

1

PALEONTOLOGÍA

Mercedes di Pasquo
 Cecilia R. Amenábar
 Carlos L. Azcuy
 Horacio H. Camacho

INTRODUCCIÓN

La corteza terrestre es un inmenso archivo natural y sus rocas representan las páginas en las que ha quedado documentada la mayoría de los acontecimientos ocurridos en el pasado geológico. Estas rocas guardan gran cantidad de información sobre la historia de la Tierra, cuya edad se estima en unos 4600 millones de años (4600 m.a.) y que los geólogos tienen por misión descubrir e interpretar.

Los acontecimientos que integran la historia terrestre se diferencian en físicos y biológicos. Entre los primeros se hallan las transformaciones geográficas y ambientales debidas a las derivas continentales y las modificaciones morfológicas y climáticas conexas, cuyo estudio pertenece a la Geología. Los segundos se relacionan con la vida que tuvo lugar en la Tierra durante la mayor parte de su historia, dado que las evidencias más antiguas de la existencia de procesos biológicos en nuestro planeta datan aproximadamente, de hace 3500 m.a. Dichas evidencias o testimonios de la vida ocurrida en el pasado geológico se denominan **fósiles**; los **paleontólogos** son los científicos encargados de su estudio y la **Paleontología** es la ciencia que se fundamenta en el conocimiento de los fósiles.

GEOLOGÍA , BIOLOGÍA Y PALEONTOLOGÍA

La Paleontología utiliza conocimientos y metodologías de la Biología y la Geología.

La relación entre la Paleontología y la Biología se torna evidente, no solo cuando se trata de describir y clasificar a un fósil, considerándolo representante de un organismo que una vez se halló vivo, sino además al estudiar el proceso evolutivo experimentado por los seres a lo largo del tiempo geológico. La principal diferencia radica en que la Biología inves-

tiga procesos actuales que afectan a entidades vivas, por lo que sus experimentos pueden repetirse, ya que se dispone por lo general, de suficiente cantidad de ejemplares en todo momento. Por su parte, la Paleontología trabaja con piezas fosilizadas, comúnmente muy limitadas en número, cuando no únicas, y cuya situación original, ocurrida en nuestro remoto pasado, resulta imposible de repetir o a lo sumo, la misma puede ser inferida mediante la interpretación del material disponible y la comparación con organismos actuales.

Para la Geología, la Paleontología es uno de los pilares de la **Estratigrafía**, como se denomina a la rama de la Geología que estudia las características físicas de los estratos terrestres y su sucesión cronológica utilizando, entre otros métodos, el conocimiento de los fósiles que contienen.

La Paleontología, al efectuar la descripción y clasificación de los fósiles, establecer su distribución en el tiempo y el espacio, a los efectos de determinar sus vinculaciones filogenéticas, y reconstruir las modificaciones morfológicas y adaptativas experimentadas por los seres a lo largo del tiempo geológico, persigue una finalidad predominantemente práctica.

Diferente es el enfoque teórico de la **Paleobiología** al indagar las reglas generales que gobiernan a los procesos biológicos responsables de los estilos de vida de los organismos y de la apariencia y orden de la Biósfera. En esta tarea, los datos empíricos de la Paleontología son utilizados para testear hipótesis relativas a las leyes de la evolución orgánica.

Las relaciones de la Paleontología con la Estratigrafía se hallan establecidas a través de la **Bioestratigrafía**, antiguamente conocida como **Paleontología Estratigráfica**, que se ocupa del reconocimiento de unidades de rocas sobre la base de su contenido fosilífero. Los límites entre dichas unidades son coincidentes con cambios evolutivos en los organismos que las caracterizan. La unidad básica bioestratigráfica es la **biozona** o **zona** y los elementos útiles para

su individualización son los **fósiles guía**, es decir, fósiles propios o característicos de determinados estratos, y que pueden corresponder a una especie o cualquier otro taxón. Algunos fósiles muestran poca variación morfológica en una secuencia de estratos de distintas edades, mientras que otros evidencian una rápida evolución, tienen amplia distribución geográfica y están restringidos a cortos períodos de tiempo. Todas estas características transforman a dichos fósiles en los elementos guía más importantes en los estudios bioestratigráficos.

DISTINTAS ÁREAS DE LA PALEONTOLOGÍA

Desde casi sus comienzos como ciencia, la Paleontología ha abarcado tres grandes áreas: **Paleontología de Invertebrados**, **Paleontología de Vertebrados** y **Paleobotánica**, considerando sus elementos básicos de estudio, invertebrados, vertebrados y vegetales fósiles, respectivamente.

Con el advenimiento del microscopio se desarrolló una nueva e importante disciplina, la **Micropaleontología**, que estudia pequeños organismos de conchilla mineralizada (foraminíferos, radiolarios, ostrácodos), así como placas, espinas o fragmentos mineralizados de otros organismos (nanofósiles calcáreos, espículas de esponjas, pequeños dientes de peces, etc.). El rico y diverso mundo microscópico vegetal es objeto de estudio de la **Palinología**, interesada principalmente en organismos quitinosos, insolubles en ácidos inorgánicos, denominados **palinomorfos**. Entre los más importantes se hallan el polen y las esporas fósiles, cutículas, semillas, algas unicelulares (dinoflagelados) y otros pequeños seres de posición sistemática incierta.

La prospección de hidrocarburos facilitó el notable desarrollo de la Micropaleontología y la Palinología.

La **Paleontología Molecular** se ocupa de las moléculas orgánicas que, durante millones de años, se conservaron inalteradas en los sedimentos. Las mismas provienen de los restos degradados de animales, plantas y microorganismos que habitaron en el pasado geológico, y son constituyentes abundantes en las rocas sedimentarias, conchillas y esqueletos fosilizados, como también en los petróleos. Se las denomina **fósiles químicos**, **marcadores biológicos**, **quimiofósiles** o **biomarcadores** y para su identificación se requiere del empleo de sofisticadas técnicas. Entre los más reconocidos se hallan

los aminoácidos, residuos orgánicos insolubles, péptidos solubles, fitanos, firestanos, esteroides, alcanos, isoprenoides (Runnegar, 1986).

En los últimos años la Paleontología Molecular ha logrado una particular importancia en el estudio del **ADN fósil** y su aplicación en la reconstrucción de genomas de grupos de organismos extinguidos hace millones de años. Sin embargo, esta disciplina, que a veces ha llegado a exitar la imaginación de los especialistas y generado grandes expectativas en la sociedad, se encuentra en su fase preliminar de desarrollo, por lo que los resultados obtenidos, sobre todo en muestras que superan el millón de años, suelen incluir un considerable margen de error. Según Thomas Lindhal (en Lanteri y Confalonieri, 2001), los cálculos teóricos referidos a la estructura química del ADN sugieren que esta molécula no podría sobrevivir más de 100000 años y aún, de manera muy fragmentada. Pero, los especialistas opinan que, con el perfeccionamiento de las técnicas, en el futuro estas investigaciones podrán aplicarse en la resolución de problemas taxonómicos y filogenéticos, geocronológicos, sobre el origen de los petróleos y reconstrucción ambiental.

Las complejas relaciones entre los organismos del pasado y sus ambientes son el objeto de la **Paleoecología**, la que se puede considerar un equivalente de la Ecología. Entre sus objetivos se hallan determinar los motivos que influyeron en la evolución de los organismos y cuáles fueron las presiones del ambiente que intervinieron en la misma, además de establecer sus relaciones ecológicas, reconstruir su medio y las posibles causas de su extinción. Para ello, se basa en el estudio de los estratos que contienen a los fósiles y en las condiciones de vida de formas actuales afines.

A pesar de las similitudes entre Paleoecología y Ecología, existen diferencias importantes entre ellas, determinadas por la propia naturaleza de los fósiles (desconocimiento del organismo original, imposibilidad de observar directamente los ecosistemas antiguos, consecuencias de la fosilización).

La **Paleobiogeografía** o **Biogeografía Histórica** estudia la distribución espacial de los organismos del pasado, incluyendo el análisis de los factores ecológicos e históricos que gobernaron su distribución. Así como existe superposición entre los campos de la Paleoecología y Ecología, también hay entre ciertos aspectos de la Paleobiogeografía y la Biogeografía.

Generalmente, la Paleobiogeografía incluye dos aspectos con objetivos diferentes. La Paleobiogeografía aplicada, que comprende a la mayoría de los trabajos paleobiogeográficos, busca usar

la distribución de los fósiles como medio para resolver problemas paleogeográficos, paleoclimáticos o tectónicos. La Paleobiogeografía en sentido estricto trata de conocer el por qué y cómo de la distribución de los organismos del pasado, incluyendo a los controles ambientales, biológicos e históricos sobre las áreas habitables (Newton, 1990).

