill. 1985. transition to a land flora: Phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes. *Cladistics* 1:305-338.
- Norton, R. A., P. M. Bonamo, J. D. Grierson and W. A. Shear. 1988. Oribatid mite fossils from a terrestrial Devonian deposits near Gilboa, New York. *Journal of Paleontology* 62(2):259-269.
- Retallak, G. and C. Feakes. 1987. Trace fossil evidence for Late Ordovician animals on land. *Science* 235:61-63.
- Rolfe, W. D. Ian. 1980. Early invertebrates terrestrial faunas, In *The Terrestrial Environment and the Origin on Land Vertebrates*, ed. A. L. Panchen, pp. 117-157. *Systematics Association Special Volume No. 15*. London: Academic Press.
- Rolfe, W. D. Ian. 1985. Early terrestrial arthropods: a fragmentary record. In *Evolution and Environment in the Late Silurian and Early Devonian*, ed. Chaloner and Lawson, pp. 207-218. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B309.
- Scott, A. C. and T. N. Taylor. 1983. Plant/animal interactions during the Upper Carboniferous. *Botanical Review* 49(3):259-307.
- Selden, P. A., W. A. Shear and P. M. Bonamo. 1991. A spider and other arachnid from the Devonian of New York, and reinterpretations of Devonian Araneae. *Paleontology* 34:241-281.
- Shear, W. A. 1990. Silurian-Devonian terrestrial arthropods. In *Short Courses in Paleontology, No. 3: Arthropod Paleobiology*; ed. D. Mikulic and S. J. Culver, pp. 197-213. Knoxville, Tennessee: The Paleontological Society.
- Shear, W. A. 1991. The early development of terrestrial ecosystems. *Nature* 351:283-289.
- Shear, W. A. and P. M. Bonamo. 1988. Devonobiomorpha, a new order of centipeds (Chilopoda) from the Middle Devonian of Gilboa, New York State, U. S. A., and the phylogeny of centipeds orders. *American Museum Novitates* 2927:1-30.
- Shear, W. A. and J. Kukulova-Peck. 1990. The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: The fossil evidence. *Canadian Journal of Zoology* 68:1807-1834.
- Shear, W. A., Schawaller and P. M. Bonamo. 1989. Record of Paleozoic pseudoscorpions. *Nature* 341:527-529.
- Shear, W. A., P. M. Bonamo, J. D. Rolfe, E. L. Smith and R. A. 1984. Early land animals in the North America evidence from Devonian age arthropods from Gilboa, New York. *Science* 224:492-
- Shear, W. A., P. A. Selden, W. D. Ian Rolfe P. M. Bonamo and J. D. Grierson. 1987. New terrestrial arachnids from the Devonian of Gilboa, New York (Arachnida, Trigonotarbitida) *American Museum Novitates* 2901:1-74.
- Shear, W. A., J. M. Palmer, J. A. Coddington and P. M. Bonamo. 1989. A Devonian spinneret: Early evidence of spiders and silke use. *Science* 246:479-481.
- Sherwood-Pike, M. A. and J. Gray. 1985. Silurian fungal remains; oldest records of the Class Ascomycetes? *Lethaia* 18:1-20.

Texto original en inglés, tomado de: Gray, J. & Shear, W., 1992. *American Scientist*, vol 80, pp. 444-456

El origen de las plantas terrestres

Richard Cowen

No se tiene idea de cuándo fue que las plantas colonizaron por primera vez la tierra firme. Seguramente debieron surgir en forma gradual del agua hacia el aire y la tierra, y las primeras plantas terrestres debieron haber sido en gran medida acuáticas, viviendo en pantanos y marismas.

Los problemas que implica el vivir en el aire son los mismos que deben enfrentar tanto plantas como animales. El aire no provee de soporte o de

nutrientes, generalmente es muy seco y ofrece poca o ninguna protección contra la radiación solar o las fluctuaciones de temperatura. Las plantas terrestres crecen en contra de la gravedad, y para mantenerse erectas han desarrollado ciertas innovaciones estructurales o hidrostáticas (cutículas duras o madera). Ellas no pueden soportar la evaporación de las superficies húmedas y han desarrollado también algún tipo de protección contra esto. Las raíces obtienen agua y nutrientes del suelo, y actúan como sostén y ancla. Los sistemas de transporte interno distribuyen agua, nutrientes, y

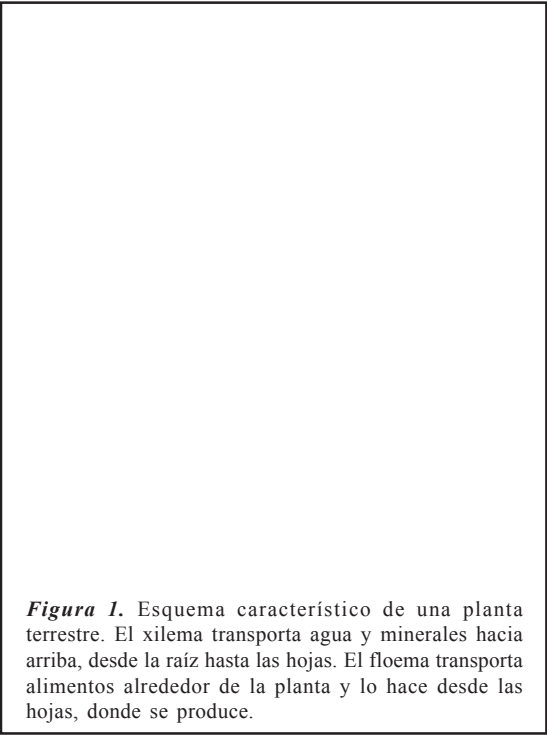


Figura 1. Esquema característico de una planta terrestre. El xilema transporta agua y minerales hacia arriba, desde la raíz hasta las hojas. El floema transporta alimentos alrededor de la planta y lo hace desde las hojas, donde se produce.

productos de la fotosíntesis en toda la planta. Todas estas adaptaciones en la planta adulta (Figura 1) resultan inútiles a menos que el ciclo reproductivo también esté adaptado a la vida en el aire. La fertilización cruzada y la dispersión requieren adaptaciones especiales al medio aéreo. Todas ellas debieron desarrollarse gradualmente en una secuencia lógica. Pero como en estas primeras fases de evolución deben haber existido plantas acuáticas de cuerpo blando, la dificultad para encontrar el registro fósil de esa transición es tan severa como el encontrar al ancestro de los vertebrados.

Casi todos los principales caracteres de las plantas superiores son soluciones al problema de la vida en contacto con el aire. Pero el cómo y cuándo las plantas vasculares evolucionaron es muy controversial. El siguiente escenario es una modificación de las sugerencias de John Raven de la Universidad de Dundee, Escocia.

Las plantas que vivían en el agua, probablemente algas verdes, ya eran multicelulares. Las algas verdes crecen rápidamente en aguas someras, bañadas por luz y nutrientes. Podríamos pensar que las células en las algas grandes son comparativamente independientes unas de otras; cada una tiene acceso a la luz, agua, nutrientes, y un depósito para los productos de deshecho. Sin embargo, los puntos de mayor crecimiento en las frondas de las algas necesitan mayor energía de la que la fotosíntesis de sus células puede ofrecer, de tal manera que algunas algas han desarrollado sistemas de transporte entre células adyacentes para que el alimento pueda ser llevado rápidamente a toda la planta. Las algas verdes hacen esto porque representa alguna ventaja para el crecimiento rápido.

El escenario de Raven comienza con algunas algas verdes que crecían en hábitats temporalmente sujetos a la desecación. Las algas quizás ya habían evolucionado para dispersar de manera más efectiva las esporas por medio del viento, en lugar de hacerlo en el agua. Las esporas, aun en las algas, son razonablemente impermeables al agua y pudieron adaptarse fácilmente para ser liberadas al aire a partir de **esporangios** (contenedores de esporas) que crecían lo suficientemente retirados del agua, en la parte más alta de los ejes de plantas por lo demás acuáticas. La extensión de los tejidos de las plantas hacia el aire debió de haber incrementado la fotosíntesis: los niveles de luz son mayores en el aire que en el agua, especialmente al final del día, y están libres de interferencia por agua lodosa. Además, es más fácil tomar el CO₂ del aire que del agua.

Al mismo tiempo, el crecimiento de parte de la planta hacia el aire significó que algunos tejidos ya no estarían bañados por el agua que les proveía de nutrientes y de un depósito para productos de desecho. Los sistemas de

transporte para fluidos internos entre células debieron especializarse y extenderse. La parte superior de la planta, expuesta a una mayor cantidad de luz, se convirtió en la zona en donde se concentró la fotosíntesis. La fotosíntesis fija el CO_2 de manera tal que debe existir un aporte continuo de CO_2 del aire. Mientras que las células de las plantas están saturadas de agua, el aire generalmente no lo está, así que las superficies que toman el CO_2 automáticamente pierden agua. La luz solar calienta a la planta promoviendo la evaporación. El agua perdida tiene que ser restablecida transportándola desde las raíces por el tallo y hasta las células fotosintéticas.

El agua es transportada mucho más eficientemente como líquido que como vapor. Las primeras plantas no vasculares evolucionaron un **haz conductor** simple de células que movían el agua hacia arriba (Figura 2). El haz conductor, que aún se observa en los musgos, es suficientemente poderoso como para mantener a pequeñas plantas aun contra la pérdida de agua, suponiendo que el agua del suelo es abundante. Sin embargo, los musgos se secan rápidamente cuando el agua del suelo no es abundante. Las primeras plantas comenzaron por desarrollar una **cutícula** sobre gran parte de su superficie expuesta. La cutícula soporta condiciones alternantes de humedad y sequía. Ésta es repelente al agua y en tiempos de humedad previene la formación de una película de agua sobre la planta que pudiera interferir en el suministro de CO_2 . En tiempos de secas, como es impermeable, sella la superficie de la planta limitando la pérdida de agua por evaporación. La cutícula también pudo haber añadido algo de rigidez en las primeras plantas, y su cera ayudó a proteger a la planta de la radiación UV y de ser mordida por artrópodos. Pero la cutícula también limitó y después eliminó, del ápice hacia la base, la posibilidad de absorber nutrientes contenidos en el agua a través de la superficie total de la planta. La toma de nutrientes se fue confinando cada vez más a las porciones inferiores de la planta, y eventualmente tuvo lugar en superficies especializadas en la base de la planta (raíces). Conforme las raíces crecieron más grandes y fuertes, ayuda-

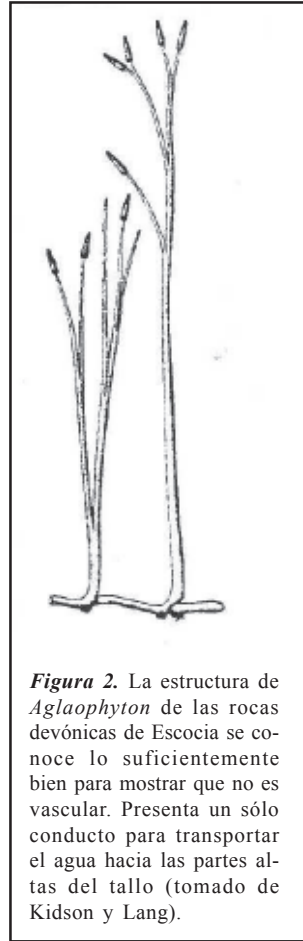


Figura 2. La estructura de *Aglaophyton* de las rocas devónicas de Escocia se conoce lo suficientemente bien para mostrar que no es vascular. Presenta un sólo conducto para transportar el agua hacia las partes altas del tallo (tomado de Kidson y Lang).

ron también en el anclaje y posterior soporte de la planta.

La cutícula limitó la toma de CO_2 sobre todas las superficies de la planta. Conforme la cutícula evolucionó, las plantas desarrollaron poros llamados **estomas** donde se lleva a cabo la toma de CO_2 . Los estomas pueden cerrarse por medio de **células guardianas** que controlan la pérdida de agua en lapsos de evaporación intensa. Conforme la toma de se hizo más localizada, las células evolucionaron un sistema de transporte de gas intercelular que comunica al estoma con los espacios entre las células, mejorando el flujo de CO_2 a las células fotosintéticas. El mismo sistema se utilizó para solucionar otro problema importante. Conforme las raíces crecieron, se desarrolló más y más tejido en regiones oscuras en donde la fotosíntesis no se puede llevar a cabo; aquellos tejidos necesitaban de comida y oxígeno (O_2). Los suelos tienen poco o ningún oxígeno, especialmente cuando están saturados de agua. El sistema **intercelular para transporte de gas** toma el O_2 del aire y lo lleva a las raíces a través de la planta, algunas veces a lo largo de espacios impresionantemente grandes.

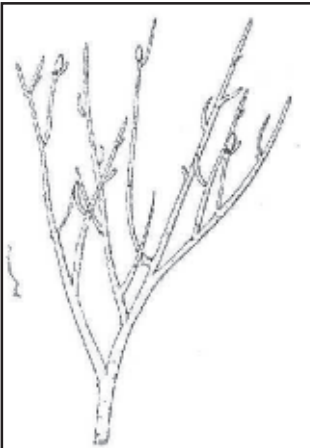


Figura 3. *Rhynia*. Esta planta vascular proveniente del pederal Rhynie en Escocia, ya había desarrollado xilema. Este género da nombre a un importante grupo de plantas terrestres primitivas, las riniofitas. (Tomado de Edwards).

Después, las plantas vasculares desarrollaron el **xilema**, canales especializados de baja resistencia para un mejor flujo ascendente del agua. El xilema es un sistema de células muertas alargadas, unidas por sus superficies terminales para formar tuberías largas con orientación axial. Por medio de la evaporación en la parte superior de la planta, ésta succiona el agua de sus partes inferiores hacia las superiores a través de estas células muertas. Aun un xilema angosto puede transportar agua mucho más rápido que como lo hacen otros tejidos de las plantas. Una vez que la evolución del xilema comenzó, prosiguió aparentemente de manera rápida, dando mucho más tolerancia a la planta en las condiciones de sequía propias del ambiente aéreo. Las primeras plantas terrestres como *Rhynia* tuvieron el 1% de su tallo en sección transversal constituido de xilema (Figura 3), pero éste alcanzó rápidamente un 10 % como en *Psilophyton*. El xilema también transporta sustancias

disueltas conforme el agua fluye hacia arriba, y es la principal fuente y transporte de nutrientes de la planta, particularmente fósforo.

Las células del xilema están muertas, de manera que el transporte en el xilema es pasivo, guiado completamente por la succión debida a la evaporación

en la parte superior de la planta. La presión negativa de la succión puede ser muy grande, en forma tal que las largas y delgadas paredes de las células del xilema tienden a colapsarse hacia el interior. La pared de las células del xilema se reforzó con una molécula estructural, la **lignina**. Una vez que la lignina evolucionó, se usó para conferir mayor fuerza a las raíces y tallos conforme las plantas crecieron más grandes y pesadas.

Conforme las plantas se volvieron cada vez más polarizadas, con la toma de nutrientes y agua por las raíces y realizando fotosíntesis en las partes superiores, el xilema y el sistema de transporte para gas mejoraron, pero ninguno de ellos era capaz de transportar líquido del ápice hacia la base. El **floema**, en contraste con el xilema, evolucionó dentro de tejidos vivos a partir del sistema de transporte de célula a célula, típico de las algas verdes. Las células del floema pusieron en funcionamiento un transporte activo de sustancias disueltas en un proceso que aun no está bien entendido. El floema transporta los productos formados en las células fotosintéticas a puntos de crecimiento como los órganos reproductores y los ejes vegetativos, o a tejidos como los de las raíces, que no pueden elaborar su propio alimento.

A través de este proceso, la ventaja que impulsó a las plantas a crecer hacia el aire a pesar de las dificultades que esto implicaba, fue el tremendo incremento en la disponibilidad de luz. Las plantas marinas están restringidas a la angosta zona a lo largo de la costa donde la luz penetra las aguas cargadas de sedimento y agitadas por las olas. El crecimiento por encima del agua aumenta la disponibilidad de luz. Aun más, la competencia por la disponibilidad de luz tendió a motivar más el crecimiento de los tejidos de las plantas sobre la superficie del agua, y las adaptaciones más efectivas a la vida en el aire. Una vez que las plantas evolucionaron para crecer fuera de la capa de agua que se encuentra en contacto con el agua, las esporas pudieron ser liberadas por la brisa. Una mayor altura de la planta y la evolución de los esporangios en los ápices de las ramas, fueron adaptaciones para una dispersión más efectiva.

Primeras floras terrestres

Todas las plantas pre-devónicas provienen de sedimentos marinos. Pero, las plantas pueden ser transportadas corriente abajo durante inundaciones y ser depositadas lejos de sus hábitats. Masas de vegetación flotante pueden ser encontradas en la actualidad en la desembocadura del río Amazonas, a veces con suelo, sedimento y raíces. Esto implicaría que las plantas del registro fósil del Silúrico no necesariamente vivieron en el mar. Raven sugiere que por el sistema osmótico de las plantas de zonas emergidas, éstas tuvieron que evolucionar en agua dulce.

Jane Gray de la Universidad de Oregon ha mostrado que algunas de las esporas de las rocas del Ordovícico Tardío son **triletes**: esto es, tienen un surco compuesto de tres brazos, producido por las plantas para dispersarse durante el tiempo de sequía. No se sabe si las esporas del Ordovícico fueron producidas por algas acuáticas (como lo sugiere Raven para el estadio más temprano en la evolución de las plantas terrestres), por plantas terrestres no vasculares como las hepáticas, o por plantas vasculares que no han sido conservadas en el registro fósil. Plantas bien conservadas del Silúrico Temprano servirían para aclarar esta controversia. Por el momento, algunas plantas mal conservadas del Silúrico Temprano son interpretadas como habitantes de las zonas emergidas, pero no como plantas vasculares.

Plantas del Silúrico Tardío y Devónico Temprano

Las plantas terrestres más antiguas y bien conocidas del Silúrico Tardío provienen de rocas de Gales y Australia, y pueden o no corresponder a plantas vasculares. Tienen un haz central angosto que pudiera ser xilema, pero con mayor probabilidad se trata de haces de conducción simples. Sin embargo, algún tipo de flora estaba ya establecida sobre las zonas emergidas del Silúrico Tardío, aunque no fue conservada en su hábitat natural. Una especie de *Cooksonia* del Silúrico Tardío tiene tan sólo algunos centímetros de alto, una

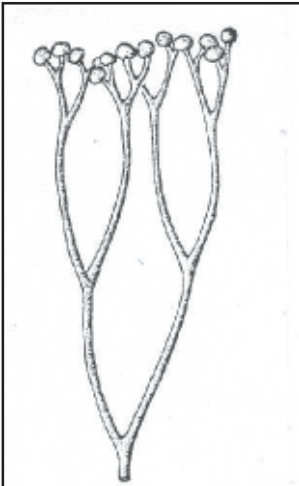


Figura 4. *Cooksonia*, una planta terrestre del Silúrico Tardío que podría o no haber sido vascular (Tomado de Edwards).

estructura delgada y muy simple, compuesta de ejes dicotomizados con esporangios en sus ápices, pero carecía de hojas (Figura 4). Otra especie de *Cooksonia*, pero del Devónico Temprano tiene estomas, por lo que probablemente tenía espacios intercelulares para el movimiento de gas y estaba bien adaptada para vivir expuesta al aire.

Las plantas del Devónico Temprano tenían hasta un metro de altura, aunque eran delgadas (1 cm de diámetro). Para sostenerse erguidas debieron crecer ya sea en algún cuerpo de agua o en grupos densos. Para ese entonces ya debió de haber existido suelo, y el reciclaje de la materia orgánica y nutrientes que se concentraban en los hábitats que ocupaban las plantas, debió beneficiar la evolución de las floras.

Algunas plantas vivieron en ambientes semejantes a ciénagas o turbas. En una localidad en Escocia la turba fue ocasionalmente inundada por

agua rica en sílice, probablemente originada de un manantial hidrotermal (que también depositó pequeñas cantidades de oro en la roca). El sílice se precipitó para formar una serie de capas conocidas como las Capa del Pedernal de Rhynie, y conservó con gran detalle al material que se encontraba en la turba, tal es el caso de plantas y artrópodos. Como resultado, ahora se entiende con bastante detalle la anatomía de las plantas provenientes del Pedernal de Rhynie (Figuras 2 y 3).

Aglaophyton, por ejemplo, fue una planta no vascular con un haz conductor central. Creció hasta una altura menor de 20 cm, pero tenía la mayoría de las adaptaciones que Raven cree necesarias para vivir como una planta terrestre: una cutícula, estomas, y espacios intercelulares para gases. *Aglaophyton* y muchas otras plantas del Devónico tenían tallos rastreros que permitían la reproducción asexual clonal de forma similar a como lo hacen actualmente las fresas (Figura 2). Pero también tenían un ciclo sexual, y producían esporas en órganos especializados.

Rhynia, también del Pedernal de Rhynie, es probablemente una planta vascular genuina, con xilema verdadero (Figura 3). El xilema le permitía crecer más alto que *Aglaophyton*. *Rhynia* le ha dado su nombre a las riniofitas, el nombre usado para agrupar a las plantas del Silúrico Tardío y Devónico Temprano. Será necesaria mucha más investigación para entender las líneas evolutivas dentro de las riniofitas. Entre tanto, otro grupo mayor de plantas, las **licofitas**, también aparece por primera vez en rocas del Devónico Temprano. Son los ancestros de los licopodios actuales, pero en los pantanos del Carbonífero formaron árboles y bosques.

Plantas del Devónico Tardío

Nuevos tipos estructurales de plantas se encuentran en las **trimerofitas** que dominaron durante el Devónico Medio, luego en las **progim-nospermas** en el Devónico Tardío, y poco después en las **pteridospermas** que dominaron en el Carbonífero Temprano. Estos grupos probablemente representan, más que unidades evolutivas verdaderas, grados estructurales, sin embargo, en ellas hay una lección clara del reemplazo sucesivo rápido y compa-

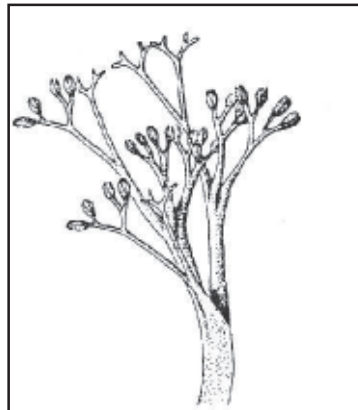


Figura 5. Psilophyton. Una trimerofita devónica, representa un nuevo grado estructural dentro de las plantas terrestres, el cual es más avanzado que en la riniofitas respecto a la fortaleza de su construcción. (Tomado de Hopping)

rativamente completo de las floras. Todos estos grupos de plantas vivieron en las zonas bajas, en las planicies de inundación, que tienen buen registro fósil. Este pareciera mostrar olas de reemplazamiento ecológico y evolutivo, debido a la innovación estructural que permitía el “éxito” de un grupo, al superar al anterior.

Por ejemplo, la trimerofita *Psilophyton* tenía mucho más de su tallo dedicado al xilema que *Rhynia* y la planta en conjunto estaba construida más fuertemente (Figura 5). Por lo tanto, las trimerofitas podían crecer más en altura y fotosintetizaban más eficientemente. Otras mejorías en cuanto a la reproducción y captación de la luz (al evolucionar hojas y sistemas de ramificación más complejos), se dieron al parejo con el desarrollo del xilema. Tomando en consideración todo, se podría construir un buen caso de mejoría estructural, que resultaría en competitividad superior en todos los niveles, desde las plantas individuales hasta grados estructurales de las floras del mundo.

Las progimnospermas desarrollaron más xilema que las trimerofitas, resultando un arreglo estructural mucho más fuerte. La gran innovación de las progimnospermas fue la evolución del xilema secundario, **madera**, que le dio mucho más fuerza y permitió mucho más crecimiento en altura para las plantas, produciendo los primeros **árboles**. Las progimnospermas también desarrollaron las primeras **raíces**, patrones de ramificación más complejos, y **hojas** más grandes y planas. Sus sistemas reproductores fueron mejorados, produciendo dos tipos de esporas: megasporas femeninas y microsporas masculinas. Las progimnospermas dominaron las floras de las planicies costeras del Devónico Tardío.

Las progimnospermas probablemente desarrollaron semillas, aunque lo gradual de la evolución de la fertilización en plantas ha hecho difícil conocer el

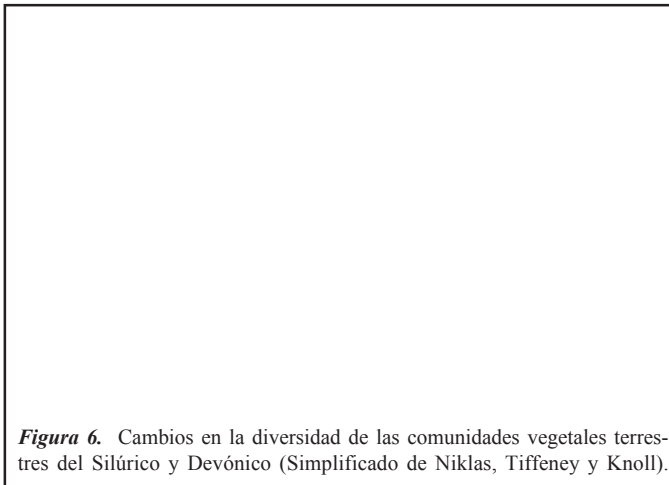


Figura 6. Cambios en la diversidad de las comunidades vegetales terrestres del Silúrico y Devónico (Simplificado de Niklas, Tiffeney y Knoll).

momento de la aparición de la primera planta con semilla. Una estructura muy semejante a una semilla del Devónico Tardío, que conocemos como *Archaeosperma*, pareciera pertenecer a una planta parecida a la progimnosperma *Archaeopteris* (Fi-

gura 7). Todas las plantas anteriores tuvieron la necesidad de una película de agua a través de la cual el espermatozoide nadara para fertilizar al óvulo, pero las plantas con semilla pueden reproducirse sin necesidad de agua. El invento de la semilla parece ser el responsable del éxito de las plantas con semilla durante el Carbonífero Temprano. Ellas fueron capaces de invadir hábitats más secos, y hubo un gran incremento en la diversidad en las plantas terrestres durante el Carbonífero. Esta diversidad fue incrementada por la evolución de los helechos verdaderos.

Entonces, el proceso dominante en la evolución de las plantas del Devónico parece haber sido la selección basada en la eficiencia simple, en el tamaño y estabilidad, en la fotosíntesis y el transporte interno, y en los sistemas reproductivos. Los grupos de plantas se reemplazaron unos al aparecer las innovaciones. Posiblemente la parte más interesante de esta historia temprana de las plantas es la tasa a la cual aparecieron las innovaciones. No parece haber una razón obvia por la cual el proceso fuera más rápido o más lento. Las innovaciones que se han discutido debieron haber dado un éxito inmediato en cualquier momento en que aparecieran. Como se llevó prácticamente todo el Devónico (50 m.a. aproximadamente) para que las rinofitas cambiaran hacia las pteridospermas, se puede concluir que aun las innovaciones “obvias” toman tiempo para evolucionar y acumularse



Figura 7. Las progimnospermas y lycopodios fueron las primeras plantas terrestres en formar grandes árboles, y *Archaeopteris* pudo muy bien haber sido la planta que produjera la primera semilla, *Archaeosperma* (Tomado de Beck).

Ecología de las Plantas del Devónico

Las plantas devónicas mejor conocidas crecieron en ambientes pantanosos cerca del ecuador, donde su probabilidad de conservación era alta. Por lo que el registro fósil puede no estar muy sesgado. Es razonable pensar que las primeras plantas terrestres se desarrollaran en zonas bajas, inundadas, tropicales, con poca fluctuación estacional en cuanto a luz, temperatura, y/o humedad. Dentro de estos ambientes, los paleobotánicos han encontrado diferencias entre las comunidades de plantas que crecieron en las regiones más saladas de los deltas

respecto a aquellas de agua dulce de las planicies de inundación y márgenes de los lagos.

Para el Devónico Medio ya existían muchas plantas semejantes a helechos con hojas bien desarrolladas. Los troncos de árboles del Devónico Medio de Nueva York sugieren la presencia de plantas con más de 10 m de altura, con tejidos leñosos cubiertos por una corteza. Una vez que las plantas alcanzaron alturas como ésta, la producción de sombra de una planta sobre otra pudo haber llevado a relaciones complejas dentro de la comunidad.

Conforme las plantas invadieron lugares alejados del agua, debieron evolucionar mejores adaptaciones para resistir la sequía, con un gran avance al final del Devónico, cuando la primera semilla verdadera evolucionó.

El creciente éxito de las plantas terrestres debió de haber llevado al aumento de plantas enraizadas en los pantanos, ríos, lagos y a niveles bajos de O₂ en cualquier cuerpo de agua más o menos tranquilo del trópico (el O₂ es utilizado en el proceso de descomposición). Esto probablemente favoreció la respiración de aire entre los artrópodos y peces contemporáneos, y condujo a la conservación del material en depósitos de agua pantanosa prácticamente anóxicos. Los depósitos de carbón son conocidos en sedimentos del Devónico, aunque los depósitos masivos de este material se encuentran por primera vez en el Carbonífero, periodo geológico que recibe su nombre por la abundancia de este material.

Texto original en inglés, tomado de: Cowen, R. 1990. *History of Life*. Blackwell Scientific Publications, Nueva York, pp. 138-143.

Aspectos de la vida en el Mesozoico

Richard Cowen

¿Por qué las flores son hermosas?

Las plantas fueron la base alimenticia de los animales cuando los dinosaurios dominaron la Tierra. Estas son descendientes de la primigenia vegetación de los pantanos, pero conforme las plantas invadieron lugares más secos, también evolucionaron formas de retener el agua y proteger de la desecación a sus órganos reproductores.

El avance más significativo fue el perfeccionamiento de la semilla, que puede explicarse como una envoltura de embriones en un contenedor razonablemente impermeable y lleno de alimento. El embrión puede sobrevivir dentro de la semilla, en una especie de animación suspendida, hasta que la planta progenitora esté lista para dispersarla. También, la germinación puede retrasarse hasta que la semilla haya sido satisfactoriamente transportada a un lugar con condiciones favorables para el desarrollo de la planta. Al desarrollarse, la plántula rompe la cubierta de la semilla y usa los nutrientes de la misma hasta que sus raíces y hojas han crecido lo suficiente como para soportar y mantener el crecimiento de la planta.

Las semillas evolucionaron en el Devónico Tardío y los **helechos con semilla** fueron un componente exitoso de la flora del Paleozoico Tardío, incluyendo los bosques de carbón, y florecieron hasta el Triásico. Sin embargo, las **gimnospermas** mesozoicas perfeccionaron el sistema de la semilla, y llegaron a ser hasta el 60 % de las especies del Triásico y el 80 % de las del Jurásico. Las gimnospermas incluyen a las coníferas, cícadas y ginkgoales; y los bosques mesozoicos fueron poblados por helechos con semilla y plantas con semilla de hasta 60 m de altura. Capas fósiles famosas, como el Bosque Petrificado de Arizona, contienen grandes árboles robustos, junto con plantas pequeñas y delicadas que comparativamente no fueron conservadas en tan buen estado. Las coníferas fueron las plantas dominantes durante el Jurásico y el Cretácico Temprano, y siguen siendo por mucho el grupo más exitoso dentro de las

gimnospermas. Finalmente, en el Cretácico Temprano, las plantas con flor o **angiospermas** evolucionaron y rápidamente dominaron las floras terrestres.

La reproducción de las plantas con semilla tiene dos fases, **fertilización** y **dispersión de la semilla**. La planta tiene que ser polinizada, y después de que se formó la semilla, ésta tiene que ser transportada a un lugar favorable para su germinación. Un aspecto de gran importancia para la evolución posterior de la plantas es la historia de la manipulación de las semillas por los animales para que ellos se encarguen de la dispersión.

Plantas Mesozoicas y Polinización

Las coníferas y muchas otras plantas son polinizadas por el viento. Ellas producen un enorme número de granos de polen que después son liberados para ser llevados por el viento con la esperanza de que el grano de polen llegue al receptor femenino de la planta de la misma especie. El emisor de polen y el receptor están a menudo localizados en **conos**, ubicados relativamente cerca uno de otro.

La polinización por medio del viento funciona de manera semejante al proceso de reproducción que se presenta en muchos invertebrados, al esparcir su esperma y sus huevos en el océano, sin embargo, este método parece ser muy costoso. El receptor de polen en coníferas tiene aproximadamente un área de 1 mm², de tal forma de que para asegurar la fecundación, el cono femenino tiene que ser saturado con granos de polen con una densidad cercana a 1 millón de granos por m². Las plantas hacen algunas cosas para disminuir el costo de la polinización anemófila. Los conos masculinos liberan polen sólo cuando existen las condiciones adecuadas de viento, y los conos femeninos están diseñados aerodinámicamente para ser colectores efectivos de polen. Pero para propósitos prácticos, la polinización por viento puede ser efectiva sólo si muchos individuos de la misma especie viven muy cerca unos de otros, por ejemplo, coníferas en un bosque templado o pastos en praderas o sabanas. Un escenario ecológico como el de una selva moderna, con muchas especies viviendo con sus individuos diseminados, no es el lugar adecuado para la polinización por viento.

Podemos imaginar una gran flora jurásica dependiente de la polinización por viento y plantas con una gran cantidad de polen para ser liberado. En aquel tiempo, como en la actualidad, los insectos probablemente se nutrían con el alimento ofrecido por el abundante polen, así como de los suaves (cuando están inmaduros) órganos femeninos en espera de ser fertilizados. Se sabe que durante el Jurásico existieron grandes escarabajos que probablemente visitaron plantas para obtener alimento. Conforme se movían de una planta a otra, pudieron visitar a la misma especie, con frecuencia recolectando y transfiriendo polen por accidente. Los insectos pudieron haber ayudado aun al visitar a una

sola planta o a un solo sexo. En algunas cícadas actuales el polen es llevado a la superficie del cono femenino a través del viento, pero son los insectos que se reúnen alrededor del cono quienes llevan el polen a la estructura receptora.

Durante un periodo de tiempo la planta pudo haber evolucionado en cierta forma hacia la cooperación con insectos. Posiblemente las estructuras delicadas fueron protegidas, el polen fue más fácil de coleccionar, y los colectores femeninos fueron situados más cerca de los emisores de polen. Tales cambios hubieran hecho que la transferencia de polen por insectos fuera más probable, y menos costosa para la planta. Los artefactos para atraer insectos (olores fuertes en un principio, y colores brillantes en las flores después) probablemente evolucionaron a la par de recompensas como el néctar. Aquellas plantas que atrajeron a los insectos para ser visitadas satisfactoriamente, se vieron beneficiadas, pues aumentaron la probabilidad de fertilizar y ser fertilizadas. Los insectos entregan el polen mucho más efectivamente que el viento.

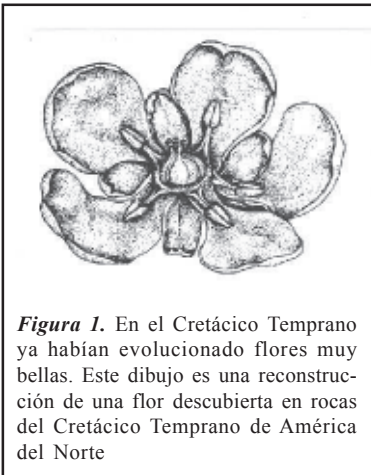


Figura 1. En el Cretácico Temprano ya habían evolucionado flores muy bellas. Este dibujo es una reconstrucción de una flor descubierta en rocas del Cretácico Temprano de América del Norte

Veamos a la polinización desde el punto de vista de la planta. Un polinizador ideal debería mantenerse principalmente de polen y néctar, en forma tal de que sus requerimientos alimentarios puedan ser satisfechos por la planta visitada. Deberá visitar tantas plantas de la misma especie como sea posible, y deberán ser pequeño, de movimientos rápidos, y ágil. Un polinizador nocturno deberá tener un buen sentido del olfato, mientras que uno diurno deberá tener además un buen sentido de la vista, o ambos. Las únicas criaturas que llenaban estos requerimientos en el Mesozoico Temprano fueron los insectos. Los pájaros y murciélagos no habían aparecido y los mamíferos pequeños probablemente eran muy lentos o perezosos y probablemente de hábitos nocturnos.

Los polinizadores tuvieron cada vez mayores incentivos por aprender y recordar ciertos olores y colores, y aquellos que con rapidez evolucionaron la habilidad de reconocer sin error a las fuentes de polen y entendieron los patrones para encontrarlos, se convirtieron en mejores colectores de comida y probablemente también superiores en cuanto a la reproducción. Hoy los insectos tienen gran habilidad para discriminar entre especies, o aun entre variantes de color dentro de una misma especie. Probablemente no es coincidencia que la abundancia y diversidad de insectos aumentara notablemente hacia la parte terminal del Mesozoico, junto con las plantas con flor. Algunas ideas sobre la

relación planta-insecto en el Mesozoico Tardío se han desarrollado últimamente al estudiar cícadas avanzadas y algunas flores primitivas relacionadas con magnolias.

Magnolias y Polillas, Cícadas y Escarabajos

Se sabe desde hace algún tiempo que las magnolias actuales son muy primitivas en algunos de sus caracteres. El descubrimiento reciente de flores del Cretácico Temprano muy bien conservadas muestra que la semejanza no es coincidencia, y que las angiospermas primitivas mejor conocidas son muy parecidas a las magnolias (figura 1). Ellas tenían grandes pétalos, y las flores tal vez produjeron muchas semillas pequeñas.

Las Winteraceae son una familia muy primitiva de angiospermas arbóreas de talla mediana, relacionada con las magnolias. Solamente viven algo así como ocho especies de Winteraceae en el bosque tropical húmedo de Nueva Caledonia, en el Pacífico Sur, (un fragmento de Gondwana que contiene muchas otras plantas y animales poco comunes). Las Winteraceae tienen un sistema de polinización intrigante que apenas fue descubierto en 1983.

Los árboles florecen todo el verano, pero nunca hay más de unas cuantas flores abiertas al mismo tiempo (usualmente una por árbol). Cada flor dura dos días. En el primer día muestra órganos femeninos y los órganos masculinos son extendidos en la segunda mañana, evitando de esta manera la autofecundación. En el segundo día la fase masculina produce polen en un aceite nutritivo y pegajoso. Una polilla primitiva es atraída a la flor y se alimenta del polen aceitoso, haciendo que mucho de este se adhiera a su cuerpo en donde se seca. Las polillas llegan a las flores en docenas y además son grandes voladoras. Presumiblemente se van a la flor de otro árbol una vez que han terminado con el polen de la anterior.

La fase femenina emite un fuerte olor, que el ser humano percibe como naranja quemada, pero no provee alimento alguno a la polilla. En su lugar, el aroma parece actuar como un estimulante para el apareamiento de los insectos. Tanto polillas masculinas como femeninas son atraídas en gran cantidad a las flores y en su afán de mostrarse con movimientos rápidos, depositan sobre el estigma el polen recolectado en otras flores.

Las polillas involucradas en esta polinización son de los tipos más primitivos que se conocen. En lugar de tener en la boca partes chupadoras para coleccionar el néctar, tienen mandíbulas moledoras que usan para masticar el polen y las esporas. Su registro fósil también se remonta al Cretácico Temprano, en forma tal que este tipo de relación para la polinización pudiera ser muy antigua, y posiblemente una guía para el éxito de las primeras angiospermas. Otras muchas angiospermas semejantes a las magnolias tienen flores grandes y

fragantes donde los insectos se congregan para alimentarse y cruzarse y además para polinizar.