El conocimiento de la distribución de los organismos del pasado proporciona datos claves sobre la posición latitudinal de los continentes. La historia evolutiva de estos grupos puede ayudar a identificar los momentos en los cuales los continentes se hallaron unidos, conectados parcialmente o aislados unos de otros.

Los **icnofósiles** o trazas fósiles son estructuras sedimentarias producidas biológicamente, que incluyen a huellas, pisadas, rastros, orificios, perforaciones, bolitas fecales (*pellets*) y otras evidencias de la actividad de los seres vivos. Así, están más relacionados con el comportamiento que con el cuerpo de los organismos y su estudio es el objetivo de la **Paleoicnología**. Se trata de un enfoque interdisciplinario, en el que intervienen otras ciencias, principalmente la Sedimentología.

A partir del año 1950, las investigaciones de Seilacher (1977, 1978), renovaron la importancia de estos conocimientos al lograr integrarlos en un marco conceptual o **Modelo de Icnofacies**, en el que las trazas fósiles resultan herramientas útiles para predecir y explicar aspectos paleoecológicos y paleoambientales (Mángano y Buatois, 2001) (ver Capítulo 27).

La **Paleopatología** se refiere a las anomalías experimentadas en los animales del pasado, debidas a enfermedades sufridas por los mismos.

La aplicación de los conceptos estadísticos al conocimiento de las poblaciones fósiles se denomina **Paleontología Cuantitativa**. En Biología se la conoce como Biometría.

INICIACIÓN DE LA PALEONTOLOGÍA EN AMÉRICA DEL SUR

La Paleontología sudamericana se inicia con las colecciones fósiles hechas por el explorador prusiano Alexander von Humboldt (1769-1839), en su viaje por América. Éste zarpó de La Coruña en el año 1799, llegando a Venezuela; luego de recorrer los Llanos del Orinoco y otros lugares, se trasladó a La Habana a fines de 1800, desde donde pasó a Bogotá, Quito, norte del Perú, para llegar a México, en 1803. Un año más tarde retornó a La Habana y final-

mente, a Burdeos en 1804. Como resultado de su viaje, Humboldt escribió «*Voyage aux régions équinoxiales du Nouveau Continent, fait en 1799-1804*», pero los invertebrados fósiles fueron descritos por Leopold von Buch en «*Pétrifications recueillies en Amérique par M. A. de Humboldt et par Charles Degenhardt*» (1839), trabajo que tuvo gran influencia en los investigadores posteriores.

Otro explorador contemporáneo de Humboldt fue Aimé Bonpland (1773-1858), quien acompañó al primero en su larga expedición por América del Sur y Central, entre los años 1799 y 1804. Bonpland era un médico francés, aunque dedicado a la botánica sistemática y aplicada. Junto a Humboldt mejoró sus conocimientos en las Ciencias de la Tierra particularmente en la Paleontología. Ambos constituían un modelo de naturalista-explorador: observaban a la Naturaleza como una unidad, recolectaban todo tipo de muestras, desde rocas y minerales hasta plantas para los herbarios y luego, las llevaban a Europa. En 1818, Bonpland trató de instalarse en Buenos Aires pero, problemas políticos motivaron que en 1820 fuera expulsado de dicha ciudad, por lo que se afincó en una granja cerca de San Ignacio (provincia de Misiones), donde vivió 10 años. En 1831 Bonpland se dirigió a Rio Grande do Sul (Brasil), permaneciendo allí hasta su muerte. Durante su estadía en la Cuenca del Plata mencionó la presencia de bancos de coquina cerca de Buenos Aires, recolectó huesos de vertebrados en el río Salado, edentados y mastodontes cerca de San Nicolás (provincia de Buenos Aires) y de vertebrados en la provincia de Santa Fé. Su colección de invertebrados consistió principalmente de bivalvos, pero igualmente incluyó equinodermos de Entre Ríos, provincia en la que además, recolectó madera petrificada de angiospermas. En Brasil y Uruguay halló invertebrados, vertebrados y madera fósil. Parte de su colección paleontológica fue donada al Museo de Historia Natural de París (Francia), pero lamentablemente, sus descubrimientos nunca fueron publicados (Ottone, 2002).

Los primeros restos fósiles descubiertos en la Argentina corresponden a *Megatherium americanum*, un mamífero de gran tamaño descubierto a orillas del río Luján, en la provincia de Buenos Aires, entre los años 1785 y 1787, aunque existen versiones controvertidas sobre la exacta fecha de dicho hallazgo (Fariña y Vizcaino, 1995; Ottone, 2002). En 1789 estos restos fueron enviados a España y posteriormente, estudiados formalmente por Cuvier, en 1796 (Tonni y Pasquali, 1998).

Entre los años 1781 y 1801, por motivos ya más políticos, el militar y naturalista español Félix de Azara (1746-1821) viajó por Paraguay, sur del Brasil, la Mesopotamia y la región bonaerense de la Argentina, con la misión de contribuir a la demarcación de las posesiones españolas, entonces en litigio con Portugal. Durante sus viajes realizó numerosas observaciones geográficas, geológicas, botánicas, zoológicas y etnográficas que dio a conocer en distintas publicaciones. En una de ellas menciona la presencia de troncos y huesos en las costas de los ríos Paraná y Uruguay (Ottone, 2001).

Hacia 1826, el Museo de Historia Natural de París envió a América del Sur, a Alcide Dessalines d'Orbigny (1802-1857) como naturalista viajero, con el objeto de realizar investigaciones y muestreos que enriquecieran las colecciones de dicha institución. D'Orbigny era un especialista en invertebrados y foraminíferos actuales y fósiles; no obstante, poseía una



Alcide Dessalines d'Orbigny

formación integral en Ciencias Naturales. En América del Sur se encargó de recorrer Argentina, Brasil, Uruguay, Chile, Bolivia y Perú. Entre los años 1827 y 1828 viajó desde Buenos Aires a Corrientes por el río Paraná, regresando por la misma vía. En las barrancas de ese río (provincia de Entre Ríos), en los niveles marinos de edad terciaria, d'Orbigny recolectó invertebrados, vertebrados y madera fósil (Ottone, 2001) y los resultados de sus observaciones los publicó en «*Voyage dans l'Amérique Méridionale*» (1835-1847), obra compuesta de nueve volúmenes, uno de ellos dedicado a la Paleontología.

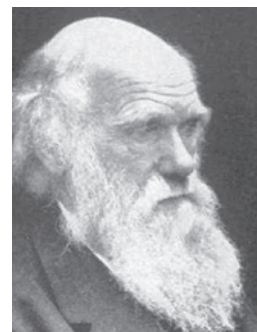
El 27 de diciembre de 1831 partió de Inglaterra, en un viaje por diversas regiones del mundo, que incluyó América del Sur, el navío H. M. S. Beagle comandado por el capitán Fitz Roy. Integrando su tripulación se hallaba Charles Robert Darwin (1809-1882).

El barco hizo escalas en Brasil, Uruguay, Argentina, Chile, Perú y algunas islas de los océanos Atlántico y Pacífico sur.

En la Argentina, en los años 1833 y parte de 1834, recorrió la costa atlántica hasta las lejanas islas de Tierra del Fuego y Malvinas, hallando en la última, fósiles devónicos, luego descritos por Morris y Sharpe (1846). En Buenos Aires, hizo observaciones precisas en

Tandilia y Ventania, reconociendo la naturaleza y similitud de sus rocas con las de Uruguay.

En el sur chileno, Darwin encontró fósiles cretácicos en el Monte Tarn (península Brunswick) y recorrió la costa hasta Valparaíso. Desde allí, entre el 13 de marzo y el 10 de abril de 1835, cruzó los Andes hasta Mendoza (Argentina), regresando a Chile por el Paso de Uspallata. Durante las travesías fue trazando la geología apoyado en las muestras petrográficas y los fósiles colectados. En su regreso descubrió el bosque fósil triásico de Uspallata.



Charles Robert Darwin

Con los resultados de su viaje, Darwin publicó además de su trascendental «*El origen de las especies*», otros libros, entre ellos: «*Viaje de un naturalista alrededor del mundo*» (1839) y «*Observaciones geológicas sobre las islas volcánicas y parte de América del Sur, visitadas durante el viaje del H. M. S. Beagle*» (1ª edición, 1844; 2ª edición 1876), con la descripción de los invertebrados terciarios por G. B. Sowerby y de los mesozoicos por E. Forbes; los mamíferos fueron estudiados por el destacado paleontólogo y especialista en anatomía comparada, Richard Owen (1840). Las colecciones de fósiles recolectadas por Darwin se conservan en el Museo Británico de Historia Natural, de Londres.

Cabe destacar la importante contribución de Francisco J. Muñiz (1793-1871), médico y primer naturalista argentino, a las investigaciones de Darwin, al transmitirle datos propios acerca de la «vaca ñata» que vivía en la región mesopotámica argentina. Muñiz es considerado el primer paleontólogo argentino, pues inició la colección de fósiles en las orillas del río Luján en lugares que décadas más tarde recorrería Florentino Ameghino. También Muñiz fue el primero en describir el fabuloso carnívoro tigre dientes de sable sobre restos hallados en Luján (Tonni y Pasquali, 1998).

Posteriormente, otros distinguidos naturalistas extranjeros se sumaron a los nombrados arriba, acrecentando con sus investigaciones y colecciones, el patrimonio científico de América del Sur. Entre ellos, se puede citar al naturalista italiano Antonio Raimondi (1826-1890), por sus años de trabajos en la geografía y topografía del Perú, haciendo observaciones geológicas y paleontológicas y enviando los fósiles



Ignacio Domeyko

(1850-1851) y otros.

En la historia de la Paleontología chilena constituyeron capítulos destacados las contribuciones de los naturalistas Rodolfo Amando Philippi (1808-1904), alemán, y Claudio Gay (1800-1873), francés. El primero escribió «Fósiles Terciarios y Cuaternarios de Chile» (1887) y «Los Fósiles Secundarios de Chile» (1899); el segundo fundó el Museo Nacional de Historia Natural de Chile y fue autor de «Historia Física y Política



Rodolfo Amando Philippi

de Chile» (1844-1871).

En Uruguay, se destacó el naturalista Dámaso Larrañaga (1771-1878).



Dámaso A. Larrañaga

En Brasil, el Padre Manuel Ayres de Casal, en su «Geografía Brasileña» (1817), hizo referencia a colecciones de mamíferos pleistocenos de ese país, y entre 1832-1880, el naturalista dinamarqués Peter Wilhem Lund realizó viajes por diversas regiones brasileñas, coleccionando gran cantidad de mamíferos de esa misma edad geológica, por lo que es considerado el padre de la Paleontología brasileña.

Durante este período inicial de la Paleontología del Brasil, merecen mencionarse los viajes del botánico inglés George Gardner, quien recorrió la provincia de Ceará en los años 1838-1839 recolectando peces fósiles, y el de Francisco de la Porte, Conde de Castelnau, naturalista francés que, entre 1843-1847, cruzó desde Brasil a Perú hallando restos fósiles de mamíferos que fueron estudiados por Paul Gervais. En 1863, Silvia Coutinho descubrió el Paleozoico fosilífero del río Tapajóz.

les recogidos a W. Gabb, quien los describió en 1877, y a Ignacio Domeyko (1802-1889), de origen polaco, contratado por el gobierno de Chile, quien recorrió la cordillera andina recolectando fósiles que fueron descriptos por Bayle y Coquand

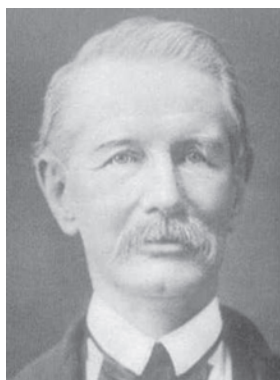
Una etapa fundamental en la Geología y Paleontología del Brasil se inició en 1865, con la expedición del naturalista suizo Luis Juan Rodolfo Agassiz (1807-1873), llevando como geólogo a Carlos Federico Hartt (1840-1877), quien dos años más tarde, efectuó otro viaje tras el cual publicó su «Geología y geografía física del Brasil» (1870).

Hartt dirigió la Expedición Morgan (1870-1871), en la que participó Orville A. Derby, y ambos tuvieron actuación decisiva en el desarrollo posterior de la Geología del Brasil. Hartt y Derby comenzaron por visitar el valle del Amazonas, donde reconocieron sedimentos devónicos y carboníferos, hallando en regiones cercanas otras rocas de edad más reciente. Más tarde integraron la Comisión Geológica del Imperio, junto con Richard Rathbun. A pesar de la vida efímera de la Comisión (1874-1877), sus integrantes realizaron reconocimientos de importantes áreas del país y recolectaron gran cantidad de fósiles de diversas edades.

A la muerte de Hartt, las exploraciones fueron continuadas por Derby y como resultado de ellas surgieron las monografías paleontológicas de Charles A. White (1887), R. Rathbun (1878), E.D. Cope (1883) y de John M. Clarke (1885-1913), sobre los fósiles paleozoicos y terciarios del Amazonas inferior.

Hacia 1853 el mundo transitaba por la «revolución industrial» donde los avances de la ciencia y la tecnología, si bien abarataban costos y hacían eficiente la productividad, daban lugar a la desocupación y la marginalidad en los pueblos de Europa. El General Justo José de Urquiza, Presidente de la Argentina en ese momento, aspiraba a que nuestro país se insertara en ese marco mundial. Para ello acudió al asesoramiento de expertos que habrían de presentar los esquemas más apropiados para impulsar el desarrollo nacional. Así fueron convocados el médico y naturalista francés Martin de Moussy (1810-1869), el belga Alfredo Du Gratty (1823-1891), y el geólogo francés Augusto Bravard (1803-1861).

A Bravard, ingeniero que en su tierra se había dedicado a la explotación de minas de plomo, se le encomendó, en 1857, la organización del Museo Nacional en Paraná, Argentina. Para ese entonces, Bravard ya había realizado trabajos de investigación en las adyacencias de la boca del Riachuelo y en la Recoleta, en cuyo transcurso recolectó fósiles. Hizo también estudios en los alrededores de Bahía Blanca (provincia de Buenos Aires), produciendo el primer mapa geológico-topográfico publicado en el país.



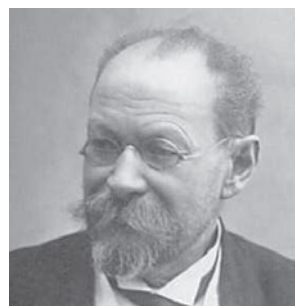
Germán Burmeister

Muy importantes para el progreso de la Geología y la Paleontología de Argentina fueron los aportes de Germán Burmeister (1807-1892). Gracias a sus gestiones, en el ambiente científico se generó gran interés por mejorar la organización de las instituciones existentes y la creación de otras nuevas. Burmeister, después de realizar varios viajes a América del Sur durante 1857 y 1859, se radicó en Buenos Aires y en 1862, fue designado Director del Museo de Historia Natural de Buenos Aires, fundado en 1812 por Bernardino Rivadavia. El Museo cambió completamente con la intervención de Burmeister, adquiriendo orden y enriqueciéndose sus colecciones con las donaciones de Bravard, Muñiz y el mismo Burmeister. En 1868, Burmeister sugirió al Presidente Domingo F. Sarmiento la creación de una Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, y al año siguiente, fue autorizado para gestionar la contratación de profesores extranjeros que debían actuar en la Universidad de Córdoba. En 1873 se creó, bajo su impulso, la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba, institución que lo contó como primer Director científico.

Entre los investigadores alemanes que acudieron para trabajar en Córdoba, se encontró Alfredo G. Stelzner (1840-1895), en el área de la Geología, quien en 1871 llegó al país y permaneció aquí solo tres años, pero su labor fue extraordinariamente eficaz, al punto de ser considerado el fundador de la Ciencia Geológica argentina. Este geólogo realizó viajes por las provincias de Tucumán, La Rioja, Catamarca, San Juan, Mendoza y pasó a Chile donde recorrió Valparaíso y Santiago. Descubrió en 1873 el Jurásico fosilífero del Paso del Espinacito (San Juan), si bien la existencia de fósiles liásicos en esa provincia era conocida desde 1869 por referencias de Strobel, y realizó numerosas observaciones y colecciones sobre cuya base publicó «*Beiträge zur Geologie und Palaeontologie der Argentinischen Republik*» (1885). Creó el concepto de Sierras Pampeanas y de Anticordilleras interior y exterior que posteriormente se llamarían Precordillera. Las cuidadosas colecciones de Stelzner fueron enviadas a Europa, donde I. E. Kayser (1876) se ocupó de estudiar la fauna paleozoica, C. Gottsche (1878) la jurásica

y H. B. Geinitz (1876) las plantas triásicas. Las exploraciones de Stelzner fueron continuadas por Luis Brackebusch (1849-1906) y Guillermo Bodenbender (1857-1941). Este último amplió considerablemente el conocimiento de los sedimentos jurásicos y cretácicos andinos, siendo estudiadas sus colecciones paleontológicas en Europa por O. Behrendsen (1891-1892), A. Tornquist (1898), A. Steuer (1897) y otros. Posteriormente estos trabajos resultaron consolidados por los estudios de Carlos Burckhardt (1869-1935), quien además se ocupó de faunas mesozoicas de Perú y México.

Correspondió a Federico Kurtz (1854-1920) iniciar las investigaciones paleobotánicas en la Argentina. Nacido en Berlín, llegó a nuestro país en 1883 y desde 1884 hasta 1915 se desempeñó como Profesor de Botánica en la Universidad Nacional de Córdoba. Sus exploraciones científicas abarcaron las provincias de Córdoba, San Luis, Mendoza, San Juan, La Rioja y Neuquén, obteniendo abundante material de plantas actuales y fósiles, entre estas últimas muchas con vinculaciones gondwánicas que ilustró en su obra póstuma «*Atlas de plantas fósiles de la República Argentina*» (1921).