Sin embargo, las angiospermas primitivas no fueron las únicas plantas que evolucionaron hacia la polinización por insectos. Las cícadas actuales son a menudo polinizadas por insectos, y éstas han evolucionado una serie de adaptaciones que sorprendentemente son como las de las magnolias. *Zamia*, una cícada de Florida, atrae a una especie particular de escarabajo hacia sus conos masculinos. Los conos son lugares perfectos para la puesta de huevos por el escarabajo, pues están rodeados por gruesas hojas ricas en almidón en las cuales la larva puede escarbar y alimentarse. Los escarabajos femeninos son atraídos al cono por su olor a menta (Otras especies de cícadas tienen reacciones bioquímicas especiales que calientan al cono, evaporando sustancias aromáticas volátiles de manera muy eficiente). Para ese momento los escarabajos masculinos ya han establecido territorios en los conos, peleando con sus fuertes extremidades anteriores contra otros escarabajos. Después de pelear, cruzarse y depositar huevos, los escarabajos están cubiertos con polen. No está claro aún por qué los escarabajos visitan después los conos femeninos, pero probablemente sea por error, ya que los conos masculinos y femeninos son muy parecidos. Los conos femeninos son pegajosos, pero esto puede deberse más a que por medio de esta sustancia ayudan a transferir el polen, y no a que por ella provean de néctar o esencia aromática a quienes los visitan. Las visitas al cono femenino son cortas en virtud de que no hay un aliciente que las haga más largas. De hecho, las semillas de muchas cícadas son tóxicas a los animales, incluido el hombre. Pero desde luego, visitas cortas al cono femenino son perfectas para la planta que tan sólo necesita ser fertilizada sin ser dañada por el insecto.

Los estudios del sistema de las magnolias han sugerido que el éxito de las angiospermas resultó de su selección como sitio de apareamiento de los insectos. El apareamiento es llevado a cabo en o alrededor de la flor, favorecido en un principio por el olor. El olor en las angiospermas primitivas es químicamente similar a compuestos que son usados por las coníferas para repeler a los insectos masticadores, en forma tal que el daño en la flor es minimizado.

Sin embargo, la polinización no puede ser toda la historia. Los nuevos descubrimientos acerca de la polinización en cícadas muestran que algunos otros aspectos de su biología fueron responsables del enorme éxito de las angiospermas comparadas con las cícadas, que siempre han sido un grupo de plantas relativamente pequeño. Muchos otros grupos de plantas del Mesozoico experimentaron diversas formas para persuadir a algunos organismos a transportar el polen, y en más de una ocasión evolucionaron estructuras semejantes a flores. Aun más, si la polinización fue la clave para el éxito de las angiospermas,

las flores pudieron evolucionar tan pronto como los insectos se volvieron abundantes a finales del Carbonífero. Hay señales de que la polinización por insectos comenzó en aquel tiempo como un evento raro. Pero las angiospermas aparecieron mucho más tarde y de manera repentina en el Cretácico Temprano (figura 2). Por lo tanto, el éxito de las angiospermas no está simplemente relacionado a la evolución de flores, sino también al desarrollo de

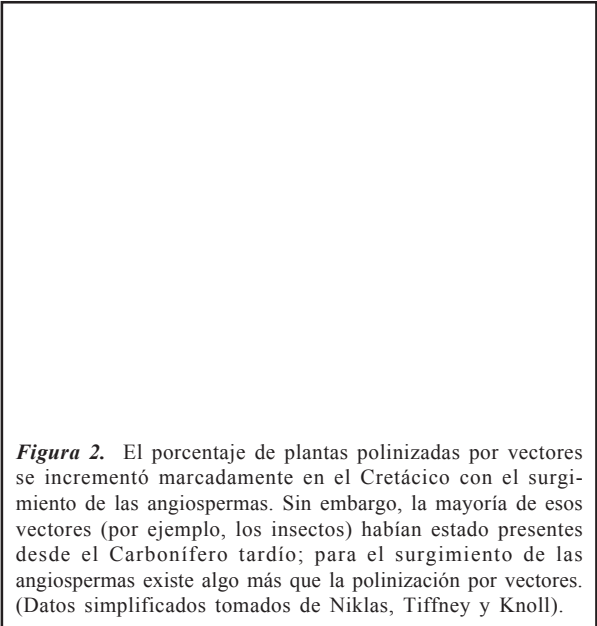


Figura 2. El porcentaje de plantas polinizadas por vectores se incrementó marcadamente en el Cretácico con el surgimiento de las angiospermas. Sin embargo, la mayoría de esos vectores (por ejemplo, los insectos) habían estado presentes desde el Carbonífero tardío; para el surgimiento de las angiospermas existe algo más que la polinización por vectores. (Datos simplificados tomados de Niklas, Tiffney y Knoll).

otras partes involucradas en su reproducción. Todas las plantas que en el Mesozoico tuvieron polinización por medio de insectos debieron de haber pagado un alto precio en cuanto a daño por los insectos al ser fertilizadas.

La polinización por animales puede brindar otra ventaja a las plantas, porque una gran cantidad de polen es depositado en el estigma, en comparación con la depositación de un solo grano de polen por el viento. La competencia entre los granos de polen por fertilizar al óvulo da a la planta femenina más oportunidades, comparada con las otras plantas. Los granos de polen son haploides, por lo que no pueden llevar genes recesivos escondidos (como nosotros). Una planta femenina puede en teoría seleccionar ciertos granos de polen poniendo barreras físicas y químicas entre el estigma y el óvulo: el primer grano de polen capaz de franquear las barreras sería seleccionado sobre los otros para la fertilización. Experimentalmente, las plantas a las que se les permite ejercitar este tipo de oportunidad, producen descendientes más fuertes que las plantas a las que no se les permite escoger. Se ha sugerido que este aspecto de la reproducción de las angiospermas ha sido uno de los factores más importantes en su éxito.

Texto original en inglés, tomado de: Cowen, R., 1990. *History of Life*. Blackwell Scientific Publications, Nueva York, pp. 291-295.

Concepto de especie en organismos fósiles y las escuelas de clasificación biológica

Francisco Sour T.
Marisol Montellano B.

▲ medida que el hombre ha profundizado en el estudio de la naturaleza, ampliado su conocimiento sobre la diversidad orgánica y comprendido los mecanismos de la evolución, el concepto de especie ha sido modificado en repetidas ocasiones dependiendo, en gran medida, de la forma en que percibe el medio que le rodea, las condiciones socioeconómicas y las doctrinas filosóficas de su momento. Actualmente el concepto de especie está siendo cuestionado y debatido por estudiosos de muy diversas ramas de la ciencia, principalmente en lo relacionado con las características reproductivas de las poblaciones, con la variación morfológica dependiente de la distribución geográfica y con la validez de la especie como unidad concreta o abstracta. En el campo de la Paleontología el concepto de especie representa uno de los problemas teóricos más importantes y se encuentra inmerso dentro de esta discusión general del problema de especie en Biología.

Desarrollo del concepto de especie

Hasta mediados del siglo XIX la concepción paulatina de los fósiles como representantes de especies extintas no estuvo acompañado por un cambio en la forma de percibir a las especies biológicas. Hasta esa etapa predominó el concepto aristotélico de observar a todos los seres vivos como formas imperfectas de las especies, originalmente creadas de acuerdo con formas ideales.

Siguiendo las ideas de John Ray (1627-1705) y Carlos Linneo (1707-1778) las especies se definían como «grupos de individuos semejantes y provistos de características que se mantienen en sus descendientes al reproducirse o propagarse». Estos dos personajes manifestaron que «una especie nunca se reproduce en las semillas de otra» y de las dos ideas expuestas anteriormente,

se infiere el hecho de que el concepto de especie para Ray (1686) implica similitud morfológica, descendencia común y constancia a través de la reproducción. Linneo, seguidor de las ideas de Ray, es bien conocido por defender la constancia y lo que el llamó objetividad de las especies; para Linneo (1758) la individualidad de las especies es un hecho innegable, dado que un ser supremo las ha creado a cada una de ellas con cierto fin. Durante este período y hasta mediados del siglo XIX, la conceptualización que se tuvo sobre las especies es conocida como esencialista y los criterios utilizados para agrupar a los individuos en especies fueron básicamente morfológicos.

Estas ideas predominantes en los siglos XVII y XVIII fueron reforzadas con los estudios de los naturalistas de los siglos XIX y XX, desarrollándose la idea de que las especies pueden reconocerse fenéticamente con base en la similitud total, la continuidad de la relación morfológica y de la distribución geográfica. Se postuló que la variación morfológica de una especie en una área geográfica puede ser considerable, pero que es más importante su continuidad. Estos criterios utilizados en poblaciones vivientes también fueron aplicados a las poblaciones fósiles, de tal manera que se puede decir que hasta mediados del siglo XIX y aún en la mente de personajes contemporáneos, no existía una diferencia real entre el concepto de especie que se manejaba en poblaciones de organismos fósiles y el concepto de especie en poblaciones actuales. De acuerdo con esta visión, en 1900, Wallace, Bateson, Lankaster y Weldon definieron al concepto de especie morfológica como el «grupo de individuos que reproducen su parecido dentro de los límites definidos de variación y que no están relacionados con su especie más cercana por variaciones intangibles».

Al publicarse *El Origen de las Especies*, Darwin (1859) dió por primera vez una explicación coherente de cómo la adquisición gradual de pequeñas diferencias a través del tiempo, puede explicar la gran diversidad orgánica que se observa en el presente. En ese momento el concepto de especie dejó de ser una idea abstracta, en la que ya no se hablaba de unidades concretas y objetivas, sino que se concibe como posibles subdivisiones arbitrarias de un continuo orgánico, distribuido ya no sólo en el espacio sino también en el tiempo. Con esto y la situación de las especies crípticas o gemelas, el trabajo de los naturalistas de campo desembocó en el concepto biológico de especie, que abarca tres aspectos radicalmente diferentes a los manejados por la escuela esencialista: 1) el ver a las especies no como tipos, sino como poblaciones; 2) considerar a la especie no en términos de grado de diferencia, sino en grado de distinción de acuerdo con el aislamiento reproductivo; y 3) no definir a la especie sólo por sus propiedades intrínsecas, sino también por su relación con otras especies coexistentes, relación que se expresa en términos ecológicos y conductuales.

Estos tres aspectos fueron postulados para poblaciones restringidas en su distribución temporal (Mayr, 1982) y fue a mediados del siglo XX, entre las décadas 1940 y 1950, que se hizo un análisis y un cuestionamiento explícito sobre las características de la llamada especie biológica. Al visualizarse las limitaciones de este concepto, por ejemplo, el cómo aplicarlo a especies asexuales o raras en variaciones geográficas, se estableció una discusión aún vigente, la cual se conoce como el problema del concepto de especie biológica. Dentro de esta discusión se encuentra incluida la polémica de cómo tratar a las especies paleontológicas.

Concepto de especie en Paleontología

Los paleontólogos, al enfrentarse al problema de aplicar el concepto de especie en organismos fósiles, han desarrollado dos formas diferentes para resolverlo. La primera, que han seguido gran número de paleontólogos con formación principalmente geológica, se basa en la idea central de utilizar a los fósiles como simples herramientas estratigráficas, postulando que los fósiles carecen de una realidad objetiva y que, por lo tanto, debe recibir su nombre específico, teniendo en mente únicamente el hecho de que son de utilidad para identificar niveles o unidades cronoestratigráficas y bioestratigráficas.

La segunda se refiere a los paleontólogos con formación biológica, quienes han mantenido la idea de que las especies fósiles deben considerarse como especies biológicas y por lo tanto utilizar en su definición los mismos criterios que se aplican a las poblaciones vivientes. Esta última forma tiene la desventaja de que los datos para clasificar a los fósiles son característicamente diferentes a los utilizados por los neontólogos, por lo que se presentan varios problemas particulares como son: 1) el que los datos anatómicos accesibles son siempre incompletos y normalmente sólo se conservan las partes duras o resistentes, como exoesqueletos, dientes y endoesqueletos; 2) que sea necesario inferir las características de las partes blandas; 3) que frecuentemente poco o nada se logre determinar sobre la fisiología o comportamiento de las especies fósiles; 4) los aspectos ecológicos de las poblaciones fósiles son también poco accesibles y siempre menos completos que los que se obtienen para organismos actuales; 5) que se preservan o se fosilizan por lo general los grupos o formas más abundantes; 6) el que el registro fósil es mucho mayor para comunidades de ambientes marinos que de ambientes continentales. Un problema adicional es el hecho de que una población fósil puede estar representada por individuos no del todo contemporáneos, ya que no es posible certificar que todos los individuos muestreados, aun en un solo estrato, hayan existido en el mismo tiempo.

Muchos de los problemas anteriores han sido resueltos en gran parte

con los avances de áreas como la paleoecología, la anatomía comparada y con métodos estadísticos y de correlación estratigráfica más exactos, pero sin lograr equiparar la información disponible en organismos fósiles con la de organismos vivos.

Las discusiones que se han dado sobre los puntos anteriores se han manifestado en una gran diversidad de publicaciones y reuniones científicas (p.e. Ager, 1956) y aún sin llegar a resolver los problemas involucrados, se ha generalizado una idea expuesta por autores como Imbrie (1957), Simpson (1961) y otros, quienes postulan que la especie paleontológica es comparable conceptualmente a la especie biológica que se maneja en poblaciones actuales. Para ellos existen dos conceptos radicalmente diferentes de especie: el tipológico y el biológico. El primero se caracteriza por la postulación de un individuo o serie de individuos llamados tipos, que por sus características representan al conjunto que forma la especie. Se define solamente con base en características morfológicas y se compone exclusivamente por individuos contemporáneos. Para gran número de personas éste es el concepto de especie que se maneja en Paleontología, y en general es claro el hecho que aun cuando la mayoría de las especies conocidas, vivientes o fósiles, fueron reconocidas originalmente con base en criterios tipológicos, actualmente este principio se empieza a abandonar.

El segundo concepto que se postula es el de especie biológica, y se caracteriza por incluir en la definición de especie, como carácter primordial, la existencia de una continuidad reproductiva entre los individuos que la conforman; esta definición es coherente con las ideas de Mayr (1940) y Dobzhansky (1950) que definen la especie como el «conjunto de poblaciones naturales real o potencialmente entrecruzables y aisladas reproductivamente de otros grupos análogos» o como la «comunidad de reproducción mayor y más amplia de individuos sexuales y que se fecundan entre sí compartiendo un acervo de genes común». Tomando en cuenta este punto de vista, las poblaciones fósiles, en donde no es posible analizar la capacidad o el aislamiento reproductivo de los individuos que las conforman, no pueden considerarse dentro de este concepto. Esta idea ha sido rechazada por los paleontólogos, argumentando que en la mayoría de las poblaciones actuales también existen problemas para certificar la existencia o no del aislamiento reproductivo entre diferentes poblaciones e incluso entre individuos, pero que es posible inferirla a partir de diferentes datos del registro fósil como la distribución geográfica, la aplicación de métodos estadísticos y el grado de diferenciación morfológica cuando está relacionada con diversos aspectos reproductivos.

Los paleontólogos afines a este segundo concepto han propuesto la existencia de dos subtipos de especie biológica: las primeras son las llamadas

especies «Transientes». La palabra transiente no existe en el español, sin embargo ha sido utilizada para traducir del inglés *transient* y se le ha adoptado en forma general para referirse a especies restringidas en un marco temporal. Este concepto es equivalente al de especie biológica unidimensional (Imbrie, 1957; Simpson, 1961) que pueden estar constituidas por poblaciones actuales o fósiles y que se encuentran ubicadas en un período establecido en el que todos los individuos que las componen coexisten y mantienen un flujo genético continuo. Este tipo de especie se define con base en criterios morfológicos, reproductivos, ecológicos, y biogeográficos. En este caso, ya que para las poblaciones fósiles es imposible aplicar el criterio reproductivo, se justifica la asignación de especie biológica a la especie paleontológica, haciendo más estrictos los criterios morfológicos que se utilizan como diagnósticos y, en muchos casos, al utilizar la alocronía y alopatria de dos poblaciones como símbolo de barrera reproductiva. Durante el estudio de poblaciones de este tipo es frecuente enfrentarse con diversos problemas, producto de la dinámica de los procesos que determinan la conservación o no del registro fósil. Por ejemplo, es común encontrar sólo partes esqueléticas resistentes y no partes blandas, hallar únicamente individuos de cierta edad, predominancia de ciertas formas o tamaños de los individuos por efecto del transporte postmortem o encontrar morfotipos diferentes que frecuentemente no son posibles de identificar como producto de una distribución ambiental heterogénea.

El segundo subtipo de especie biológica es la llamada «sucesional» o especie evolutiva, términos propuestos por Imbrie (1957) y Simpson (1961) respectivamente; se caracteriza por estar constituida por un conjunto de pobla-

ciones que representan un continuo evolutivo a través del tiempo. Para su definición se utilizan los mismos criterios que en la especie transiente, además de utilizar la distribución temporal como una característica intrínseca.

La figura 1 esquematiza los diferentes conceptos y tipos de especie que se han utilizado, así como los criterios en que se basa su definición.

Dado que las especies sucesionales están constitui-

Figura 1. Cuadro que señala los conceptos y tipos de especie que han sido utilizados en poblaciones vivientes y fósiles y los criterios que se aplican en su definición (Tomado de Imbrie, 1957).

das por una serie de especies transientes, el paleontólogo se enfrenta en su estudio a los mismos problemas derivados de las características de conservación del registro fósil, aunados al problema de cómo diferenciar cada unidad específica involucrada en una línea filogenética. Para solventarlos se han propuesto como criterios la diferenciación morfológica, las etapas de especiación o cladogénesis y las brechas o lagunas en las secuencias evolutivas.

El primer criterio se aplica al observar una diferenciación morfológica tan grande, normalmente mayor, a la que se observa en especies contemporáneas del mismo grupo u otro muy cercano al que se estudia. Cuando se esquematiza un linaje y se observan dos puntos representados en forma de campanas de distribución, en donde sus extremos ya no se sobreponen, se establece un límite arbitrario en el punto intermedio entre ambos extremos.

El segundo criterio consiste en establecer el límite entre dos especies a partir de los puntos de ramificación o cladogénesis, en un linaje. Al aplicarlo es frecuente enfrentarse con diversos problemas, como es el hecho de encontrar ramificaciones múltiples en donde cada rama evoluciona a diferente velocidad, o se puede dar el caso de que una rama se diferencie sin que el linaje ancestral evolucione.

Un ejemplo de la aplicación de estos dos criterios se puede inferir del trabajo de Waller (1969) sobre la filogenia del género *Argopecten*, en el que además se demuestra el papel que desempeñó el surgimiento del Istmo de Panamá al establecerse como barrera entre las faunas del Pacífico y las del Atlántico y Caribe, acelerando así la diversificación de las faunas marinas. El criterio de diferenciación morfológica, se utiliza en este modelo para reconocer las especies involucradas en las líneas anagenéticas, como es en el caso de *A. nicholsi*-*A. choctawhatcheensis*-*A. comparilis*-*A. circularis*. La utilización de las etapas de cladogénesis o especiación para reconocer las especies, en este caso, se ve ejemplificada por la separación entre dos o más taxa, como por ejemplo entre *A. choctawhatcheensis* de *A. charltonius* y *A. circularis* de *A. gibbus*.

El tercer criterio es el más utilizado, ya que, por lo incompleto del registro fósil, es raro encontrar secuencias evolutivas en las que se puedan aplicar los modelos anteriores; lo común es observar una serie de discontinuidades morfológicas notables, generalmente asociadas a brechas temporales que permiten separar las especies de un linaje en forma fácil y con un criterio objetivo. Darwin en *El Origen de las Especies* dedica dos capítulos a explicar lo incompleto del registro fósil y en ellos, al igual que en la mente de la mayoría de los evolucionistas modernos ligados con la idea del gradualismo evolutivo, el no encontrar secuencias evolutivas completas en donde se muestre una evolución

gradual, sino por el contrario hallar normalmente secuencias en donde se observan cambios evolutivos bruscos, se debe a que han existido grandes etapas de no depósito, de erosión de la corteza terrestre o a la falta de trabajo de investigación.

La figura 2 ilustra como se vería una secuencia evolutiva representada por cuatro muestras ubicadas en los estratos A, B, C y D separadas entre sí por una serie de hiatos o huecos temporales, que pueden deberse a la erosión de las capas correspondientes o a que no existiera depositación. La figura 3 representa otra explicación: en ella, una secuencia evolutiva no gradual, como la que se ve en la región A en donde la especie 1 es seguida por el registro de la especie 3, se explica por un seguimiento de las especies al cambio ambiental a través del tiempo y que involucra cambios en la distribución geográfica de las especies. En este caso el linaje ilustrado sigue a su ambiente en una etapa regresiva-transgresiva y, por tanto, el linaje completo sólo se observa analizando las dos regiones en que se da el proceso.

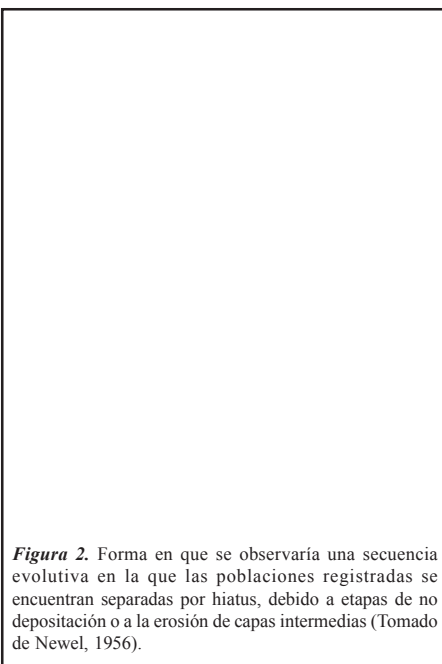


Figura 2. Forma en que se observaría una secuencia evolutiva en la que las poblaciones registradas se encuentran separadas por hiatos, debido a etapas de no depositación o a la erosión de capas intermedias (Tomado de Newell, 1956).

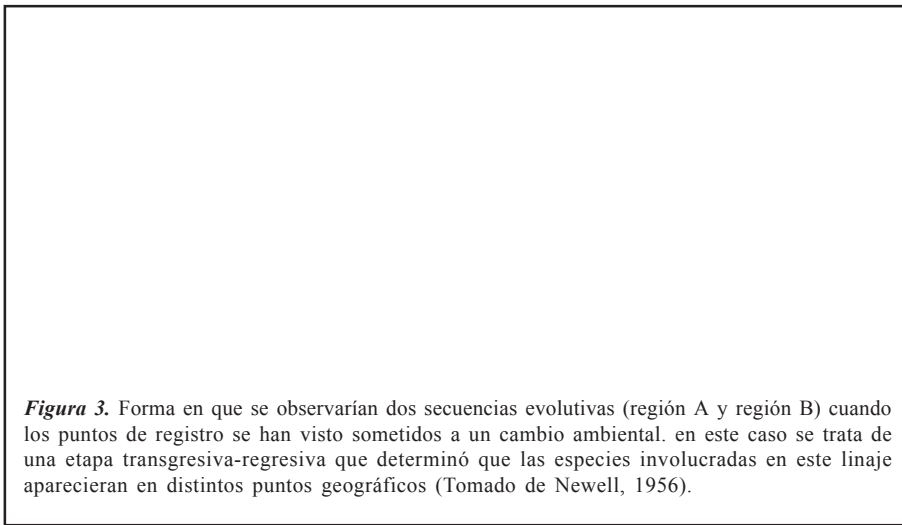


Figura 3. Forma en que se observarían dos secuencias evolutivas (región A y región B) cuando los puntos de registro se han visto sometidos a un cambio ambiental. en este caso se trata de una etapa transgresiva-regresiva que determinó que las especies involucradas en este linaje aparecieran en distintos puntos geográficos (Tomado de Newell, 1956).

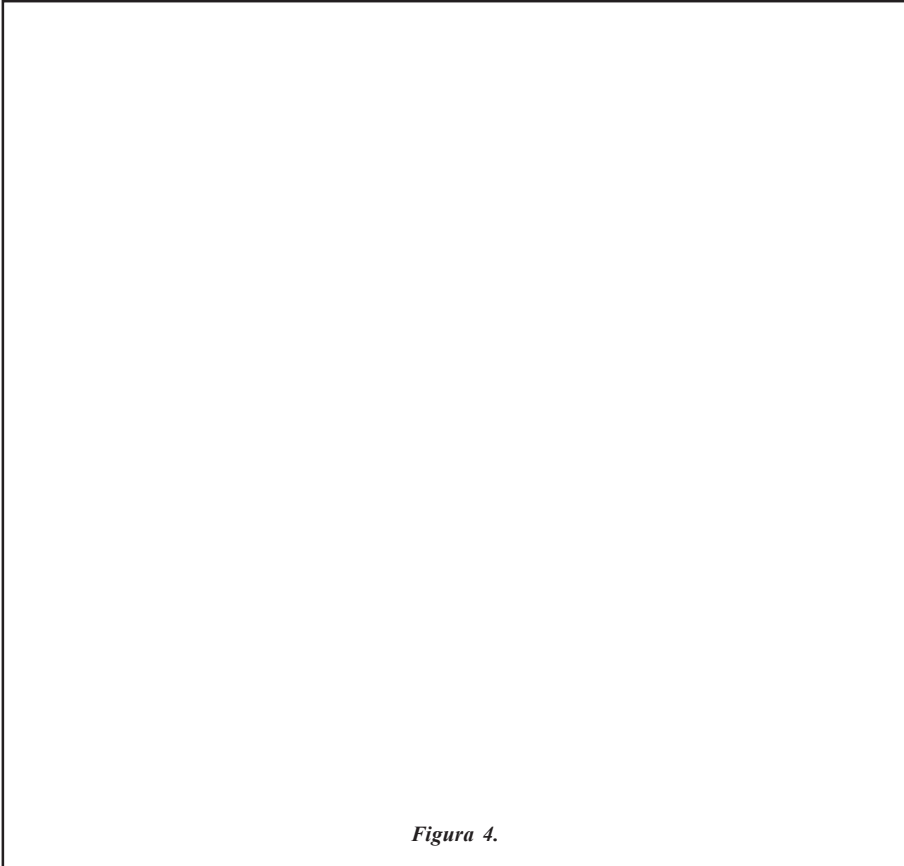
Otro problema que existe en el análisis de especies sucesionales, no tanto de principios sino de aplicación, es la frecuente imposibilidad de determinar la verdadera secuencia temporal de las poblaciones representadas por muestras paleontológicas. Esto puede ser provocado por una correlación estratigráfica imprecisa o por la falta de seguridad en la edad relativa de dos o más muestras de edad aproximada pero de diferentes localidades.

Autores como Mayr (1982) han criticado el concepto de especie sucesional y los criterios utilizados para su reconocimiento, llamándolos arbitrarios y señalando que esa artificialidad de reconocimiento de especies sería extrapolable a los mecanismos de especiación. Dentro de la escuela cladista de clasificación el concepto de especie sucesional no es aceptado, manejando a la especie como una unidad evolutiva terminal en donde lo importante es reconocer las relaciones entre grupos monofiléticos (Wiley, 1978; Llorente, 1986).

Métodos de clasificación en especies fósiles

En la actualidad sobresalen como teorías de clasificación biológica la Fenética, la Cladista y la Evolucionista. Estas tres escuelas presentan principios y postulados que son posibles de aplicar en organismos fósiles y en algunos casos el registro fósil es de vital importancia para aplicar los criterios que postulan. Describir brevemente sus características es importante para comprender los diferentes puntos de vista que existen sobre el concepto de especie, particularmente en organismos fósiles. Escuela Fenética. La taxonomía numérica ha sido poco utilizada en análisis paleontológicos, a pesar del auge que ha tenido en las últimas décadas en el estudio de organismos actuales. Esto se debe -en gran parte- a las dificultades a las que se enfrentaron los primeros paleontólogos al aplicar esta metodología, algunos derivados de los mismos métodos de la teoría, difíciles de aplicar en poblaciones fósiles, y otros, derivados de la forma peculiar en el modo de desarrollo de cada grupo de organismos fósiles. La Taxonomía fenética se basa en el reconocimiento de la cantidad de similitud fenotípica, que incluye características morfológicas, fisiológicas, bioquímicas o etológicas (Sokal y Sneath, 1966). Su metodología en general ha sido desarrollada para aplicarse a cualquier nivel taxonómico, el cual una vez definido recibe el nombre de unidad taxonómica operacional (UTO). Una vez definidas estas unidades, el segundo paso consiste en elegir una serie de caracteres fenéticos, recomendándose un número no menor de 60, con los cuales se describirá cada UTO. El tercer paso es formar la matriz de UTO vs. carácter y comparar cada UTO con los otros y finalmente determinar los grupos o «clusters» de unidades taxonómicas operacionales. Los métodos de comparación entre UTOs son muy variados y en la actualidad se recurre principalmente a métodos estadís-

ticos muy complejos, aplicados con la ayuda de computadoras. Los resultados que se obtienen se representan en forma de fenogramas, los cuales incluyen una escala numérica que indica la semejanza entre las diferentes unidades.



La figura 4A representa el fenograma obtenido por Rowell (1965) al analizar numéricamente a los braquiópodos de la superfamilia Chonetacea; la figura 4B es el dendrograma obtenido a partir de la clasificación de la misma superfamilia hecha por Muir-Wood (1965) con el método evolutivo. Si se comparan ambos dendrogramas es notable la similitud en la ubicación del género *Eodevonaria* como una línea independiente desde el nivel de familia, la íntima relación entre *Dyorus* y *Eolissochonetes* y por otro lado entre *Chonostrophia*, *Chonostrophiella* y *Tulcumbella*.

La taxonomía numérica como método no ha sido utilizada en forma generalizada por varios aspectos conceptuales, que a la vez representan obstáculos en su aplicación.

En primer lugar la existencia de homologías es un problema que los feneticistas pasan totalmente por alto. Reconociendo este problema, Simpson (1961) opinó que antes de utilizar un método numérico es necesario comprender con claridad el concepto de homología y establecer una serie de criterios para reconocerlas. En Paleontología esto representa un obstáculo serio ya que resulta difícil establecer si una estructura es homóloga a otra cuando no se trabaja con grupos taxonómicos bien establecidos. Por ejemplo ¿cómo saber que la segunda cámara de las especies de foraminíferos *Dentalia* es homóloga o no a la de las especies de *Nodosaria*? En cualquier caso, el no reconocer si una estructura es o no homóloga a otra en un análisis numérico puede resultar en agrupaciones o clasificaciones no naturales.

Otro problema, tal vez mayor, que se suma al anterior, es la inexistencia de un método de agrupamiento aplicable a poblaciones que representan un continuo evolutivo, es decir, a las especies transientes que conforman una especie evolutiva. En este caso, si se aplicaran los métodos usuales se obtendrían fenogramas en donde los linajes con tasas de evolución lenta se verían como una serie de especies muy semejantes, y los linajes con tasas rápidas como una serie de especies muy disímiles, a pesar de que las primeras están más separadas entre sí en el tiempo que las segundas. Algunos palentólogos han visto esto como una ventaja, ya que si se excluye el problema de establecer el papel de la velocidad de evolución, este análisis permitiría establecer límites más precisos entre unidades taxonómicas.

Otros obstáculos para la utilización del método numérico surgen de los patrones de desarrollo de los diferentes grupos de organismos fósiles, por ejemplo, cuando los organismos crecen por ecdisis, adición de cámaras, con un crecimiento continuo o crecimiento de la colonia. En estos casos es necesario, antes de realizar el análisis numérico, establecer con exactitud la edad de los individuos, inferir en lo posible (a partir de las partes fosilizadas) las características de otras estructuras, determinar qué caracteres se presentan durante todo el desarrollo ontogenético y no sólo en ciertas etapas o edades y qué características son constantes en formas coloniales, entre otras.

A pesar de los múltiples problemas que existen para la utilización de este método en Paleontología, trabajos como el de Rowell (1967), han hecho creer en una aplicación más general de este método en poblaciones fósiles, pensando realizar clasificaciones más rápidas y objetivas. En el presente han aumentado los adeptos; seguramente se desarrollarán métodos para resolver los problemas mencionados y en la nueva Sistemática buena parte de la metodología fenética quedará incluida.

Método Cladista. La escuela cladista o filogenética ha postulado que

las relaciones que permiten la cohesión de organismos y especies, vivientes o extintos, son relaciones genealógicas (Henning, 1966). De acuerdo con esto, la identificación de las unidades taxonómicas se basa en el reconocimiento de grupos monofiléticos que deben estar constituidos por la especie ancestral y todas las descendientes directas que comparten una serie de caracteres derivados (sinapomorfías). Para establecer estas relaciones genealógicas el método cladista postula al menos tres posibles técnicas: la comparación con un grupo externo, el recurrir a datos embriológicos y utilizar el registro paleontológico.

Se argumenta que los caracteres ancestrales deben de haber aparecido antes que los derivados, lo que puede ser observado directamente en el registro fósil. Este método se enfrenta con dos inconvenientes: uno, puede ser que los caracteres que se utilicen no se hayan preservado en el registro fósil y dos, puede ser que la forma ancestral se haya preservado por diversos motivos más tardiamente que la derivada, lo que llevaría a un error en el momento de establecer la polaridad de los caracteres. Estos inconvenientes son en cierta forma de poca importancia, dado que los hiatos en el registro fósil están distribuidos azarosamente con respecto a los estados ancestrales y derivados, por lo que en general en el registro fósil hay más probabilidad de encontrar las formas ancestrales en estratos más antiguos (Ridley, 1986).

Los expertos difieren en la calidad de la información que se puede obtener del registro fósil para efectuar análisis filogenético.

Algunos consideran que sólo sirve en el caso de que un grupo tenga un registro fósil amplio o extenso y que el carácter más primitivo aparece primero, considerándolo como ancestral (Harper, 1976). Otros consi-

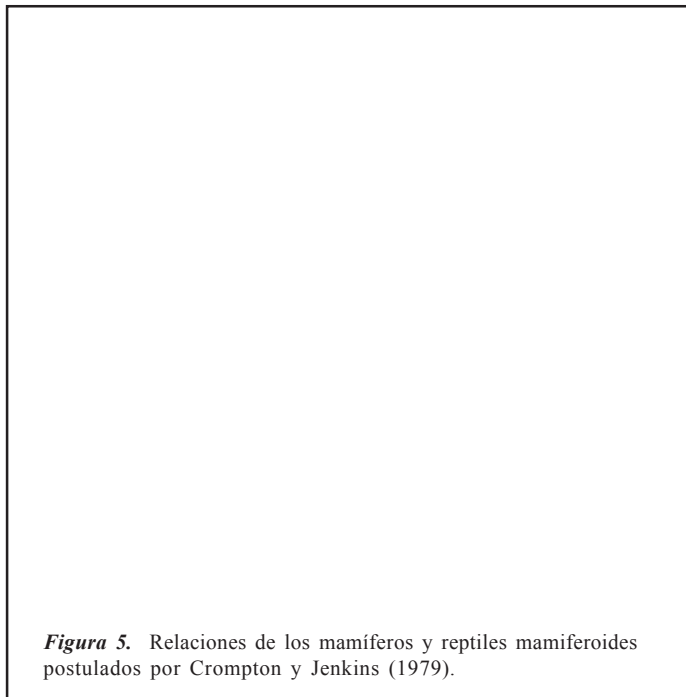


Figura 5. Relaciones de los mamíferos y reptiles mamiferoides postulados por Crompton y Jenkins (1979).

deran que el registro fósil para casi todos los grupos es muy incompleto para permitir suponer que la posición relativa estratigráfica es indicadora de la polaridad morfoclinial (Schaeffer, Hecht y Eldredge, 1972).

Hay que mencionar que los cladistas tratan a los grupos ancestrales de manera diferente que los evolucionistas; estos últimos consideran importante reconocerlos e identificarlos, dándoles status de grupo ancestral, lo cual se refleja en sus clasificaciones. En cambio, para los cladistas las formas ancestrales pueden ser tratadas igual que los grupos hermanos. Un ejemplo de esto es el estudio de los reptiles mamiferoides y su relación con los mamíferos. Crompton y Jenkins (1979) proponen que los mamíferos se derivan del grupo de los cinodontes, dentro del cual existen dos candidatos posibles: uno son los tritilodóntidos y otro *Probainognathus*, siendo este último el que se considera como más cercano (ver figura 5).

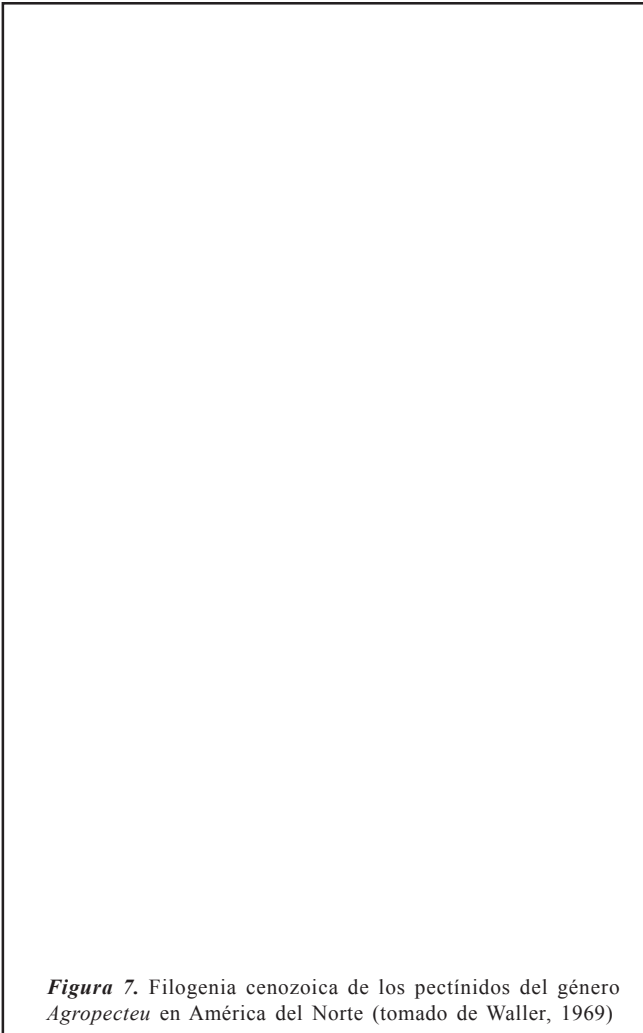
Kemp (1983) utilizando los mismos caracteres encuentra que no hay ninguna evidencia filogenética para relacionar *Probainognathus* con los mamíferos, ya que sólo comparten los caracteres ancestrales de los cinodontes, en cambio con los tritilodóntidos comparten caracteres derivados (ver figura 6). La diferencia en los resultados se debe a los diferentes métodos de análisis usados; la exclusión de caracteres ancestrales hace la diferencia, aunque las conclusiones evolutivas concuerdan. Kemp (1987) está de acuerdo que el ancestro más posible de los mamíferos es *Probainognathus*.