Federico Kurtz

En 1865, la Universidad de Buenos Aires contrató a Pellegrino Strobel (1821-1895) para la enseñanza de las Ciencias Naturales. Strobel llegó de Italia a principios de ese año y según el contrato firmado como Profesor de Historia Natural, debía enseñar las Ciencias Naturales en general, y especialmente la Geología incluyendo la Mineralogía, la explotación de los metales y la clasificación de los terrenos. Por razones familiares, en abril de 1866 renunció y regresó a Italia pero, no obstante el breve tiempo que permaneció en Buenos Aires, realizó importantes viajes de estudio y recolectó fósiles, rocas, plantas e insectos, muchos de los cuales fueron estudiados en su país, reservándose para sí las partes geológica, geográfica y paleontológica. Además, donó una suma de dinero para crear un premio en favor del estudiante más meritorio en Ciencias Naturales.

Hacia 1875 comienza a realizar sus primeros trabajos paleontológicos y antropológicos Florentino Ameghino (1854-1911), el ilustre introductor de las ideas evolucionistas en la ciencia argentina, cuyas investigaciones tuvieron gran



Florentino Ameghino

trascendencia sobre la Geología y Paleontología argentinas. La obra de Ameghino es verdaderamente monumental, no solo por su amplitud sino también por su aporte al conocimiento de las faunas de mamíferos terciarios y cuaternarios, lo cual es reconocido mundialmente. La genialidad de este sabio argentino está demostrada por el hecho de que, a pesar del tiempo transcurrido y de los progresos realizados, gran parte de su obra sigue teniendo vigencia y constituye el fundamento de la estratigrafía de la región austral del país. Todas sus obras fueron de una gran importancia, pero entre ellas se pueden mencionar especialmente «Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina» (1889), y



Carlos Ameghino

«L'Age des formations sédimentaires de Patagonie» (1900). Un destacado colaborador de Florentino fue su hermano Carlos Ameghino (1865-1936) quien, durante 16 años recorrió la Patagonia descubriendo faunas fósiles y realizando numerosas e importantes observaciones estratigráficas relacionadas con las mismas, que constituyeron el fundamento sobre el que Florentino estableció gran parte de sus teorías paleontológicas.

En lo que respecta al conocimiento de los invertebrados cenozoicos, las investigaciones de Ameghino fueron notablemente secundadas por los trabajos de Hermann von Ihering (1850-1930), zoólogo alemán, quien se ocupó también del origen y de las relaciones paleogeográficas de las faunas de moluscos fósiles y vivientes del Brasil y la Argentina. Para ello, von Ihering utilizó material fósil que había recolectado Carlos Ameghino en las provincias de Chubut y Santa Cruz en terrenos cretácicos y terciarios, y sobre esas y otras co-



Hermann von Ihering

lecciones que tuvo a su disposición, trazó un cuadro para las formaciones marinas de esa edad que complementaron los esquemas de los hermanos Ameghino. Su obra fundamental «*Les Mollusques du Crétacique supérieur et du Tertiaire de l'Argentine*» (1907) no ha sido superada hasta el presente.

En 1884, Francisco P. Moreno (1852-1919) fundó el Museo de la Plata, ocupando la Dirección del mismo. Fue el encargado de planificar y en parte realizar expediciones científicas que sirvieron para establecer y demarcar el límite en la Cordillera de los Andes. Entre los geólogos convocados por Moreno para efectuar el relevamiento de largos tramos cordilleranos, se pueden citar a Rodolfo Hauthal (1854-1928), oriundo de Alemania, quien se sumó a la investigación geológica y paleontológica, y Santiago Roth (1850-1924), procedente de Suiza. El primero realizó investigaciones en Tandilia y Ventania, en la región occidental y meridional de Mendoza, y fue autor de importantes contribuciones sobre vulcanismo cordillerano y distribución de depósitos glaciares de la Patagonia. Su colega, S. Roth, realizó las primeras descripciones de los terrenos terciarios en varios sectores de la Patagonia y halló importantes localidades fosilíferas. En 1897, al Museo de la Plata, se incorporaron los geólogos suizos Carl Burckhardt (1869-1935) y Leo Werhli quienes cruzaron la cordillera en cuatro oportunidades, junto a Hauthal. Burckhardt, en la cordillera neuquina, realizó un perfil entre Las Lajas y Curacautín, dando lugar sus estudios a varios trabajos clásicos relativos a las faunas de amonites jurásicos y cretácicos del ámbito andino. Apoyado en el levantamiento detallado de perfiles y el estudio del contenido paleontológico, Burckhardt fijó bases firmes para una estratigrafía jurásico-cretácica.

La Paleontología sudamericana recibió un gran aporte a través de los viajes efectuados por Gustavo Steinmann (1856-1929) en los años 1882-1884, 1903-1904 y 1908, a través de Chile, Bolivia, Perú y Argentina, los que motivaron la obra «*Beiträge zur Geologie und Paleontologie von Südamerika*» (1893-1925), donde también colaboraron otros especialistas, y que constituye una valiosa fuente de informaciones geológicas y paleontológicas. Su otra publicación de importancia para el continente fue «*Geología del Perú*»



Gustavo Steinmann

(1930). En Argentina, Steinmann realizó investigaciones en el extremo suroeste del país que contribuyeron a esclarecer la estratigrafía de las secuencias cretácicas y terciarias las que, según él, se superponían en discordancia. Las observaciones de Steinmann fueron luego completadas por los trabajos de Hauthal al sur del lago Argentino en los años 1898-1900. Las faunas recogidas por ambos investigadores dieron lugar a publicaciones de Paulcke (1907, cefalópodos), Wilckens (1907, demás moluscos) y otros paleontólogos. Al final del siglo XIX, las exploraciones se extendieron a la Patagonia austral y Tierra del Fuego. La Patagonia fue visitada por el explorador sueco Otto Gustavo Nordenskjöld (1869-1928) quien entre los años 1895 y 1897, recorrió el Estrecho de Magallanes y especialmente contribuyó al conocimiento de la región antártica, efectuando un histórico viaje entre los años 1901 y 1903, en el que descubrió los yacimientos fosilíferos del Cretácico Superior y Terciario de las islas Snow Hill y Seymour y la flora jurásica de Bahía Esperanza. El material paleontológico recolectado fue estudiado por C. Wiman, P. Dusén, A. Smith Woodward, y otros.

A su vez, la Universidad de Princeton (Estados Unidos de América), impulsada por las investigaciones de Ameghino, en los años 1896-1899, envió una expedición a la Patagonia, en la que participó el geólogo John B. Hatcher (1861-1904) con la misión de efectuar observaciones geológicas y paleontológicas en toda esa región. El material recolectado por este investigador fue descrito por T. W. Stanton (invertebrados mesozoicos), A. E. Ortmann (invertebrados terciarios), W. J. Sinclair (mamíferos), y otros.

En los años 1907-1909, una expedición sueca bajo la dirección de C. Skottsberg, contó con la participación del paleontólogo T. G. Halle, quien dio a conocer el Devónico de las islas Malvinas, y el geólogo P. D. Quensel, que aportó conocimientos de la Cordillera Patagónica.

Igualmente importante fue el trabajo que Charles E. Weaver (1880-1958), de la Universidad de Washington (Seattle, U.S.A), realizó en la Patagonia occidental, entre los años 1922 y 1925. Este investigador, durante 7 años estudió el Mesozoico sudamericano y, en particular, el Jurásico-Cretácico de Argentina (provincias de Mendoza y Neuquén), dando a conocer sus conclusiones en una extensa monografía, en el año 1931.

LA PALEONTOLOGÍA SUDAMERICANA EN EL SIGLO XX

En el siglo XX se incrementaron notablemente las actividades paleontológicas en América del Sur, debido al surgimiento de una generación de científicos oriundos del continente y que, con sus trabajos fueron iniciando una Paleontología con características nacionales propias. Al principio, dichas investigaciones se concentraron principalmente, en centros capitalinos (Buenos Aires, Río de Janeiro, Santiago), pero pronto se extendieron a otros lugares de los respectivos países.

En Brasil se debe destacar la influencia que tuvieron Matías Gonçalves de Oliveira Roxo y Euzébio Paulo Erickson de Oliveira en despertar las primeras vocaciones paleontológicas brasileñas, entre las que se pueden mencionar Carlos de Paula Couto (Paleomastozoología), Federico W. Lange (Micropaleontología), Llewelling I. Price (reptiles fósiles), Josué Camargo Mendes e Irajá Damiani Pinto (invertebrados fósiles), continuados más recientemente por un conjunto numeroso de jóvenes cultores de diversas ramas paleontológicas (Camargo Mendes, 1974).