Los análisis filogenéticos han sido muy usados en el estudio de los vertebrados fósiles, especialmente en los mamíferos, cuyo registro fósil es más completo que el de otros grupos. Aunque los análisis filogenéticos de los mamíferos fósiles todavía están en desarrollo, gradualmente la situación está mejorando a medida que más restos fósiles y más caracteres se incorporan dentro de los análisis (McKenna, 1987). Por ejemplo para los neontólogos no es difícil restringir y definir la clase Mammalia con respecto a los organismos vivientes (Eutherio, Metatheria y Monotremata), pero los paleontólogos tienen problema para incluir los grupos

Figura 6. Relaciones de *Probainognathus*, Tritilodóntidos y mamíferos de acuerdo al análisis cladístico de Kemp (1983).

plesiomórficos en el grupo Mammalia, ya que depende de la diagnosis y definición ósea del grupo mismo, que hasta ahora ha sido arbitraria (Rowe, 1988). Con los nuevos análisis de los grupos problema (cinodontes, chiniquodontes, etc) ha sido posible empezar a identificar y caracterizar grupos monofiléticos y proponer relaciones entre ellos (Kemp, 1983; McKenna, 1987; Novacek y Wyss, 1986).

Escuela Evolutiva. Para la escuela tradicional la Paleontología ha sido vista como la ciencia que permite identificar secuencias evolutivas y establecer relaciones ancestro-descendientes en la reconstrucción de árboles filogenéticos. Para ello, toma al registro fósil como una fuente de información no sólo



morfológica sino también estratigráfica y geográfica, postulando que el sistema a aplicar debe dar como resultado clasificaciones que, representadas por medio de árboles filogenéticos, expresen no sólo una ancestría común, sino también las tasas de evolución de cada grupo analizado, los procesos de radiación adaptativa, extinciones y otros fenómenos que expliquen la existencia de discontinuidades entre los diferentes grupos, así como fenómenos de convergencia y paralelismo para explicar sobrelapamientos entre organismos no relacionados filogenéticamente. En este método la monofilia

Figura 7. Filogenia cenozoica de los pectínidos del género *Agropecteu* en América del Norte (tomado de Waller, 1969)

stricto sensu Hening (1966) entre los grupos no es un requisito relevante y se le da un peso mucho más importante al aislamiento reproductivo. Un ejemplo de la utilización de estos criterios se puede observar en la clasificación que utiliza Waller (1969) para las especies del género *Argopecten* (ver figura 7), la cual se realiza independientemente de la existencia de las diversas etapas de cladogénesis que se observan y que involucran la presencia de más de un grupo monofilético. En este caso, el reconocimiento de las especies en las secuencias anagenéticas se determina por el grado de diferenciación morfológica a través del tiempo, y por la inferencia de un aislamiento reproductivo a partir de la aparición de barreras geográficas y ecológicas.

Analizando las tres principales escuelas de clasificación se puede resumir concretamente que: los paleontólogos y neontólogos que apoyan el método fenético conciben a la especie como una unidad taxonómica simplemente operacional; los cladistas expresan en sus postulados una aceptación total al manejo de las especies como unidades evolutivas y reconocen a los taxa como puntos terminales; por otro lado la escuela evolucionista, que otorga un papel de primera importancia al aislamiento reproductivo en sus clasificaciones, es generalmente asociada al concepto de especie biológica, reconociendo la existencia de las llamadas especies sucesionales.

De acuerdo a esto y dado que, como ya se mencionó, el criterio reproductivo sólo es posible de aplicar a especies con reproducción sexual, excluyendo entre otras a las especies fósiles, el método cladista ha ganado más adeptos al utilizar como criterios fundamentales: compartir caracteres derivados y la existencia de ancestría-descendencia o monofilia, criterio que ha demostrado tener una aplicación mucho más general. Desde este punto de vista los cladistas rechazan conceptos como el de cronoespecie, paleoespecie o especie alocrónica que implican la existencia de divisiones en un linaje evolutivo que se reconoce como una unidad taxonómica. Para los paleontólogos que ven a las especies fósiles como una simple herramienta estratigráfica, esto es un detalle sin importancia. Por otro lado, los paleontólogos que consideran al registro fósil como poblaciones orgánicas, han aceptado este señalamiento y lo han utilizado, en parte, para darle una reinterpretación al registro fósil, que se ha manifestado principalmente en el desarrollo de la teoría de los equilibrios intermitentes o equilibrio puntual.

El concepto de especie paleontológica y los Modelos de Evolución

Al analizar los múltiples conceptos que existen sobre la especie, es necesario señalar el hecho de que esta unidad taxonómica, a través de su concepción en la historia, ha sido considerada repetidas veces como una abstracción o una

unidad artificial sin un sentido real en Biología, y utilizada simplemente para optimizar el estudio de los seres vivos. La aceptación de la evolución como un proceso continuo apoyó la idea anterior, al visualizarse el hecho de que las especies sólo son etapas en la historia de las poblaciones orgánicas en constante cambio. De acuerdo a esta idea, diversos biólogos han postulado que las especies son las que propone el especialista y sólo representan a grupos de individuos similares y presumiblemente relacionados entre sí. La idea contraria, que considera a las especies como unidades discretas en el espacio y en el tiempo, surge de la teoría de los equilibrios intermitentes o equilibrio puntual, desarrollada inicialmente por Eldredge y Gould (1972). Esta teoría postula a la especiación como el proceso más importante en la evolución, negando la constancia en las tasas o velocidades de cambio evolutivo, de tal manera que las especies son vistas como unidades reales sujetas a una serie de procesos equivalentes a los que sufren los individuos de una población durante la evolución gradual o anagénesis, y que provocan rompimientos instantáneos, vistos en el tiempo geológico, entre las especies nuevas y las ancestrales.

Conclusiones

Actualmente la Sistemática se encuentra en un estado en el que los conceptos tradicionales sobre la especie están siendo analizados a la luz de la teoría evolutiva y contemplándose las más diversas implicaciones de tales conceptos en aplicaciones prácticas y teóricas de la Biología. De acuerdo a esto, se piensa que el concepto que se adopte dependerá en gran parte del grupo de organismos con el que se trabaje y además de la dimensión espacio-temporal en que se ubiquen las poblaciones. Dentro de este análisis, las poblaciones fósiles son vistas como representantes de unidades equivalentes a las poblaciones vivientes y por lo tanto están sujetas a los resultados que se obtengan en cuanto a la postulación definitiva de los métodos taxonómicos a aplicar y los conceptos de especie que se desarrollen. Mientras se alcance este nivel con fines prácticos, hay que decir que las especies biológicas se definen con base en características genéticas, pero se reconocen con criterios morfológicos; el paleontólogo en su lugar hace lo mismo, usando como referencia el grado de diferencias morfológicas que se observan en las especies actuales.

Literatura citada

- Ager, D. 1956. Geographical factors in the definition of fossil species. p. 105-109. In P. Sylvester-Bradley (Ed). *The species concept in Paleontology*. The Systematics Association Publication. 2. Londres.
- Crompton, A. W. y F. A. Jenkins. 1979. Origin of mammals. p. 39-73. In J. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska y W. Clemens (Eds). *Mesozoic Mammals: Two-thirds of Mammalian History*. University of California Press, Berkeley.

- Darwin, CH. 1859. *El origen de las especies*. Ed. Sarpe. Madrid. 638 pp.
- Dobzhansky, TH. 1950. Mendelian populations and their evolution. *American Naturalist* 84: 401-418.
- Eldredge, N. y S. J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. p. 82-115. In J. Schopf (Ed). *Models in Paleobiology*. Ed. Freeman, Cooper and Co., San Francisco, EUA.
- Gould, S. J. 1984. *Dientes de gallina y dedos de caballo*. Ed. H. Blume. Madrid. 415 pp.
- Harper, C. 1976. Phylogenetic inference in Paleontology. *Journal of Paleontology* 50: 180-193.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Imbrie, J. 1957. The species problem with fossil animals. p. 125-156. In E. Mayr (Ed). *The species problem*. American Association for Advances in Science Publication 50.
- Kemp, T. S. 1983. The relations of mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society* 77: 353-384.
- Linneo, C. 1758. *Systema Naturae*. 10th. Ed. Laurentti Salvii, Estocolmo.
- Llorente, J. B. 1986. *Algunas ideas de la Teoría Sistemática contemporánea: conceptos en cladismo*. Ciencias, No. especial, p. 74-87.
- Mayr, E. 1940. Speciation phenomena in birds. *American Naturalist* 74: 249-278.
- Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance*. Belknap Press, Cambridge 974 pp.
- McKenna, M. C. 1987. Molecular and morphological analysis of high-level mammalian interrelationships, p. 55-94. In C. Patterson (Ed). *Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise?* Cambridge University Press, Cambridge.
- Muir-Wood, H. 1965. Chonetidina. p. 412-439. In P. Moore (Ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part H: Brachiopoda. Geological Society of America, Kansas University Press. Lawrence.
- Newell, N. 1956. Fossil populations. p. 63-82. In Sylvester-Bradley, P. (Ed) *The species concept in Paleontology*. The Systematics Association Publication 2. Londres.
- Novacek, M. J. y A. R. Wyss. 1986. Higher-level relationships of recent eutherian orders: morphological evidence. *Cladistics* 2: 257-281.
- Ray, J. 1686. *Historia Plantarum* I. 983 pp. Londres.
- Ridley, M. 1986. *Evolution and classification: the reformation of cladism*. Longman. Londres. 201 pp.
- Rowe, T. 1988. Definition, diagnosis and origin of mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 241-264.
- Rowell, A. 1967. A numerical taxonomic study of the chonetacean brachiopods. p. 113-140. In C. Teichert y E. Yochelson (Eds). *Essay in Paleontology and Stratigraphy*. Kansas University Press. Lawrence.
- Rudwick, J. S. 1987. *El significado de los fósiles*. Episodio de la Historia de la Paleontología. Ed. H. Blume. Madrid. 347 pp. 28.
- Schaeffer, B. H. Hecht y N. Eldredge. 1972. Phylogeny and Paleontology. *Evolutionary Biology* 6: 31-46.
- Simpson, G.G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press. Nueva York. 247 pp.
- Sokal, R. R. y P. Sneath. 1966. *The principles and practice of Numerical Classification*. Freeman Co. San Francisco. 573 pp.
- Vrba, E. 1980. Evolution, species and fossils. How does life evolve? *South African Journal of Science* 76: 61-84.
- Waller, T. R. 1969. The evolution of the *Argopecten gibbus* Stock (Mollusca: Bivalvia), with emphasis on the Tertiary and Quaternary species of Eastern North America. *Paleontological Society Memories* 3: 1-125.

Macroevolución

Niles Eldredge

▲ primera vista, Egipto parecería ser un lugar poco apropiado para buscar fósiles de ballenas. Pero los hábitats de la Tierra están cambiando constantemente: hace aproximadamente 10 000 años, lo que actualmente es el árido Sahara fue un lugar con mucha vegetación y hace 50 millones de años estaba cubierto por agua. Los acantilados que bordean el valle del Nilo desde el Sur del Cairo casi hasta Aswan están llenos



Figura 1. *Moeritherium trigodon*, un elefante primitivo. Oligoceno inferior (35 millones de años). Fayyum Egipto. A pesar de su tamaño y sus largas generaciones, los elefantes evolucionaron más rápido que muchos mamíferos más pequeños.

de fósiles del Eoceno: almejas, caracoles, cangrejos, “galletas de mar” y los protozoarios gigantes con concha conocidos como “nummulites” (“monedas de piedra”, por su forma plana y redonda). No lejos al sur-oeste, desde el Cairo moderno y a través del Nilo, se extiende la Depresión Fayum con Birkat Qarun, el lago natural más grande de Egipto. Justo al norte del lago y esparcidos en el desierto circundante, están los fósiles más valiosos de Egipto. Los estratos Fayum son ricos en fósiles de vertebrados. Las capas superiores son particularmente importantes debido a que albergan a los elefantes más antiguos que se conocen (*Phiomia* y *Moeritherium*) (figura 1); algunas bestias únicas y algo extrañas, no conocidas en ninguna otra parte (como *Arsinoitherium*, con cierto parecido a un rinoceronte (figura 2), llamada así por una antigua reina egip-

cia); así como la especie más antigua de primates superiores que se conoce. Pero son las capas marinas inferiores las que ocupan nuestra atención aquí: de ellas provienen los huesos de algunas de las ballenas más antiguas del mundo. Y las ballenas son el mejor ejemplo que yo conozco para comenzar a hablar de macroevolución (evolución a gran escala).

Por supuesto, las ballenas son mamíferos. Pero son unos mamíferos muy peculiares: tienen cuerpos alargados en forma de puros, sus extremidades delanteras están modificadas en aletas, y no tienen extremidades posteriores. Su anatomía interna y su fisiología se han modificado para permitirles sumergirse constantemente en las aguas oceánicas, por periodos frecuentemente prolongados y a grandes profundidades. No obstante, al igual que otros mamíferos, obtienen su oxígeno del aire, tienen un corazón con cuatro cavidades, pelo, glándulas mamarias, placenta y tres huesecillos en el oído medio -una evidencia importante de que, a pesar de su parecido superficial con los peces, su ascendencia es definitivamente mamífera. Y los mamíferos son criaturas principalmente terrestres. Las ballenas deben haber evolucionado a partir de algún precursor terrestre, presumiblemente una forma arcaica de carnívoro. Las modificaciones mayores requeridas para re-adoptar la vida en el mar implican un cambio evolutivo a gran escala: la evolución de las ballenas es un excelente ejemplo de “macroevolución”.



Figura 2. *Arsinotherium zitteli*, un mamífero primitivo del tamaño de un rinoceronte. Oligoceno inferior (35 millones de años). Fayum, Egipto. Además de los miembros más primitivos de linajes bien conocidos, tales como las ballenas y los elefantes, las capas fósiles de Egipto revelan también su parte de especies exóticas y totalmente extintas cuyas relaciones evolutivas no están bien establecidas

son en verdad muy parecidas a las ballenas que conocemos. Es decir, tienen características que parecen igualmente primitivas para el estándar de la ballena actual: todas las ballenas del Eoceno tienen dientes con un aspecto más parecido a los de los carnívoros terrestres que los dientes simples y cónicos del ca-

chalote actual (figura 3). Y las ballenas barbadas que carecen de dientes y filtran pequeñas criaturas marinas con las cuerdas planas de sus “barbas” córneas, no habían aparecido aún en tiempos del Eoceno. Algunas ballenas del Eoceno también retienen vestigios de sus miembros traseros. Pero en esencia, las ballenas del Eoceno son definitivamente ballenas y no alguna forma de criatura intermedia entre un progenitor terrestre y las verdaderas ballenas (figura 4).

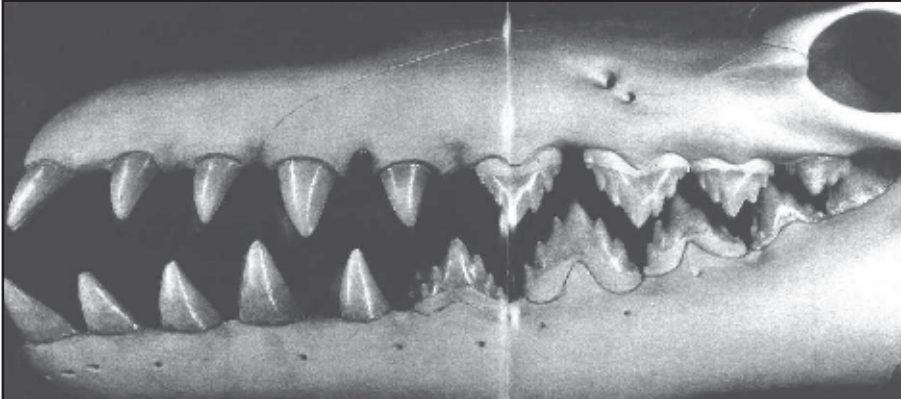


Figura 3. *Prozeuglodon* sp. cráneo reconstruido de una ballena primitiva. Eoceno Superior (38 millones de años). Fayum, Egipto. Si bien esta especie es primitiva dentro de las ballenas, indudablemente es una ballena verdadera.

George Simpson pasó la mayor parte de su vida profesional estudiando problemas en la evolución de los mamíferos en el American Museum of Natural History. A finales de los años 30, la meta de Simpson fue integrar las ideas de los genetistas que estudiaban los procesos evolutivos, con los patrones a gran escala de la evolución revelada por el registro fósil. Y la clase de patrones evolutivos que mostraban las ballenas le intrigó profundamente. Más que culpar a las lagunas del registro fósil de la ausencia de formas transicionales, intermedias entre el ancestro terrestre y las ballenas del Eoceno, Simpson vio otro mensaje: se dio cuenta de que el registro fósil de las ballenas tenía algo importante que decir acerca de la verdadera

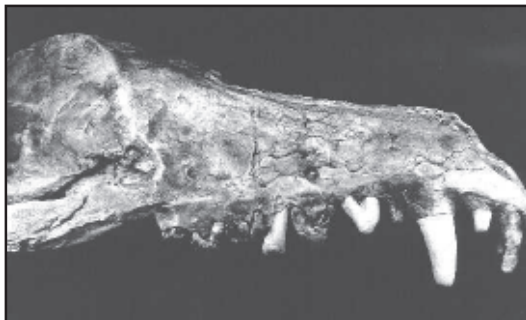


Figura 4. *Andrewsarchus mongoliensis*, un mamífero terrestre estrechamente relacionado con las ballenas. Eoceno Medio (45 millones de años). Mongolia. Las ballenas primitivas tienen mayor parecido con sus descendientes más avanzados que con los fósiles conocidos de mamíferos terrestres anteriores.

naturaleza de los procesos evolutivos. El creyó que si uno adoptaba la posición darwiniana convencional -es decir, que la evolución es constante, estable, lenta, gradual y progresiva- y la aplicaba a un caso similar al de las ballenas, los resultados eran absurdos. Podemos medir la tasa promedio de evolución para varias características anatómicas, en los 50 millones de años que tomó a las ballenas del Eoceno cambiar a formas totalmente modernas. Después podemos tomar la medida de la tasa de evolución *dentro* de las ballenas y calcular qué tanto les pudo haber tomado a las ballenas del Eoceno evolucionar a partir de ancestros terrestres. Extrapolando hacia atrás, esto pudo haber tomado al menos 100 millones de años (posiblemente mucho más) para que ocurriera la transición a partir del ancestro terrestre hasta la ballena acuática primitiva, asumiendo que las ballenas evolucionaron a partir de ancestros terrestres a la misma tasa de evolución que vemos en los 50 millones de años que transcurrieron entre las ballenas del Eoceno y las modernas.

Evidentemente absurdo, comprendió Simpson. Cien millones de años antes de el Eoceno, durante el Mesozoico medio, los mamíferos verdaderos eran de talla pequeña, criaturas terrestres muy primitivas parecidas a nuestros “insectívoros” (musarañas, puercoespines y similares). De hecho, las ballenas



Figura 5. *Icaronycteris index*, un murciélago primitivo. Eoceno Medio (45 millones de años), Wyoming, USA. Estas criaturas son murciélagos en esencia, con poco parecido a sus ancestros, los mamíferos terrestres de cuatro patas.

evolucionaron a partir de mamíferos más avanzados quizá uno de los extintos mesoníquidos, un grupo temprano de mamíferos carnívoros que apareció por primera vez en el Paleoceno, sólo 10 ó 15 millones de años antes que las primeras ballenas que se conocen del Eoceno. Nosotros no podemos culpar de la carencia de formas transicionales a un registro fósil imperfecto. Simpson comprendió que la única conclusión razonable es que la evolución, especialmente los episodios de gran escala (la verdadera *macroevolución*), pudo ocurrir mucho más rápidamente que el típico paso suave de la transformación evolutiva subsecuente que tiene lugar después de que un grupo se establece completamente.

Y tampoco (como Simpson también señaló) las ballenas fueron un ejemplo aislado. Los murciélagos tuvieron una historia similar: los primeros murciélagos del Eoceno son murciélagos primitivos, pero reconocibles y

distinguibles como murciélagos en todas su esencia (figura 5). El paleontólogo Michael Novacek ha encontrado que unos fósiles bien conservados de murciélagos del Eoceno, ya tenían las adaptaciones necesarias para la ecolocalización (la forma de sonar natural que utilizan los murciélagos para navegar y capturar insectos volando en la obscuridad) en sus orejas. Los murciélagos también pudieron haber evolucionado bastante más rápido a partir de sus posibles ancestros insectívoros de cuatro patas.

Esta historia no es exclusiva de los mamíferos. Prácticamente todos los grandes grupos de animales y plantas muestran el mismo patrón fósil: aparecen en el registro geológico de forma un tanto abrupta, de una manera que está destinada a no cambiar tan radicalmente a través de decenas de millones de años durante el resto de su registro histórico (figura 6). Esta es la escala grande, la mega-versión de la misma clase de patrón que vemos en todos los cambios por debajo del nivel de especie. Las especies nuevas aparecen de manera relativamente abrupta, significando una transición rápida con poca esperanza de hallar ejemplares intermedios entre las especies ancestrales y descendientes. El origen de una especie es seguida típicamente por un periodo bastante amplio de estabilidad, o *estasis*, con poca transformación evolutiva extra: virtualmente todas las instancias conocidas de cambios adaptativos mayores que caracterizan el origen de grupos grandes de organismos (tales como familias, órdenes, o clases) ocurren rápidamente, especialmente cuando se compararon con las largas historias subsecuentes de estos grupos en donde las tasas de cambio evolutivo son invariablemente mucho más modestas.



Figura 6. *Oristoma discors*, vista inferior de un molusco gasterópodo, o caracol. Silúrico Medio (450 millones de años), Isla de Gotland, Suiza. Aún los caracoles más tempranos presentan los patrones característicos de enrollamiento en sus conchas que podemos ver en las especies modernas.

¿Cómo podemos explicar este rápido fenómeno, casi explosivo, del origen de las innovaciones adaptativas; este ascenso rápido de nuevos grupos distintivos? Nuevamente nos preguntamos: ¿estos patrones significan que debemos abandonar la visión de Darwin del cambio adaptativo a través de la selección natural? Algunos biólogos evolutivos (“saltacionistas”) piensan que

sí. Simpson, por otro lado, pensó que no: únicamente necesitamos modificar elementos de la visión darwiniana para tomar en cuenta los patrones actuales del cambio evolutivo revelado por el registro fósil.

La macroevolución y la controversia de las formas intermedias

El cambio rápido no significa presuponer que la selección natural no produce un conjunto de formas intermedias entre las condiciones de el ancestro y el descendiente. Pero la evolución rápida, la cual ocurre con mayor probabilidad en las poblaciones pequeñas y más bien restringidas, tenderá a reducir las oportunidades de encontrar cualquier traza de formas intermedias en el registro fósil. En el equilibrio puntuado, es más probable que encontremos más fósiles de especies estables y bastante dispersas durante su larga historia; y menos probable que podamos encontrar especímenes que fueron parte de poblaciones pequeñas y locales que vivieron durante el propio evento de especiación transicional. Mucho de esto se mantiene cierto para el origen rápido de grupos mayores de organismos: nosotros podemos encontrar insectívoros fósiles y aún murciélagos fósiles (aunque no son muy comunes), pero de los intermedios entre murciélagos e insectívoros primitivos no tenemos vestigios.

Sin embargo, los organismos intermedios estuvieron ahí, y algunas veces tenemos la fortuna de encontrarlos. Cuando sucede, ellos validan ampliamente una interpretación básicamente darwiniana de cambio evolutivo a gran escala. Por ejemplo, en la secuencia Karroo de la actual África del Sur, se encuentra una rica serie de fósiles pérmicos y triásicos que muestran una secuencia de reptiles progresivamente más parecidos a mamíferos (figuras 7 y 8). La articulación entre la mandíbula y el cráneo en un mamífero está formada

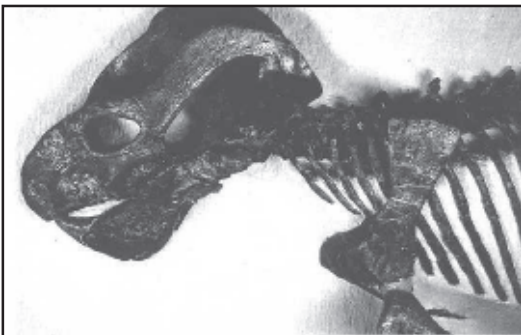


Figura 7. *Endothiodon angusticeps*, un dicinodonto (reptil mamiferoide primitivo). Pérmico Superior (247 millones de años). Africa del Sur. Las unión en mandibulares de esta especie se ajustan al viejo patrón reptiliano. Aquí se presenta un hueso en el oído medio.

por dos huesos: el “dentario” de la mandíbula y el “escamoso” del cráneo. En el cráneo reptiliano, esta articulación está formada por los huesos “cuadrado” y “articular”. Algunos de los fósiles de África del Sur muestran actualmente una doble articulación de la mandíbula: tanto el viejo cuadrado-articular reptiliano, como también el contacto dentario-escamoso mamiferoide recién evolucionado. Posteriormente, cuando el

dentario-escamoso se convirtió en la única unión en los mamíferos verdaderos, el cuadrado y el articular se transformaron en el yunque y, el martillo, huesos diminutos que, junto con el estribo ya presente en los reptiles, forman los tres huesos característicos del oído medio de los mamíferos. El registro fósil no conserva los detalles de la transformación de la unión mandibular a los huesos del oído medio- ¡pero la transición se lleva a cabo aún en el desarrollo embriológico de cada uno de los mamíferos vivientes!

Archaeopteryx, la primera ave que se conoce, es también el mejor ejemplo de una transición anatómica entre grupos mayores: en este caso, los reptiles terrestres (específicamente los dinosaurios) y las aves modernas. Únicamente se han recuperado cinco especímenes del Jurásico medio, todos ellos de la caliza “Solnhofen” de Bavaria (Sur de Alemania) (figura 9).



Figura 8. Cráneo de una especie no identificada de un tritilodonto, un reptil mamíferoide avanzado. Triásico (210 millones de años). Monument Valley, Arizona, USA. El de los tritilodontos fue un grupo que retenía los viejos elementos reptilianos de la mandíbula, pero presentando una gran expansión del hueso dentario. Aparece cerca de la transición entre las condiciones reptiliana y mamíferoide.

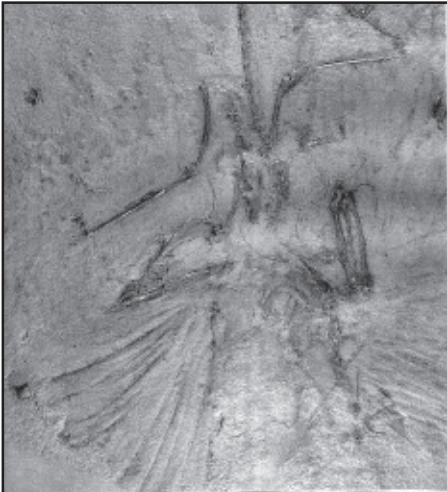


Figura 9. *Archaeopteryx lithographica*, un molde de la primera ave que se ha encontrado. Jurásico Superior (150 millones de años). Bavaria, Alemania. Esta es la famosa forma «intermedia» entre reptiles y aves verdaderas, un momento de la historia evolutiva capturado por sólo cinco especímenes conocidos hasta ahora.

Esta caliza es de un grano tan fino que la cantera fue explotada inicialmente por proveer lajas para su uso en litografía. Capaz de transmitir detalles finos del trabajo artístico a la página de impresión, la caliza Solnhofen también revela de manera bella y sorprendente, los detalles anatómicos de una era pasada: alrededor de los huesos podemos ver las finas impresiones de las plumas, el *sine qua non* de las aves.

¿Qué entendemos realmente por “intermedios” en evolución? Podemos suponer que una criatura intermedia entre un dinosaurio carnívoro bípedo y un gorrión común podría ser intermedio en todos los aspectos, pero eso no es lo que vemos: *Archaeopteryx* tiene algunas características avanzadas de ave y algunas retenciones primitivas.

vas (características anatómicas que tomó de sus ancestros reptilianos). Tiene las alas y las plumas de una ave, pero la cara y la cola de un dinosaurio carnívoro. Es una mezcla de características reptilianas y de ave. De acuerdo a la monografía hecha en los años 50 por Sir Gavin deBeer, famoso embriólogo convertido temporalmente en paleontólogo, *Archaeopteryx* es un mosaico, más que una combinación.

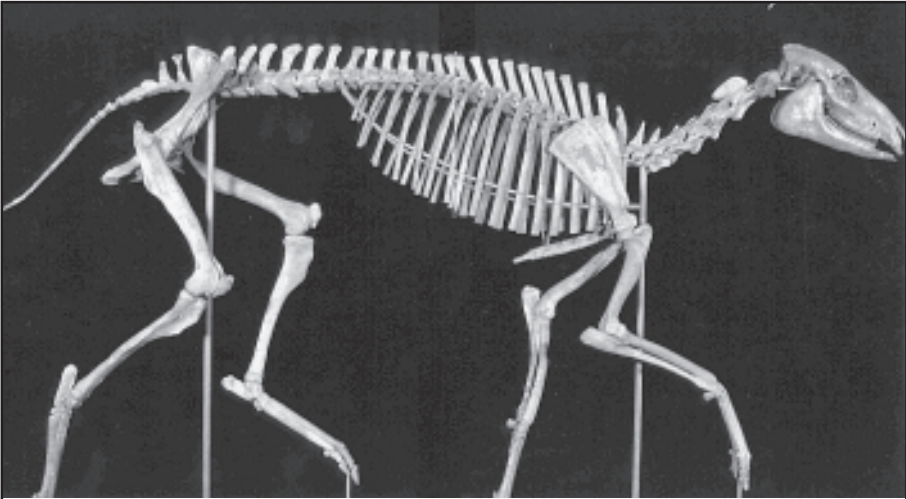


Figura 10. *Mesohippus bairdii*, una especie de acbollo primitivo. Oligoceno (30 millones de años). Dakota del Sur. Aún cuando gran parte de la evolución del caballo tuvo lugar en América del Norte, los primeros estudios sobre los parientes fósiles de los caballos en Europa estuvieron entre los primeros que aplicaron los principios Darwinianos en la interpretación del registro fósil.

La teoría darwiniana básica de la adaptación del organismo al ambiente mediante la selección natural permanece intacta. Pero el esquema original, que predice cambios a gran escala por la simple acumulación de pequeños cambios a través de largos periodos de tiempo, evidentemente no funciona (figuras 10, 11 y 12). Simpson comprendió que el registro fósil no concuerda con este esquema simple: las tasas evolutivas no son constantes. Pero el registro fósil tiene más que decirnos acerca de las circunstancias que rodean a los cambios adaptativos mayores, otro de los elementos clave en la secuencia de la historia de la vida, el cual es crucial para comprender cómo ocurren las transformaciones adaptativas mayores en el proceso evolutivo.

El modelo macroevolutivo

La naturaleza en verdad detesta tener algún vacío. Los paleontólogos evolutivos de la era moderna están convencidos de que este viejo axioma es tan

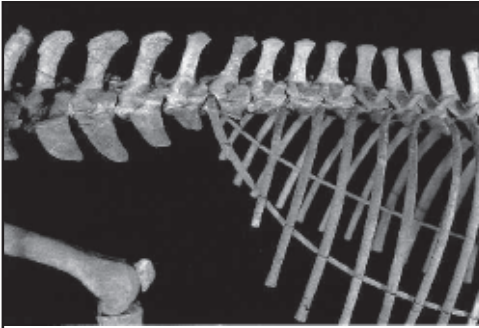


Figura 11. *Mesohippus bairdii*, otra vista del mismo ejemplar de la figura anterior. A primera vista, los cambios evolutivos en el tamaño relativo del cuerpo, en el número de dedos del pie, y en la conformación de los dientes, muestran haber sido graduales y progresivos en la evolución del caballo. Sin embargo, George Simpson señaló que la evolución del caballo no fue simplemente cuestión de la modificación de los rasgos dentro de un solo linaje, por el contrario, involucró una diversificación continua de diferentes especies, desde el Eoceno hasta tiempos modernos.

verdadero para el proceso evolutivo como lo es para otras esferas de fenómenos naturales. A una escala más pequeña, si existe la variación requerida, la selección natural podrá modificar rápidamente la característica del organismo para competir en condiciones de ligera alteración. En la escala ecológica, si se abren nuevos hábitats, los organismos podrán arribar rápidamente y comenzar a tomar ventaja de la nueva oportunidad. Las islas volcánicas son ejemplos maravillosos: cuando Krakatoa, entre Java y Sumatra, hizo erupción explosivamente en 1883, todas sus criaturas vivientes fueron destruidas. Pero las plantas y, poco más tarde un variado

conjunto de animales, reaparecieron rápidamente, provenientes de las islas vecinas más grandes. Surtsey, una isla que emergió en el Atlántico lejos de la costa de Islandia en 1966, fue poblada igual de rápido.

Comúnmente ocurren patrones similares en la macroevolución. Y en esto radica una clave importante para comprender la dinámica de la historia de la vida. El registro fósil proclama la generalización de que, cuando se presentan oportunidades y *no existen especies allí (o sólo muy pocas) que sean capaces de aprovecharlas*, aparecerán nuevas especies que pueden tomar ventaja, especies cuyos organismos pueden existir y reproducirse bajo las nuevas circunstancias. Cuando las grandes áreas se abren, la evolución resulta exuberante. Y es entonces que las transformaciones a gran escala tienen lugar.

Dos tipos de circunstancias representan territorios evolutivos vírgenes que con frecuencia son seguidos de manera rápida por cambios evolutivos



Figura 12. *Mesohippus bairdii*, acercamiento del mismo ejemplar de la figura anterior. Simpson utilizó la evolución del caballo como un ejemplo de su idea de «evolución cuántica», en donde el cambio de ramoneadores a apacentadores fue considerado muy rápido, un recurso de «todo o nada» en efectos adaptativos.

mayores. Uno es simplemente la confrontación inicial de los sistemas vivientes, en hábitats enteramente nuevos. En otras ocasiones, los linajes individuales penetran a ambientes previamente ocupados por otros habitantes. Las aves y los insectos (sin mencionar a los ya extintos reptiles voladores del Mesozoico: los pterosaurios) habían estado volando largo tiempo antes que los murciélagos. De igual manera, grupos diferentes de reptiles marinos (plesiosaurios e ictiosaurios) ya habían regresado al mar, evolucionando a partir de ancestros terrestres, mucho tiempo antes de que las ballenas se adaptaran a este medio.

Estos son casos aislados. Lo que ocurre cuando regiones nuevas se abren por primera vez es algo enteramente novedoso. Tales eventos en la historia de la vida están registrados en algunas de las rocas más antiguas. Dos episodios fueron especialmente críticos en relación a la evolución de las plantas y de los animales multicelulares: el primero fue la radiación rápida de la vida animal compleja cerca de la base de lo que llamamos el periodo Cámbrico, hace unos 570 millones de años; el segundo fue la invasión silúrica de la tierra por muchos linajes diferentes, iniciando con la evolución de las plantas superiores, pero incluyendo diferentes linajes de artrópodos (insectos, arañas y demás parientes), moluscos, gusanos anélidos y, por supuesto, vertebrados.

El primer medio para sustentar a la vida fue, con seguridad, el agua: los

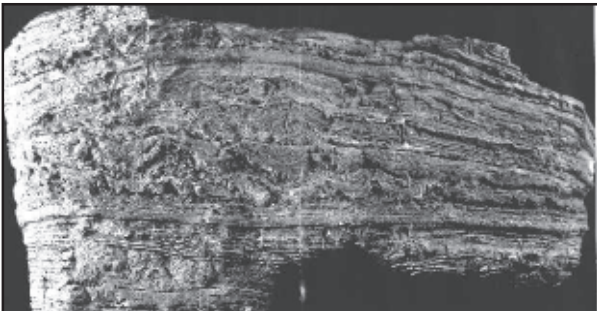


Figura 13. Forma no identificada de un estromatolito, una alga verde-azul litificada. Precámbrico (1.5 millones de años) Death Valley, USA. Las bacterias fueron las primeras, y durante casi 2 mil millones de años, las únicas formas de vida en la Tierra. Los estromatolitos se están formando aún en Shark Bay, Australia.

mares antiguos que habían cubierto la mayor parte de la superficie terrestre durante millones de años. La evolución de todos los phyla mayores tuvo lugar por debajo de la zona de oleaje. Los fósiles de estas criaturas antiguas nos muestran que los procesos macroevolutivos fueron establecidos muy rápidamente en la historia de la vida (figura 13).

Los fósiles más antiguos, bacterias sencillas, tienen casi 3.5 mil millones de años de antigüedad. Durante los primeros dos mil millones de años de la vida, las bacterias parecen haber sido la única forma de vida, aunque algunas de estas formas “procariontes” unicelulares crecieron próximas entre sí, formando capas que se acumularon una sobre otra hasta construir grandes montículos en forma de col sobre el piso marino (figura 14). Los organismos

unicelulares complejos (“eucariontes”) aparecen en rocas que han sido fechadas en 1.3 mil millones de años. Las células eucariontes se encuentran absolutamente en todas las formas de vida *excepto* en las bacterias: las algas y las amibas son eucariontes unicelulares. Pero las plantas, los animales, y aún los hongos son organismos multicelulares con el mismo plan celular básico eucarionte de una modesta amiba unicelular. En el lapso entre la primera aparición de procariontes y la llegada de eucariontes, unos dos mil millones de años más tarde, la evidencia geoquímica sugiere que la atmósfera de la Tierra había ganado el suficiente oxígeno (por expulsión de gases de los volcanes, así como por las actividades fotosintéticas de algunos de los primeros procariontes) para cambiar de un medio reductor a uno oxidante. La inmensa mayoría de las criaturas modernas dependen directamente del oxígeno para la base de sus actividades fisiológicas.

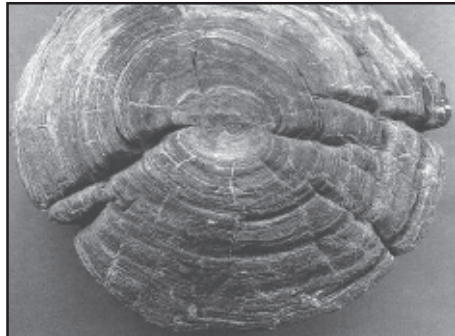


Figura 14. *Cryotozoon*, un estromatolito. Cámbrico Superior (515 millones de años). Saratoga springs, New York. USA. Este estromatolito fue formado después del advenimiento de las formas de vida multicelulares.

Tenemos un registro escaso de las condiciones terrestres en las áreas expuestas a la atmósfera precámbrica. Pero sabemos que la vida surgió en el mar y que estuvo confinada enteramente por millones de años a los hábitats acuáticos. Al menos 600 millones de años después de que la vida con células complejas había aparecido, la vida continuó estando restringida a pequeños organismos eucariontes y procariontes acuáticos.

En rocas que se formaron unos 100 millones de años antes del Cámbrico, encontramos los primeros indicios indiscutibles de vida multicelular compleja. Los restos de corales de cuerpo blando y de formas similares a gusanos que se han encontrado en lugares como las

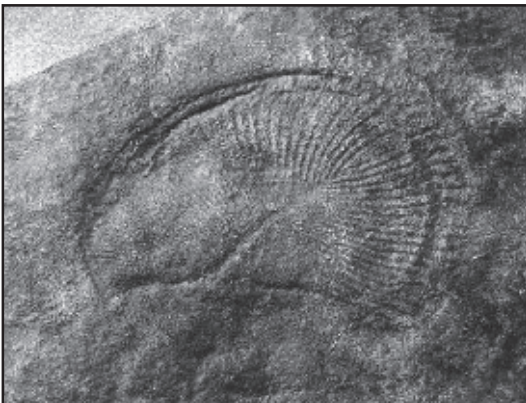


Figura 15. *Dickinsonia sp.*, Un metazoario con forma de gusano. Precámbrico Superior (600 millones de años). Ediacara. Australia. Una extensa fauna de animales de cuerpo blando de afinidades evolutivas controvertidas se encuentra en las rocas más jóvenes del Precámbrico.



Figura 16. Una laja de Burgess Shale con *Anomalocaris* y *Ogygopsys*. *Anomalocaris* es un tipo de artrópodo extinto y *Ogygopsys* es un trilobite. Cámbrico Medio (530 millones de años). Columbia Británica, Canadá. Burgess Shale representa una ventana hacia la diversidad de la historia temprana de la vida, preservando una colección espectacular de organismos de cuerpo blando con estructuras delicadas.

colinas de Ediacara, en Australia, registran la fase más antigua de la historia de los metazoarios (animales complejos) que se conocen. Que ellos hayan sido los precursores de los trilobites, de los braquiópodos y de otros linajes que aparecen abruptamente en la base del Cámbrico, es un tema que actualmente se está discutiendo entre los paleontólogos (figura 15).

En años recientes, los estudios de campo cuidadosos han revelado una abundancia de pequeños fósiles de conchas justo por debajo de la base del Cámbrico, además de los rastros y pistas de criaturas de cuerpos grandes, entre ellos indudablemente los trilobites primitivos (figura 16). Entonces, al inicio del periodo Cámbrico, dentro de un lapso de 10 millones de años (relativamente rápido), aparecieron todos los grandes grupos de vida animal compleja -todos los phyla-. Diez millones de años pueden parecer una gran extensión de tiempo, pero hay que considerar que llevó casi 3 mil millones de años para que la vida tuviera sus primeros indicios en el registro fósil. Y hay que considerar también que, hasta donde sabemos actualmente, ningún otro phyla animal nuevo se ha originado desde el Cámbrico Temprano (figura 17).

De aquí en adelante encontramos un patrón familiar, en una escala verdaderamente grande: casi súbitamente, el espectro total de vida invertebrada incluyendo esponjas, braquiópodos, artrópodos (trilobites, quelicerados y crustáceos), moluscos, además de cordados sin columna vertebral del mismo phylum de los vertebrados, entró en escena en este mundo. Para el final del Cámbrico, tenemos registros de todos los grandes grupos de invertebrados de concha dura y ciertas evidencias de que los vertebrados habían aparecido también (pensemos que los fósiles de peces definidos más antiguos son del Ordovícico medio) (figura 18). ¿Qué pudo



Figura 17. *Conularia crawfordsvillensis*, un fósil exquisito de afinidades zoológicas inciertas. Misisípico Inferior (340 millones de años). New Providence, Indiana. La mayoría de los fósiles de relaciones evolutivas enigmáticas provienen de la parte más temprana del registro estratigráfico; esta especie es un sobreviviente tardío de un linaje conocido desde el Cámbrico.

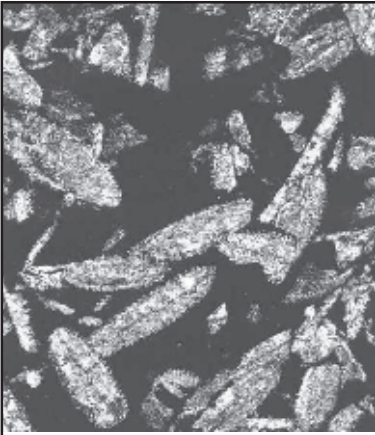


Figura 18. *Phylograptus* sp., un graptolito del Ordóvico Inferior (500 millones de años), Idaho, USA. Organismos flotadores de los mares antiguos, los graptolitos son parientes extintos de los hemicordados, por lo que están relacionados con los cordados, incluyéndonos a nosotros mismos.

haber causado tal proliferación? ¿Por qué ocurrió esto en el punto que hemos llamado retrospectivamente la “base del Cámbrico? La sospecha recae en la continua elevación del oxígeno atmosférico hasta un punto en donde esta sustancia vital llega a un nivel crítico de saturación en el agua del mar, lo bastante alta para permitir por primera vez las actividades metabólicas de animales grandes y complejos. La fuerza expansiva del oxígeno en el agua pasó un umbral crítico, creando un ambiente explotable, y la evolución produjo una respuesta inmediata.

La oportunidad llama a la puerta, la puerta se abre y la vida prolifera en formas que nunca antes habían existido. Algo similar comenzó a ocurrir cuando la vida invadió el ambiente terrestre, hace poco más de 400 millones de años, durante el periodo Silúrico. Primero, las plantas primitivas establecieron

una cabeza de playa ecológica. Fueron seguidas rápidamente por los primeros insectos y otros artrópodos terrestres, incluyendo un conjunto de criaturas semejantes a las arañas. En el Devónico medio, hace alrededor de 385 millones de años, existieron muchas formas de vida vegetal compleja. Realmente ya habían aparecido los primeros bosques, aunque de helechos arborescentes. Los peces crossopterigios, con sus aletas lobuladas y pulmones que no se habían convertido en vejigas natatorias (como ocurrió en sus parientes más cercanos, los actinopterigios, el grupo principal de peces que tenemos actualmente) estaban adaptados para incursionar en forma prolongada sobre la tierra. Pronto dieron lugar a los primeros anfibios.

Pero las explosiones del Cámbrico y del Silúrico fueron circunstancias excepcionales. La mayoría de la historia evolutiva de los linajes no incluye penetrar hacia regiones ecológicas previamente desocupadas. Es relativamente fácil profundizar sobre cómo las formas vivientes, una vez resueltos los problemas fisiológicos (como la disponibilidad insuficiente de oxígeno, o el problema planteado para los organismos acuáticos para condiciones externas en tierra seca), pudieron proliferar en una amplia variedad de nichos. Pero esta no puede ser la historia entera de la macroevolución: tuvo que haber habido mucha historia evolutiva y también muchos cambios adaptativos a través del tiempo

que no vinieron como una invasión simple de regímenes ecológicos totalmente nuevos. ¿Qué ocurrió realmente una vez que los ecosistemas se habían establecido completamente?, ¿Y cómo entra en los procesos macroevolutivos el destino de los ecosistemas? (figura 19).

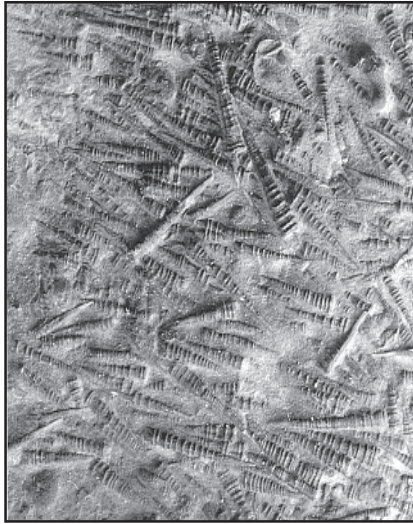


Figura 19. *Tentaculites gyracanthus*, otro organismo fósil de afinidades zoológicas inciertas. Devónico Medio (405 millones de años). Near Albany, Nueva York. Los paleontólogos buscan continuamente mejores ejemplares, y aplican una amplia variedad de medidas analíticas para determinar las relaciones evolutivas de grupos tempranos; *Tentaculites* y sus parientes continúan siendo un misterio.

La extinción y la macroevolución

En los últimos años, hemos cambiado radicalmente nuestra visión de los dinosaurios. Más paleontólogos que nunca están trabajando incansablemente tanto en el campo como en el laboratorio, aprendiendo más y más acerca de estos símbolos de la vida antigua. Por ahora, todos están de acuerdo en que los dinosaurios aparecieron en el Triásico Superior y que, después de 150 millones de años, desaparecieron a finales del Cretácico, durante los eventos de extinciones masivas más famosas del pasado (figura 20).



Figura 20. *Velociraptor mongoliensis*, un dinosaurio carnívoro. Cretácico Superior (90 millones de años). Flaming Cliffs, Mongolia. No todos los dinosaurios fueron grandes como lo demuestra claramente el cráneo de este pequeño carnívoro.

Los dinosaurios fueron los principales animales que constituyeron los ecosistemas terrestres del Mesozoico. Entre ellos, los herbívoros eran de todos tamaños; algunos vivieron en manadas y pudieron haber migrado con las estaciones. Hubo carnívoros grandes y pequeños. Podemos pensar que muchas comunidades de dinosaurios de el Mesozoico (figura 21) pudieron presen-

tar la misma complejidad ecológica que una comunidad actual de mamíferos tropicales, como las de el este de África.

Cuando el astuto King Kong lucha en el cine contra el atolondrado, si bien fuerte y feroz Godzilla, él depende de su cerebro para combatir a una musculatura superior. Su combate es una versión ficticia de la interpretación de la extinción de los dinosaurios que prevalecía hasta hace poco: los dinosaurios fueron ampliamente desplazados por los mamíferos recién evolucionados. Su momento había llegado, y ellos no pudieron competir por mucho tiempo con sus contrincantes, los hábiles mamíferos. Los mamíferos tomaron el poder, después de dejar fuera de la jugada a sus rivales, y el resto, como dicen, es historia.

De hecho, esta visión particular está tan muerta como los dinosaurios. Los dinosaurios fueron activos, hábiles y ecológicamente bien diversificados. Sufrieron muchos reveses durante el curso de su existencia, siempre regresando una y otra vez hasta que finalmente declinaron al término del Cretácico. Mientras tanto, los mamíferos habían permanecido un lapso similar al de los dinosaurios: como lo demuestra el

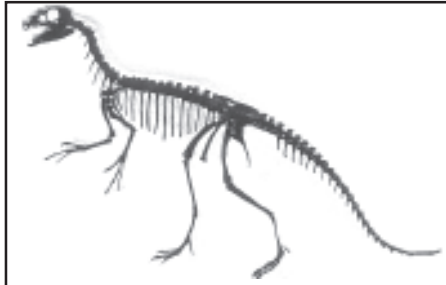


Figura 21. *Ornitholestes hermanni*, un dinosaurio carnívoro. Jurásico Superior (150 millones de años). Como Bluff, Wyoming. Sin la eventual extinción de los dinosaurios, los mamíferos no podrían haber sido capaces de diversificarse y presentar a sus propios actores en el escenario ecológico de la vida.

registro fósil del Triásico Superior de ambos grupos. Sin embargo, los mamíferos primitivos fueron relegados a la posición de las “ratas de Mesozoico”, jugando papeles pequeños en las comunidades ecológicas dominadas por sus parientes vertebrados reptilianos (figura 22).

Figura 22. *Bulganbaatar* sp., cráneo muy raro de un mamífero primitivo del Cretácico. Cretácico Superior (90 millones de años). Flaming Cliffs, Mongolia. Los mamíferos aparecieron en el Trásico, casi al mismo tiempo que aparecieron los primeros dinosaurios. Los mamíferos permanecieron pequeños, posiblemente como miembros furtivos de los ecosistemas terrestres durante la existencia de los dinosaurios.

La verdad es que aquellos mamíferos pequeños y hábiles podían correr y escaparse entre las patas de los dinosaurios hasta que éstos sucumbieron finalmente (aunque no por una falla de ellos) durante el mayor colapso ecológico que eliminó a gran parte de las formas de vida hacia el final del Mesozoico, en el límite K-T. Los mamíferos se las arreglaron para sobrevivir, aunque también

sufrieron pérdidas durante la gran extinción masiva. Pero no fue hasta que tuvo lugar un colapso ecológico mundial y general en el que los dinosaurios fueron diezmados (al lado de muchos otros grupos de animales y plantas) que los mamíferos finalmente se enfrentaron a la vida en la Tierra *por primera vez sin dinosaurios contra quien luchar*.

Y allí está, en esencia, el significado de la extinción en la macroevolución. Momento tras momento vemos ejemplos de grupos que sobrevivieron por largos periodos de tiempo, generalmente con muchas especies diferentes (pensemos que, como hemos visto, los fósiles vivientes provienen característicamente de linajes que típicamente tienen pocas especies en cualquier momento dado del tiempo geológico). Continuamente, las especies individuales se extinguen, y otras nuevas evolucionan, pero nada importante sucede en términos de innovaciones evolutivas dentro del grupo completo. Entonces el grupo es mermado drásticamente por un episodio de extinción. Si alguno de sus miembros permanece, viene un periodo típico de proliferación, frecuentemente después de un poco de rezago: toma tiempo a la vida el recuperarse y producir por especiación a todos los actores para el nuevo escenario ecológico. Y es entonces cuando típicamente aparecen las innovaciones.

Los cefalópodos amonoideos son un ejemplo preciso de ello. Proviendo de ancestros similares a los nautiloideos en el inicio del periodo Devónico, estos parientes con concha de los calamares y de los pulpos, tuvieron una historia larga y exuberante. Al proliferar ampliamente en el Paleozoico superior, fueron muy numerosos y dejaron un registro fósil abundante que persistió a través del límite Paleozoico-Mesozoico y que aumentó a lo largo de todo el Mesozoico. Entonces, finalmente se extinguieron durante la misma serie de eventos que eliminaron a los dinosaurios. Los geólogos aman a los amonites por su registro fósil tan abundante y por su evolución generalmente rápida que permite subdividir el tiempo geológico con precisión a través del Paleozoico superior y, especialmente el Mesozoico.

Hay tres grandes grupos de amonoideos: los goniatites, los ceratites y los amonites. Difieren principalmente en

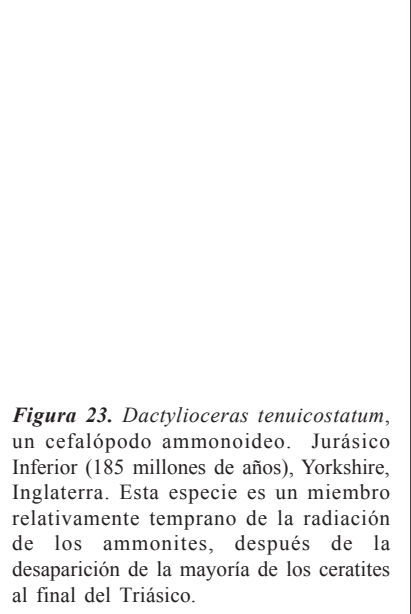


Figura 23. *Dactylioceras tenuicostatum*, un cefalópodo ammonoideo. Jurásico Inferior (185 millones de años), Yorkshire, Inglaterra. Esta especie es un miembro relativamente temprano de la radiación de los ammonites, después de la desaparición de la mayoría de los ceratites al final del Triásico.

el grado de complejidad que muestran las líneas de “suturas” de la concha. (Las suturas se formaron por la intersección de los tabiques internos con la concha externa del amonite). Los goniatites aparecieron primero y dominaron las faunas de amonoideos hasta la mayor de todas las extinciones al final del periodo Pérmico. Sólo unas pocas especies de amonoideos cruzaron el límite (figura 23). Una de ellas dio origen a la siguiente proliferación de amonoideos los ceratites, con una sutura de diseño más avanzado y complejo. Entonces ocurrió nuevamente: los ceratites se extinguieron en la gran extinción de finales del Triásico. Una vez más, unas pocas especies pudieron continuar, y entre ellas, una dio origen a los amonites avanzados que proliferaron y formaron una parte importante de la vida marina para el resto del Mesozoico.

Los actores recientemente evolucionados que se establecieron en los ecosistemas después de las grandes extinciones masivas pudieron ser (pero no siempre) los descendientes directos de sus predecesores recientemente extintos. Las aves, y no los mamíferos, descendieron de los dinosaurios después de la extinción K-T. En extinciones menores, las especies descendientes pudieron reemplazar simplemente a sus propios parientes cercanos, como parece haber sido el caso cuando la especie *Phacops* reemplazó a sus ancestros inmediatos superiores después de que los mares se secaron en el medio-oeste de Norte América en tiempos del Devónico Medio. Existen casos intermedios, en donde los sucesores ecológicos pueden ser linajes subordinados cuyas adaptaciones

necesitan reacondicionarse antes de que puedan reemplazar a sus parientes recién extintos. La evolución de los corales proporciona un buen ejemplo del reemplazamiento por parte de un linaje recién evolucionado que toman el papel ecológico de sus parientes que han sucumbido durante una extinción masiva.

Por años, se ha sabido que los corales paleozoicos se extinguieron durante la crisis Permo-Triásica. Casi in-

Figura 24. *Synaptophyllum* sp. , un coral rugoso colonial. Devónico Medio (385 millones de años). Nueva York. Aunque muchos corales rugosos del paleozoico vivieron en forma individual, algunos fueron coloniales, y casi superficialmente muy similares a los corales escleractínidos modernos.

mediatamente después, en el Triásico, reaparecieron los corales y, entre otras cosas, comenzaron una vez más su hábito como constructores de arrecifes (figura 24). Durante mucho tiempo, los expertos discutieron cómo fue que los corales rugosos pudieron haber dado origen a las especies del Triásico, que son los ancestros directos de los corales modernos, o “escleractínidos” (figura 25). Los dos grupos difieren radicalmente en el diseño anatómico interno y tienen diferentes formas minerales de carbonatos de calcio en sus tejidos esqueléticos pétreos. Sabemos que actualmente los parientes más cercanos de los corales modernos son las “anémonas”, quienes lucen similares a los corales, con la excepción de que carecen de los tejidos esqueléticos duros de los corales verdaderos. La cuestión es que los corales modernos aparecieron cuando las formas desnudas evolucionaron a esqueletos calcáreos, algo que ocurrió solo después de que sus contrapartes ecológicas del Paleozoico, los corales rugosos, se habían extinguido completamente (figura 26).

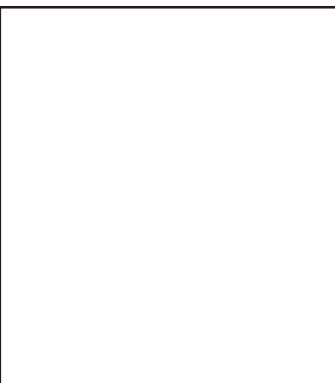


Figura 25. *Septastrea marylandica*, un coral colonial que pertenece al grupo moderno conocido como escleractínidos. Mioceno Superior (8 millones de años). Maryland. A pesar de su similitud superficial con los corales tabulados y rugosos, los escleractínidos del Mesozoico y del Cenozoico están probablemente más relacionados con las anémonas marinas modernas, las cuales carecen de estructuras esqueléticas duras.




Figura 26. *Halysites* sp., un coral colonial (“tabulado”). Silúrico Medio (425 millones de años). Clark County, Iowa. El hermoso coral “ribbon candy”, pertenece a un grupo que siempre vivió en colonias. Algunos tabulados formaron cabezas masivas que recuerdan a los corales cerebro de los mares modernos.

La extinción ofrece claramente la clase de oportunidades evolutivas que hemos visto llegar al escenario cuando los organismos invaden totalmente regiones ecológicas nuevas y no ocupadas previamente. Los cambios evolutivos mayores, ya sea si son dentro de grupos bien establecidos, o si involucran el origen de grupos con adaptaciones novedosas, ocurren casi siempre después de los principales eventos de

extinción. No son simplemente extinciones de linajes aislados: la clase de extinciones que tienen un efecto realmente mayor en la evolución subsecuente, son precisamente aquellas que cortan drásticamente a los ecosistemas a través de regiones enteras, y algunas veces aún globales. En otras palabras, las verdaderas extinciones masivas.

Macroevolución: algunos comentarios finales

Las innovaciones evolutivas significativas ocurren en proporción baja a menos que las extinciones tengan un impacto ecológico de gran magnitud. Pensemos que la vida en las comunidades ecológicas transcurre generación tras generación. Sin duda, después de cientos de años hay algún grado de cambio evolutivo dentro de la mayoría de las especies que forman parte de esos ecosistemas. No obstante (como hemos visto), las especies tienden a permanecer esencialmente iguales.

Algunas especies se extinguen con el tiempo porque presumiblemente, no pueden ubicarse más allá del hábitat reconocible cuando los cambios ambientales alteran la distribución de los hábitats aledaños. También emergen especies nuevas. Aquellas que ecológicamente son lo suficientemente distintas

Figura 27. *Antedon pinnatus*, un crinoideo sin tallo, o “lirio de mar”. Jurásico Superior (150 millones de años).Eichstätt, Bavaria, Alemania. Las tendencias evolutivas que conducen a la especialización ocurren probablemente a través de una serie de eventos de especiación, más que de la transformación direccional simple de un solo linaje.

para encontrar un sitio en dónde establecerse, sobreviven. Comúnmente, estas son especies que difieren, en algún grado perceptible, de sus especies ancestros. Este es el nivel de “equilibrio puntuado”, con especies que muestran poco o ningún cambio apreciable durante su historia. Ocasionalmente, las especies bien establecidas dan origen a especies descendientes nuevas, reproductivamente distintas. El cambio anatómico, usualmente modesto, parece estar concentrado alrededor de los eventos de especiación. Esto signi-

fica que sólo aquellos grupos reproductivamente nuevos (aquellas especies nuevas) que ecológicamente (y anatómicamente) son lo bastante distintas de sus ancestros, sobrevivirán y prosperarán lo suficiente para aparecer en primer plano en el registro fósil.

Ocasionalmente se verá (y aquí comenzamos a manejar aspectos de macroevolución) que un grupo de especies relacionadas dentro de un linaje toman una “idea” anatómica y la desarrollan a través del tiempo. Como se ha comentado en otros escritos, las especies pueden “formarse” de varias maneras dentro de los linajes que evolucionan, y las adaptaciones complejas pueden desarrollarse como resultado de una serie de especiaciones sucesivas (figura 27). Hay que recordar que en la evolución humana, el tamaño del cerebro se incrementó durante los 4 o 5 millones de años pasados, aunque el tamaño estable del mismo fue evidentemente favorable dentro de las especies individuales. Lo que vemos es una mejor sobrevivencia para las especies de cerebro mayor dentro del linaje humano a través del tiempo. Lo que nosotros no vemos es la evidencia de un incremento lento, gradual y eminentemente progresivo en el tamaño del cerebro dentro de una línea de homínido particular, avanzando regularmente desde un punto en el tiempo, hace 4 o 5 millones de años, hasta el momento actual.

Sin embargo, la mayoría de las veces, es común que suceda dentro de estos ecosistemas estables y duraderos a medida que avanza el tiempo geológico. Como hemos visto con anterioridad, los paleontólogos saben que la vida actualmente se presenta en una serie de “paquetes” distintos en la sucesión de comunidades marinas del Paleozoico. Los paquetes son apilados, uno tras otro, en el tiempo geológico. Un mar interior, cubriendo la mayor parte de un continente, se extenderá y disminuirá, manteniendo una serie de comunidades interconectadas con cientos de especies diferentes. Los hábitats y las comunidades, como hemos visto, cambian a su entorno. Pero la estructura total de la biota esta mezcla compleja de especies, permanece igual por millones de años. Como hemos visto, el fenómeno de estasis describe la historia típica de especies individuales. Debido a que la mayoría de las especies muestra estasis en un grado u otro, no es sorprendente que el aspecto general del sistema ecológico entero permanezca casi estable y “reconociéndose como el mismo”.

Durante millones de años, esto ha sido lo usual en términos ecológicos, y por lo tanto también en términos evolutivos. La estabilidad en la evolución produjo estabilidad ecológica. ¿O es el camino contrario: una estabilidad ecológica larga lleva a una estabilidad evolutiva durante largo tiempo? La ecología y la evolución están interconectadas en una trama intrincada de causas y efectos, y puede no existir una respuesta real a nuestra pregunta.

Pero imaginemos lo siguiente: supongamos que el cambio ambiental nunca alcanza un umbral. Supongamos que la mayoría de las especies son perfectamente capaces de encontrar un hábitat apropiado la mayor parte del tiempo. ¿Qué sucede entonces? El registro fósil indica que esto puede ser muy común. ¡Aquellos conjuntos de vida en el Paleozoico permanecieron en cualquier lugar de 5 a más de 10 millones de años! ¿Qué es lo que acaba con cada conjunto y marca simultáneamente el inicio del siguiente? La **extinción**: cierto, la extinción ecológica a través de la genealogía, eso es.

Esto significa que la extinción es absolutamente importante para los procesos evolutivos. (figura 28). Los eventos moderados de extinción, aquellos que comprenden a regiones relativamente pequeñas y que eliminan a pocos grupos de niveles inferiores (digamos especies y géneros), son seguidas normalmente por la evolución de nuevas especies y géneros. Estos recién llegados son la base de los ecosistemas formados recientemente y, como resultado, los nuevos ecosistemas no son totalmente diferentes a los ecosistemas anteriores (asumiendo que la naturaleza general de los hábitats es comparable a través de los límites de las extinciones).

Las extinciones mayores, inter-regionales, con su gran efecto sobre el número y tamaño de los grupos que desaparecen, tienen mayores consecuencias correspondientes a la evolución subsecuente. Los eventos de extinción que eliminan familias y órdenes enteros, grupos de rango mayor en la jerarquía linneana, son seguidos por una proliferación evolutiva e innovaciones adaptativas tales, que llegan a existir grupos enteros nuevos de un rango taxonómico comparable. Las grandes extinciones masivas determinan los cambios más sobresalientes dentro del esquema evolutivo y la complejidad de los ecosistemas posteriores.

Ahora, pensando nuevamente en los mamíferos, fue una gran fortuna que ellos estuvieran ahí cuando los dinosaurios finalmente dejaron de tener el mando de los ecosistemas terrestres. Después de una breve pausa, los mamí-

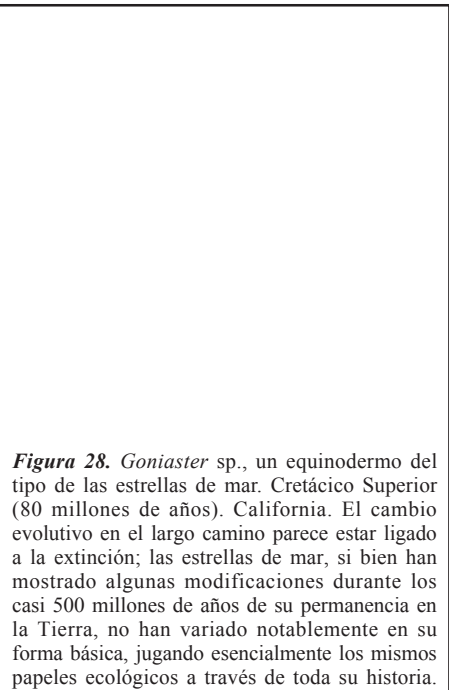


Figura 28. *Goniaster* sp., un equinodermo del tipo de las estrellas de mar. Cretácico Superior (80 millones de años). California. El cambio evolutivo en el largo camino parece estar ligado a la extinción; las estrellas de mar, si bien han mostrado algunas modificaciones durante los casi 500 millones de años de su permanencia en la Tierra, no han variado notablemente en su forma básica, jugando esencialmente los mismos papeles ecológicos a través de toda su historia.

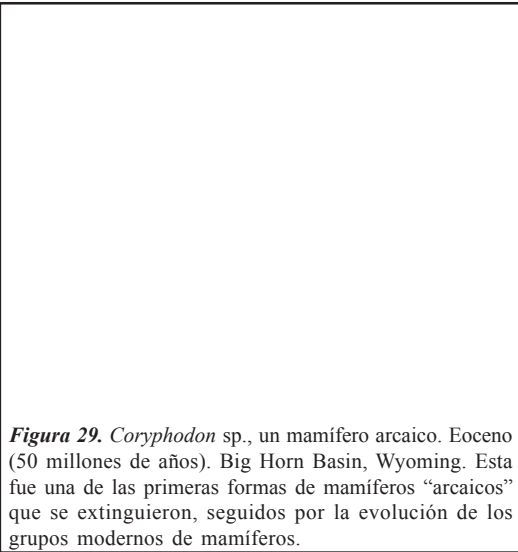


Figura 29. *Coryphodon* sp., un mamífero arcaico. Eoceno (50 millones de años). Big Horn Basin, Wyoming. Esta fue una de las primeras formas de mamíferos “arcaicos” que se extinguieron, seguidos por la evolución de los grupos modernos de mamíferos.

feros proliferaron ampliamente en un inmenso batallón de formas “arcaicas”. Muchas de éstas dejaron de vivir en el Paleoceno (la primera división del Cenozoico). Pero algunas sobrevivieron y se convirtieron rápidamente en nuestros roedores, ungulados, carnívoros, elefantes y, sí, también en nuestras ballenas y murciélagos (figura 29). Nada tan significativo en la evolución de los mamíferos ocurrió posteriormente en los 50 y tantos millones de años desde el

Eoceno. A excepción de nosotros mismos, desde luego. Los monos hábiles, entre los que nos contamos, representamos realmente un grado de innovación y en nuestra propia evolución, está la evidencia clara de que la extinción jugó un papel importante. El tiempo que manejemos la batuta, será determinante en retrospectiva (a la vista de quien revise el registro fósil) para que nosotros mismos constituyamos un caso legítimo de *macroevolución*.

Texto original en inglés, tomado de: Eldredge, N., 1991. *Fossils. The evolution and extinction of species*. Abrams, New York, pp. 164-200.

Macroevolución y Registro Fósil

Steven M. Stanley

Los últimos años se han caracterizado por una animada controversia sobre el marco temporal en que se da la evolución, la legitimidad del concepto de macroevolución y la historia de estas y otras cuestiones relacionadas. En el centro del debate se encuentra la llamada evolución puntuada o intermitente que he definido como la aseveración de que la mayor parte de la evolución está asociada con la especiación que se lleva a cabo en las poblaciones periféricas (Stanley, 1979, p. 16). El modelo gradualista tradicional, por el contrario, postula que la mayor parte de la evolución ocurre dentro de especies ya establecidas. Lo que se conoce del registro fósil, en lugar de documentar importantes transiciones implícitas en la evolución gradual, se caracteriza por poseer un aspecto claramente puntualista. En 1859 Darwin, defendiendo sus ideas gradualistas, aseveró que el registro fósil era imperfecto y tal idea se mantuvo vigente durante los siguientes 100 años hasta que los trabajos de Eldredge (1971) y Eldredge y Gould (1972) enfocaron la atención de los evolucionistas hacia el modelo del equilibrio puntuado dada su mayor compatibilidad con los conceptos biológicos de especiación no tradicionales, conceptos a los que Dobzhansky (1972) se refirió, al hablar de la lenta divergencia de las nuevas especies a partir de formas ancestrales, como el “*mecanismo usual y ortodoxo*”. Antes de Dobzhansky, Huxley escribió en el mismo sentido “*La formación de especies constituye un aspecto de la evolución; sin embargo una gran parte de ella es en cierto sentido un accidente, un lujo biológico sin relación con las principales tendencias y la continuidad del proceso evolutivo*”.

En realidad ha sido Mayr (1954, 1963, 1970) quien desde mediados de siglo argumentó mas fuertemente a favor de la importancia de la rapidez de los eventos de especiación. Mayr (1954) sugirió que la súbita aparición de novedades evolutivas en el registro fósil es resultado de rápidos cambios en áreas locales.

La rápida transformación de especies enteras después de largos períodos

de estasis es una alternativa, a la rápida especiación divergente y en este trabajo también examinaré dicha alternativa que en parte puede ser incluida dentro del modelo puntuado.

Mi interés en el modelo puntuado fue estimulado por las aseveraciones de antiguos investigadores que pensaron que el testimonio del registro fósil era ambiguo, creyendo que el estudio de los datos fósiles podría resolver el asunto, propuse análisis formales que resultaron favorables al modelo puntuado (Stanley, 1975). Las pruebas más importantes se desarrollaron posteriormente en una contribución (Stanley, 1979) acerca de la gran longevidad de las especies en el registro fósil. Este análisis se etiquetó como la prueba de la radiación adaptativa dado que su conclusión fue que durante un evento típico de radiación adaptativa, las principales transiciones evolutivas se dan durante intervalos geológicos muy breves en comparación a los intervalos en que suelen existir las especies sin sufrir cambios. Las especies establecidas evolucionan tan lentamente que las principales transiciones entre géneros y taxa superiores deben haber ocurrido rápidamente dentro de pequeñas poblaciones que no dejaron un registro fósil legible. En la presente contribución describiré las nuevas evidencias que refuerzan el veredicto de la prueba de la radiación adaptativa en favor del modelo puntuado.

Los Datos Fósiles y la Estabilidad de las Especies

La evidencia fósil fundamental en favor del modelo puntuado es el hecho de que la evolución filética es normalmente demasiado lenta. La evolución filética es la transformación evolutiva de una especie completa (Simpson, 1953 p. 384). Desafortunadamente, Templeton (1980) aplicó una definición diferente a la palabra “filético” y consecuentemente se interpretaron mal varios de los puntos fundamentales de mi trabajo sobre macroevolución (Stanley, 1979). Algunos científicos se han negado a aceptar el uso de la longevidad de las especies para medir tasas de evolución filética, dado que sólo es posible delimitar subjetivamente a las especies fósiles y por ello las mediciones directas de cambio morfológico han sido preferidas para el estudio de las velocidades o tiempos de evolución (Maynard Smith, 1981). Por el contrario, puedo argumentar que en la actualidad los análisis taxonómicos ofrecen un claro y excelente esquema de cómo trabaja la evolución. Los datos morfológicos pueden ser utilizados, pero solo por medio de una árdua labor y con escasos ejemplos. Por el contrario, las longevidades mínimas pueden ser determinadas para cientos de especies fósiles. El concepto de especies puede variar entre diferentes investigadores, pero existe un solo punto crítico: los fósiles asignados a una sola especie por *cualquier* investigador presentan extremadamente poca variación en relación al grado de cambio asociado con la evolución de un nuevo orden, familia o género.

Nuestra inevitable incapacidad para reconocer especies hermanas en el registro fósil no tiene relación con lo adecuado o no del registro fósil para probar el modelo gradualista. Un segmento de filogenia que comprenda a varias especies idénticas y que persista con pocos cambios por largos intervalos de tiempo, atestigua la estasis evolutiva, al igual que un linaje simple que sobrevive por largos periodos con pocos cambios.

El temor a que el material esquelético fosilizado no refleje diferencias específicas o de mayor jerarquía (Templeton, 1980) es también infundado. Los argumentos puntuacionales basados en la longevidad de las especies (Stanley, 1979) mencionan taxa en los que se ha demostrado que los rasgos osteológicos o dentarios son diagnósticos en la identificación de especies vivientes (peces dulceacuícolas y mamíferos terrestres) o para los cuales la morfología esquelética sirve como base principal para reconocer especies recientes (bivalvos marinos, gasterópodos, equinoideos y foraminíferos).

Consideremos, por ejemplo, a las especies vivientes de equinoideos para las que Mortenson (1925-1951) elaboró una clara diagnosis que se basa principalmente en la morfología esquelética y que se ha utilizado por más de tres décadas sólo con ligeros cambios y sin controversias ni críticas. De este ejemplo podemos decir que: (1) las especies de equinoideos son reconocibles; (2) la testa o esqueleto sirve para definir las especies vivientes con confiabilidad; (3) la testa de los equinoideos fósiles se encuentra bien preservada; Kier (1974) estima que la mitad de todas las especies de equinoideos fósiles de los pasados 65 millones de años ya han sido descritas; (4) podemos fácilmente ver que en promedio las especies del Cenozoico Tardío perduraron dos millones de años o más (Stanley, 1979); (5) existe una buena evidencia de que grupos de equinoideos nuevos e inusuales han evolucionado durante intervalos de tiempo sumamente breves (Kier, 1981), por ejemplo la evolución de los equinoideos irregulares se dio durante la última parte del Hettangiano o durante el Sinemuriano temprano (un intervalo de sólo 3 millones de años); el Orden Clypeasteroidea (galletas de mar) evolucionó a partir de ancestros con formas muy diferentes en menos de 10 millones de años; y las formas sumamente especializadas de los equinoideos llamados "sand dollars" evolucionaron a partir de los clypeasteroideos primitivos en menos de 10 millones de años (en todos estos ejemplos, los intervalos representan el tiempo máximo en que se dio la transición).

No podemos estimar la longevidad de las especies de ciertos taxa (dinosaurios por ejemplo, que tienen un registro relativamente pobre, o los anfibios, cuyo esqueleto brinda información que puede no ser confiable para identificaciones específicas). Las limitaciones del registro fósil de tales taxa no deben ser utilizadas para generalizar la existencia de errores en los análisis a nivel de especies.

Entre los grupos de vertebrados, los mamíferos suelen ser los más útiles. Su registro fósil es bastante completo y sus molares, que sirven en gran medida como base para definir muchas especies fósiles, son sumamente útiles en estudios evolutivos. Los patrones dentales sirven como criterio suficiente para reconocer a muchas subespecies vivientes de mamíferos (Corbet, 1964) y sin lugar a dudas dos géneros no pueden ser confundidos por sus dientes. Esto significa que no ocurre una transición adaptativa que se pueda medir dentro de los mamíferos (no a nivel de género) sin una alteración substancial de la morfología dental. Más adelante en esta sección revisaré nuevas evidencias sobre la duración de las especies de mamíferos, que apoyan fuertemente al puntualismo evolutivo.

Un segundo nivel en el que los datos del registro fósil se relacionan con la discusión sobre la evolución puntual, se da con el debate acerca de que los puntualistas tendemos a ver solo estasis en el registro, reconociendo especies de larga duración por el hallazgo de dos poblaciones morfológicamente muy similares pero separadas por largos periodos de tiempo, equivocándonos al reconocer la relación filética entre dos poblaciones totalmente diferentes separadas por una brecha similar (Levington y Simon, 1980). Este argumento asume que la totalidad del registro fósil es imperfecto y que invariablemente debemos seguir el juego taxonómico de conectar puntos discontinuos (especies) en donde muchas líneas de descendencia son desconocidas. Mi análisis sobre la longevidad de cronoespecies de mamíferos pleistocénicos de Europa (Stanley, 1978, 1979) fue diseñado para eliminar este gran problema. En este ejemplo, el registro fósil es sumamente claro en el sentido de que el 85% de las especies vivientes de mamíferos europeos se encuentran como fósiles en depósitos pleistocénicos (muchas de las especies restantes son aparentemente inmigrantes recientes en Europa). Esto significa que podemos trazar la historia de casi todas las especies vivientes hasta el Pleistoceno, logrando un análisis detallado de sobrevivencia (Stanley, 1978, 1979), aún sin el cual las conclusiones generales se mantienen: algunas especies indican una aparente divergencia entre poblaciones que pueden señalarse como cronoespecies diferentes.

Un segmento del registro de los mamíferos que es de una calidad suprema se encuentra en la Cuenca de Big Horn, en Wyoming, del Eoceno Tardío. Aquí muchos linajes pueden ser analizados a través de cientos de metros que componen a la secuencia estratigráfica. Schankler (1980) ha mostrado que las especies encontradas poseen una longevidad mucho mayor de lo que se pensaba. Adicionalmente, las especies que una vez se creía se sustituían gradualmente en el tiempo (Gingerich, 1974, 1976; Gingerich and Simmons, 1977), en este afloramiento se encuentran juntas en los mismos niveles estratigráficos (Bakker

and Schankler, en prensa). El análisis detallado efectuado por Schankler, en tan sólo una parte pequeña de la cuenca de Big Horn, ha permitido conocer los alcances estratigráficos de las especies que se enlistan en la Figura 1, donde se muestran los alcances estratigráficos de 69 linajes, todos ellos con un buen registro fósil dentro del intervalo de dos millones de años que abarca la hemerizona de *Haplomytus-Ectocion*. La continuidad de los registros para los linajes está indicado por un intervalo de muestreo de cada diez metros, marcado por barras en el diagrama, y que en promedio representan de 40 000 a 70 000 años. Este trabajo representa al conjunto de linajes fósiles mejor documentado y es una muestra sin desviaciones. En ella no se aplica el escepticismo de Levington y Simon (1980). Cualquiera de los linajes bien documentados debería exhibir cambios evolutivos significativos para el lapso de tiempo representado, pero ninguno lo hace. Los datos de Schankler representan colectas de solo una sección compuesta local. Las longevidades dentro de la Cuenca de Big Horn debieron ser mucho mayores y mucho más aún a través del rango completo de distribución geográfica de las especies. Además, 69 linajes representan una muestra muy grande que prueba cómo ha sido el proceso evolutivo que origina a las especies de mamíferos. Los linajes deben comprender un gran porcentaje de los mamíferos presentes en Norteamérica durante el Eoceno Temprano.