Otras personalidades destacadas de la Paleontología sudamericana, en especial dedicadas a los estudios de invertebrados fueron, en Bolivia, Leonardo Branisa (1911- 1999); en Chile, Juan Tavera (1917-1991), José Corvalán (1929-1996) y Vladimir Covacevich Castex (1944-1997); en Uruguay, Rodolfo Mendez Alzola (1907-1981) y Alfredo Figueiras (1915-1991).

La intensificación de estas actividades en todo el continente condujo a la creación de asociaciones y la aparición de publicaciones periódicas especializadas en los diferentes campos de la Paleontología.

En la Argentina, estas investigaciones cobraron gran impulso a través de las actuaciones pioneras de un número importante de científicos nacionales



Vladimir Covacevich Castex



Alfredo Figueiras

y extranjeros, entre los que se destacaron G. Bonarelli, E. Feruglio, J. Frenguelli, G. G. Simpson, C. Rusconi, A. Castellanos y L. Kraglievich.

Guido Bonarelli (1871-1951) llegó desde Italia a Buenos Aires en 1911 y durante unos 10 años desarrolló una fructífera actividad geológica, que incluyó el estudio de gastrópodos terciarios de agua dulce del noroeste argentino y moluscos del Cretácico patagónico.

Egidio Feruglio (1897-1954), italiano, trabajó en Yacimientos Petrolíferos Fiscales entre 1927-



Egidio Feruglio

1941, cuando se incorporó al Instituto del Petróleo de la Universidad Nacional de Cuyo, retornando a Italia en 1948. Fue autor de valiosos trabajos relacionados con la Estratigrafía y Paleontología del Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico. En «*Palaeontographia Patagonica*» (1936) trató la Geología y Paleontología del lago Argentino (Patagonia austral) y en

«*Descripción Geológica de la Patagonia*» (1939-1940), en tres volúmenes, ofreció una detallada síntesis del conocimiento geológico-paleontológico de la región, de extraordinaria utilidad para los investigadores posteriores.

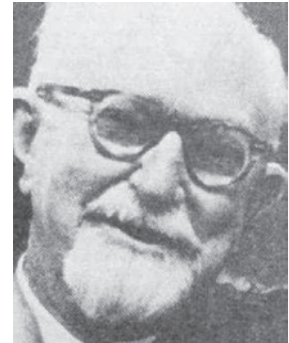
Joaquín Frenguelli (1883-1958) llegó de Italia en 1911 y ejerció como médico en Santa Fé hasta que en 1920 comenzó a interesarse en la Estratigrafía y Paleontología del país. Entre 1923 y 1955 estudió diatomeas, flagelados, etc. fósiles y vivientes, convirtiéndose en una autoridad mundial; a partir del año 1941 inició importantes contribuciones referidas a la Serie de Paganzo y la flora del Gondwana Superior, produciendo una revitalización, en el campo paleobotánico, de la senda abierta por Federico Kurtz a partir de su obra «*Contribuciones a la Paleofitología argentina*» (1894) (Goodspeed, 1943). Frenguelli fue Director del Museo de La Plata y Profesor de Paleontología de Invertebrados y de Paleobotánica en la Universidad Nacio-



Joaquín Frenguelli

nal de La Plata. Publicó más de 274 trabajos sobre una amplia variedad temática, que muestra su gran erudición (Teruggi, 1981).

George Gaylord Simpson (1902-1984) arribó por primera vez a Buenos Aires en 1930, al frente de la Expedición Scarritt, del American Museum of Natural History, de Nueva York. Dicha expedición trabajó en el país durante los años 1930-1931 y 1933-1934, visitando localidades clásicas, confeccionando perfiles estratigráficos, colectando faunas, revisando colecciones



George Gaylord Simpson

existentes en los museos, particularmente las efectuadas por Carlos Ameghino y Rodolfo Hauthal. Introdujo el uso de la clasificación estratigráfica moderna en nuestro país, descubrió importantes faunas de mamíferos del Terciario antiguo patagónico, actualizó la posición estratigráfica y sistemática de otros y dio a conocer sus conclusiones a través de numerosas publicaciones, entre las que se destaca «*The Beginning of the Age of Mammals in South America*» (1948).

Carlos Rusconi (1898-1969), a partir de 1930 y durante 25 años publicó sobre mamíferos cuaternarios argentinos.

Alfredo Castellanos (1893-1975), desde 1916 y hasta por lo menos 1952, realizó estudios estratigráficos, paleoclimáticos y paleontológicos del Cuaternario.

Lucas Kraglievich (1886-1932) se ocupó de las faunas cenozoicas de vertebrados (edentados, grandes cánidos, zorros, osos, roedores, notoungulados, ciervos, aves gigantes). Además, durante 1930-1931 realizó un detallado análisis de las faunas de mamíferos fósiles del país, discutiendo su composición, ordenamiento estratigráfico y edad.

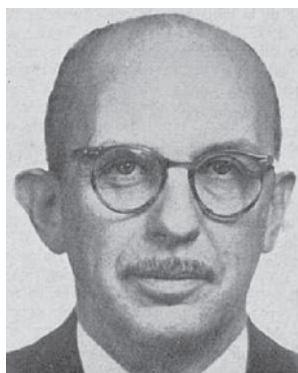
Un lugar destacado en la investigación de los vertebrados fósiles correspondió a Osvaldo Alfredo Reig (1929-1992), biólogo evolutivo dedicado al estudio de roedores, marsupiales y batracios fósiles. Su inquietud por los aspectos sistemáticos lo fue derivando progresivamente hacia la problemática del proceso evolutivo, ocupándose de los factores involucrados en la especiación relacionados con la genética, aunque sin alejarse de la Paleontología (Báez, 1992).

Las investigaciones paleobotánicas de Frenguelli y de Kurtz alentaron a jóvenes argenti-

nos para que se interesaran en esta disciplina y entre ellos se halló Carlos Alberto Menéndez (1921-1976), quien en 1947 ingresó al Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, donde impulsó la División Paleobotánica y organizó una valiosa colección de megafósiles y una importante palinoteca (Archangelsky, 1975; Volkheimer, 1977). En sus tareas de investigación, se destacó especialmente por ser el primero en publicar trabajos sobre Paleopalínología en Argentina e introducir el análisis cuticular de los restos vegetales.

El conocimiento de los foraminíferos y ostrácodos fósiles del Cretácico Superior y Cenozoico de la Argentina y regiones vecinas contaron con los valiosos aportes de Alvine Bertels (1930-2001). Profesora de Micropaleontología en el Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de Buenos Aires, su actividad incluyó la dirección de numerosos becarios y jóvenes investigadores tanto en Argentina como Brasil.

En el área de la Paleontología de Invertebrados se destacó Horacio J. Harrington (1910-1973) quien, con sus hallazgos de la Fauna de *Eurydesma* y la Flora de *Glossopteris* en las Sierras Australes bonaerenses, apoyó las teorías



Horacio J. Harrington

sobre la conexión de los terrenos gondwánicos situados en ambos márgenes del océano Atlántico sur. Su trabajo «*Sobre las faunas del Ordovícico inferior del norte argentino*» publicado en la Revista del Museo de La Plata (1938), muestra la envergadura del talento de Harrington, quien



Armando F. Leanza

en sus consideraciones estratigráficas y paleogeográficas dejó formuladas cuestiones que todavía, a la luz de nuevas concepciones geotectónicas, adquieren notable actualidad (Amos, 1974).

Harrington también se distinguió en la investigación de las faunas de trilobites del norte argentino y, en colaboración con Armando F. Leanza (1919-1975), publicaron una obra magistral,

con repercusión internacional, titulada «*Ordovician Trilobites of Argentina*» (1957).

Leanza se destacó en los campos de la Paleontología y Bioestratigrafía, especialmente en el estudio de los trilobites, braquiópodos y moluscos. Entre los últimos dedicó preferente atención a los amonites y el problema bioestratigráfico del límite Jurásico-Cretácico en el ambiente andino. Su trabajo «*Amonites del Jurásico Superior y del Cretácico Inferior de la Sierra Azul en la parte meridional de la Provincia de Mendoza*» (1945) constituye una brillante solución al problema de dicho límite (Cuerda, 1975).

Una excelente colaboradora de Harrington y Leanza, especialmente en las investigaciones de los trilobites, fue Hildebranda Angela Castellaro (1913-1995). Sus trabajos versan sobre braquiópodos y trilobites del Paleozoico argentino, siendo autora de los volúmenes Cámbrico-Ordovícico y Silúrico-Devónico, de la «*Guía Paleontológica Argentina*» (1963).