La longevidad de las especies no puede ser evaluada en un vacío temporal. El que la frecuencia de duración de dos o tres millones de años para las especies de mamíferos sea lo común, genera confusión cuando se reconoce que durante el Eoceno Temprano, lapso de tiempo que enmarca a la Figura 1, en el resto del mundo se dieron muchas transiciones evolutivas muy importantes. El Eoceno Temprano cae en el intervalo del Cenozoico temprano en que se da la radiación de los mamíferos modernos. Romer (1969) enlista 23 nuevas familias que aparecen durante el Eoceno Temprano. Con el origen de cerca de 900 géneros (Walker, 1975) y con una longevidad promedio de 8 millones de años para los géneros de mamíferos cenozoicos (Van Valen, 1973), podemos estar seguros que varios cientos de géneros de mamíferos evolucionaron durante el tiempo que abarca el Eoceno Temprano.

Observar que las especies establecidas de mamíferos sobrevivieron durante todo el Eoceno Temprano cuando 23 familias distintas y cientos de géneros están evolucionando, me hace ver que no existe defensa para el gradualismo. Las principales transformaciones evolutivas que ocurrieron durante el Eoceno Temprano deben haberse concentrado en breves episodios de cambio rápido. Irónicamente, dos de las especies de larga duración que aparecen en la Figura 1 pertenecen a *Hyracotherium* (popularmente conocido como *Eohippus*)

Figura 1. Se trata de sesenta y nueve linajes de mamíferos documentados en la parte central de la cuenca Big Horn. El intervalo de tiempo representado coincide aproximadamente con el Eoceno. Temprano cuando muchos taxa superiores nuevos de mamíferos evolucionaron. Las barras horizontales representan alcances locales de especies. Las líneas verticales indican la presencia conocida de las especies. La incertidumbre en la escala del tiempo está indicada por la porción rota de la barra en la parte alta del diagrama. Los linajes representados son aquellos que se han encontrado en esta localidad con dos o más muestras y cuya primera aparición es en la Zona de Rangio de *Haplomylus-Ectocion*. La flecha en el comienzo y final de un rango estratigráfico indica que se conocen registros anteriores o posteriores de las especies en otras áreas. (A partir de Schankler, 1980 y con modificaciones menores, como la de R. T. Baker).

el género conocido más antiguo de équidos. Aquellos que en el pasado contemplaron la formación del caballo moderno por medio una evolución gradual, utilizando a este género como la base del linaje, deben ahora enfrentarse al hecho de que al menos dos especies de *Hyracotherium* persistieron por varios millones de años sin ningún cambio apreciable.

Mi análisis del registro menos continuo de los mamíferos pleistocénicos de Europa, descrito antes, se basó en la cauta suposición de que todas las transformaciones específicas que se cree han ocurrido, son reales. La notoria longevidad de las especies encontradas en los depósitos de la cuenca de Big Horn, donde el registro fósil es casi continuo, sugiere que la evolución filética es considerablemente mas lenta que la indicada por mi conservador, pero intencional, análisis para el Pleistoceno.

Es notable que la evidencia de la gran estabilidad de las especies de *Hyracotherium*, se complementa, en el otro extremo de la filogenia de los équidos, por los datos que muestran que diez especies de caballos vivieron a través de todo o casi todo, el Pleistoceno, teniendo una duración de por lo menos dos millones de años. Estas especies fueron *Hipparion lybycum*, *Equus capensis*, *E. grevyi*, *E. burchelli*, y *E. quagga* en Africa, (Churcher y Richardson, 1978), *Equus calobatus*, *E. tau*, *E. scotti* y *E. conversidens* en Norteamérica (Kurtén y Anderson, 1980), y *E. hydruntinus* en Europa (Kurtén, 1968).

Es de gran interés el hecho de que el patrón puntuado de la evolución de los mamíferos se amolda a la filogenia humana en particular. Las especies de homínidos se han sobrelapado en el tiempo y han sobrevivido por largos periodos (Stanley 1978). En particular *Homo erectus*, una especie ancestral directa o indirectamente de la nuestra, sobrevivió por mas de un millón de años como una forma distintiva. Rightmire (1981) ha demostrado que no existen bases estadísticas para apreciar el cambio morfológico de *Homo erectus* que se debió dar en el intervalo pasado de hace 1.5 a 0.2 millones de años. Esta y otras evidencias no fueron incluidas en el reporte de Cronin y colaboradores (1981) que clama por un patrón gradual para la evolución humana.

Se ha demostrado que para muchos taxa de invertebrados marinos, como bivalvos, gasterópodos y foraminíferos, la longevidad media de las especies se aproxima o excede a los diez millones de años (Stanley, 1979). En la vasta región Indo-Pacífica, la duración es especialmente prolongada. Los abundantes datos de Ladd (1966, 1972, 1977) indican que más de un tercio de las especies de gasterópodos marinos que vivieron hace 18 millones años en la parte oeste de esa región, ¡aún sobreviven!

Desde la publicación de una serie de datos que documentan la estabilidad

de especies establecidas, he encontrado grupos taxonómicos adicionales para los cuales los datos fósiles revelan enormes lapsos de tiempo de existencia para sus especies. Por ejemplo, los genitales de los escarabajos, que son diagnósticos en la identificación de especies vivientes, se encuentran bien preservados como partes de escarabajos fósiles. Con ellos Coope (1979) ha demostrado que las especies del Pleistoceno invariablemente han sobrevivido hasta el presente. Ello significa que dichas especies han sobrevivido típicamente sin cambios por lo menos por 2 millones de años. Otro caso lo representan 14 de 19 especies de serpientes norteamericanas reconocidas por Holman (1981) en el Blanconiano (de 4 a 1.5 millones de años atrás) que han sobrevivido hasta nuestros días.

Patrones similares de estabilidad son evidentes para grupos de plantas y protistas con características de vegetales. Polen y hojas no son diagnósticos para identificar especies en plantas superiores, sin embargo, las semillas son altamente confiables, por ello Leopold (1967) ha resumido una serie de datos que demuestran que del total de las plantas vasculares que existían hace cuatro millones de años, alrededor del 50% de las especies todavía existen en la actualidad. Los botánicos que han trazado la historia de las briofitas durante el Cenozoico, han determinado que casi todas las especies halladas en depósitos de hasta 20 millones de años aún existen (Dickson, 1973). Aproximadamente el 50% de las especies de diatomeas marinas ya existentes hace 13 millones de años todavía sobreviven (Andrews, 1976); esto significa que en promedio las especies permanecen por más de 13 millones de años.

De los datos fósiles descritos antes y otros (Stanley, 1979) podemos reconocer una regla empírica para la evolución de los taxa de eucariontes: quitando a la extinción, una especie típica ya establecida, (ya sean plantas terrestres, insectos, mamíferos o invertebrados marinos), presentará un cambio medible mínimo durante 10^5 a 10^7 generaciones. Con una especie típica, quiero decir que se trata de una especie con un tamaño de población promedio y con cambio medible mínimo quiero decir que entre las poblaciones más antiguas y las más jóvenes no existen diferencias suficientes para que un especialista en el grupo las designe como especies diferentes. En otras palabras, los coeficientes para la selección direccional, que operan la mayor parte del tiempo sobre especies ya establecidas, son imperceptibles y sumamente pequeños en comparación a los valores que medimos normalmente en el laboratorio.

Conflictos con la teoría existente.

La síntesis moderna falla al reconocer o predecir la clara estabilidad de las especies que se revela ahora en el registro fósil. En el libro titulado *Evolution:*

The Modern Synthesis, Julian Huxley (1942, p. 32-33) escribió:

Es sin duda obvio que solo las especies abundantes y de amplia distribución son útiles para trazar con detalle el curso pasado de la evolución....En primer lugar, las especies abundantes tendrán una mayor reserva de variación heredable, tanto real como potencial. Esto puede deducirse a partir de los aspectos teóricos que manejamos sobre la mutación (Wright, 1932) y que se ha demostrado como un hecho en diversos lugares. Darwin aseveró, sobre las bases de un análisis cualitativo, que así es.... Obviamente, esto confiere a las especies abundantes una mayor plasticidad evolutiva y un mayor potencial de cambio adaptativo.

Las especies raras, por el contrario, no solo poseen menos adaptabilidad evolutiva, sino que, como Sewall Wright (1932) enfatizó, también son propensas a la fijación accidental de mutaciones inútiles e incluso deletéreas.

Dobzhansky (1937 p. 180-191) presentó conclusiones similares en referencia a la teoría la modificación del equilibrio que S. Wright desarrolló para estimar la transformación de una especie por medio de muchos pasos. Wright (1980, p. 830) ha reiterado la premisa gradualista con las siguientes palabras:

En mi trabajo de 1932 señalé que “el problema de la evolución, como yo lo veo, es el de un mecanismo por medio del cual las especies encuentran constantemente su camino de pequeños a grandes picos adaptativos. Para que esto pueda ocurrir debe haber un mecanismo de ensayo-error a gran escala por medio del cual las especies pueden explorar la región que rodea las pequeñas porciones del espacio que ocupan.

Contrario a lo que expresa Templeton (1980), nunca declaré que el mecanismo de modificación del equilibrio opera sólo en especies grandes y bien establecidas. Lo que he citado de la conclusión de Wright es que el mecanismo opera más efectivamente dentro de especies populosas, produciendo evolución filética:

La situación es mucho mas favorable para la evolución donde puede darse la selección entre sistemas interactivos. Esto puede ocurrir en especies con rangos amplios de distribución, divididas en pequeñas poblaciones, aisladas lo suficiente para permitir desviaciones grandes y al azar en numerosos loci pero no tan aisladas como para evitar en exceso una difusión de aquellos centros que han adquirido los sistemas de interacción mas adaptativos... (Wright, 1977, p. 471).

La idea es que una población pequeña y localizada puede presentar la fijación, por deriva génica, de una característica novedosa con un valor potencial

para toda la especie. Así, frecuentemente por selección interdémica o en ocasiones por flujo genético, la característica puede fluir hacia el resto de la especie. El resultado es que la especie entera puede seguir a la pequeña población a través de un valle del paisaje adaptativo hasta otro pico.

De esta manera, la cuestión central que se desprendió de la teoría de modificación del equilibrio fue el cómo una especie entera puede moverse continuamente hacia nuevos picos adaptativos. Sin lugar a dudas el cambio contemplado aquí es episódico, pero establece la transformación del total de la especie a través de muchos pasos. Wright (1980 p. 827) ha reforzado este punto de vista gradualista con la aseveración de que una especie normalmente mantiene una adaptación óptima a su ambiente. Usando como ejemplo el linaje de los caballos, a partir de *Eohippus* y hasta el caballo moderno, en el que el promedio de cambio en el tamaño fue de 0.001 pulgadas por cada 1000 años, ha concluido que esa tasa de cambio “no es muy impresionante. Dado que el componente genético del coeficiente de variabilidad es siempre porcentual, podemos estar seguros que el óptimo en cualquier momento no difiere perceptiblemente de la media.” El modelo evolutivo puntuacional ofrece el corolario, totalmente diferente, de que el cambio evolutivo dentro de la filogenia es demasiado episódico para que las especies individuales mantengan la adaptación óptima. El mecanismo de modificación del equilibrio y otros modos de evolución filética pueden operar dentro de especies grandes, en períodos de tiempo de hasta 10^6 años, pero generando sólo efectos imperceptibles.

Modelos de cambio rápido

En general, existen dos formas en que se puede llevar a cabo el mayor volumen de cambio evolutivo. Una es la rápida adición de nuevas especies (especiación), a partir de la divergencia de pequeñas poblaciones aisladas de las especies parentales, de tal manera que la transición difícilmente se encontrará documentada en el registro fósil. La segunda forma implica la transformación de especies enteras en otras nuevas, “renacimiento de especies”, en etapas tan repentinas que esa transformación tampoco está documentada en los datos del registro fósil.

En algunos casos, los datos fósiles apoyan la ramificación, ilustrando el traslape temporal de las especies ancestrales y descendientes (Bakker y Schankler, en prensa). Generalmente, un papel dominante de la ramificación está señalado por el hecho de que clados estrechos de gran duración se exhiben como formas virtualmente no evolucionadas; sus miembros existentes son “fósiles vivientes” (Stanley, 1975a, 1979). Esto es inesperado. Los argumentos numéricos indican que la recuperación de una especie después de sufrir una

fuerte reducción en el tamaño total de su población es mucho menos probable que la rápida especiación divergente (ramificación) (Stanley, 1979, p.273-274). Cuando por modificaciones en su equilibrio, una especie con una población muy grande se ve sujeta a un evento de renacimiento, el proceso puede abarcar en su deriva más de un pico adaptativo. Si el renacimiento abarca tan solo el cambio hacia un nuevo pico, los cambios en su equilibrio no pueden estar involucrados; el demo que inició la transición pudo, durante el proceso, transformarse en una nueva especie y cualquier selección entre ella y las poblaciones de la especie ancestral involucra selección entre especies, no a la selección intrapoblacional que postula Wright.

De esta manera, para que el mecanismo del cambio de equilibrio logre el renacimiento de una especie, se requerirían dos o más picos adaptativos. Como se señaló antes, el que linajes establecidos sobrevivan a la extinción reteniendo sus identidades específicas por períodos que abarcan de 10^5 a 10^7 generaciones, significa que una especie existe típicamente durante tal intervalo con poca influencia del mecanismo de modificación del equilibrio y que los mayores cambios evolutivos se producen a intervalos de tiempo, marcados generalmente por el desarrollo de 10^5 a 10^7 generaciones, de forma breve y poco frecuente. Sin embargo, es difícil imaginar cómo se puede producir un patrón de cambio tan extraño.

El ambiente de cualquier especie cambia continuamente; las especies asociadas se forman continuamente, desaparecen y cambian sus rangos de distribución geográfica. El ambiente físico está en un estado de flujo. Al nivel de la mutación y la recombinación, el genoma es también un sistema sumamente dinámico. La cuestión es que si una especie típica de amplia distribución, no es capaz normalmente de moverse a través del paisaje adaptativo, ¿cómo ocupa repentinamente o deriva sobre múltiples picos?. Posiblemente algunos cambios evolutivos ocurren de esta manera, pero es más probable que la concentración de cambios transecíficos se de rápidamente dentro de una sola población que se mueve hacia un nuevo pico adaptativo mientras la especie parental continúa en su lento pero normal desarrollo evolutivo. Esto por supuesto representa especiación, más que un proceso de modificación del equilibrio, pero si resulta ser el mecanismo dominante y le debemos a Sewall Wright el enfocar nuestra atención sobre lo que puede ocurrir en poblaciones pequeñas.

Entonces, en general, ¿qué provoca el cambio filético dentro de las especies establecidas? Una posibilidad es que la selección divergente presione haciendo moverse a demos individuales en una variedad de direcciones, pero que con excepción de los eventos de especiación, esas presiones están en gran medida balanceadas por un modesto flujo genético que no es capaz de mover a

la especie como un todo hacia ninguna dirección en particular (Stanley, 1978, 1979). Por ello, el constreñimiento morfo-genético juega un papel principal en la estabilidad de las especies (Lerner, 1954; Mayr, 1963; Eldredge y Gould, 1972; Stanley, 1979). Posiblemente los efectos pleitrópicos son generalmente tan fuertes que los cambios fenotípicos de origen genético, que sean substanciales y adaptativos, son usualmente acompañados por otros que son desfavorables. Dado que, el cambio fenotípico requerido para el origen de especies nuevas normalmente acarrea tales efectos deletéreos, este proceso sólo se puede dar de manera rápida en poblaciones pequeñas y en ambientes relajados. A diferencia del mecanismo de modificación del equilibrio, este mecanismo de especiación sólo raramente se puede esperar que sea exitoso. Esta predicción se acopla al patrón puntuacional del registro fósil: la evolución divergente acelerada es un evento raro. Tiempo atrás, Simpson (1944, p. 211) sugirió que los mayores cambios evolutivos de transición, típicamente se acumularon en pequeñas poblaciones pasando por una “fase no adaptativa”, sin embargo esta idea no fue bien aceptada hasta que posteriormente Simpson (1953 p. 369-373) ablandó su posición. Como se mencionó antes, Wright repetidamente ha señalado el valor y el potencial del papel que juega la deriva génica en poblaciones pequeñas.

Al mencionar las posibilidades descritas previamente, no se intenta desvirtuar el importante papel, incluso dominante, de la selección natural. *El modelo puntuacional es esencialmente una descripción de los patrones temporales y espaciales, no de los mecanismos de genética de poblaciones, y es compatible con la posibilidad de que virtualmente toda la evolución que se da durante la especiación divergente se logre por medio de la selección natural entre individuos.* Los detalles del proceso de especiación permanecen inciertos. En el presente no sabemos si la mayor parte de la transformación morfológica, asociada con las transiciones precede, sigue o acompaña al aislamiento reproductivo de pequeñas poblaciones a partir de la especie parental.

Para los paleontólogos y otros interesados en la evolución transespecífica a gran escala, el modelo puntuacional representa de manera adicional un punto de partida sustancial para los dogmas y corolarios de la teoría de modificación del equilibrio y la Síntesis Moderna. Entre las implicaciones del puntualismo se encuentra que: las tendencias a gran escala son frecuentemente el resultado de la selección a nivel de especies; las adaptaciones de las especies no se relacionan directamente con el seguimiento de los cambios ambientales, incluyendo los cambios de otras especies (coevolución); y, que la sexualidad puede prevalecer entre organismos superiores principalmente porque promueve la sobrevivencia

del clado mediante la especiación, más que promover la sobrevivencia de ciertos individuos o poblaciones a través de un proceso de microevolución efectivo (Stanley, 1975a, 1975b, 1979).

El modelo puntuacional puede tener menos impacto sobre los conceptos de la genética molecular. La idea de que la mayor parte de la evolución ocurre rápidamente en poblaciones periféricas, no requiere necesariamente que invoquemos nuevos mecanismos genéticos para explicar lo que pasa. Ciertamente, se puede llegar a pensar que, si se dan mayores probabilidades de que ocurran eventos accidentales o intracruzamiento, la deriva génica y los cambios cromosómicos deben jugar un papel mayor de lo que se ha reconocido en la Teoría Sintética, lo cual no es necesariamente cierto.

No obstante que aún es incierta la forma como los mecanismos morfogenéticos pueden provocar una reestructuración fenotípica mayor, la velocidad a la que parece haber ocurrido tal reestructuración es incompatible con el punto de vista de algunos autores fieles a la Teoría Sintética. La evolución de la torsión en gasterópodos ilustra el problema (Stanley, 1979). Estoy de acuerdo con Gastang (1929) y otros en que el origen evolutivo de la torsión (un enrollamiento de 180° del cuerpo de los gasterópodos) fue producto de un solo evento genético. Parte de mi argumento se basa en la parsimonia (morfogenéticamente la torsión es una alteración simple del desarrollo diferencial de dos músculos) y otra parte del argumento se basa en la observación de que la distorsión (perdida secundaria de la torsión) en gasterópodos opistobranquios se desarrolla en un patrón de mosaico, en el que diferentes sistemas orgánicos se distorsionan a diferentes velocidades. Por ello podríamos esperar que la torsión también ha evolucionado por etapas en un patrón en mosaico, pero algunos gasterópodos primitivos transpiran durante dos o tres minutos en un solo paso durante el cual el cuerpo entero rota como una unidad.

He sugerido que cualquiera de los diversos mecanismos evolutivos puede dar como resultado la fijación de la torsión. Podría haberse fijado por diversos apareamientos entre hermanos descendientes de una hembra que experimento una mutación germinal; pudo ser que tales hermanos no fueran totalmente interfértiles con individuos normales de la población ancestral, o pudo ser que la fijación de la torsión se iniciase en una pequeña población aislada por medio del efecto del fundador. Técnicamente, la torsión produjo una nueva clase de moluscos, la Clase Gastropoda, pero los primeros gasterópodos, excepto por su torsión, fueron probablemente idénticos a sus ancestros. No hay razón para asumir que la presencia de la torsión tuviera efectos notables sobre la adecuación. Además, si el aislamiento reproductivo fue adquirido de inmediato por incompatibilidad reproductiva o por el efecto del fundador, la torsión, como

condición, pudo no haber sido nunca enfrentada contra la condición ancestral por medio de la selección natural dentro de una misma población. ¿Es improbable este tipo de evento? Estimaciones conservadoras sugieren que no. Linajes de moluscos, previos a la aparición de la torsión, manteniendo una diversidad estándar de 100 especies por cerca de 10 millones de años, con un tamaño de población que en promedio presentaba anualmente solo 10^8 hembras reproductoras por especie, producirían un total de 10^{17} camadas. Dado este enorme número de camada, ¿cómo podemos discutir que una condición novedosa como la torsión era poco probable que surgiera por un simple cambio genético y que sufriera una rápida fijación dentro de una población pequeña?

El preferir la idea de que la torsión evolucionó por medio de la fijación de un simple cambio genético, no implica que quiera decir que la mayoría de los eventos de especiación acelerada ocurren de igual manera, pues es más probable que la fijación de un cambio genético requiera entre 10 y 10^3 o 10^4 generaciones. Mi intención al presentar el ejemplo de la torsión es señalar que argumentos semejantes han sido rechazados anteriormente. Ghiselin (1966), por ejemplo, tachó a la idea del origen de la torsión por un simple cambio genético como la invocación de un “monstruo esperanzado” mientras que “la teoría Sintética de la Evolución postula que los cambios evolutivos resultan de la selección de variaciones pequeñas, casi imperceptibles, en la estructura”.

El gradualismo de Darwin

El Origen de las Especies, como la Síntesis Moderna, fue básicamente gradualista. Por ejemplo, en la primera edición, Darwin (1859) escribió:

Se puede decir que la selección natural, día a día y hora a hora, esta escudriñando alrededor del mundo buscando cada variación que aparece, rechazando aquellas que son malas, y preservando y favoreciendo la multiplicación de aquellas que son buenas; silenciosa e insensible trabaja, por siempre y por doquier que se presente una oportunidad, para mejorar las condiciones de vida, orgánicas e inorgánicas, de cada ser. No podemos ver nada de esos lentos cambios en acción hasta que la mano del tiempo ha marcado los grandes lapsos de los períodos geológicos... (p. 84).

La selección natural puede actuar sólo mediante la preservación y acumulación de modificaciones infinitamente pequeñas, cada una de ellas destinadas a la preservación de la vida... (p. 95)... el proceso de modificación y producción de un número de formas emparentadas debe ser lento y gradual, -una especie da origen primero a dos o tres variedades, estas empiezan lentamente a transformarse en especies, las cuales a su

vez producen con pasos igualmente lentos otras especies y así... (p. 317).

Previamente he señalado (Stanley, 1979) que Darwin en el capítulo 10 del *Origen*, hizo una declaración de carácter totalmente puntuacional:

Es una consideración muy importante, que claramente produce el mismo resultado, y como últimamente ha insistido el Dr. Falconer, que los períodos durante los que dichas especies han sufrido modificaciones, sumamente largos para ser medidos en años, son relativamente cortos en comparación con los períodos en los que las especies permanecen sin sufrir cambio alguno.

Sin embargo, se debe apreciar que esta oración no aparece en las tres primeras ediciones del *Origen*. Darwin la introdujo en la cuarta edición para satisfacer a Hugh Falconer, un paleontólogo que por correspondencia con Darwin argumentó a favor de un origen rápido de las especies. Las ideas de Falconer se basaban en su demostración de que una especie de mamut sobrevivió casi sin cambios durante todo el Pleistoceno (Falconer, 1863). A pesar de darle la razón a Falconer en la oración citada, Darwin no debilitó el punto de vista gradualista expresado muchas veces en la primera edición del *Origen*.

Existen buenas razones para la posición gradualista de Darwin. Una de ellas fue la influencia de la visión gradualista de la Geología postulada por Lyell (Eldredge and Gould, 1972), pero existen otros (Stanley, 1981). Por ejemplo, el patrón de especiación rápida estaba incómodamente cercano al dogma reinante del creacionismo divino. También, en la selección natural, Darwin proponía un proceso que operaba sobre la variabilidad, a pesar de que la taxonomía tipológica dominaba en ese tiempo; el hecho de que las especies fueran consideradas invariables en su forma fue problemático para Darwin (1859 p. 45). Además, su asociación con la idea de plenitud (la idea de que la naturaleza está totalmente empaquetada en especies) no le dejó el espacio para pensar en cambios que no fueran infinitesimales (Darwin, 1859, p. 166). Darwin (1859 p. 76), por ello vio a las especies como si estuvieran “empacadas” unas tan cerca de las otras que se “empujaban” como finas cuñas, experimentando el mas leve cambio evolutivo.

Darwin no solo planteó una visión extremadamente gradualista de la evolución; sino que además, lo hizo denigrando al registro fósil por no documentar transiciones graduales (Darwin 1859, p. 292, 310, 341, 464, 465, 475, 487 y en los siguientes cuatro pasajes de las páginas 280, 41, 342, y 302 respectivamente):

La Geología seguramente no revela ninguno de tales cambios orgánicos, tan finamente graduales, y ello se presenta como la más obvia y grave objeción que puede usarse contra mi teoría. La explicación reside, según creo, en la extrema imperfección del registro geológico.

He intentado mostrar que el registro geológico es extremadamente

imperfecto, que solo una pequeña porción del globo ha sido explorada geológicamente con cuidado, que solo ciertas clases de organismos se han preservado como fósiles, que el número tanto de especímenes como de especies, conservados en nuestros museos, es absolutamente nada comparado con el incalculable número de generaciones que deben haberse originado durante una sola formación...

Darwin, admitió que infirió la pobreza del registro debido a que éste no sustentaba su teoría, en lugar de haberlo hecho por sus observaciones directas.

No pretendo decir que siempre sospeché cuan pobre es el registro de las mutaciones de la vida en la mejor las secciones geológicas que se han preservado. Ello ocurrió hasta enfrentar la dificultad de no descubrir los innumerables eslabones de transición entre las especies que han aparecido entre el inicio y termino de cada formación, lo cual cuestionó de mala manera a mi teoría.

Esta inusual desviación del empiricismo, también se reflejó en el fuerte temor de Darwin que manifestó al decir:

“el que invalide estos puntos de vista sobre la naturaleza del registro geológico, con justicia invalidará a mi teoría”.

En otras palabras, Darwin vio su teoría como algo ligado irrestrictamente al gradualismo. Esto fue una exageración, tal vez producto de una comprensible tendencia a ver a la evolución como el polo opuesto de la creación divina, pero, sin dudas, revela el fuerte compromiso de Darwin hacia el gradualismo.

¿Es la macroevolución distinta de la microevolución?

La macroevolución ha sido definida de varias maneras, pero en comparación con todas ellas el significado de este concepto se expande bajo el modelo puntuacional. Existe oposición para reconocer que la macroevolución es una subdivisión válida de la evolución en general. Principalmente, se da el temor de que tal reconocimiento implicaría aceptar la existencia de procesos discretos de cambio genético, incompatibles con los que reconoce la Síntesis Moderna. Este temor es infundado. Los mecanismos genéticos nada tienen que ver con el problema.

La teoría macroevolutiva, aplicada a poblaciones individuales o a especies, no abarca las probables distribuciones de las especies, las extinciones y los cambios de caracteres entre asociaciones de especies. El elemento casual en la especiación (Wright, 1956; Mayr, 1963, 1970; Eldredge, 1971; Eldredge y Gould, 1972) es el grado considerable desfasa la macroevolución de la microevolución (Stanley, 1975a, 1979). El significado de “elemento casual” ha sido mal interpretado constantemente. Aunque dentro de un taxón mayor ocurre

con frecuencia un sesgo en la dirección de la especiación -una tendencia morfogenética (Albertch, 1980) o ambiental para ciertos cambios que ocurren mas que otros- la dirección que tomará el siguiente evento en cualquier segmento de filogenia es muy impredecible: un par de dados puede estar cargado, pero cada uno sigue teniendo seis caras. Dónde, cuándo y en qué subambiente ocurrirá el siguiente evento de especiación dentro de un linaje sigue siendo siempre incierto. Mann (1970) ha discutido el modo aleatorio en que operan los procesos geológicos. La selección de especies puede operar aún sin que la dirección de cambio sea totalmente azarosa. El único requisito es que la especiación genere una variedad de especies sobre las cuales la selección pueda operar. Como postuló Mayr (1963, 1970), la especiación acumula experimentos por los que la evolución continuamente explora el ambiente. El origen de un tipo particular de especie en un tiempo y lugar particular no garantiza que a dicha especie le vaya bien en un contexto ambiental más amplio.

¿Cómo, entonces, se han desarrollado las tendencias evolutivas a gran escala (tendencias macroevolutivas)? Sugiero que la macroevolución debe definirse *como el cambio evolutivo en las propiedades biológicas de un taxon superior o el cambio evolutivo implicado en el origen de un nuevo taxon superior*. Existen tres caminos en los cuales el cambio se establece:

1. Por evolución filética -por un cambio en las propiedades de especies existentes. Dada la lenta naturaleza de la evolución filética, he argumentado que este modo de cambio solo provoca pocas y pequeñas afinaciones.

2. Por especiación o suma de nuevas especies. He llegado a la conclusión de que los eventos de especiación son los principales responsables del origen de taxa superiores.

3. Por extinción o pérdida de especies de taxa superiores. La extinción, obviamente no puede producir nuevos taxa superiores, pero modifica automáticamente las propiedades de los taxa superiores existentes.

Al relegar a segundo plano la evolución filética, el modelo puntuacional se enfoca hacia tres mecanismos que pueden contribuir en una tendencia macroevolutiva (Stanley, 1979). En cada caso, la especie es la unidad básica que se agrega o pierde, así como el individuo es la unidad en la microevolución:

1. La deriva filogenética, es un cambio de dirección accidental (no selectivo) en la composición de un taxon superior. El proceso microevolutivo análogo es la deriva génica. La deriva filogenética es de gran importancia sólo donde el número de especies es pequeño (en pequeños segmentos de filogenia).

2. Especiación direccional. Es una tendencia de los eventos de especiación a moverse hacia una dirección particular con respecto a uno o más caracteres variables. El análogo microevolutivo es la presión de mutación, pero

el aparente papel trivial de la presión de mutación no refleja necesariamente la importancia de la especiación direccional.

3. Selección de especies. Es un cambio en la composición de un segmento de filogenia que resulta de una combinación de diferentes tasas de especiación y extinción entre las especies. En algunos casos, la selección de especies está dirigida por factores ambientales y en otros es resultado de las cualidades inherentes de las especies involucradas, cualidades como características de comportamiento o reproductivas que provocan que ciertos tipos de especies tengan especiación o se extingan con tasas altas o bajas de tales fenómenos (Stanley, 1979 p. 260-268, 281-283). El análogo microevolutivo es, por supuesto, la selección natural entre individuos. Por razones expuestas anteriormente (Stanley, 1979, 183-197), es de remarcar que la selección de especies es mucho más importante que los dos mecanismos macroevolutivos mencionados previamente.

La deriva filogenética, la especiación direccional y la selección de especies superponen claramente a cualquier proceso de evolución filética que ocurra dentro de una filogenia. Pueden operar tanto en el mundo gradualista como en el puntuacional, porque aún en un mundo gradualista, como reconoció Darwin, las tendencias filogenéticas pueden, en parte, reflejar la aparición y desaparición de especies. En el esquema puntuacional, la importancia de la evolución filética simplemente se reduce y los otros mecanismos, principalmente la selección de especies, asumen un papel dominante. El análisis macroevolutivo se enfoca en los procesos de alto nivel y con ello adquiere una posición prominente.

Resumen

Las especies han sobrevivido por intervalos muy largos de tiempo geológico, en comparación con los lapsos durante los cuales se han dado las principales transiciones adaptativas. Una muestra grande y bien documentada de linajes de mamíferos del Eoceno Temprano revela que no se dieron cambios filéticos significativos durante dos o tres millones de años. A pesar de esta gran estabilidad de las especies, por lo menos 20 familias y cientos de géneros evolucionaron durante este intervalo de solo 5 millones de años. Para muchos grupos de invertebrados marinos, la diversidad media de especies se aproxima o excede a los diez millones de años. Una vez establecido un linaje típico de animales eucariontes o plantas que ha sobrevivido entre 10^5 y 10^7 generaciones ha experimentado pocos cambios en su forma. Esta estabilidad característica no ha sido predicha por la teoría de la genética de poblaciones.

La estabilidad de las especies implica que la mayoría del cambio evolutivo ocurre rápidamente en poblaciones locales. Dado que la dirección de cambio

se da por procesos de especiación divergentes muy rápidos, en donde el cambio es variable y solo parcialmente predecible en largos segmentos filogenéticos, la macroevolución se encuentra desfasada en gran escala de la microevolución. De esta forma la macroevolución, que comprende los cambios en la composición de taxa superiores provocados por la aparición y desaparición de especies, es una subdivisión válida de la Biología Evolutiva.

Bibliografía:

- Alberch, P. 1980. Ontogenesis and morphological diversification. *Amer. Zool.* 20:653-667.
- Andrews, G.W. 1976. Miocene marine diatoms from the Choptank Formation, Calvert County, Maryland. U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 910.
- Bakker, R.T., and D. Schankler. 1981. Immigrant floods and punctuated patterns in the evolution of Eocene primates and predators. *Nature*. In press.
- Carson, H. 1975. The genetics of especiation at the diploid level. *Amer. Natur.* 109:83-92.
- Churcher, C.S. and M.L. Richrdson. 1978. Equidae, p. 379-442. In V.J. Maglio and H.B.J. Cooke (eds.), *Evolution of Africa Mammals*. Harvard Univ. Press. Cambridge.
- Coope, G.R. 1970. Interpretations of Quaternary insect fossils. *Ann Rev. Entomol* 15:97-120.
- Cronin, J.E, T. Boaz, C.B. Stringer, and Y. Rak. 1981. Tempo and mode in hominid evolution. *Nature* 292:113-122.
- Darwin, C.R. 1859. *On the Origins of Species*. John Murray. London.
- Dickson, J.H. 1973. Bryophytes of the Pleistocene: the British Record and its Chronological and Ecological Implications. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Dobzhansky, Th. 1937. *Genetics and the Origins of Species*. Columbia Univ. Press. N.Y.
- . 1972. Species of *Drosophila*. *Science* 177:664-669.
- Eldredge, N. 1971. The allopatric model and phylogeny in Paleozoic invertebrates. *Evolution* 25:156-167.
- Eldredge, N, and S.J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism, p. 82-115. In T.J.M. Schopf (ed.), *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper, San Francisco.
- Falconer, H. 1963. On the American fossils elephant of the region bordering the Gulf of Mexico (E. Columbi Falc.); with general observations on living and extinct species. *Nat Hist. Rev.* 3:43-114.
- Garstang, W. 1979. The origin and evolution of larval forms. Report. Brit. Assoc. Adv. Sci. (D):77-98.
- Ghiselin, M.T. 1966 The adaptative significance of gastropods torsion. *Evolution* 20:337-348.
- Gingerich P.D. 1974. Stratigraphic record of Early Eocene *Hyopsodus* and the geometry of mammalian phylogeny. *Nature* 138:107-109.
- . 1976. Paleontology and phylogeny: patterns of evolution at the species level in early Tertiary mammals. *Amer. J. Sci.* 278:1-28.
- Gingerich P. D., and E.L. Simons. 1977. Systematics, phylogeny, and evolution of early Eocene Adapidae (Mammalia, Primates) in North America. Univ. Michigan, Mus. Paleont. Contrib. 24:245-279.
- Holman, J.A. 1981. A review of North American Pleistocene snakes. Pub. Mus. Michigan State Univ. Paleont. Series 1:261-306.
- Huxley, J. S. 1942. *Evolution, the Modern Synthesis*. Allen and Unwin, London.
- Kier, P.M. 1974. Evolutionary trends and their functional significance in Post-Paleozoic echinoids. *Paleont. Soc. Mem.* 5

- . 1982. Rapid evolution in equinoids. *Paleontology* 25:1-59.
- Kurtén, B. 1969. *Pleistocene Mammals of Europe*. Aldine. Chicago.
- Kurtén, B., and E. Anderson. 1980. *Pleistocene Mammals of North America*. Columbia Univ. Press, N.Y.
- Ladd, H.S. 1966. Chitons and gastropods(Haliotidae through Adeorbidae) from the Western Pacific Islands. U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 531.
- . 1972. Cenozoic fossil mollusks from Western Pacific Islands; gastropods(Turritellidae through Strombidae). U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 532.
- . 1977. Cenozoic fossil mollusks from Western Pacific Islands; gastropods(Eratoidae through Harpidae) U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 533.
- Leopold, E.B. 1967. Late Cenozoic patterns of plant extinction, p. 203-246. In P.S. Martin and H.E. Wright, Jr.(eds.). *Pleistocene Extinctions: the Search for a cause*. Yale Univ. Press, New Haven.
- Lerner, I.M. 1954. *Genetic Homeostasis*. John Wiley, N.Y.
- Levinton, J.S. and C.M. Simon. 1980. A critique of the punctuated equilibria model and implications for the detection of speciation in the fossil record. *Syst. Zool.* 29:130-142.
- Maynard Smith, J. 1984. Macroevolution. *Nature* 289:13-14.
- Mayr, E. 1954. Change of genetic environment and evolution, p. 157-180. In J. Huxley, A. C. Hardy, and E. B. Ford (eds.), *Evolution as a Process*. Allen and Unwin, London.
- . 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- . 1970. *Population, Species, and Evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Mortenson, T. 1928-1951. *A Monograph of the Echinoidea*. C.A. Reitzel. Copenhagen (5 vols.).
- Rightmire, G.P. 1981. Patterns in evolution of *Homo erectus*. *Paleobiology*.7:241-246.
- Romer, A.S. 1966. *Vertebrate Paleontology*. Univ. Chicago Press. Cambridge.
- Schankler, D. 1980. Faunal zonation of the Wilwood Formation in the Central Bighorn Basin, Wyoming. *Univ Michigan Pap. Paleont.* 24:99-114.
- Simpson, G. G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia Univ. Press, N.Y.
- . 1953. *The mayor Features of Evolution*. Columbia Univ. Press, N.Y.
- Stanley, S.M. 1975a. A theory of evolution above the species level. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 72:646-650.
- . 1975b. Clades versus clones in evolution: why we have sex. *Science* 190:382-383.
- . 1978. Chronospecies' longevity, the origin of genera, and the punctuational model of evolution. *Paleobiology* 4:26-40.
- . 1979. *Macroevolution: Pattern and Process*. W.H. Freeman, San Francisco.
- . 1981. *The New Evolutionary Timetable: Fossil, Genes, and Origins of Species*. Basic Books, N.Y.
- Templeton A.R. 1980. Macroevolution. *Evolution* 34:1224-1227.
- Van Halen, L. 1973. A new evolutionary law. *Evol. Theory* 1:1-30.
- Walker, E.P. 1975. *Mammals of the World*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore.
- Wright, S. 1956. Models of selection. *Amer. Naturalist.* 90:5-24.
- Wright, S. 1980. Genic and organismic selection. *Evolution* 34:825-843.