Discípulo de Harrington fue Arturo Jorge Amos (1927-1999), interesado especialmente en la geología y las faunas del Paleozoico Superior sudamericano. Sus publicaciones incluyeron braquiópodos silúricos hasta pérmicos de la Precordillera y el Chubut extrandino, además de otros países sudamericanos. Contribuyó significativamente al conocimiento estratigráfico y regional de diversas áreas del país y sentó bases sólidas para la biozonación del Neopaleozoico marino de Argentina y las relaciones paleobiogeográficas de sus faunas en el contexto gondwánico. A pesar de su gran afición por los braquiópodos paleozoicos, sus intereses fueron muy variados, abarcando desde el Precámbrico hasta la actualidad y desde los trilobites a los estromatolitos, sin omitir los icnofósiles. Su temática incluyó la geología estructural, regional y aplicada, microtectónica, rocas glaciógenas, paleoclimas, paleogeografía y evolución ambiental cuaternaria, formando en ellas a muchos jóvenes investigadores.

Juan C. M. Turner (1918-1979) inició las investigaciones sobre graptolitos en nuestro país, con su trabajo «*Faunas graptolíticas de América del Sur*» (1960). Su actividad se desarrolló principalmente en los campos de la Geología Regional y Estratigrafía, principalmente del noroeste argentino (Puna, Cordillera Oriental y Sierras Subandinas).

La madurez lograda en el conocimiento paleontológico y bioestratigráfico, durante el siglo XX, justificó la creación de la Asociación Paleontológica Argentina, en el año 1955, y la publicación del primer número de Ameghiniana, en 1957.

EL EMPLEO DE NUEVAS TECNOLOGÍAS

Al promediar el siglo XX, el progreso tecnológico abrió un nuevo camino al estudio de los fósiles, con el empleo de los rayos X y las técnicas de identificación, datación y cuantificación de elementos raros e isótopos. Actualmente, las determinaciones de isótopos inestables en conchillas, caparazones y huesos son utilizadas con fines radimétricos, mientras que los isótopos estables resultan útiles como indicadores paleoclimáticos. Otros elementos traza permiten detectar anomalías patógenas y alteraciones ambientales, tanto de origen terrestre como extraterrestre. En este último caso, la detección de un exceso de iridio en niveles inmediatos al límite Cretácico-Paleógeno, originó la idea de una causa extraterrestre para explicar las grandes extinciones de aquella época.

Frente a los tradicionales métodos de reconstrucción evolutiva basados exclusivamente en los datos de la morfología y el registro fósil, la Biología Molecular y la Citogenética, alentadas por los espectaculares hallazgos en la Paleontología Humana, dieron lugar a modelos alternativos y mejor fundamentados de filogenias y evolución. Son bien conocidas las dificultades para establecer las relaciones evolutivas entre animales distantemente emparentados, como ocurre cuando se intenta reconstruir un árbol filogenético de los Metazoa, por ejemplo. Hasta ahora, el empleo de datos de la Anatomía, Embriología y Paleontología, solo ha dado a este problema, soluciones altamente especulativas y discutibles. En cambio, resultados más alentadores están surgiendo del estudio del ARN 18 ribosomal, con relación a la datación de la divergencia entre phyla de animales y la determinación del grado de vinculación entre los mismos (Field *et al.*, 1988; Wray, Levinton y Shapiro, 1996).

A mediados del siglo XX comenzó la utilización del microscopio electrónico de barrido (MEB), produciéndose un importante avance en el conocimiento de las estructuras microscópicas de composición orgánica e inorgánica. De esta forma, los estudios de las microestructuras inorgánicas de conchillas, principalmente de invertebrados, han ampliado los conocimientos sobre filogenia, condiciones paleoambientales y procesos tafonómicos (Rodríguez, 1989). En cuanto a las estructuras orgánicas, la Paleobotánica y la Palinología se han desarrollado intensamente con la aplicación del MEB sumado a la microscopía electrónica de transmisión (TEM), para el análisis de las ultraestructuras (cutículas, granos de polen y espo-

ras) aportando nueva información principalmente sobre filogenia y morfología funcional.

La Bioestratigrafía de alta resolución busca, a partir de la conjunción de datos provenientes de diferentes líneas de investigación (Estratigrafía Secuencial, Geología Isotópica, taxones de rangos breves y distribución geográfica amplia, aspectos tafonómicos), afinar la calibración cronológica del relleno de una cuenca y mejorar la resolución temporal en las correlaciones intercuencales. Hoy día se han construido escalas bioestratigráficas de notable precisión.

La **Tafonomía** es una disciplina conocida desde 1940 y, junto con la Paleoicnología, constituyen una herramienta imprescindible para todo trabajo paleoecológico. Mediante técnicas de microscopía electrónica, rayos X, análisis químicos y programas (*softwares*) ayudan a reconstruir la historia de los procesos fisicoquímicos involucrados en la fosilización.

La **Paleoclimatología** también se ha desarrollado con éxito en los últimos años a partir de la información provista por diversos *proxy data* («datos aproximados»), ya que los registros del clima provenientes de satélites y de mediciones manuales (por medio de termómetros, pluviómetros, etc.) cubren, por lo general, los últimos 150 años. Estos registros son demasiado cortos para examinar el rango completo de la variabilidad climática. Por ello, es crítico examinar el cambio climático extendiéndose centenas y miles de años en el pasado usando registros paleoclimáticos provenientes de árboles (**Dendrocronología**), indicadores paleontológicos como corales, microorganismos silíceos o calcáreos, vertebrados, paleofloras, rocas termosensibles (evaporitas, carbonatos, carbones, tillitas), entre otros. La distribución de estos indicadores y rocas a través del tiempo permite interpretar cambios climáticos globales y cómo los continentes han viajado a través de cinturones climáticos. Se sabe hoy que el clima de la Tierra alterna entre períodos fríos o «Casa de Hielo» y períodos cálidos o «Casa Cálida». Estas variaciones pueden establecerse en distintas escalas de tiempo, como por ejemplo, se dice que el Mesozoico se caracterizó por ser cálido en general, y el Paleozoico Superior correspondió a un momento frío de la Tierra. Pero esta misma observación puede realizarse a escalas de tiempo mucho más acotadas tanto como los datos lo permitan.

Desde mitad de siglo pasado se consideran informaciones válidas sobre fluctuaciones del clima, las curvas paleotérmicas referidas a aguas oceánicas trazadas según las variaciones en el contenido relativo de isótopos esta-

bles, en conchillas de microorganismos ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$; $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$; $^{87}\text{S}/^{86}\text{S}$; $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$; Cd/Ca), y testigos de hielo del Cuaternario. Se ha obtenido así una escala de alta resolución. Otros ciclos paleoclimáticos basados en diagramas polínicos se pueden también considerar vigentes como términos de referencia ya que son concordantes con las curvas obtenidas de isótopos (Parrish, 1998). Los esfuerzos para entender el clima del pasado tienen un objetivo claro y es predecir o al menos, alertar sobre los cambios climáticos futuros que afectarán tanto al ser humano como al resto de la Biósfera. Por ello, numerosos proyectos se concentran en esta tarea actualmente y en particular, el «*World Data Center for Paleoclimatology*» se ocupa de archivar toda la información producida por los científicos, y provee de herramientas para que sea reutilizada con diversos fines.

Hacia 1967 se definieron las bases conceptuales y metodológicas de la Paleobiogeografía. Las distribuciones de los animales y vegetales, complementadas con otras informaciones, como las paleomagnéticas, permiten reconstruir la posición de los mares y continentes en épocas geológicas remotas, a la vez que proporcionan sólidos argumentos para la concepción, reafirmación y modificación de teorías como la «deriva continental» y la «tectónica de placas».

COMPUTACIÓN

Desde los primeros días de la Paleontología, los investigadores han tratado de conservar a través de diferentes métodos los datos que producían. Algunos paleontólogos llevaban libros de notas con fotografías de fósiles categorizados por áreas geográficas, otros usaban un sistema de fichas organizadas alfabéticamente o por características morfológicas. Con el mayor número de investigaciones, los datos se incrementaron notablemente. Por diversas causas (falta de espacio, deficiente cuidado de la información) mucho conocimiento paleontológico no publicado, ha sido perdido para la ciencia.

El uso de computadoras personales modificó sustancialmente la forma de procesar la información, permitiendo así profundizar los alcances de la investigación y su aplicación a diferentes campos del conocimiento, aún más allá de cuestiones estrictamente paleontológicas.

Las **bases de datos** cumplen y probablemente cumplirán un papel vital en el futuro de la Paleontología. La información paleontológica registrada en una base de datos es válida para diversas áreas del conocimiento como educación, industria o investigación. Existen distin-

tos tipos de bases de datos, dependiendo de la información que se quiera guardar. Así, por ejemplo, se pueden mencionar:

a. Base de Datos de Caracteres: almacena el valor del estado del carácter para un conjunto de taxones o individuos y puede ser usada, como una llave taxonómica, para identificar nuevo material o hacer análisis cladístico.

b. Base de Datos Taxonómica: es la reproducción en formato electrónico del trabajo taxonómico clásico, es decir nombre del taxón, diagnóstico, lista de sinonimias, e imágenes o esquemas del taxón.

c. Base de Datos Distribucional: repositorio de datos bioestratigráficos o paleobiogeográficos usados en la industria del petróleo, en Micropaleontología y Paleooceanografía.

d. Base de Datos de Colecciones: inventario de materiales biológicos y paleontológicos, especialmente utilizado en museos y jardines botánicos.

e. Base de Datos Bibliográfica: dos tipos de bases se encuentran disponibles en el ámbito científico. Una consistente en listas detalladas de trabajos publicados y otra que permite obtener los trabajos completos a través de la web.

f. Base de Datos Nomenclaturales: información sobre las relaciones formales entre nombres taxonómicos.

Sin embargo, el uso de computadoras y de la tecnología de comunicaciones digitales constituye un esfuerzo para el investigador que va en desmedro de su tarea específica. Por ello, dentro de la Informática se ha promocionado la capacitación en una sub-disciplina (**Bioinformática**), para aprovechar la información digital disponible. En la Paleontología es crucial la incorporación de un soporte similar (**Paleoinformática**).

LA PALEONTOLOGÍA Y EL CONOCIMIENTO DE LAS BIOTAS MÁS ANTIGUAS

Mercedes di Pasquo

Hasta hace pocas décadas, el conocimiento paleontológico se hallaba casi totalmente basado en la investigación de las biotas fósiles

del Fanerozoico, lapso de la historia terrestre que comprende a los últimos 545 m.a. de la misma.

Considerando que la antigüedad del planeta Tierra oscila en los 4600 m.a., quedaba pues un tiempo equivalente a casi 8 veces la extensión

del Fanerozoico, desprovisto prácticamente de toda información paleontológica.

Fue costumbre designar a dicho lapso de «oscuridad paleontológica» con el nombre de Precámbrico, aludiendo a su ubicación en la escala geocronológica, inmediatamente anterior al

Cuadro 1. 1. Medición y división del tiempo geológico

El tiempo es una variable íntimamente asociada a todos los eventos geológicos y el conocimiento de la historia de la Tierra requiere que previamente, se ubiquen en orden cronológico los sucesos físicos y biológicos que la caracterizaron. Esta tarea se puede realizar mediante la elaboración de una escala de **edades relativas o absolutas**. En la primera, los sucesos se disponen en una secuencia que solo permite determinar si un hecho aconteció antes, durante o después que otro; mientras que la segunda fija la ocurrencia de los acontecimientos en término de años, haciendo posible conocer la cantidad de éstos transcurridos entre dos hechos consecutivos. Así, entre dos acontecimientos ocurridos hace 500 y 400 millones de años, respectivamente, mediaron 100 millones de años. La medición y división del tiempo geológico y la determinación de la secuencia temporal de los sucesos en la historia terrestre, es el objeto de la **Geocronología**. Dado el carácter inmaterial del tiempo, su división en **unidades geocronológicas** solo puede realizarse teniendo en cuenta la observación de los acontecimientos naturales registrados en las sucesiones rocosas originadas en esos lapsos. Así, dichos cuerpos de rocas pueden dividirse en **unidades cronoestratigráficas**, equivalentes a las geocronológicas. Ambas unidades son paratemporales pues sus límites resultan isócronos y en la práctica, los mismos se han hecho coincidir con extinciones o modificaciones importantes en la composición de las biotas fósiles. Jerárquicamente y en orden decreciente, se disponen como sigue:

Unidades geocronológicas

Eon Fanerozoico

Era Paleozoica

Período Silúrico

Epoca Ludlow (Ludlowiana)

Edad Ludfordiana

Crono Brunhes

Unidades cronoestratigráficas

Eonotema Fanerozoico

Eratema Paleozoico

Sistema Silúrico

Serie Ludlow (Ludlowiana)

Piso Ludfordiano

Cronozona Brunhes

Una era representa el tiempo durante el cual fue depositado el eratema correspondiente. Las denominaciones de las únicas eras/eratemas fanerozoicas reconocidas oficialmente (Paleozoico, Mesozoico, Cenozoico), aluden al grado evolutivo alcanzado por la vida en cada una de estas grandes etapas (Cuadro 1. 2). El conjunto de las mismas constituye el eón/eonotema Fanerozoico, que abarca a los últimos 545 millones de años de la historia terrestre. Si se considera que nuestro planeta tiene una edad cercana a los 4600 millones de años, resta un lapso equivalente a casi 8 veces la duración del Fanerozoico sin denominación reconocida. Durante mucho tiempo a tan extenso lapso se lo denominó Precámbrico pero, últimamente, se prefiere reemplazarlo por el de los eones/eonotemas Arqueozoico (el más antiguo) y Proterozoico, quedando Precámbrico como un término informal aunque útil en muchas ocasiones.

Las eras/eratemas se dividen en períodos/sistemas, cuyas denominaciones generalmente finalizan en —ico (Cámbrico, Jurásico, etc.), excepto Terciario y Cuaternario. Las épocas/series son divisiones de los períodos/sistemas y se designan sobre la base de un nombre geográfico solo (Ludlow) o agregándole la terminación —ana o —iana (Ludlowiana). También se expresan las épocas mediante los adjetivos escritos con mayúscula Temprano, Medio, Tardío a continuación del período correspondiente (Ordovícico Temprano) o Inferior, Medio, Superior a continuación del sistema correspondiente (Ordovícico Inferior), en el caso de las series.

Los nombres de las épocas/series Paleoceno, Eoceno, Oligoceno, Mioceno, Plioceno, Pleistoceno, Holoceno, se refieren al orden de antigüedad de los mismos.

Las unidades edad/piso son divisiones menores denominadas según el nombre de una localidad geográfica o agregando al mismo la terminación —iano (Piso Ludfordiano). A veces se hace referencia a las partes inferior, media o superior de un piso/serie, y en este caso se escribirán con minúscula (Piso Sinemuriano superior).

El crono/cronozona representa el lapso o cuerpo de rocas correspondiente al **rango o biocrón** (lapso en que una especie o grupo de especies ha existido) de un taxón fósil o de una polaridad o magnetopolaridad definida. Sus nombres pueden basarse en el del taxón que caracteriza a una biozona (cronozona de *Rhabdinopora flabelliformis*), en un tipo de polaridad (cronozona normal) o en una zona de magnetopolaridad (cronozona Brunhes).

Una aplicación importante de las mencionadas unidades se halla en la **Tabla Estratigráfica Internacional** (Cuadro 1. 2), que sintetiza los resultados estratigráficos aportados por innumerables investigaciones geológicas y paleontológicas. La actualización de la misma es realizada periódicamente por la Comisión Internacional de Estratigrafía, asesorada por la meticolosa tarea de subcomisiones de especialistas, encargados de establecer, con la mayor precisión posible, la ubicación de los límites y subdivisiones de las unidades. Esta tarea ha recibido el significativo aporte de la **Geología Isotópica o Radimetría** con el cálculo de edades absolutas basado en la desintegración y transmutación de ciertos elementos radiactivos presentes en los estratos (K/Ar, Rb/Sr, ¹⁴C, etc.), y la integración de dichas edades a la cronología relativa de la historia terrestre.