Texto original en inglés, tomado de Stanley, S. Macroevolution and the fossil record. *Evolution*, 36 (3), 1982, p.460-473

Biogeografía de la vicarianza

L. Grande

Introducción

La biogeografía es el estudio de los patrones de distribución de los taxa animales y vegetales. Se cuestiona sobre: “¿en qué área geográfica específica de la Tierra se presenta (o se presentó) naturalmente un organismo dado? *Vicarianza* es el nombre del proceso que ocurre cuando una población anteriormente continua, queda dividida por la aparición de una barrera. Las poblaciones aisladas resultantes son concebidas por los evolucionistas como la especiación en taxa vicariantes -taxa que son parientes cercanos uno del otro y que inicialmente ocupaban diferentes áreas geográficas (no traslapadas o alopátricas) dentro del área de distribución original de la especie ancestral. La *Biogeografía de la vicarianza* es entonces el estudio histórico que asume que la actual distribución geográfica de los organismos es el resultado (por lo menos en parte) de la interacción entre la evolución biológica de los taxa y la evolución física de la superficie de La Tierra. Supone que, si la historia de la vida ha sido paralela a la historia de la Tierra, entonces debería resultar en una congruencia entre los patrones de relaciones biológicas y geológicas.

La Biogeografía de la vicarianza se considera distinta de los tipos más tradicionales de los estudios biogeográficos porque no busca la dispersión (migración a través de una barrera) de un taxón como una explicación para su distribución actual. Los biogeógrafos vicariancistas conciben que el cosmopolitismo primitivo de un taxón ancestral pudiera haber conseguido el incremento de su extensión por medio de un proceso azaroso de dispersión (e.g. semillas llevadas por el viento o por aves migratorias), pero difiere de los biogeógrafos dispersionistas en sus modelos por factores causales utilizados para explicar las distribuciones disyuntas y, finalmente, la especiación alopátrica.

La Biogeografía de la vicarianza se ha vuelto más popular durante los últimos 20 años, pero se remonta a varias monografías del fitogeógrafo León

Croizat (e.g. 1958, 1964). El estatus que guardan las técnicas biogeográficas vicariantes ha sido discutido en detalle y más claramente por Platnick y Nelson (1978), Nelson y Platnick (1980, 1981), Wiley (1981), y Brown y Gibson (1983, pp. 265-271).

Metodología

El método de la biogeografía vicariante es buscar patrones generales de las relaciones en las áreas basados en: 1) las relaciones relativas de taxa endémicos; y 2) la historia geológica. Un estudio tal seguiría, cuatro pasos:

1. *Recolectar información básica* acerca de las relaciones dentro de un taxón. Por ejemplo, podemos encontrar una familia de peces teleósteos conteniendo tres especies, (ABCidae en Fig. 1A) la especie A está más estrechamente relacionada con la especie B que con la especie C. Con por lo menos tres taxa en nuestro grupo, podemos descubrir un patrón resuelto de relaciones taxonómicas relativas (i.e. filogenética) basado en un estudio anatómico comparativo.

2. *Trasladar la relación del grupo biológico en un patrón de relaciones de área.* Por ejemplo (Fig. 1A), si la especie A es del área 1, B del área 2, y C del área 3, entonces la familia de teleósteos ABCidae indica que el área 1 está más estrechamente relacionada al área 2 que al área 3.

3. *Buscar una pauta repetitiva de patrones de relaciones de área.* Por ejemplo, si a la familia de plantas XYZaceae se le encuentra que tiene un patrón de relaciones filogenéticas como la mostrada en la Fig. 1B, y la especie X es del área 1, Y es del área 2 y Z del área 3, entonces la familia de

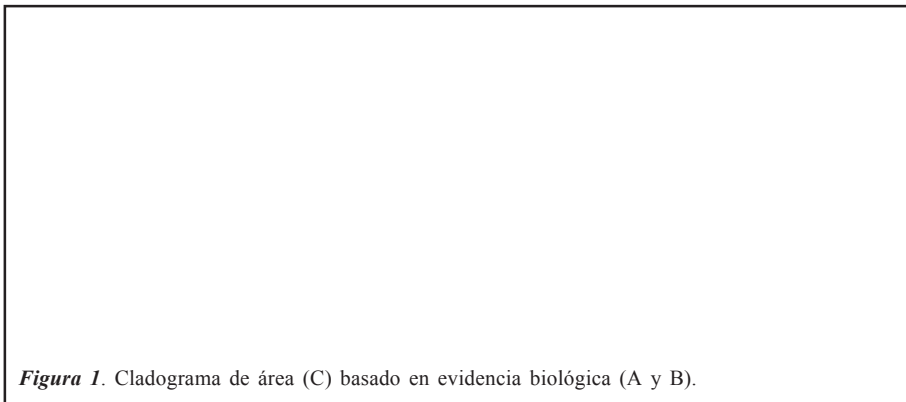
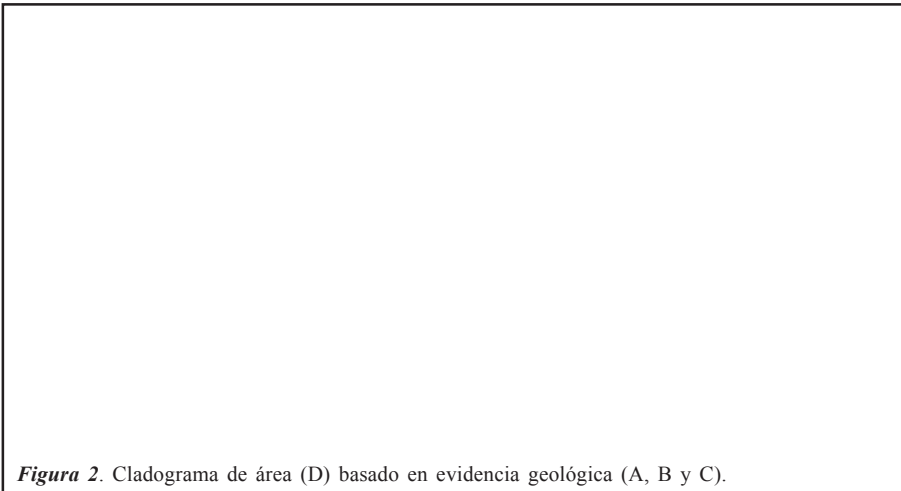


Figura 1. Cladograma de área (C) basado en evidencia biológica (A y B).

la planta XYZaceae indica que el área 1 está más estrechamente relacionada al área 2 que al área 3 y repite el patrón de las relaciones de área mostrado independientemente por la familia de teleósteos ABCidae. Si varios grupos diferentes de organismos indican el mismo patrón de relaciones de área (e.g. Fig. 1C), la pauta repetitiva puede reflejar algunos fenómenos históricos generales. Conforme la fortaleza de la pauta se incrementa, o conforme la complejidad del patrón repetido se incrementa, la probabilidad de encontrar patrones de relaciones de área congruentes debido sólo al azar, se disminuye.

4. *Buscar un evento no-biológico (e.g. geológico) el cual nos brinde el mismo patrón de relaciones de área*, y entonces, es posible una explicación causal para el patrón biológico repetitivo. Por ejemplo, si una área amplia estaba conectada (Fig. 2A) y fue subdividida por una barrera durante el Oligoceno (Fig. 2B) y más tarde subdividida por un mar, (Fig. 2C), entonces las áreas 1 y 2 tendrían una ancestría común mucho más reciente que las áreas 1 y 3 o áreas 2 y 3. Esta historia geológica indica que el área 1 está más relacionada al área 2 que al área 3, independientemente de cualquier evidencia biológica (Fig. 2D). Si un patrón biológico de relaciones de área es muy fuerte, (repetido muchas veces) los biogeógrafos de la vicarianza predecirían la existencia probable de una explicación general no-biológica (e.g. geológica o ambiental).



El uso de fósiles en la biogeografía de la vicarianza

Los fósiles proporcionan información adicional que incrementa la extensión biogeográfica de un taxón en espacio o en tiempo (e.g. el celacanto hoy restringido al Océano Índico occidental, estuvo alguna vez presente en América del Norte y

otros lugares; el lucio fósil (*Esocidae*) en el Paleoceno indica que su grupo data de hace por lo menos 63 millones de años). Los fósiles también revelan taxa desconocidos en la biota reciente (e.g. dinosaurios, peces ictiodectiformes). Las biotas fósiles pueden contribuir con un paso metodológico adicional que es de uso potencial en los estudios vicariantes, y es también el control del tiempo (Grande, 1985).

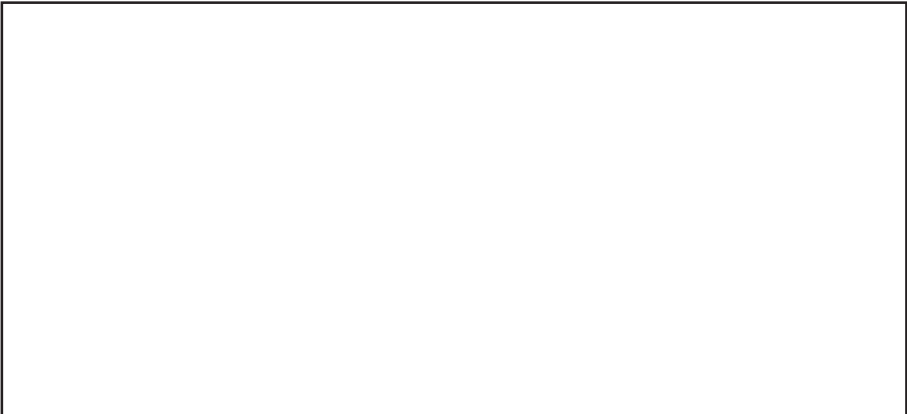


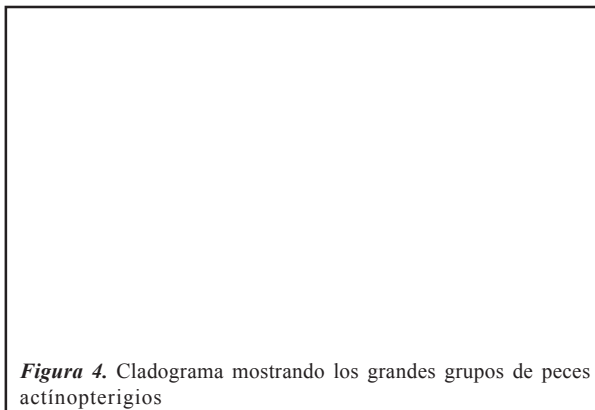
Figura 3. Modelo hipotético mostrando como una historia biogeográfica compleja (no estrictamente vicariante) para una área de prueba (Norte América occidental) puede resultar en un patrón de relaciones de área no resuelto en la biota reciente. Los descendientes de los taxa dispersados de B indican relaciones transatlánticas, y oscurecen la afinidad transpacífica anterior en el área de prueba (según Grande, 1985)

Los biogeógrafos vicariancistas utilizan generalmente ya sea sólo taxa recientes como información, o una combinación de taxa recientes y fósiles. Si se acepta que algunas especies se dispersan, entonces también debe aceptarse que en algunas áreas donde ha ocurrido bastante dispersión, puede ser difícil o imposible reconocer un patrón predominante de relaciones de área basado en la fauna presente. El patrón de área predominante puede haber estado claro en un tiempo pero más tarde fue oscurecido por patrones de área conflictivos debido a la dispersión y la cambiante geología (e.g. remoción de barreras que permanecieron durante muchos años). Por ejemplo, si un patrón de área predominante que refleja algún evento geológico durante el tiempo pre-Eoceno (Fig. 3A) puede ser posteriormente oscurecido por un patrón no congruente (Fig. 3B) superimpuesto durante el Oligoceno, produciendo un patrón de área sin solución en la biota reciente (Fig. 3C). Las biotas fósiles, por ser fechables, pueden proporcionar un control de tiempo, y tienen entonces el potencial de identificar patrones de área (tal como son mostradas en la Fig. 3A) ocultos en la biota reciente. Examinando sólo biotas del Eoceno (asumiendo que las biotas eocénicas están presentes en las áreas geográficas tratadas en este ejemplo -al occidente de Norte América, el Pacífico Occidental, y el Atlántico Oriental) el evento de dispersión (Fig. 3B) que enmascaró al

patrón anterior (Fig. 3A) en la biota reciente, puede depurarse a partir de la información obtenida. Si el patrón de relación de área predominante de la biota cambió a través del tiempo de resuelto (Fig. 3A) a no resuelto (Fig. 3C), entonces puede buscarse una explicación geológica para la desaparición de un patrón determinado (como la eliminación de una conexión marina, la elevación de un puente terrestre, o la erosión de una cordillera, permitiendo así la dispersión entre áreas previamente aisladas).

Para identificar un patrón de área oculto dentro de una zona de afinidad biogeográfica cambiante, el ruido implícito (el cual es debido a patrones antiguos e incongruentes) puede también depurarse a partir de la información. Por ejemplo, para identificar el patrón eocénico predominante en la Fig. 3A, no sólo deben ser identificadas las incongruencias del Oligoceno, sino también puede necesitarse el tomar en cuenta algunas incongruencias antiguas. Tales incongruencias antiguas pueden ser de grupos de organismos más antiguos que se ajustaron a eventos geológicos y de dispersión mucho más antiguos. Los datos antiguos pueden ser depurados utilizando sólo grupos de organismos filogenéticamente más jóvenes (por ejemplo, más que esturiones o pejelagartos, los peces teleósteos, Fig. 4; ver Grande, 1985).

La historia geológica de la Tierra ha sido muy dinámica, y por ejemplo, a través de un período de 100 millones de años, las afinidades de las regiones



biogeográficas pueden haber sido afectadas por diferentes eventos. El uso del control del tiempo en la información puede ayudar a clasificar los componentes de un patrón de área complejo (i.e. cambios a través del tiempo). En un trabajo preliminar (Grande, 1985) se indica que los estudios de vicarianza con

tiempo-controlado pueden ser el único camino práctico para descifrar ciertos patrones complejos biogeográficos.

Discusión

La biogeografía de la vicarianza representa un avance en el estudio de la biogeografía histórica por su énfasis en los análisis cuantitativos y de una lógica más rigurosa, en lugar de utilizar la dispersión como la explicación de todo y

para cualquiera de las distribuciones disyuntas de los organismos. Algunos estudios (Croizat, 1958, 1964; Rosen, 1975, 1978) ya han mostrado que para áreas discretas, existen patrones generales de relaciones de área basados en organismos biológicos (i.e. áreas terrestres del Caribe) o a niveles superiores de la generalidad (i.e. transoceánico mundial). El potencial completo de este método todavía está lejos de comprenderse porque los patrones filogenéticos detallados de las relaciones aún son desconocidos para muchos de los grupos de organismos. La esperanza de los defensores de la biogeografía de la vicarianza es que, una vez que sean entendidas las interrelaciones precisas de más grupos de organismos, los patrones filogenéticos resultantes conformarán relativamente pocos patrones generales de relaciones de área. Estos patrones generales podrían entonces dar a los biólogos evolucionistas una nueva propuesta fundamental para entender la evolución de La Tierra y su biota.

Referencias

- Brown, J.H. Gibson, A.C., 1983. Biogeografía. C.V. Mosby Co., St. Louis, Mo.
Croizat, L., 1958. Panbiogeography (3 vol.) Publicado por el autor, Caracas, Venezuela.
Croizat, L., 1964. Space, time, form: the biological synthesis. Publicado por el autor, Caracas, Venezuela.
Grande, L., 1985. The use of paleontology in systematics and biogeography, and a time control refinement for historical biogeography, *Paleobiology*, vol. 11, núm.2 pp. 234-243.
Nelson, G. Platnick, N.I., 1980. A vicariance approach to historical biogeography, *Bioscience*, vol. 30, pp. 339-343.
Nelson, G. Platnick, N.I., 1981. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
Platnick, N.I., Nelson, G., 1978. A method of analysis for historical biogeography, *Systematic Zoology*, vol. 27, núm. 1, pp. 1-16.
Rosen, D.E., 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography, *Systematic Zoology*, vol. 24, núm. 4, pp. 431-464.
Rosen, D.E., 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography, *Systematic Zoology*, vol. 27, núm. 2 pp. 159-188.
Wiley, E.O., 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. Wiley Interscience, New York.

Texto original en inglés, tomado de: Grande, L., 1990. Vicariance Biogeography: In D.E.G. Briggs & P.R. Crowther (edits), *Palaeobiology: a synthesis*. Blackwell Science Ltd. pp. 448-451.

Causas de extinción relacionadas a la Tierra

A. Hallam

Introducción

La idea de que las extinciones masivas podrían ser causadas por fenómenos estrictamente relacionados a la Tierra es vieja, data desde la llamada edad heroica de la Geología, en la primera parte del siglo XIX. Siguiendo las ideas de su compatriota G. Cuvier acerca de las extinciones, el geólogo francés Elie de Beaumont propuso que levantamientos catastróficos y virtualmente instantáneos de cadenas montañosas, a intervalos no frecuentes en la historia geológica, causaron cambios ambientales drásticos que condujeron a la destrucción de una alta proporción de la biota terrestre. La correlación entre episodios de diastrofismo y épocas de cambios orgánicos mayores también fue observada por el geólogo americano T.C. Chamberlain a principios de este siglo, y por geólogos europeos como E. Suess y J.F. Umbgrove (Hallam 1981a). Sin embargo, las investigaciones modernas sobre la actividad tectónica sugieren que dichos procesos están muy localizados geográficamente y que no son lo suficientemente “catastróficos” en el tiempo como para explicar satisfactoriamente los eventos de extinción masiva. La atención se debe enfocar en los fenómenos a escala global que pueden dar lugar a cambios drásticos en el ambiente físico. Los únicos contendientes que reúnen esos requisitos son los cambios en el nivel del mar y el clima, y los episodios en que se incrementa la actividad volcánica.

Nivel del mar

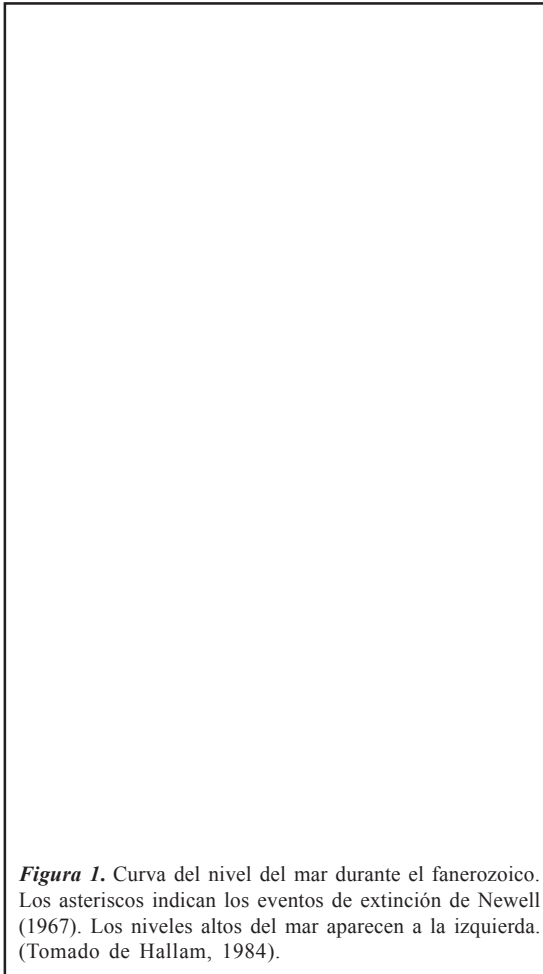
El paleontólogo americano Newell (1967) fue la primera persona que hizo una correlación explícita entre episodios de extinción masiva de invertebrados marinos fanerozoicos y las disminuciones eustáticas en el nivel del mar, atribuyendo las extinciones al incremento del estrés ambiental que resultó de la

sustancial reducción de las áreas habitables en los mares epicontinentales someros. Distinguió seis episodios: fin del Cámbrico, fin del Ordovícico, Devónico Tardío, fin del Pérmico, fin del Triásico y fin del Cretácico. Los primeros dos están especialmente bien marcados por extinciones de trilobites y los últimos tres por extinciones de amonites. Grandes comunidades de organismos arrecifales fueron destruidas en los episodios del Devónico Tardío y a finales del Triásico, y el plancton calcáreo (foraminíferos y cocolitofóridos) se redujo drásticamente a finales del Cretácico. El evento mayor de todos ocurrió a finales del Pérmico, cuando muchos grupos paleozoicos importantes se extinguieron por completo, incluyendo fusulinidos, crinoides camerados e inadunados, briozoarios trepostomados y criptostomados, corales rugosos y braquiópodos productidos.

A excepción del primero, todos estos episodios de extinción han sido subsecuentemente aceptados por los paleontólogos como los eventos de extinción más significativos en la historia del Fanerozoico (Raup y Jablonski, 1986). La correlación entre los principales descensos en el nivel del mar y los eventos de extinción masiva de Newell es realmente sorprendente (Fig. 1; Jablonski, 1986). A una escala menor, existe una correlación igualmente sorprendente entre la extinción de grupos sensibles a los cambios del ambiente, como los amonoideos, y otros episodios de regresiones generalizadas, que probablemente tienen que ver con la disminución en el nivel del mar, tanto en el Paleozoico como en el Mesozoico (e.g. Hallam, 1987a). A partir de la investigación ecológica sobre biogeografía de islas, resulta claro que hábitats con áreas pequeñas pueden acomodar menos taxa, así que la reducción en área debe llevar a una diversidad menor, al tiempo que se incrementa la tasa de extinción. Ya sea que la extinción se deba a la poca diversidad del hábitat, al incremento en la competencia, a los efectos del hacinamiento o a cualquier otra causa, la relación empírica básica parece estar bien establecida.

Algunos críticos han señalado que los episodios inferidos de regresiones marinas significativas no siempre se relacionan con extinciones masivas notables de organismos marinos. Esto es obviamente cierto para las disminuciones eustáticas del nivel del mar en el Cuaternario y Oligoceno Medio, siendo esta última probablemente la más grande del Terciario (Haq *et al.*, 1987). Se pueden proponer por lo menos dos explicaciones, y ambas toman en cuenta el fenómeno de la adaptación biológica. Las regresiones cuaternarias fueron seguidas por transgresiones igualmente rápidas, después de intervalos de tiempo geológicamente cortos, limitando el efecto de la reducción del hábitat y permitiendo que un número suficiente de organismos sobrevivieran y expandieran sus poblaciones durante las transgresiones sucesivas. Es probable que las faunas cuaternarias hayan sido relativamente euritópicas, o ambientalmente tolerantes,

porque representan sobrevivientes de tiempos cenozoicos tardíos ambientalmente estresantes. La misma consideración puede aplicarse también a la regresión del Oligoceno medio, que siguió muy de cerca a un incremento significativo en las tasas de extinción marina a través del límite Eoceno-Oligoceno. Parece que por largos periodos del tiempo fanerozoico, la mayoría de los organismos se adaptó tan bien a condiciones de relativa estabilidad ambiental, incluyendo un clima benigno, que aun los cambios más modestos en el nivel del mar pudieron haber tenido un efecto importante en las denominadas “faunas estables” en los extensos y someros mares epicontinentales. Tales fenómenos paleogeográficos no se pueden equiparar hoy en día, lo cual marca un episodio inusualmente regresivo en la historia de la Tierra.



La última curva del nivel del mar de Exxon, con datos del Triásico al presente (Haq *et al.* 1987), no muestra grandes descensos inusuales en los lapsos de tiempo que abarcan los dos episodios de extinción más grandes durante este intervalo, a finales del Triásico y del Cretácico. Sin embargo, la curva Exxon está basada principalmente en estratigrafía sísmica, y no debe ser considerada mas que como un modelo tentativo sujeto a ser probado por otras evidencias. De hecho hay evidencia considerable de una gran regresión a finales del Triásico (Hallam, 1981b), y algunos indicios fuertes de que el alcance de la regresión de finales del Cretácico ha sido subestimado por Haq y colaboradores (Hallam, 1987b).

Para varios eventos, principalmente el fin del Pérmico, del Triásico y del Cretácico, las extinciones masivas en el

ambiente marino parecen correlacionarse muy cercanamente con la extinción masiva de algunos vertebrados terrestres, especialmente aquellos de gran tamaño, los cuales, debido a sus poblaciones y tasas reproductivas relativamente bajas, serían más vulnerables que los organismos pequeños a las perturbaciones ambientales. Obviamente tales extinciones no se pueden explicar por la reducción en el área de tierra disponible, y una explicación más probable se relaciona con el incremento de las oscilaciones térmicas estacionales en los continentes, inducido por la regresión de los mares epicontinentales.

Si bien se le ha dado mucha atención a la regresión como promotor de las extinciones, debe señalarse que hay una fuerte asociación entre los incrementos en el nivel del mar que ocurren inmediatamente después de los descensos en dicho nivel, y la dispersión de aguas anóxicas en mares epicontinentales, como se registra por ejemplo en la amplia distribución de lutitas negras laminadas. Las áreas habitables pueden ser reducidas tan severamente por este medio como por la regresión, de lo cual resulta un evento de extinción masiva. Para muchos eventos de extinción, tanto mayores como menores, existe una correlación clara con los grandes depósitos de lutitas negras. Entre los eventos mayores, los mejores ejemplos son el Silúrico basal y el Fameniano basal (Devónico), efectivamente equivalentes a los eventos de extinción de finales del Ordovícico y final del Frasniano. Entre los eventos menores, los ejemplos más claros son el límite Cenomaniano-Turoniano y Toarciano temprano (Hallam, 1987a). La expansión de aguas profundas anóxicas puede también estar implicada como un factor que contribuye a los eventos de finales del Pérmico y finales del Triásico.

Durante buena parte de la historia del Fanerozoico, el océano pudo haber estado pobremente estratificado, en contraste con la situación actual (Wilde y Berry, 1984). En consecuencia, sus partes más profundas serían más o menos anóxicas y no pudieron haber servido como refugio para organismos de aguas someras en épocas de regresión, o si aquellos fueron desplazados al competir con otros organismos. Existen muchas posibilidades de que la mayor parte de la fauna neotónica moderna, la cual contiene representantes de casi todos los phyla, no sea más antigua que el Terciario. Desde el Eoceno tardío evidentemente ha existido un sistema de corrientes fuertes inducidas por la glaciación antártica, el cual ha servido para airear las aguas del fondo de los océanos (Hallam, 1981a). La falta de una zona anóxica de agua profunda ayudaría a explicar por qué no hay una extinción significativa registrada para la regresión mayor del Oligoceno Medio.

La causa de los cambios en el nivel del mar tiene que ver con la fusión y congelamiento de los casquetes polares o con la tectónica, representada por

el levantamiento y subsidencia de cordilleras oceánicas y la separación o colisión de continentes. El evento de finales del Ordovícico bien podría haber tenido una causa glacioeustática, asociada al crecimiento y desaparición de la capa de hielo del Sahara, pero para los otros grandes eventos de extinción, la causa más probable es tectono-eustática. Esto plantea un problema, porque las tasas de elevación y descenso en el nivel del mar, fenómenos producidos por las placas tectónicas, son aproximadamente tres órdenes de magnitud más bajas que para la glacioeustasia, dando así más tiempo a los organismos para ajustarse a un medio cambiante y de esta manera evitar la extinción. Desafortunadamente, todavía no hay suficiente información del registro estratigráfico, sobre la cantidad y tasa de cambio en el nivel del mar, para resolver satisfactoriamente este problema.

Existe otra posibilidad, que las regresiones y transgresiones rápidas a escala regional, más que global, pudieran producirse como resultado ya sea de cambios en el patrón de estrés lateral en la corteza (Cloetingh *et al.*, 1985) o por el ascenso de chimeneas del manto que provocan levantamientos epirogénicos, con vulcanismo asociado a la subsidencia (Loper y McCartney, 1986). El hecho de que tales cambios no caigan estrictamente bajo la categoría de eustáticos es irrelevante en lo que a los organismos concierne, ya que los cambios en cuestión son geográficamente extensivos y rápidos, lo cual lleva a cambios drásticos en el ambiente.

Clima

Los cambios en el nivel del mar podrían tener, como producto secundario, algunas consecuencias climáticas, pero el clima podría desde luego fluctuar en el tiempo, independiente de la eustasia. Stanley (1984, 1987) ha sido el más fuerte partidario del punto de vista que sostiene que los cambios de temperatura en el ambiente marino han sido el factor causal dominante en las extinciones masivas del Fanerozoico. Esta interpretación involucra una extrapolación gruesa de sus estudios detallados sobre las extinciones de moluscos plio-pleistocénicos frente a las costas del Atlántico y del Golfo de los Estados Unidos. Mientras en esta región hay una alta tasa de extinción de especies, existen pocas evidencias de extinciones contemporáneas alrededor de las márgenes del Pacífico o del Mediterráneo. Stanley sostiene: dado que las extinciones tienen un alcance regional y no global, no se pueden invocar los cambios eustáticos. En cambio argumentó a favor de un descenso en la temperatura, más pronunciado en la costa este americana que en otras partes, como resultado de factores paleogeográficos.

Si retrocedemos en el tiempo, el siguiente evento importante de extinción marina para el cual se puede invocar como factor causal a la disminución de temperatura, se halla en el límite Eoceno-Oligoceno. Este “evento” es definitivamente no repentino en términos geológicos y se distingue más por un marcado incremento en la tasa de extinción, que por cambios drásticos en un intervalo corto de tiempo. Los isótopos de oxígeno aportan evidencias de una disminución de temperatura en aguas superficiales y también en aguas profundas, pero la curva de Haq y colaboradores (1987) no indica cambios significativos en el nivel del mar, que sean mayores que en otros lapsos del Terciario. Sin embargo, para antes del Terciario, la evidencia que involucra a la temperatura como factor causal es débil o inexistente, ello obligó a Stanley a recurrir a alguna explicación especial (aunque se podría argumentar que el evento de finales del Ordovícico tuvo esencialmente una causa climática, si se acepta la interpretación glacioeustática). Por ejemplo, el evento de extinción más grande de todos, a finales del Pérmico, ocurrió durante un periodo de mejoría climática, marcado por la desaparición de la capa de hielo de Gondwana, en el Pérmico Medio. Es concebible, desde luego, que el evento de finales del Pérmico fuese inducido por un episodio de incremento de temperatura, pero no hay nada seguro al respecto.

Uno de los puntos que Stanley citó a favor de su hipótesis del control de temperatura es que la mayoría de los organismos vulnerables a la extinción, como los arrecifales, tuvieron una distribución tropical durante el Fanerozoico. Si bien esto puede ser verdad, no necesariamente establece que la temperatura sea el control clave, porque los organismos tropicales tienden a ser generalmente estenotópicos, pues son relativamente sensibles a una variedad de factores ambientales.

Un cambio verdaderamente extensivo de las aguas profundas anóxicas al principio de los episodios de cambio climático, se ha sugerido como un factor que contribuyó a los eventos de extinción masiva en los océanos (Wilde y Berry, 1984). Como se discutió arriba, el incremento y dispersión de aguas anóxicas en las plataformas continentales se asocia con frecuencia a las transgresiones marinas, de manera que tal vez no sea necesario recurrir a los cambios climáticos.

Con respecto a cambios en la temperatura del aire, el único registro satisfactorio proviene de las plantas terrestres, desde el Cretácico Tardío al Reciente. No se ha registrado ningún evento importante de extinción entre estos organismos para el Cenozoico, pero a finales del Cretácico hubo extinciones significativas en el Dominio Templado Norte del oeste de Norteamérica y el este de Asia. Mientras que el consenso paleobotánico ha relacionado tales

extinciones a una disminución gradual de temperatura en el Cretácico Tardío, la más reciente investigación en el Oeste Interior de América del Norte sugiere un incremento de temperatura en el Maastrichtiano y ningún cambio significativo en el límite Cretácico-Terciario (Wolfe y Upchurch, 1987). Más atrás en el tiempo la evidencia de plantas terrestres es más confusa, y no ha resultado adecuada para establecer un esquema convincente del cambio climático.

Vulcanismo

El evento de extinción de finales del Cretácico es uno de los que ha recibido más atención. No obstante los reclamos hechos en favor de un impacto extra-terrestre, hay fuertes evidencias de regresión marina en este tiempo, sugiriendo que este fenómeno está involucrado en las extinciones. Sin embargo, los cambios en el nivel del mar pueden no explicar las extinciones drásticas del plancton calcáreo en el límite Cretácico-Terciario, ni las evidencias físico-químicas como el enriquecimiento anómalo a escala global de iridio, y la presencia local de granos de cuarzo con láminas metamorfizadas por efecto de choque en las capas del límite Cretácico-Terciario. Evidencia de esta clase ha sido considerada como conclusiva para apoyar la idea de un impacto de bólido, pero de hecho lo mismo se puede decir del vulcanismo terrestre a gran escala (Hallam, 1987b). Se sabe que durante las erupciones donde hay flujos basálticos, se da también la expulsión de aerosoles muy enriquecidos en iridio, si se les compara con rocas de la corteza. Erupciones de esta clase en una escala suficiente, durante varios cientos de miles de años, podrían producir el enriquecimiento global observado de este elemento. Los derrames basálticos del Deccan, en la India, eruptados durante la zona magnética que abarca el límite Cretácico-Terciario, son el candidato más obvio. Hay buena evidencia de vulcanismo explosivo contemporáneo en otras partes del mundo, y bases razonables para creer que tal vulcanismo podría generar las presiones requeridas para producir láminas impactadas metamorfizadas en los granos minerales.

La actividad volcánica intensa durante un largo período de tiempo habría tenido consecuencias ambientales nocivas. Se sabe que las erupciones a través de fisuras con derrames de basalto que producen flujos individuales de lava con volúmenes mayores a 100 km³ y con tasas muy altas de erupción, son capaces de inyectar grandes cantidades de aerosoles de sulfatos en la estratósfera inferior, con consecuencias atmosféricas potencialmente devastadoras. Tales emisiones volátiles a una escala suficientemente grande, podrían llevar a la producción de cantidades inmensas de lluvia ácida, reducción en la alcalinidad y pH de la superficie del océano, enfriamiento atmosférico global y reducción de la capa

de ozono. El enfriamiento atmosférico se vería reforzado por la ceniza expulsada a la atmósfera por el vulcanismo explosivo contemporáneo.

Así, al parecer se requiere un escenario compuesto para las extinciones de los finales del Cretácico, en donde estén involucrados la disminución en el nivel del mar y el vulcanismo a una escala excepcionalmente intensa, junto con los cambios climáticos asociados (sin embargo, todavía no hay evidencia que apoye la idea de que el vulcanismo fue un factor causal directo para los otros eventos de extinción masiva). Loper y McCartney (1986) hicieron notar que el incremento del vulcanismo a finales del Cretácico se correlaciona con un cambio significativo en el campo geomagnético, con un largo período libre de reversiones, que repentinamente llegó a su fin en el Maastrichtiano. Propusieron un modelo que involucra inestabilidad periódica de la capa térmica límite en la base del manto. Esta capa recibe calor del núcleo y lo transmite hacia arriba por medio de las chimeneas del manto. Al hacerse más densa por la difusión térmica, se vuelve dinámicamente inestable y expulsa el material caliente. El calor es extraído del núcleo a una tasa mayor, incrementando el aporte de energía y, por lo tanto, la frecuencia de las reversiones magnéticas de la dínamo en el núcleo exterior fluido. El material caliente se eleva a través de las chimeneas del manto hacia la superficie y da lugar a la actividad volcánica. Se puede producir vulcanismo explosivo y no explosivo, dependiendo de la condición de la litósfera, la cual varía regionalmente. El incremento en la actividad de las chimeneas del manto puede ocasionar levantamiento de grandes áreas en los continentes y, por lo tanto, la regresión de mares epicontinentales. Los puntos calientes o hotspots de hoy en día están asociados a elevaciones topográficas regionales, así que es razonable inferir que la mayoría de los levantamientos epirogénicos refleja regiones calientes de baja densidad en la astenosfera, derivadas de las corrientes de convección. La subsidencia epirogénica en los continentes y las transgresiones marinas pueden seguir a episodios de erupciones volcánicas sustanciales.

Fischer (1984) propuso una hipótesis general que relaciona los cambios en el nivel del mar, el clima y el vulcanismo, para producir dos superciclos durante el Fanerozoico. Las épocas en que se presentan altas tasas de expansión del piso oceánico y vulcanismo oceánico se relacionan con las cordilleras oceánicas emergentes y consecuentemente mantienen un alto nivel del mar. El intemperismo terrestre remueve menos dióxido de carbono de la atmósfera debido a la reducción en las áreas continentales, y el vulcanismo arroja más gas a la superficie de la Tierra. Así, el contenido de bióxido de carbono de la atmósfera es alto y, debido al efecto invernadero, el clima es templado sin casquetes polares de hielo. La situación tectónica inversa da lugar a que se mantenga un bajo nivel del mar, bajo contenido atmosférico de bióxido de carbono

y una mayor diferenciación climática entre los trópicos y los polos. Sin embargo, las tasas de cambio involucradas en tales procesos parecen ser demasiado bajas para explicar eventos de extinción masiva. La línea más prometedora de investigación para generar modelos basados en causas terrestres, es probablemente una investigación más cercana a la relación entre cambio del nivel del mar, levantamiento continental, vulcanismo y actividad de chimeneas del manto, como se ha propuesto para los eventos en el límite Cretácico-Terciario. La extinción de finales del Pérmico es un candidato especialmente prometedor para este tipo de investigación.

Literatura citada.

- Cloetingh, S., H. McQueen y K. Lambeck. 1985. On a tectonic mechanism for regional sea level variation. *Earth and Planetary Science Letters*, **75**:157-166.
- Fischer, A.G. 1984. The two Phanerozoic supercycles, p. 129-150. In W.A. Berggren y J.A. van Couvering (eds.), *Catastrophes and Earth history*. Princeton University Press, Princeton.
- Hallam, A. 1981a. *Facies interpretation and the stratigraphic record*. W.H. Freeman, Oxford.
- Hallam, A. 1981b. The end-Triassic bivalve extinction event. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **35**:1-44.
- Hallam, A. 1984. Pre-Quaternary sea-level changes. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **12**:205-243.
- Hallam, A. 1987a. Radiations and extinction in relation to environmental change in the marine Lower Jurassic of northwest Europe. *Paleobiology*, **13**:152-168.
- Hallam, A. 1987b. End-Cretaceous mass extinction event: argument for terrestrial causation. *Science* **238**: 1237-1242.
- Haq, B.U., J. Hardenbol y P.R. Vail. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, **235**:1158-1167.
- Jablonski, D. 1986. Causes and consequences of mass extinctions, p. 183-229. In D.K. Elliott (ed.), *Dynamics of extinction*. Wiley-Nueva York.
- Loper, D.E. y K. McCartney. 1986. Mantle plumes and the periodicity of magnetic field reversals. *Geophysical Research Letters*, **13**:1525-1528.
- Newell, N.D., 1967. Revolutions in the history of life. *Special Papers of the Geological Society of America*, **89**:63-91.
- Raup, D.M. y D. Jablonski (eds.) 1986. *Patterns and processes in the history of life*. Report of Dahlem Workshop, 1985. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Stanley, S.M. 1984. Marine mass extinction: a dominant role for temperature, p. 69-117. In M.H. Nitecki (ed.), *Extinctions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Stanley, S.M. 1987. *Extinction*. Scientific American Books, Nueva York.
- Wilde, P. y W.B.N. Berry. 1984. Destabilisation of the oceanic density structure and its significance to marine extinction events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **48**:143-163.
- Wolfe, J.A. y G.R. Upchurch. 1987. North American non-marine climates and vegetation during the late Cretaceous. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **61**:33-78.
- Texto original en inglés, tomado de: Hallam, A. 1990. Mass Extinction: Processes, Earth-bound causes, p. 160-164. in Briggs, D.G. y P.R. Crowther (eds.) *Paleobiology: a synthesis*. Blackwell Scientific Publications.

Causas extraterrestres de extinción

D. Jablonski

Introducción

Desde hace tiempo se han invocado causas extraterrestres para explicar las extinciones masivas, pero sólo en la década pasada la comunidad científica general ha tomado la idea seriamente. Indicadores geoquímicos, sedimentarios, y otros del registro estratigráfico son suficientes para sugerir que es imposible ignorar a los impactos extra-terrestres como explicaciones potenciales para las crisis bióticas que interrumpen el registro fósil. El caso no está completamente probado para ninguna extinción masiva, aunque es la hipótesis más fuerte para el evento de finales del Cretácico (W.Álvarez, 1986; L.W. Álvarez, 1987; ver Hallam, 1987 y Officer et al. 1987 para diferentes puntos de vista). En cualquier evento, el descubrimiento inicial de iridio y otras anomalías geoquímicas en el límite Cretácico-Terciario han animado una cantidad inmensa de investigación interdisciplinaria sobre el problema de extinciones masivas y agentes causales extraterrestres potenciales.

Mecanismos potenciales

Las causas extraterrestres propuestas para explicar las extinciones masivas han incluido la variación en el calor solar producido, protuberancias solares masivas e influjo repentino de rayos cósmicos pertenecientes a una supernova cercana, el cruce del Sistema Solar por el plano galáctico, y colisiones con cometas, asteroides u otros objetos extra-terrestres (colectivamente llamados bólidos). Hasta hace poco tiempo, tales factores estaban, en el mejor de los casos, sujetos solamente a una verificación débil basada en correlaciones aproximadas en el tiempo, y en el peor de ellos, eran simplemente reflexiones de desesperación frente a aparentes trastornos bióticos inexplicables. Nuevas líneas de evidencia acerca de posibles impactos de bólidos en un solo momento, o quizás de varios (como cinco) eventos de extinciones, han transferido estas

especulaciones hacia el campo de la comprobación.

Asteroides que cruzan la Tierra (asteroides cuyas órbitas cruzan la de la Tierra o podrían cruzar como resultado de perturbaciones gravitacionales de largo alcance) son suficientemente comunes, lo que significa que en el pasado geológico deben haber ocurrido impactos de bólidos. La Tierra debió de sufrir impactos por *c.* seis asteroides de 1 km de diámetro por millón de años, y por *c.* dos asteroides de 10 km o más por cada 100 millones de años, por ejemplo cerca de una docena de impactos grandes desde el comienzo del Fanerozoico (Shoemaker, 1984). Los efectos del choque de objetos de 1 km de diámetro son inciertos pero, como está discutido abajo, la mayoría de los investigadores creen que el impacto de un bólido de 10 km de diámetro habría tenido consecuencias severas y globales.

La tasa promedio de colisión para cometas es ciertamente inferior a la de los asteroides. Las tasas de impacto de cometas podrían incrementarse ocasionalmente, perturbando la nube de Oort de cometas que rodea el Sistema Solar más allá de los planetas externos (margen interior de cerca de 10^4 Unidades astronómicas (UA) del Sol, donde 1 UA es la distancia entre el Sol y la Tierra, aproximadamente 150 millones de km). El paso a través de las altas densidades estelares en los brazos espirales de la Galaxia puede elevar la tasa de colisión a cerca de 10% (Shoemaker, 1984). Esta modulación de baja frecuencia de impactos cometarios sería interrumpida aproximadamente una vez cada 100 millones de años por explosiones de corta vida (1-3 millones de años) desatadas por el paso cercano de estrellas individuales (Hut, et al. 1987).

La evidencia para explicar las extinciones periódicas, todavía debatida calurosamente, sugiere (pero no comprueba) una perturbación regular y frecuente de la nube de Oort. Los mecanismos hipotetizados incluyen: oscilaciones alrededor del plano galáctico, donde los encuentros con estrellas y nubes moleculares serían más probables; un décimo planeta en una órbita altamente excéntrica más allá de Pluton (a *c.* 100 UA); y anticipando su descubrimiento, una débil estrella solar acompañante, bautizada como Némesis, a distancias estimadas que varían en un orden de 10^4 a 10^5 UA). Los debates sobre la posibilidad astronómica de estos mecanismos, con Némesis manteniéndose tenuemente al margen, han sido revisados por Shoemaker y Wolfe (1986) y Hut y colaboradores (1987).

La magnitud y escala geográfica de los efectos del impacto dependen del tamaño del bólido y su velocidad, pero los límites no han sido determinados. Un asteroide de 10 km de diámetro fue estimado para el evento del Cretácico con base en los niveles globales de iridio, y aunque los efectos potenciales están poco entendidos, habrían sido probablemente severos. W. Álvarez (1986), L.W.

Álvarez (1987) y Prinn y Fegley (1987) enfatizan las siguientes posibilidades:

1. *Oscuridad* causada por la nube global de partículas de polvo fino generadas por el impacto. Durante 2 a 11 meses, esta oscuridad habría sido suficiente para detener los procesos de fotosíntesis, causando así el colapso de cadenas tróficas marinas y terrestres.

2. El *frío* acompañaría la oscuridad, con temperaturas descendiendo por abajo del punto de congelamiento en el interior de los continentes. Los climas marítimos serían perturbados, de forma menos severa debido a la inercia térmica de las aguas oceánicas.

3. *El efecto invernadero* y el calentamiento global podrían seguir a la temperatura fría si el(los) bólido(s) cayó(eron) en el océano. Después, los granos de polvo amalgamados y depositados de la atmósfera; el peso remanente de vapor de agua atraparía energía infrarroja reflejada de la Tierra, incrementando la temperatura global aproximadamente 10 grados centígrados. La duración de este episodio de invernadero es incierta, con estimaciones que van de meses a años y hasta períodos de tiempo más largos que el frío inmediato, y después la oscuridad -quizás tan largo como 1000 años (Prinn y Fegley 1987).

4. *Lluvia ácida nítrica* resultaría del calentamiento de choque (shock heating) de la atmósfera de la Tierra durante el impacto (ver Prinn y Fegley 1987, cuyos cálculos se retoman aquí). Energía desde la entrada a la atmósfera y, especialmente, la chimenea supersónica eyectada en el impacto produciría cantidades mucho más grandes de óxidos nítricos. Estos compuestos llevarían a una serie de reacciones y por último llovería ácido nítrico y nitroso. En tierra esto dañaría severamente al follaje (y probablemente a los animales), tanto directamente como a través de la movilización de metales traza. En el océano, dentro de una década o menos, la lluvia ácida bajaría el pH de la capa mixta (especialmente los 30 metros superiores) a 7.5-7.8, suficiente para disolver la calcita y entonces estresar severamente a los organismos calcáreos. Más aún, la inyección de un ácido tan fuerte en la atmósfera produciría una exhalación significativa de CO₂ oceánico el cual, combinado con la acumulación de CO₂ en la atmósfera debió deprimir la actividad del fitoplancton marino, y produciría un calentamiento de invernadero de miles de años.

Este impresionante menú de perturbaciones ocasionadas a un impacto, podría esperarse que causara extinciones masivas de las magnitudes observadas. De hecho, un buen número de paleontólogos han argumentado que las

perturbaciones hipotetizadas son demasiado severas para las extinciones observadas, aun en el límite Cretácico-Terciario (e.g. Hallam, 1987). Sin embargo, los modelos impacto-efecto están poco delimitados y requieren extrapolación más allá de la información observacional; una nueva generación de modelos más realistas y sofisticados puede proporcionar una base mejorada de conocimientos para comparar críticamente las causas hipotetizadas con los patrones de extinción observados.

Evidencia biológica

El ímpetu inicial por buscar impactos extra-terrestres fue desde luego el patrón de extinción biológica en el registro fósil, ya fuera percibido como picos en la tasa de extinción global o como desaparición de taxa o biomasa en secciones locales. Infortunadamente, las consecuencias biológicas de los impactos, del vulcanismo masivo, y otras alternativas no están suficientemente entendidos o son suficientemente únicos para proporcionar pruebas críticas. Los complejos trastornos biológicos ejecutados en escalas de meses, años o décadas, como los postulados por escenarios de impacto, son extremadamente difíciles, a menudo imposibles de resolver en secciones estratigráficas simples y desafían los límites de la correlación global. Los eventos de corto alcance están superimpuestos en patrones más lentos y largos en la expansión y contracción de taxa, debidos a factores bióticos y físicos relacionados a la Tierra, así que el efecto de un evento límite dado en un taxón particular (particularmente en uno en declive) es debatible. En el presente, las limitaciones más fuertes que la información paleontológica puede proporcionar, involucran a la consistencia entre un mecanismo dado y el patrón biológico observado dentro de un registro fósil imperfecto.

Inicio y consecuencias. Para los impactos extra-terrestres, las respuestas biológicas incluyen el comienzo abrupto de una extinción con un período extremadamente breve de crisis, y una reorganización relativamente de duración corta y su repercusión durante el retorno a las condiciones de pre-impacto. Por ejemplo, en los modelos de impacto del fin del Cretácico, la mayoría de las perturbaciones ambientales durarían sólo de 1 a 10 años, un intervalo imposible de correlacionar entre localidades distantes, y dentro de los cuales los eventos son virtualmente irresolubles en el registro geológico. El comienzo geológicamente abrupto de una extinción masiva es un requerimiento pero no es la única predicción de la hipótesis del impacto: aún en procesos graduales como regresiones marinas o transgresiones, en principio se podría llegar a efectos umbrales que producirían pulsos de extinciones repentinas en una escala de tiempos estratigráficamente resolubles.

El hipotético calentamiento por efecto de invernadero y posiblemente otras anomalías paleocea-nográficas, persistirían por algunos miles de años más allá del impacto mismo. Alguna evidencia paleontológica (y geoquímica) apoya un período breve de recuperación geológica (pero ecológicamente extensa) particularmente en plantas terrestres (revisado por Wolfe, 1987) y plancton marino (revisado por Zachos y Arthur, 1986), aunque, otra vez, estos no serían los únicos efectos de los eventos extraterrestres.

Los patrones de extinción observados en los límites críticos, no pueden ser tomados como la única posibilidad. Aparentemente una extinción abrupta puede resultar de la erosión o no depósito de sedimentos durante el intervalo de tiempo crítico, así que los eventos biológicos están condensados dentro de capas simples. Al mismo tiempo, artificialmente resultan patrones de extinción gradual cuando el muestreo es defectuoso, o es simplemente desigual en el intervalo próximo al límite, (un fenómeno denominado *frotis* o efecto Signor-Lipps -ver Jablonski, 1986a; Raup, 1987).

Con observaciones que parecían sugerir pérdida gradual de taxa, se ha recurrido a los patrones escalonados de extinción, con pulsos iguales arreglados alrededor del límite de una extinción masiva, para reconciliar los requerimientos de extinción abrupta. Tales patrones escalonados (con por lo menos 12 eventos de extinción propuestos cerca del límite Cretácico-Terciario) también son tomados como una sucesión geologicamente rápida de eventos de extinción esperados durante un bombardeo de cometas. Estos patrones escalonados son distintos de los patrones prolongados de declinación tal como los sugeridos para los amonites del Cretácico Tardío, y como los registrados cerca de los límites del Cenomaniano-Turoniano, Cretácico-Terciario, y Eoceno-Oligoceno (Hut et al. 1987). Infortunadamente, tales patrones no pueden ser tomados todavía como la única posibilidad, porque a su vez ellos también pueden ser generados por efectos de muestreo, cambios ecológicos locales y/o rupturas menores en la sedimentación impuesta, tanto en la extinción abrupta como en la gradacional.

Los taxa llamados *Lázaro* (que parecen sufrir una extinción pero reaparecen más tarde en el registro estratigráfico; Jablonski, 1986a; Raup, 1987) proporcionan un medio de controlar parcialmente el muestreo desigual y la preservación: por ejemplo, la proporción de taxa *Lázaro* de las últimas apariciones observadas que representan extinción artificial, permiten hacer una burda contribución cuantitativa de la fiabilidad de la información acerca de la extinción dentro y alrededor de intervalos de tiempo críticos. La mayoría de las secuencias de extinción escalonadas contienen algunos taxa *Lázaro*, sugiriendo que los efectos del muestreo son propiamente, de hecho, un factor. Se requieren aproximaciones más rigurosas y comprensibles para establecer límites confiables en los patrones de extinción capa por capa.

Se necesitan urgentemente estudios detallados de intervalos de tiempo críticos, pero la petición de un muestreo centímetro a centímetro cerca de los eventos de extinción es de alguna manera engañosa. A esa escala, los efectos ecológicos locales, las vaguedades del muestreo, y aún la bioturbación parecen trastornar la fina estructura de los eventos globales. El muestreo cuidadoso de secuencias geológicas relativamente largas que abarque eventos de extinción, sería especialmente valioso, así que las ausencias al igual que presencias, podrían ser registradas a todo lo largo, para proporcionar algún control estadístico. También, debería buscarse de un modo crítico la consistencia de los patrones de extinción entre localidades ampliamente separadas; se requiere ser cauto particularmente para los patrones escalonados aparentes, porque diferentes taxa, (digamos, amonites y gasterópodos bentónicos) tienen diferentes características de muestreo, aun en amplias escalas geográficas y temporales (ver Jablonski 1986a en la biología de taxa Lázaro).

La selectividad ha sido aclamada para la mayoría de las extinciones masivas: taxa de cuerpo grande, habitantes de arrecifes u organismos tropicales en general, y taxa endémicos, todos parecen sufrir extinción preferencial (Jablonski, 1986a, b). Los críticos, ¡y algunos de los que apoyan! la hipótesis del impacto han propuesto que la extinción dirigida por el impacto sería al azar, más que selectiva, así que ninguna selectividad ecológica o taxonómica observada sería una evidencia contraria. Esta idea parece inapropiada, sin embargo, los taxa difieren en su vulnerabilidad al cambio ambiental, así que cualquier perturbación dada, a pesar de la escala, afectaría más severamente a algunos grupos que a otros. Los sobrevivientes de taxa ampliamente distribuidos, taxa no tropicales, taxa de pequeño tamaño, miembros de cadenas alimentarias por detritus, taxa de agua dulce, plantas deciduas y plancton cuyos ciclos de vida incluyen quistes de resistencia, han sido propuestos para sobrepasar la extinción de finales del Cretácico (Jablonski, 1986a b; Hallam, 1987). Todo es consistente con, pero no exclusivo de la hipótesis del impacto. De forma similar, la posibilidad de que las extinciones masivas sean cualitativamente diferentes de las extinciones precedentes respecto a sus víctimas (e.g. ver Jablonski, 1986a, b) no requiere de eventos de impacto; cualquier perturbación de magnitud suficiente podría, por ejemplo, cruzar el umbral de los efectos de la extinción, así que una amplia distribución geográfica podría determinar la sobrevivencia, pero la riqueza de especies ya no sería importante.

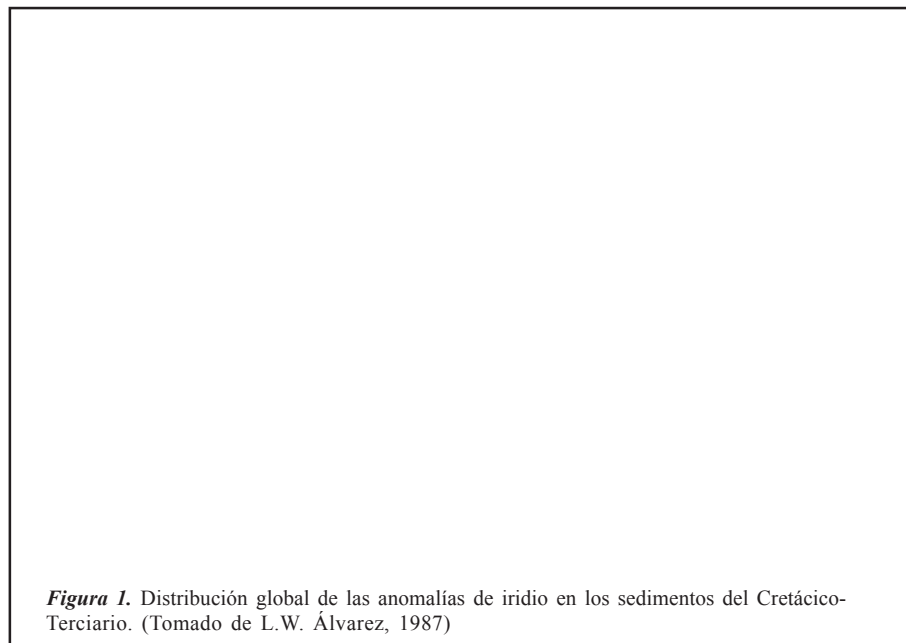
Periodicidad: La aparente periodicidad de los eventos de extinción post-paleozoicos ha propiciado mucha investigación y especulación acerca de los factores extra-terrestres preponderantes. Sin embargo, la periodicidad en si

misma, no es una prueba adecuada para demostrar las causas extra-terrestres, aunque se hayan adelantado pocas alternativas. (Hallam, 1987 revisó una hipótesis de periodicidad endógena en chimeneas del manto). Claramente, el papel crítico de los datos paleontológicos para probar las causas extraterrestres de las extinciones masivas, recae en el grado de correspondencia entre los eventos biológicos y la evidencia fisico-química independiente para impactos u otros mecanismos extraterrestres. Sin embargo, como se discutirá más adelante la unión de tales evidencias no es tan directa como se hubiera esperado.

Evidencia física

Varios fenómenos fisico-químicos han sido propuestos como evidencia independiente para probar el impacto extraterrestre. Aunque cada uno tiene sus críticos, y algunos no son estrictamente diagnósticos, tomados en conjunto forman un argumento sólido para explicar las extinciones de finales del Cretácico y del Eoceno Tardío, con evidencia débil pero sugestiva para explicar otros eventos post-paleozoicos (Raup, 1987). La alternativa más fuerte relacionada a la Tierra en esta época, parece ser el vulcanismo (Hallam, 1987; Officer et al. 1987).

Geoquímica: Las altas concentraciones anómalas de iridio en los sedimentos del límite Cretácico-Terciario, y la presencia de otros elementos escasos en la



corteza de la Tierra, pero abundantes en los asteroides, dió surgimiento a la hipótesis de Álvarez de que a finales del Cretácico un impacto habría ocasionado la extinción masiva. Desde 1979 esta anomalía ha sido encontrada en más de 75 localidades distribuidas mundialmente (fig. 1) tanto en el fondo del mar como en mares someros y paleoambientes continentales; usualmente se trata de una arcilla distintiva que coincide (dentro de los límites de confianza estratigráficos) con el evento de extinción (W. Álvarez, 1986; L.W. Álvarez, 1987). La presencia de isótopos de oxígeno y de carbono cerca del límite también sugiere un episodio de baja productividad que pudo haber durado un millón de años o más, acompañado por oscilaciones de temperatura detectables, pero no excepcionales (Zachos et al., 1989). La dirección de las fluctuaciones isotópicas estables es apropiada para la hipótesis del impacto, pero la duración parece ser muy prolongada y los cambios de la temperatura muy suaves.

Ninguna de las otras cuatro grandes extinciones masivas del Fanerozoico tiene una anomalía geoquímica tan fuerte y observada en tantas localidades, aunque se le ha dedicado un menor esfuerzo a la investigación en ese aspecto (Jablonski, 1986a; Donovan, 1987a; Raup, 1987). Existen ligeros enriquecimientos de iridio a finales del Ordovícico que parecen ser de origen terrestre; los resultados obtenidos para finales del Triásico son hasta ahora negativos; la anomalía registrada para finales del Pérmico, en la extinción masiva más grande de todas, no ha sido registrada por otros laboratorios, y las arcillas de ese límite parecen ser de origen volcánico; la anomalía del Devónico Tardío (Frasniano-Famenniano) ocurrió en un depósito estromatolítico inusual y no se ha repetido en otras secciones del límite.

Entre los eventos de menor extinción, las anomalías de iridio están geográficamente distribuidas cerca del límite de la extinción del Eoceno-Oligoceno, junto con una serie de horizontes de microtectitas cuyo origen de impacto está virtualmente sin discutir (Hut et al., 1987). Una anomalía de iridio fue recientemente descubierta y relacionada a (L.W. Álvarez, 1987) una extinción pequeña del Mioceno Medio que forma el pico más reciente en el análisis de periodicidad, aunque la extensión global del iridio todavía es desconocida. El límite Cenomaniano-Turoniano tiene iridio en exceso, pero se carece de otras señales de impacto, por lo que se puede involucrar un origen terrestre. Existe, en sedimentos estromatolíticos, una anomalía en el límite Jurásico medio-superior (donde no existen eventos de extinción, pero está predicha por los modelos de periodicidad) (como el ejemplo del Frasniano-Famenniano), elevando así el espectro de concentración biológica o diagenética. La edad incierta de una anomalía de iridio en una costra de 2-3 mm rica en hierro, se sobrelapa con una discordancia en los Alpes del Sur con otro pico débil (i.e., predicha por modelos

de periodicidad) de extinción en el Bajociano (Rocchia et al., 1986). Se registró una anomalía de iridio, con otros restos cósmicos en los sedimentos del Plioceno tardío en el Océano del Sur, coincidiendo en tiempo, pero no en espacio, con un evento de extinción regional en el Atlántico norte. La situación es todavía más complicada debido a una anomalía de cerca de la base del Cámbrico, en un nivel que carece de extinción masiva y después de iniciada la radiación Cámbrica de los organismos con caparazón (Donovan, 1987b).

El grado al que todas estas anomalías denotan impactos es todavía debatido (Hallam, 1987. Officer et al., 1987). En algunas secciones claves el enriquecimiento de iridio puede extenderse por varios metros alrededor del límite Cretácico-Terciario; el significado de estas nuevas observaciones no es claro, pues las interpretaciones van desde la movilización diagenética de la capa de precipitación de impacto hasta un depósito prolongado de exhalaciones volcánicas. Una emanación del volcán Kilauea de Hawaii fue altamente enriquecida con iridio, derivado aparentemente del manto profundo; sin embargo, otros elementos de la emanación no se asemejan a las abundancias extraterrestres encontradas en las secuencias del límite de finales del Cretácico (W. Álvarez, 1986), así que, otra vez, el significado de esta información es incierto. La composición de la arcilla en el límite no siempre corresponde a las abundancias de los elementos extraterrestres y a las proporciones de isótopos, produciendo así evidencia contradictoria sobre la naturaleza del bólido hipotético. No está claro si una sobreimpresión diagenética postimpacto o múltiples impactos de bólidos de diferentes composiciones (¿esperados como parte del bombardeo cometario?) pueden tomarse en cuenta para explicar estas inconsistencias. Nuevas técnicas analíticas (L.W. Álvarez, 1987) permitirán realizar una cobertura estratigráfica mucho más extensa, tanto en límite de las extinciones como en los periodos tranquilos entre ellas, eso ayudará en gran medida a comprender el comportamiento del flujo global de iridio y los mecanismos de enriquecimiento potencial no extraterrestres.

Mineralógica: La evidencia potencial independiente del impacto proviene del cuarzo metamorfozado por impacto y de otras partículas sedimentarias. Al igual que el iridio, los granos de cuarzo con por lo menos dos y hasta nueve juegos intersectados de lamelas impactadas, han sido encontrados en ambiente marino y continental en las secuencias del límite Cretácico-Terciario a través del mundo, (fig. 2) (Bohor et al., 1987a; Izett, 1987). Estas lamelas múltiples sólo se conocen en partículas provenientes de sitios donde se lleven a cabo pruebas nucleares y en cráteres de impacto. Los minerales impactados y metamorfozados se forman cerca de ciertas erupciones volcánicas explosivas (Hallam, 1987), pero las

lamelas múltiples y la distribución mundial de granos relativamente grandes (0.1-0.2 mm en el Pacífico Norte y Nueva Zelanda, y hasta de 0.6 mm en América del Norte) son difíciles de reconciliar con la actividad volcánica (W. Álvarez, 1986; Bohor et al., 1987a). La investigación acerca de los minerales impactados y metamorfozados en otros eventos de extinción ha sido hasta ahora negativa, excepto por un intrigante informe preliminar con datos de una zona que se encuentra cerca del límite Triásico-Jurásico en Austria (Badjukov et al., 1987).

Sedimentológico. Las microtectitas (gotas vidriosas formadas por impactos de bólidos) están (indudablemente) casi siempre presentes en tres horizontes cerca del límite Eoceno-Oligoceno (Hut et al., 1987). Un origen similar ha sido sugerido para las esférulas de feldespatos-potasio (sanidino) desordenado, glauconita, goetita, y magnetita, encontrados en secuencias a nivel mundial en el límite Cretácico-Terciario (W. Álvarez, 1986), sin embargo, la evidencia reciente sugiere un origen autigénico, y no de impacto, de por lo menos algunas de las esférulas (Hallam, 1987; Izett, 1987). En los sedimentos del límite Permo-Triásico en Sichuan, China, existen microesférulas de composición variada (Gao et al., 1987); su significado es incierto a la luz del origen aparentemente volcánico de las arcillas del límite, presentes en China. Es necesario realizar más trabajo separando esférulas de diferentes orígenes, antes de que sea posible hacer interpretaciones válidas (Bohor et al., 1987b).

Las partículas de hollín son abundantes en las arcillas de los límites Cretácico-Terciario en Nueva Zelanda y Dinamarca (W. Álvarez, 1986; L.W.

Álvarez, 1987). Si estas arcillas representan sólo un año de depósito, como ha sido propuesto en casi todos los modelos de impacto, el flujo de carbono habría sido del orden de 10^3 - 10^4 por arriba de los niveles previos, sugiriendo extensos incendios iniciados por el calor del impacto y propagados entre los restos de los bosques aniquilados por el hipotético intervalo frío post-impacto. Sin embargo, la singularidad de la presencia del hollín es incierta, y el flujo alto depende del tiempo de depósito de la capa de arcilla, lo cual todavía está en debate (Hallam,

Figura 2. Grano de cuarzo impactado de la arcilla del límite del Cretácico-Terciario en una sección no marina de Brownie Butte, Garfield County, Montana. Microfotografía de barrido electrónico, amplitud del campo 0.14 mm (Cortesía de B.F. Bohor)

1987).

Cráteres: Los impactos grandes deberían dejar cráteres de mayor magnitud que la del bólido mismo. La incertidumbre de las edades es problemática y la información es extremadamente escasa, pero la asociación entre los eventos de extinción ocurridos en los últimos 250 millones de años y los 26 cráteres bien fechados de 5 km de diámetro o más, puede ser estadísticamente significativa (revisado por Shoemaker y Wolfe, 1986, quienes son escépticos). Las simulaciones de Trefil y Raup (1987) sugieren que este registro de cráteres comprende a casi un tercio de los impactos periódicos (supuestamente lluvia de cometas) y a dos tercios de las colisiones azarosas con asteroides. Shoemaker y Wolfe (1986) llegaron a una conclusión similar por diferentes medios.

Sin embargo, surgen preguntas acerca de los eventos de extinción mejor estudiados. Los únicos cráteres bien fechados y de un tamaño apropiado que ocurrieron cerca del límite Cretácico-Terciario están en la U.R.S.S. (Shoemaker y Wolfe, 1986), pero el tamaño y densidad de los granos de cuarzo impactados sugieren un impacto en América del Norte (Bohor et al., 1987a; Izett, 1987). Más aún, el cuarzo de impacto sugiere un impacto en rocas sedimentarias, por ejemplo, en un ambiente continental o en aguas someras, mientras que la magnetita y otras esférulas nos sugieren a un basalto alterado, y por lo tanto, un impacto oceánico (aunque ahora es cuestionada la derivación de esférulas por impacto, como se hizo notar arriba). Estas contradicciones quizás se resuelvan con la hipótesis de una lluvia de cometas a finales del Cretácico-Terciario y el consecuente impacto múltiple, pero persiste el problema acerca del sitio(s) de impacto(s) (Hallam, 1987). Al respecto, una interpretación volcánica no es más satisfactoria.

Conclusiones y perspectivas

Aunque ningún indicador es definitivo, hoy en día la variada evidencia física y química en el límite Cretácico-Terciario es casi explicada fácilmente por el impacto de un bólido. El vulcanismo es su principal rival, pero como W. Álvarez (1986) argumentó, evidentemente sólo las erupciones basálticas pasivas producen exhalaciones de iridio y funden microesférulas, mientras que se necesitarían erupciones silíceas violentas para producir minerales de impacto. Ningún tipo de erupción producirá a la vez todas las características observables de un impacto, y ninguna puede explicar una distribución mundial del cuarzo impactado, iridio y otras anomalías geoquímicas. La hipótesis de las chimeneas periódicas del manto puede producir tanto vulcanismo explosivo como no explosivo en una escala global (Hallam, 1987), pero este modelo todavía espera evaluación. Generalmente la información paleontológica es consistente, pero

proporciona poco apoyo conclusivo para los mecanismos de extinción dirigidos por un impacto. Como varios autores han observado, en este y otros eventos de extinción la regresión marina oscurece los indicadores biológicos y físico-químicos y puede todavía jugar un papel en la extinción.

Las evidencias más contundentes a favor o en contra de los factores extraterrestres en las extinciones masivas (aparte del descubrimiento de un sol acompañante hipotético llamado Némesis) vendrán con una evaluación sobre la fuerza de asociación temporal entre las extinciones masivas fanerozoicas y los indicadores físico-químicos de los impactos de los bólidos. Este trabajo está en camino, además es impresionante que los tres o cuatro picos de las extinciones más recientes reconocidos en la información global y/o en secciones estratigráficas locales (Mioceno medio, Eoceno-Oligoceno, Cretácico-Terciario, y Cenomaniano-Turoniano) poseen por lo menos algún tipo de indicador de impacto. La débil pero significativa agrupación de las edades de los cráteres en los eventos de extinciones durante los últimos 250 millones de años, debería apuntar hacia el análisis de otros límites, para afinar las hipótesis en curso. La evaluación de la evidencia negativa queda como un problema, sin embargo, la hipótesis de impacto puede ser notablemente elástica y difícil de falsificar; la ausencia de cráteres, el cuarzo de impacto y aún las anomalías de iridio son consistentes con el impacto en el océano ahora subducido, con lugar de impacto basáltico, y más que con un impacto meteorítico, con uno cometario respectivamente. Adicionalmente, no todos los grandes cráteres, los horizontes de microtectitas o las anomalías de iridio coinciden con eventos de extinciones. Una mejor comprensión de los efectos potenciales de un impacto, y de la distribución de los indicadores potenciales del impacto a través del registro estratigráfico, debería llevar a enmarcar hipótesis más refinadas relacionadas con el papel de los factores extraterrestres en la evolución de la vida sobre la Tierra.

Literatura citada.

- Álvarez, L.W. 1987. Mass extinctions caused by large bolide impacts. *Physics Today*, 40:24-33.
- Álvarez, W. 1986. Toward a theory of impact crises. *Eos*, 67: 649, 653-655, 658.
- Badjukov, D.D., H. Lobitzer y M.A. Nazarov. 1987. Quartz grains with planar features in the Triassic-Jurassic boundary sediments from Northern Limestones Alps, Austria. *Lunar and Planetary Science*, 18:38.39.
- Bohor, B.F., P.J. Modreski y E.E. Foord. 1987a. Shocked quartz in the Cretaceous-Tertiary boundary clays: evidence for a global distribution. *Science*, 236:705-709.
- Donovan, S.K., 1987a. Iridium anomalous no longer? *Nature*, 326:331-332.
- Donovan, S.K., 1987b. Confusion at the boundary. *Nature*, 329:288.
- Gao zhengang, Xu Daoyi, Zhang Qinwen y Sun Yiyin. 1987. Discovery and study of microspherules at the Permian-Triassic boundary of the Shangsi section, Guangyuan, Sichuan.

- Geological Review, 33:203 (in chinese with english abstract).
- Hallam, A., 1987. End-Cretaceous mass extinction event: argument for terrestrial causation. *Science*, 238:1237-1242.
- Hut, P., W. Álvarez, W.P. Elder, T. Hansen, E.G. Kauffman, G. Keller, E.M. Shoemaker y P.R. Weissman. 1987. Comet showers as a cause of mass extinctions. *Nature*, 329:118-126.
- Izett, G.A. 1987. Authigenic "spherules, in K-T boundary sediments at Caravaca, Spain and Raton Basin, Colorado and New Mexico, may not be impact derived. *Bulletin of the Geological Society of America*, 99:78-86.
- Jablonski, D., 19861. Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach, p. 183-229. *In* D.K. Elliot (ed.), *Dynamics of extinction*. Wiley, New York.
- Jablonski, D. 1986b. Evolutionary consequences of mass extinctions, p. 313-329. *In* D.M. Raup y D. Jablonski (eds.), *Patterns and processes in the history of life*. Springer-Verlag, Berlin.
- Officer, C.B., A. Hallam, C.L. Drake y J.D. Devine. 1987. Late Cretaceous and paroxysmal Cretaceous/Tertiary extinctions. *Nature*, 326:143-149.
- Prinn, R.G., y B. Fegley Jr. 1987. Bolide impacts, acid rain, and biospheric traumas at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Earth and Planetary Science Letters*, 83:1-15.
- Raup, D.M. 1987. Mass extinction: a commentary. *Palaeontology*, 30:1-13.
- Rocchia, R., D. Boclet, P. Bonte, A. Castellarin y C. Jehanno, C. 1986. An iridium anomaly in the Middle-Lower Jurassic of the Venetian region, northern Italy. *Journal of Geophysical Research*, 91:E259-E262.
- Shoemaker, E.M. 1984. Large body impacts through geologic time. p. 15-40. *In* H.D. Holland y A.F. Trendall (eds.), *Patterns of change in Earth evolution*. Springer-Verlag, Berlin.
- Shoemaker, E.M. y R. Wolfe. 1986. Mass extinctions, crater ages, and comet showers. p. 338-386. *In* R.S. Smoluchowski, J.N. Bahcall y M.S. Matthews (eds.), *The galaxy and the solar system*. University of Arizona Press, Tucson.
- Trefil, J.S. y D.M. Raup. 1987. Numerical simulations and the problem of periodicity in the cratering record. *Earth and Planetary Science Letters*, 82:159-164.
- Wolfe, J.A. 1987. Late Cretaceous-Cenozoic history of deciduousness and the terminal Cretaceous event. *Paleobiology*, 13: 215-226.
- Zachos, J.C. y M.A. Arthur. 1986. Paleooceanography of the Cretaceous/Tertiary boundary event: inferences from stable isotopic and other data. *Paleooceanography*, 1:5-26.
- Zachos, J.C., M.A. Arthur y W.E. Dean. 1989. Geochemical evidence for suppression of pelagic productivity at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Nature*, 337:61-64.

Texto original en inglés, tomado de: Jablonski, D. 1990. Extra-terrestrial causes. p. 164-171. *in* Briggs, D.G. y P.R. Crowther. *Paleobiology: a synthesis*. Blackwell Scientific Publications.

Debatiendo los factores ambientales en la evolución humana

Craig S. Feibel

Resumen

Los factores ambientales, particularmente las fluctuaciones climáticas, se visualizan ampliamente como controles importantes en los patrones de evolución. La coincidencia general, con grandes cambios climáticos, de dos transiciones adaptativas dentro de la evolución de los homínidos, apunala los modelos en los que estos cambios evolutivos son conducidos por cuestiones climáticas. En la primera de ellas, el origen de la familia Hominidae está ligado a la desecación Messiana del Mediterráneo. La segunda, un caso más convincente, involucra al origen del género *Homo* y a la primera aparición de la tecnología de instrumentos de piedra, con la presencia y amplia contemporaneidad del inicio de la glaciación Pleistocénica en el hemisferio norte. No obstante, los análisis detallados encuentran dificultades para ligar a los fenómenos inductores de gran escala con la evidencia terrestre de la evolución de los homínidos, y también con la determinación de los efectos de los factores ambientales interactuantes. Las influencias que tienen el clima, la tectónica, el vulcanismo y la propia evolución de las comunidades, actúan a escalas variables y se reflejan de distintas maneras en el registro geológico. Las investigaciones actuales relacionan a los estudios detallados del continente africano con los registros del cambio global, para comprender mejor los efectos de la interacción entre varios factores ambientales y la evolución humana.

Introducción

Actualmente, la indagación acerca del cambio climático global está conduciendo a una intenso esfuerzo de investigación interdisciplinaria sobre los efectos de los procesos de gran alcance, incluyendo al clima, la tectónica, el vulcanismo y la evolución de las comunidades.

Hoy en día, uno de los grandes misterios de la investigación científica es responder a preguntas como la siguiente: ¿de qué manera afectan éstos y

otros factores al futuro de la humanidad? Así como el futuro de nuestra especie dependerá de las respuestas a los factores ambientales, nuestro pasado está marcado por un registro amplio de cambios y adaptaciones a las condiciones ambientales. A medida que los detalles de nuestro pasado evolutivo surgen del registro fósil, las investigaciones relacionadas están forjando una imagen del contexto ambiental a través del cual evolucionamos, y al mismo tiempo propician cuestionamientos sobre la naturaleza de las respuestas adaptativas respecto al ambiente dinámico del Plioceno-Pleistoceno.

Desde hace mucho tiempo, la Paleoantropología ha sufrido la escasez de evidencias detalladas tanto para ordenar los linajes de los homínidos como las características del mundo en el que evolucionaron. Sin embargo, los descubrimientos que se han hecho en las últimas décadas han aumentado en gran medida la evidencia fósil directa acerca de nuestra familia, (Hominidae); además, el enfoque de las investigaciones interdisciplinarias ha fortalecido las bases para asignar edades y reconstruir las comunidades y los ecosistemas en que se desarrollaron. Paralelamente a estos avances ha habido una verdadera explosión de datos acerca de fenómenos de escala global durante el Cenozoico tardío y particularmente sobre la evolución del clima y la historia tectónica del Plioceno-Pleistoceno. Hoy en día, mientras los científicos tratan de relacionar los grandes cambios adaptativos dentro de nuestro linaje con los controles ambientales y los episodios de cambio, se han planteado cuestionamientos de causa y efecto.

La Paleoantropología es aún, por mucho, una ciencia guiada por los descubrimientos. Por lo tanto, cada nuevo fósil puede aumentar en gran medida la evidencia disponible y alterar las percepciones que tenemos acerca del linaje homínido (e.g. Kimbel *et al.*, 1996). En contraste, los datos relacionados al contexto geológico y al escenario ambiental de la evolución de los homínidos son diversos y extensos, pues aparecen con regularidad publicaciones y nuevas discusiones al respecto.

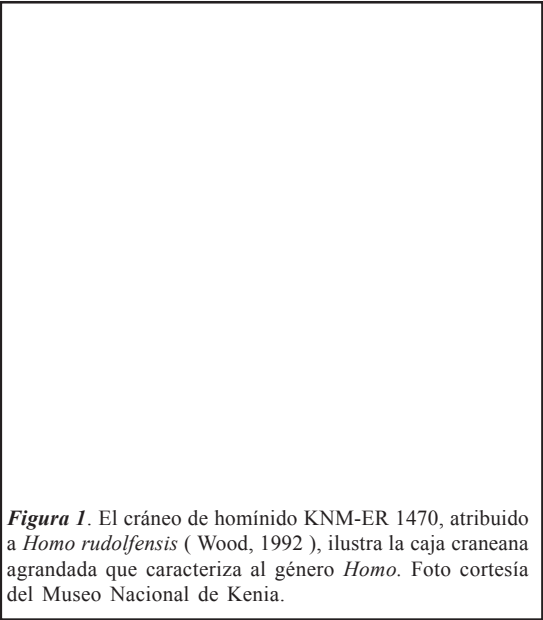


Figura 1. El cráneo de homínido KNM-ER 1470, atribuido a *Homo rudolfensis* (Wood, 1992), ilustra la caja craneana agrandada que caracteriza al género *Homo*. Foto cortesía del Museo Nacional de Kenia.

Recientemente se publicó (Vrba *et al.*, 1995) una amplia compilación de artículos acerca del clima y la evolución de los homínidos; en Malawi, se llevó a cabo una conferencia patrocinada por la Fundación Wenner-Gren destinada a tópicos sobre biogeografía y teorías evolutivas

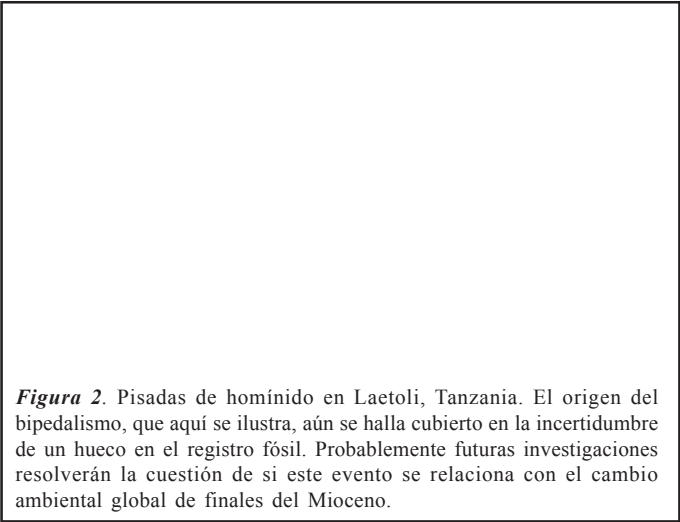


Figura 2. Pisadas de homínido en Laetoli, Tanzania. El origen del bipedalismo, que aquí se ilustra, aún se halla cubierto en la incertidumbre de un hueco en el registro fósil. Probablemente futuras investigaciones resolverán la cuestión de si este evento se relaciona con el cambio ambiental global de finales del Mioceno.

relacionadas con los homínidos (Sikes y Wood, 1996), y la reunión anual de la GSA en Denver, en 1996 albergó un debate sobre el control climático en la evolución de los homínidos.

En la literatura popular también se han examinado las influencias ambientales y las fuerzas conductoras que se hallan detrás de la evolución humana (Stanley, 1996; Potts, 1996a). Entre más y más datos se acumulan, existe la tendencia a apartarse de los escenarios simplistas y de aquellos que proponen una sola causa para explicar los fenómenos, y la vez de tener visiones más integrativas acerca de los factores ambientales. El resultado, es una valoración más balanceada de los problemas y una perspectiva geológica en aumento acerca de los grandes cuestionamientos sobre la evolución humana.

Radiaciones de los homínidos

Aunque permanecen muchas cuestiones difíciles de responder sobre la reconstrucción de la filogenia de la familia de los homínidos, es ahora cuando comienzan a aclararse algunas de las principales características de dicha historia. En el registro de los homínidos existen dos transiciones adaptativas muy importantes: el cambio hacia un modo de locomoción en posición completamente erecta (que caracteriza a la familia), y un dramático incremento en el tamaño del cerebro (asociado con el género *Homo*; fig. 1).

El registro del bipedalismo en los homínidos se preservó gráficamente en las huellas fósiles de Laetoli, Tanzania (Fig. 2) con una edad de 3.6 millones de años, donde se desenterraron las huellas de las pisadas de tres individuos, en las excavaciones hechas por Mary Leakey en 1978-1979 (Leakey y Hay, 1979).

Los especímenes fósiles de Laetoli son atribuidos al taxón de *Australopithecus afarensis*, el cual a su vez está bien re-presentado en las colecciones de Hadar en Etiopía, y cuyos fósiles tienen una antigüedad que va desde hace unos tres millones de años (Johanson et al., 1978; Kimbel et al., 1994). El registro del bipedalismo de los homínidos puede extenderse hasta hace 4.2 millones de años (Leakey et al., 1995; ver figura 3). En aquella época, otra especie, *Australopithecus anamensis*, ya poseía características que sugieren habilidades especializadas para la locomoción bípeda. El desarrollo del bipedalismo en los homínidos fue entonces una adaptación que ocurrió aún antes de *A. anamensis*. Sin embargo, lo escaso del registro fósil de hace más de 4.2 millones de años, nos deja en la incertidumbre respecto a la fecha y al contexto bajo el que se llevó a cabo la transición.

La segunda gran adaptación en el linaje de los homínidos, y que nos separa de los Australopithecinos, es el aumento relativo del tamaño del cráneo respecto al tamaño del cuerpo. Este rasgo ya se había establecido en los cráneos más antiguos del género *Homo* cuya datación es segura, y cuya edad es de 1.9 millones de años; por lo tanto, entró al repertorio de adaptaciones de los homínidos en el intervalo situado entre hace dos y tres millones de años. El espécimen más antiguo atribuible al género *Homo* es una maxila de 2.4 millones de años que se encontró recientemente en Hadar, Etiopía (Kimbel et al., 1996). La adopción de la tecnología de las herramientas de piedra, se encuentra como una adaptación conductual asociada posiblemente con el aumento de tamaño del cerebro; su registro más antiguo es de hace 2.5 millones de años (Semaw et al., 1997). Hace aproximadamente 1.9 millones de años existió una dramática radiación de especies dentro del género *Homo*. Por lo menos, se encuentran presentes tres especies alrededor de esta fecha, *Homo habilis*, *H. rudolfensis*, y *H. erectus* (ver figura 3). Sobre la base del material disponible, es difícil asignar a alguna especie los restos con edades mayores.

Paralela a la diversificación del linaje de *Homo*, está la radiación que incluye a un homínido pequeño, *Australopithecus africanus*, que apareció entre hace dos y tres millones de años, junto con una forma robusta, *Paranthropus aethiopicus*. El linaje de los robustos está representado por dos especies posteriores, *P. boisei* y *P. robustus* en el intervalo entre hace uno y dos millones de años.

Mientras actualmente se están conociendo algunos fósiles y localidades de la edad apropiada, los orígenes del bipedalismo permanecen poco entendidos. No obstante, el origen del género *Homo* y las radiaciones en ambos linajes, *Homo* y *Australopithecus*, ocurrieron en épocas que están bien representadas en el registro geológico de África, y son abundantes tanto la evidencia fósil como los detalles del contexto.

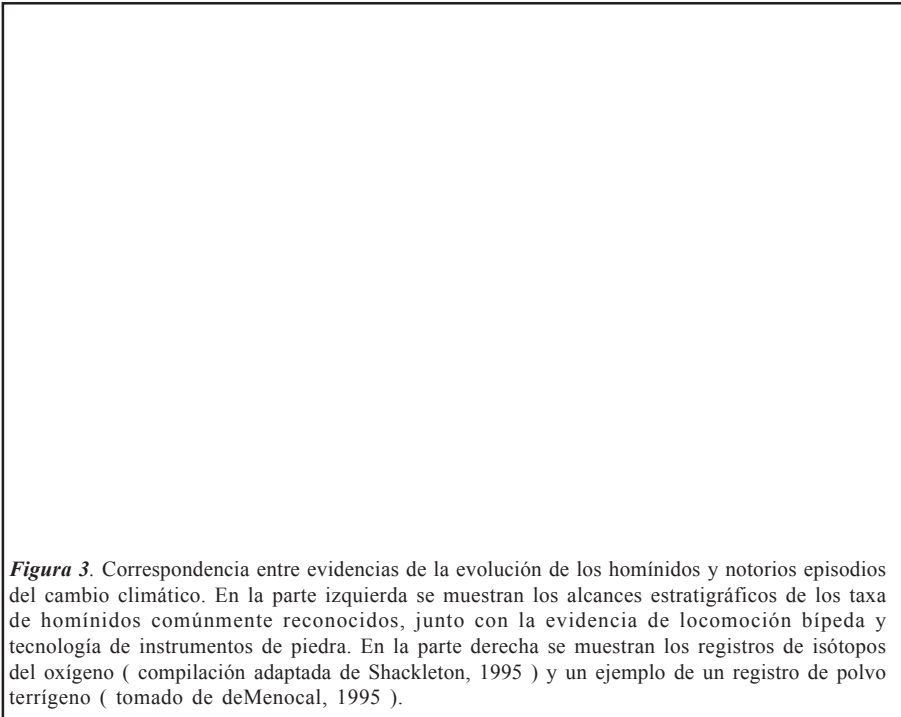


Figura 3. Correspondencia entre evidencias de la evolución de los homínidos y notorios episodios del cambio climático. En la parte izquierda se muestran los alcances estratigráficos de los taxa de homínidos comúnmente reconocidos, junto con la evidencia de locomoción bípeda y tecnología de instrumentos de piedra. En la parte derecha se muestran los registros de isótopos del oxígeno (compilación adaptada de Shackleton, 1995) y un ejemplo de un registro de polvo ferrígeno (tomado de deMenocal, 1995).

Cambio Climático Global

Casi todas las discusiones sobre la evolución de los homínidos incluyen una relación con el cambio global. Mientras que no hay duda acerca de que existieron cambios climáticos globales de gran importancia durante el Plioceno-Pleistoceno, lo que no está tan claro es (1) los «eventos» individuales pueden ser identificados en el registro global o en los registros asociados con los homínidos fósiles, (2) los efectos climáticos fueron suficientemente fuertes para afectar a África en latitudes bajas, particularmente en aquellas áreas habitadas por los homínidos, o (3) los efectos climáticos pueden estar implicados solamente entre los factores ambientales interactuantes.

Las conexiones entre el cambio climático global, particularmente respecto a los cambios de temperatura y de precipitación, y los pasos de la evolución humana, han sido ampliamente utilizados para explicar los grandes cambios adaptativos reconocidos en nuestros ancestros (e.g., Brain, 1981; Laporte y Zihlman, 1983). Por ejemplo, con frecuencia el origen de los homínidos se relaciona con la sequía Messiniana, y la separación de la rama de *Homo* con el inicio de la glaciación del Hemisferio norte. Como se había hecho notar antes, la evidencia existente es insuficiente para evaluar la conexión entre la sequía

Messiniana y los homínidos, aunque parecen ser ampliamente contemporáneos. Se puede discutir más acerca de la relación entre la glaciación del hemisferio norte y el origen de *Homo*. La enorme influencia de la publicación de Shackleton et al. (1984) hizo surgir un gran interés dentro de la comunidad paleoantropológica al establecer una edad de 2.4 millones de años para la glaciación más importante del Hemisferio norte. Lo anterior se corresponde muy bien con las percepciones teóricas para el registro de *Homo*, sin embargo, aún recientemente existe poca evidencia fósil para sostener tal antigüedad para el género. La existencia de herramientas de piedra en el registro se remonta hasta 2.4 millones de años en el pasado, sin embargo, esto fue tomado por mucha gente como evidencia de la actividad de *Homo* con esa antigüedad. Es importante resaltar que se conoce muy poca evidencia con significado adaptativo en los primeros representantes del género *Homo*; por lo tanto, los argumentos relacionados con este evento evolutivo son bastante especulativos. Lo que se sabe es que este evento probablemente ocurrió en el intervalo que va de hace 2.5 a 3 millones de años, y por lo tanto coincide de manera general con eventos importantes que se suscitaron en latitudes altas, marcando el desarrollo de la glaciación del hemisferio norte. Esto lo hace adecuado para considerarlo como consecuencia de fuerzas climáticas.

Un resumen reciente acerca de la argumentación climática en la evolución de los homínidos es la síntesis de la evidencia marina de deMenocal (1995), que muestra convincentemente que las dramáticas oscilaciones dirigidas por las periodicidades orbitales que caracterizan el registro de altas latitudes durante el Plioceno-Pleistoceno, se percibieron claramente en las latitudes bajas de África. Analizó los registros del polvo marino tanto en las costas del este como del oeste de África y combinó éste conjunto de datos con los provenientes de los isótopos de oxígeno (Fig. 3), para mostrar tanto tendencias de largo plazo como variaciones en la frecuencia de las oscilaciones climáticas. Tenemos aquí cuatro características significativas en el conjunto de datos. Existe una tendencia de largo plazo durante los últimos cuatro millones de años, marcada por el incremento de polvo y por valores mayores del O^{18} , con los que se documenta un cambio hacia condiciones más frías y secas. Las oscilaciones en ambos conjuntos de datos reflejan la dominancia cambiante en los patrones orbitales, desde un modo de precesión (23-19 ka) anterior a 2.8 millones de años, hasta un patrón oblicuo (41 ka) durante el intervalo de 2.8 a 1 millón de años atrás, y finalmente, una periodicidad dominada por la (100 ka) desde hace poco menos de un millón de años. Los registros de polvo nos brindan evidencia directa de que estas oscilaciones climáticas globales afectaron a los ecosistemas terrestres por lo menos en la parte norte de las latitudes bajas de África. Aunque se

puede cuantificar el tiempo de los cambios en la periodicidad dominante, no está claro todavía si éstos representan al tipo de «eventos» que son suficientes para disparar una respuesta evolutiva en las comunidades terrestres.

Aún quedan dos cuestiones por resolverse. La primera se refiere a que tanto de los sedimentos registrados como marinos, provienen de los continentes. Actualmente el flujo de polvo proveniente de África se deriva principalmente de las regiones áridas alrededor del Sahara, y las variaciones del Holoceno se han atribuido a cambios en la extensión de ese cinturón árido. Los indicadores registrados en los polvos marinos, no implican necesariamente cambios umbrales en ambientes continentales más húmedos y por lo tanto quizá no hayan afectado directamente a los organismos de esos lugares. El impacto de las periodicidades y sus cambios, se deben medir directamente en el registro ambiental de lugares y cuencas individuales asociados al registro de la evolución de los homínidos, a fin de establecer esa relación. La segunda cuestión se refiere a la capacidad de discriminar entre diversos factores ambientales interactuantes y a identificar con claridad los indicadores climáticos. Si bien, la respuesta en gran escala a lo largo del norte de África, registrada por deMenocal (1995), sugiere controles a gran escala como el clima, es posible que cuando empecemos a evaluar el registro asociado directamente a la evolución de los homínidos, la presencia de fenómenos a escala más local y regional puedan enmascarar dichos indicadores. También es importante considerar que el clima global en el Plioceno-Pleistoceno se vio afectado no sólo por factores orbitales, sino también por fenómenos tectónicos y cambios en la circulación oceánica, fenómenos también de gran alcance. Las glaciaciones del Plioceno-Pleistoceno fueron en última instancia provocadas por eventos tectónicos muy importantes incluyendo el levantamiento de la Meseta Tibetana y el Istmo de Panamá (Stanley, 1995, 1996; Stanley y Ruddyman, 1996).

Confrontación de Hipótesis

La mayoría de las hipótesis propuestas para explicar los patrones evolutivos toman en cuenta las influencias del ambiente asignándole ya sea un papel activo o pasivo. Se han propuesto tres hipótesis para tratar de relacionar el registro evolutivo de los Hominidae con las fluctuaciones climáticas, son las siguientes: (1) la «hipótesis de la savana» que se ha propuesto desde hace mucho tiempo y en la cual un cambio relativo hacia condiciones más frías y más secas provocó un cambio de vegetación boscosa hacia vegetación más abierta; (2) la hipótesis de «cambios por pulsos» (Vrba, 1996a), con condiciones e implicaciones más específicas; relaciona los cambios faunísticos amplios con eventos ambientales (específicamente climáticos); y (3) la hipótesis de «selección de la variabilidad»

(Pott, 1996a; 1996b) que se enfoca no en eventos o cambios individuales, sino en la naturaleza repetitiva de las oscilaciones ambientales a través del tiempo. Como se discute más adelante, cada una de estas hipótesis tiene sus seguidores y sus aciertos.

La hipótesis de la savana ha estado durante décadas enmascarada detrás de las discusiones sobre evolución humana. Aunque se le invoca cotidianamente (e.g., Klein, 1989), parece no haber sido explícitamente establecida o definida claramente. Como referencia, la idea ha sido resumida recientemente por Potts (1966a). En esta hipótesis, el enfriamiento y la sequía conducen a una disminución de los bosques y a un aumento de las praderas o pastizales, ya sea de forma abrupta o gradual. La idea es cautivadora por su sencillez, y se ha recurrido a ella para explicar una amplia gama de tendencias evolutivas, desde el origen de la familia de los homínidos hasta el origen del género *Homo*, así como otros eventos.

La hipótesis referente a los pulsos de transformación o de cambio, intenta relacionar a los eventos de cambio climático con grupos de organismos cuyos procesos de especiación o extinción se encuentran restringidos temporalmente. En un sentido, utiliza el mismo proceso de la hipótesis de la savana, pero lo aplica en dos direcciones (esto es, tendencias de enfriamiento y sequía, o tendencias de calentamiento y humedad) y a diversas escalas. Aplicada al registro de la evolución humana, se ha convertido en el foco de interés al tratar de ligar un «evento» climático, asociado con el inicio de la glaciación del hemisferio norte, a la aparición de *Homo* y de las herramientas de piedra (Vrba, 1996b; Semaw et al., 1997). Las dos dificultades para probar esta hipótesis se centran en cómo se define un «evento», y en el tratamiento de los datos que muestran niveles significativos de especiación y extinción (ver más adelante). Otros investigadores, incluyendo a Prothero (1995), han argumentado que como generalización, la hipótesis no funciona. Probando en casos particulares de principios de Cenozoico, se observa que los indicadores climáticos sobresalientes no revelan, entre los mamíferos, grandes eventos de especiación o extinción.

La explicación más reciente en este campo es la hipótesis de la selección de la variabilidad de Potts (1996a, 1996b). Ésta relaciona a la especiación con repetidos cambios en la selección a través del tiempo, conforme las oscilaciones se reflejan en las fluctuaciones de las características del paisaje. La hipótesis de la variabilidad se centra no en los cambios individuales, sino sobre todo el patrón global de cambios en los parámetros ambientales. En este sentido, toma en consideración lo que es quizá la característica más distintiva de los ambientes del Plioceno-Pleistoceno, sus oscilaciones regulares. También se le puede adaptar a través del bien documentado registro de efectos climáticos para África

(deMenocal, 1995) sin necesidad de identificar «eventos» individuales específicos.

Estos y otros modelos están siendo ahora utilizados para poner a prueba tanto diversos patrones en el registro fósil como las claves ambientales asociadas a las localidades de los homínidos. Muchos investigadores han cuestionado la validez de la hipótesis de la savana en lo que respecta a los estudios sobre el desarrollo del bipedalismo en los homínidos primitivos (Hill, 1987; Andrews, 1992, 1995; ver también Shreeve, 1996). La evidencia de muchas localidades fósiles está comenzando a implicar condiciones más boscosas al inicio del Plioceno y de bosques abiertos en el Mioceno.

En este intervalo están disminuyendo los contrastes entre el bosque y la savana y con ellos, el sustento de esta teoría. Los estudios detallados sobre faunas de mamíferos están cuestionando también los «pulsos» de la hipótesis que precisamente propone los cambios a través de ellos, cuestiones intermedias acerca de los patrones que realmente se preservan en el registro fósil (Behrensmeyer et al., 1996; ver también Kerr, 1996). Este debate expone algunas de las complejidades encontradas aún en la interpretación de los mejores conjuntos de datos disponibles.

La cuenca de Turkana: estudio de un caso

Probablemente la colección de datos más extensa y estrictamente controlada acerca de la evolución de los homínidos, proviene de la cuenca de Turkana (fig. 4) al norte de Kenia y Etiopía. Gracias a la investigación de casi tres décadas, se ha podido establecer una detallada estructura de fechas isotópicas y de correlaciones tefrostatigráficas (McDougall, 1985; Brown y Cerling, 1982; Brown et al., 1985; Brown, 1996) que han sido aplicadas al registro fósil de más de 450 especímenes de homínidos (Feibel et al., 1989) y a más de 70000 fósiles de otros vertebrados. Los estudios acerca del contexto de estos fósiles han revelado un caudal de datos de carácter ambiental y de un cambio en esa cuenca durante casi 4 millones de años (Feibel et al., 1991; Bonefille, 1995).

Aunque Vrba (1988) argumentó que el registro de la evolución de los mamíferos del Este de África, y en particular del registro de la cuenca de Turkana, sustentan su punto de vista sobre el cambio a través de un pulso hace 2.5 millones de años; por medio de una revisión detallada de todos los indicadores ambientales, incluyendo los datos de los mamíferos, se encontraron cambios alrededor de los 2 millones de años, pero no se pudo comprobar la existencia de un pulso hace 2.5 millones de años. Recientemente, Behrensmeyer y colaboradores (1996; ver también Kerr, 1996) observaron con detalle las faunas de mamíferos de la cuenca de Turkana y notaron un cambio significativo de

largo plazo entre hace 2 y 3 millones de años, sin embargo, nuevamente, no se trata de un pulso. Mientras se daba un incremento en las formas de hábitats abiertos, existió igualmente la persistencia de taxa pertenecientes a bosques, zonas arboladas y arbustivas. Existen diferencias metodológicas entre los dos estudios, particularmente con respecto al tratamiento de los taxa raros. Vrba (1996b) enfatizó el significado de las formas raras reconocidas comúnmente a través de un sólo espécimen, ya que éstas demuestran la presencia de las formas inmigrantes predichas en la hipótesis del cambio por pulsos. Sin embargo, la rareza de estos taxa hace imposible evaluar si su presencia representa la primera aparición (como inmigrantes), o si se trata simplemente de un artefacto debido a la colecta o al sesgo tafonómico sobre las formas raras que, no obstante, estuvieron presentes con anterioridad. También es posible que la transición faunística registrada hace 2-3 millones de años ocurriera en forma de varios pulsos, los que a su vez pudieron diferir en sus magnitudes relativas. Este argumento subraya sólo una parte del problema al ligar la evolución y el ambiente, en lugar de discernir, a partir de los fósiles, el carácter de los patrones evolutivos.

Más allá de estos problemas de interpretación de los datos provenientes de los mamíferos, destaca un problema más difícil, el de separar los efectos de los múltiples factores ambientales que actúan sobre un ecosistema. Las investigaciones geológicas en la cuenca de Turkana, nos han llevado a reconocer un conjunto diverso de factores ambientales, actuando sobre diferentes periodos de tiempo y con distintas intensidades (Feibel, 1995). Debido a su gran tamaño y a su naturaleza predominantemente fluvial, la cuenca de Turkana está influenciada por dos regímenes climáticos: un régimen estacional relativamente húmedo en la zona montañosa de captación de Etiopía, y un régimen estacional semi árido en la cuenca deposicional de baja elevación. Actualmente estos regímenes están desfasados, de tal manera que la estación lluviosa en la zona de captación se presenta durante la estación seca dominante de la cuenca baja. De manera similar, en el pasado dos aspectos del vulcanismo afectaron la cuenca: eventos ocasionales proximales en forma de flujos de lava e influjos de tefra más comunes desde fuentes distantes de la zona montañosa de Etiopía. La tectónica también jugó un papel preponderante complicando el esquema ambiental con una historia de levantamientos y subsidencias sobre una serie de bloques alternantes, marginales y de graben. Los cambios del paisaje relacionados con escenarios deposicionales, fueron interdependientes con estos factores, con los patrones de vegetación y con el desarrollo del suelo, el cual también impulsó cambios en las comunidades de la cuenca.

Generalmente, la evidencia geológica nos señala cuáles de estos factores

son dominantes en un tiempo dado, por ejemplo, la exhalación de cenizas volcánicas es bastante conspicua; no obstante, es más difícil evaluar las interacciones entre esos factores. Una tasa alta de sedimentación debida al vulcanismo puede eliminar los efectos de una subsidencia, pero las interacciones climáticas son más difíciles de establecer. Existen ahora numerosos ejemplos en los que un factor dominante obscurece nuestra perspectiva acerca de lo que está pasando con otros factores. Un caso de este tipo es el registro de micro mamíferos del Valle de Omo.

Generalmente, los micro mamíferos se consideran excelentes indicadores de hábitats locales y de condiciones ambientales. En un estudio sobre tales faunas provenientes de la parte norte de la cuenca de Turkana, en el Valle de Omo, Wesselman (1984, 1995) documentó un dramático cambio local de formas principalmente mesicas (que requieren cantidades moderadas de agua) a predominantemente xéricas (bajos requerimientos de agua). Él interpretó esto en términos exclusivamente de un sistema conducido climáticamente; utilizando su evidencia para apoyar un cambio climático hace 2.5 millones de años. No obstante, la evidencia geológica señala hacia otras posibles causas para explicar los patrones observados. El levantamiento de Stephanie, un bloque estructural del núcleo de un basamento que ahora rodea al lago Stephanie en Etiopía, comenzó su desarrollo hace 2.5 millones de años. Este levantamiento arrojó detritos volcánicos gruesos más allá de sus márgenes sureños y detritos metamórficos (también gruesos) más hacia el norte. Tales detritos metamórficos entraron justo en esa época al registro sedimentario del Valle de Omo, y se convirtieron en la materia prima utilizada allí para elaborar los primeros utensilios de piedra (Merrick, 1976; Howell et al., 1978). Los sedimentos muestran un cambio que va desde un gran río meandriforme hasta un sistema anastomosado somero. Lo que esto parece representar es un desplazamiento axial del río meandriforme, por una cuña clástica de aluvión proveniente del margen de la cuenca. El sistema axial fue un gran río perenne alimentado por las zonas montañosas (captadoras); y el sistema marginal estuvo compuesto por pequeños arroyos efímeros que drenaban el árido margen local (Feibel et al., 1991). Por lo tanto, el cambio de carácter de las asociaciones de micro mamíferos pudiera explicarse sencillamente como producto de la actividad tectónica y su correspondiente respuesta sedimentaria, o como producto de la tectónica junto con otros factores. Sin embargo, lo que es seguro en este caso es el efecto tectónico; aquí, la contribución del clima permanece poco clara.

Se pueden dar argumentos similares para indicar la influencia del vulcanismo explosivo o la expulsión de grandes cantidades de tefra dentro de la cuenca sedimentaria. Estos eventos tienen la habilidad de transformar el paisaje

y de reordenar las comunidades florísticas y faunísticas, efectos que imitan a los rasgos climáticos. El registro de las emisiones de tefra es cíclico; se tienen registrados tres ciclos que van de 4.2 a 3.4 m.a., de 3.4 a 2.5 m.a. y de 2.5 a 1.6 m.a. Cada uno incrementa su intensidad conforme pasa el tiempo, y los ciclos subsecuentes exceden la magnitud de sus precursores. Aunque sin duda las erupciones solitarias fueron dramáticas, sus efectos individuales parecen ser de corta duración. No obstante, los efectos acumulados en los picos de erupción cíclica fueron suficientes para modificar los sistemas deposicionales y alterar dramáticamente los patrones de las comunidades a través del paisaje (Rogers et al., 1994). Este efecto se ve más claro aproximadamente hace 1.6 millones de años, sin embargo, la coincidencia de un pico de actividad hace 2.5 millones de años, con cambios climáticos globales implica que cualquier señal que encontremos en los patrones evolutivos, es diferente a un indicador puramente climático.

Indicadores mixtos

El tema común que liga a casi todos los estudios en el contexto de la evolución humana, es la complicada y con frecuencia conflictiva mezcla de indicadores ambientales. Existen dos aspectos de magnitud involucrados aquí: rangos espaciales de variabilidad en los ecosistemas terrestres, que pueden variar dramáticamente en una escala que va de unos cuantos metros a decenas de ellos, y escalas temporales relacionadas con el muestreo, donde los datos pueden representar fósiles acumulados durante algunos años o asociaciones que representen cientos, miles o millones de años. De alguna manera estos datos deben ser integrados a conjuntos de datos regionales o globales que registran los efectos a escalas muy diferentes. El adjetivo empleado comúnmente para los hábitats de los sistemas terrestres del Plioceno-Pleistoceno de África es «mosaico», en el que complejos ecotonos separan a los bosques, las zonas arboladas, arbustivas y praderas en un paisaje no sólo espacialmente heterogéneo, sino también temporalmente dinámico. Probablemente tal complejidad es la norma en los ecosistemas terrestres durante casi todo el tiempo, y no puede ser ignorada en el intento por ligar las respuestas adaptativas que ocurren en un sitio dinámico, con los indicadores de interacción ambiental que moldean al sistema.

Las adaptaciones principales que moldearon al linaje de los homínidos tuvieron lugar en África dentro de un contexto de cambio ambiental: variaciones climáticas, cataclismos tectónicos, vulcanismo, y comunidades vegetales y faunísticas en evolución. Conforme los nuevos descubrimientos de restos fósiles resuelven detalles de la historia de los homínidos, las investigaciones de frontera

hacen surgir cuestionamientos sobre las características ambientales tanto del contexto, como de las fuerzas conductoras que existen detrás de esta historia evolutiva. Mientras que los patrones globales de cambio climático están bien documentados a través del Plioceno-Pleistoceno en localidades de latitudes altas y aún en algunos escenarios de latitudes bajas, todavía no está claro de qué manera afectaron directamente tales eventos a los homínidos primitivos. Puede ser que, como en todo buen misterio, existe más de un culpable en escena, y no hay duda de que conforme continuemos develando el registro de la evolución de los homínidos y su contexto, surgirán nuevos sospechosos principales.

Agradecimientos

El trabajo realizado acerca del contexto ambiental de los homínidos fue patrocinado por la National Science Foundation, la Leakey Foundation y la Wenner-gren Foundation. Quiero agradecer a M. G. Leakey por su constante interés y apoyo. A D. E. Lieberman por sus comentarios sobre los primeros borradores de este artículo, y a A. K. Behrensmeyer y K. A. R. Kennedy por la revisión del artículo.

Referencias:

- Andrews, P., 1992, Evolution and environment in the Hominoidea: *Nature*, v. 360, p. 641-646.
- Andrews, P. 1995, Ecological apes and ancestors: *Nature*, v. 376, p. 555-556.
- Behrensmeyer, A. K., Todd, N. E., Potts, R., and McBrinn, G. E., 1996, Environmental change and faunal turnover in late Pliocene terrestrial faunas of Africa: *Geological Society of America Abstracts with Programs*, v. 28, no. 7, p. A-177.
- Bonnefille, R., 1995, A reassessment of the Plio-Pleistocene pollen record of East Africa, en: Vrba, E. S., et al., eds., *Paleoclimate and evolution, with especial emphasis on human origins*: New Haven, Connecticut, Yale University Press, p. 299-310.
- Brain, C. K., 1981, The evolution of man in Africa: Was it a consequence of Cainozoic cooling?: *Geological Society of South Africa Transactions*, v. 84A, no. 17, p. 1-19.
- Brown, F. H., 1996, The potencial of the Turkana Basin for paleoclimate reconstruction in East Africa, en: Vrba, E. S., et al., eds., *Paleoclimate and evolution, with special emphasis on human origins*: New Haven, Connecticut, Yale University Press, p. 319-330.
- Brown, F. H., and Cerling, T. E., 1982, Stratigraphical significance of the Tulu Bor Tuff of the Koobi Fora Formation: *Nature*, v. 299, p. 212-215.
- Brown, F. H., McDougall, I., Davies, Y., and Maier, R., 1985, An integrated Plio-Pleistocene chronology for the Turkana Basin, en: Delson, E., ed., *Ancestors: The hard evidence*: New York, A. R. Liss, p. 82-90.
- deMenocal, P. B., 1995, Plio-Pleistocene African climate: *Science*, v. 270, p. 53-59.
- Feibel, C. S., 1995, Geological context and the ecology of *Homo erectus*, in East Africa, en: Bower, J. R. F., and Sartono, S., eds., *Evolution and ecology of Homo erectus*, Leiden, Netherlands, Pithecanthropus Centennial Foundation, p. 67-74.
- Feibel, C. S., Brown, F. H., and McDougall, I., 1989, Stratigraphic context of fossil hominids

- from the Omo Group deposits, northern Turkana Basin, Kenya and Ethiopia: *American Journal of Physical Anthropology*, v. 78, p. 595-622.
- Feibel, C. S., Harris, J. M., and Brown, F. H., 1991, Neogene paleoenvironments of the Turkana Basin, en: Harris, J. M., ed., Koobi Fora research project, Volume 3. Stratigraphy, artiodactyls and paleoenvironments: Oxford, UK, Clarendon Press, p. 321-370.
- Hill, A., 1987, Causes of perceived faunal change in the later Neogene of East Africa: *J. of Human Evolution*, v. 16, p. 583-596.
- Howell, F. C., Haesaerts, P., and de Heinzelin, J., 1987, Depositional environments, archaeological occurrences and hominids from Members E and F of the Shungura Formation (Omo basin, Ethiopia): *Journal. of Human Evolution*, v. 16, p. 665-700.
- Johanson, D. C., White, T. D., and Coppens, Y., 1978, A new species of the genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa: *Kirtlandia*, v. 28, p. 1-14.
- Kerr, R. A., 1996, New mammal data challenge evolutionary pulse theory: *Science*, v. 273, p. 431-432.
- Kimbel, W.H., Johanson, D. C., and Rak, Y., 1994, The first skull and other discoveries of *Australopithecus afarensis* at Hadar, Ethiopia: *Nature*, v. 368, p. 449-451.
- Kimbel, W. H., Walter, R. C., Johanson, D. C., Reed, K. E., Aronson, J. L., Assefa, Z., Marean, C. W., Eck, G. G., Bobe, R., Hovers, E., Rak, Y., Vondra, C., Yemane, T., York, D., Chen, Y., Evensen, N. M., and Smith, P. E., 1996, Late Pliocene *Homo* and Oldowan tools from the Hadar Formation (Kada Hadar Member), Ethiopia: *J. of Human Evolution*, v. 31, p. 549-561.
- Klein, R. G., 1989, *The human career*: Chicago, University of Chicago Press, 524 p.
- Laporte, L. F., and Zihlman, A. L., 1983, Plates, climate and hominoid evolution: *South African Journal of Science*, v. 79, p. 96-110.
- Leakey, M. D., and Hay, R. L., 1979, Pliocene footprints in the Laetoli Beds at Laetoli, northern Tanzania: *Nature*, v. 278, p. 317-323.
- Leakey, M. G., Feibel, C. S., McDougall, I., and Walker, A., 1995, New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya: *Nature*, v. 376, p. 565-571.
- McDougall, I., 1985, K-Ar and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the hominid-bearing Pliocene-Pleistocene sequence at Koobi Fora, Lake Turkana, northern Kenya: *Geological Society of America Bulletin*, v. 96, p. 159-175.
- Merrick, H. V., 1976, Recent archaeological research in the Plio-Pleistocene deposits of the lower Omo Valley, southwestern Ethiopia, en: Isaac, G. L., and McCown, E. R., eds., *Human origins: Louis Leakey and the East African evidence*: Menlo Park, California, W. A. Benjamin, p. 460-482.
- Potts, R., 1996a, *Humanity's descent: The consequences of ecological instability*: New York, W. Morrow, 325 p.
- Potts, R., 1996b, Evolution and climate variability: *Science*, v. 273, p. 922-923.
- Prothero, D. R., 1995, Faunal response to climatic events: Testing the turnover pulse hypothesis: *North American Paleontological Convention, 6th, Abstracts of papers: Paleontology Society Special Publication 8*, p. 314.
- Rogers, M. J., Harris, J. W. K. and Feibel, C. S., 1994, Changing patterns of land use by Plio-Pleistocene hominids in the lake Turkana Basin: *J. of Human Evolution*, v. 27, p. 139-158.
- Semaw, S., Harris, J. W. K., Feibel, C. S., Renne, P., Bernor, R. L., Fessaha, N., and Mowbray, K., 1997, The oldest archaeological sites with and early Oldowan Industry from the Gona River deposits of Ethiopia: *Nature*, v. 385, p. 333-336.
- Shackleton, N. J., 1995, New data on the evolution of Pliocene climatic variability, en: Vrba, E.S., et al., eds., *Paleoclimate and evolution, with special emphasis on human origins*: New Haven, Connecticut, Yale University Press, p. 242-248.

- Shackleton, N. J., Backman, J., Zimmerman, H., Kent, D. V., Hall, M. A., Roberts, D. G., Schnitker, D., Baldauf, J. G., Despairies, A., Homrighausen, R., Huddlestun, P., Keene, J. B., Kaltenback, A. J., Krumsiek, K. A. O., Morton, A. C., Murray, J.W., and Westberg-Smith, J. 1984, Oxygen isotope calibration of the onset of ice rafting and history of glaciation in the North Atlantic region: *Nature*, v. 307, p. 620-623.
- Shreeve, J., 1996, Sunset on the savanna: *Discover*, v. 17, no. 7, p. 116-124.
- Sikes, N. E., and Wood, B. A., 1996, Early hominid evolution in Africa: The search for an ecological focus: *Evolutionary Anthropology*, v. 4, p. 155-159.
- Stanley, S. M., 1995, Climatic forcing and the origin of the human genus, en: *Effects of past global change on life*: Washington, D. C., National Academy Press, p. 233-243.
- Stanley, S. M., 1996, *Children of the Ice Age*: New York, Harmony Books, 278 p.
- Stanley, S. M., and Ruddiman, W. F., 1995, Neogene Ice Age in the North Atlantic region: Climatic changes, biotic effects, and forcing factors, en: *Effects of past global change on life*: Washington, D. C., National Academy Press, p. 118-133.
- Vrba, E. S., 1988, Late Pliocene climate events and human evolution, en: Grine, F. E., ed., *Evolutionary history of the "robust" australopithecines*: New York, Aldine de Gruyter, p. 405-426.
- Vrba, E. S., 1996a, On the connections between paleoclimate and evolution, en: Vrba, E. S., et al., eds., *Paleoclimate and evolution, with special emphasis on human origins*: New Haven, Connecticut, Yale University Press, p. 24-45.
- Vrba, E. S., 1996b, The fossil record of African antelopes (Mammalia, Bovidae) in relation to human evolution and paleoclimate, en: Vrba, E. S., et al., eds., *Paleoclimate and evolution, with special emphasis on human origins*: New Haven, Connecticut, Yale University Press, p. 385-424.
- Vrba, E. S., Denton, G. H., Partridge, T. C., and Burckle, L.H., editors, 1995, *Paleoclimate and evolution, with special emphasis on human origins*: New Haven, Connecticut, Yale University Press, 547 p.
- Wesselman, H. B., 1984, *The Omo micromammals*: Basel, Switzerland, Karger, 219 p.
- Wesselman, H. B., 1995, Of mice and almost-men: Regional paleoecology and human evolution in the Turkana basin, en: Vrba, E. S., et al., eds., *Paleoclimate and evolution, with special emphasis on human origins*: New Haven, Connecticut, Yale University Press, p. 356-368.
- Wood, B., 1992, Origin and evolution of the genus *Homo*: *Nature*, v. 355, p. 783-790.

Texto original en inglés, tomado de: Feibel, S. C., 1997 *Debating the Environmental Factors in Hominid Evolution*. GSA Today. A Publication of the Geological Society of America. Vol. 7, N° 3, pág. 1-7.