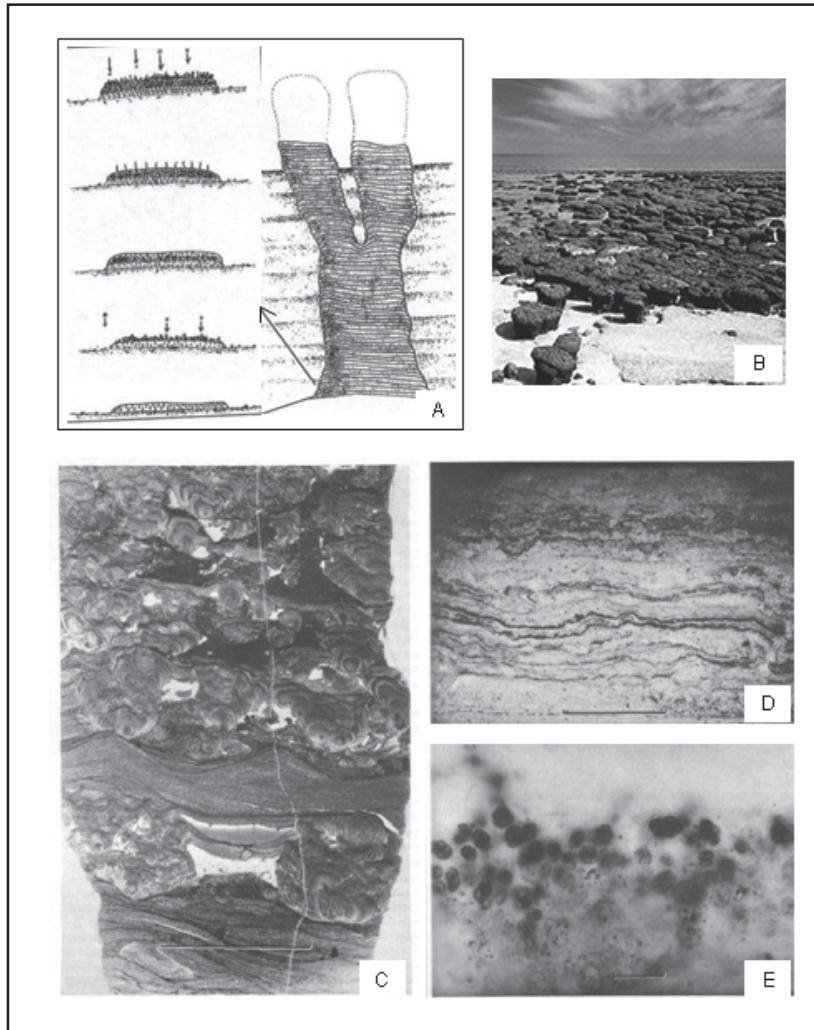


Figura 1. Estromatolitos: su formación y características principales. A. proceso de formación de un estromatolito; B. estromatolitos dómicos a columnares en formación, bahía Shark, oeste de Australia; C. *Alcheringa narrina* sobre ondulitas, Grupo Fortescue, Australia; D. estromatolito estratiforme, Grupo Mc Arthur (escala 1 mm); E. corte delgado de un lente de *chert* negro del estromatolito en D, mostrando un agrupamiento de la cianoficea *Eoentophysalis balcherensis* (escala 20 μm) (A. de Willis y Mc Elwain, 2002; B-E. de Glaessner y Walter, 1981).

Cámbrico o primer período (sistema) del eón Fanerozoico (Cuadros 1. 1 y 2), pero más recientemente, los estudios geológicos de estos terrenos tan antiguos, han permitido dividir al tiempo precámbrico en los eones Arqueozoico (4600-2500 m.a.) y Proterozoico (2500-545 m.a.).

En esta sección se aludirá a las principales biotas reconocidas en los mencionados eones, su posición estratigráfica y principales integrantes, dejando para el Capítulo 3 «El Reino Animal» destacar la trascendencia de las mismas en la evolución de la vida. La información proporcionada por la investigación de estas biotas tan antiguas es fundamental para la interpretación de los procesos evolutivos que condujeron a la aparición de la fauna cámbrica, en la cual los invertebrados representan el conjunto más numeroso y mejor representado.

Las principales causas que demoraron el conocimiento paleontológico del Precámbrico

fueron el tamaño y la naturaleza de los fósiles de estos terrenos. En gran parte, dichos restos tienen dimensiones que apenas superan unos pocos micrones y carecen de estructuras esqueléticas.

Muchos microfósiles precámbricos son restos celulares a veces agrupados de tal manera que resultan comparables con estadios reproductivos de algas. Otras, se trata de quimiofósiles o fósiles químicos, para cuya identificación se requieren técnicas especiales. Entre ellos por ejemplo, los alcanos, esteranos y las porfirinas están estrechamente vinculados con el proceso de la fotosíntesis, por lo que su presencia en los sedimentos es indicadora de la existencia de organismos que desarrollaban dicha actividad. Sin embargo, no todos los especialistas están convencidos de que tales compuestos puedan mantenerse estables durante un tiempo tan prolongado.

Otro tipo de fosilización está representado por los depósitos carbonosos cuyo origen or-

gánico o inorgánico puede ser verificado mediante la relación $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$. Donde no opera la fotosíntesis, dicha relación es algo menor al 90%, mientras que durante la misma, la reducción del CO_2 tiende a concentrar selectivamente el isótopo más liviano (^{12}C) con respecto al más pesado (^{13}C) y la relación supera el valor anterior.

Una de las fuentes más importantes de documentación paleontológica precámbrica son los **estromatolitos**, estructuras biosedimentarias cuyo origen se debe a la actividad de algas cianofíceas (cianobacterias) y bacterias fotosintetizadoras (Figura 1. 1 A-C), que integraron las primeras comunidades procariotas marinas vivientes en la interfase agua-sedimento, dentro de la zona fótica. Estas estructuras tienen forma de montículos similares a los arrecifes actuales y consisten internamente, en la superposición de láminas claras y oscuras, de micrones a milímetros de espesor. En general, las láminas se producen por la alternancia entre la acumulación de sedimentos pelíticos sobre el fondo (láminas claras), la precipitación de minerales, por ejemplo CO_3Ca (inducida por la liberación de O_2 por las algas y el CO_2 disuelto en el agua) y la acreción de partículas finas micríticas de CO_3Ca en la masa gelatinosa (mucílago) que mantiene unidos a los microorganismos (lámina oscura de materia orgánica y sulfuros de hierro). También suele haber presencia de sílice amorfa a criptocristalina, generalmente asociada a aguas termales. Estas matas algales pueden crecer, en un año, entre 2 mm y 10 mm, dependiendo de la tasa de erosión (van Gemerden, 1993) o alcanzar hasta 1 m de altura en las formas columnares (Figura 1. 1).

Generalmente, los estromatolitos son calcáreos o dolomíticos (excepcionalmente silíceos) y de morfología variada, diferenciándose en estratiformes, nodulares y columnares. Se discute si estos rasgos se deben a características ambientales o están controlados genéticamente. Siempre comienzan a desarrollarse sobre un sustrato estabilizado y muestran heliotropismo, por lo que el crecimiento se realiza en la dirección del Sol.

Los estromatolitos más antiguos conocidos se hallan en Australia occidental (Serie Warrawoona, 3465 m.a.) y Sudáfrica (Supergrupo Swaziland, 3300 m.a.) (Cuadro 1. 3 A), pero también se los encuentra en rocas más jóvenes y actualmente están restringidos a regiones poco habitadas por otros organismos, con condiciones algo extremas de salinidad o temperatura, en Bahamas, Bermudas y Australia. En ambientes continentales, como en el

Parque Yellowstone (U.S.A.) o en Nueva Zelanda, se asocian a áreas de volcanismo (*hot springs*, Walter, 1976). Hasta ahora, solo los columnares parecerían importantes para establecer correlaciones estratigráficas, siendo empleados en biozonaciones del Proterozoico en Australia, Rusia, Siberia, China y América del Norte. En el Arqueozoico, los estromatolitos son raros y suelen carecer de evidencias bacteriales, por lo que algunos autores les atribuyen un origen inorgánico. Su mejor desarrollo ocurrió durante el Meso- y Neoproterozoico y casi desaparecieron al culminar estos últimos tiempos.

El Supergrupo Swaziland del Transvaal oriental sudafricano y el Grupo Warrawoona de Australia occidental contienen microfósiles procariotas en estructuras estromatolíticas (Lemoigne, 1988; Knoll, 1996) aunque la verdadera naturaleza orgánica de los australianos ha sido cuestionada (Brasier *et al.* 2002). En la parte inferior del Supergrupo Swaziland se halla el Grupo Onverwacht con sedimentos marinos piroclásticos, arcillitas carbonosas y ftanitas conteniendo *Archaeosphaeroides barbertonensis* y quimiofósiles. El Grupo Fig Tree suprayacente proporcionó a los procariota *Eobacterium isolatum* y *A. barbertonensis*, el primero con afinidades eubacterianas y el segundo, similar a Chroococcales (cianofíceas coccoideas modernas) (Knoll y Barghoorn 1977, en Knoll, 1996). Las relaciones $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ del querógeno (Knoll y Canfield, 1998) avalarían la existencia de la fotosíntesis en esos tiempos.

Algo más jóvenes que los fósiles arriba mencionados son los estromatolitos del Sistema Bulawayánico (+ 2700 m.a.) de Rhodesia y de la Formación Soudan Iron (2800 m.a.) de Minnesota (U.S.A.) en los que se hallan posibles bacterias sidero-oxidantes comparables a *Metallognium personatum*, actualmente habitante de fondos lacustres.

La Formación Tumbiana del Grupo Fortescue, en Australia, y el Supergrupo Ventersdorp de Sudáfrica, ambos de unos 2700 m.a. de antigüedad (Figura 1. 3 A y Cuadro 1. 3 A), representarían los registros más antiguos de estromatolitos de ambientes lacustres hipersalinos con restos orgánicos (Buick, 1992 en Buick, 2001).

Con el inicio del Proterozoico (2500 m.a.) (Cuadro 1. 2), la actividad biológica se incrementó notablemente y gran parte de la diversidad actual de cianofitas y bacterias ya debió existir, como se deduce de las microbiotas halladas en Sudáfrica (Supergrupos Witwatersrand y Transvaal), Groenlandia (Grupo Vallen), Australia (Formación Duck Creek) y Canadá (Formación Gunflint y Supergrupo Belcher Inferior). De todas ellas, las canadienses son las

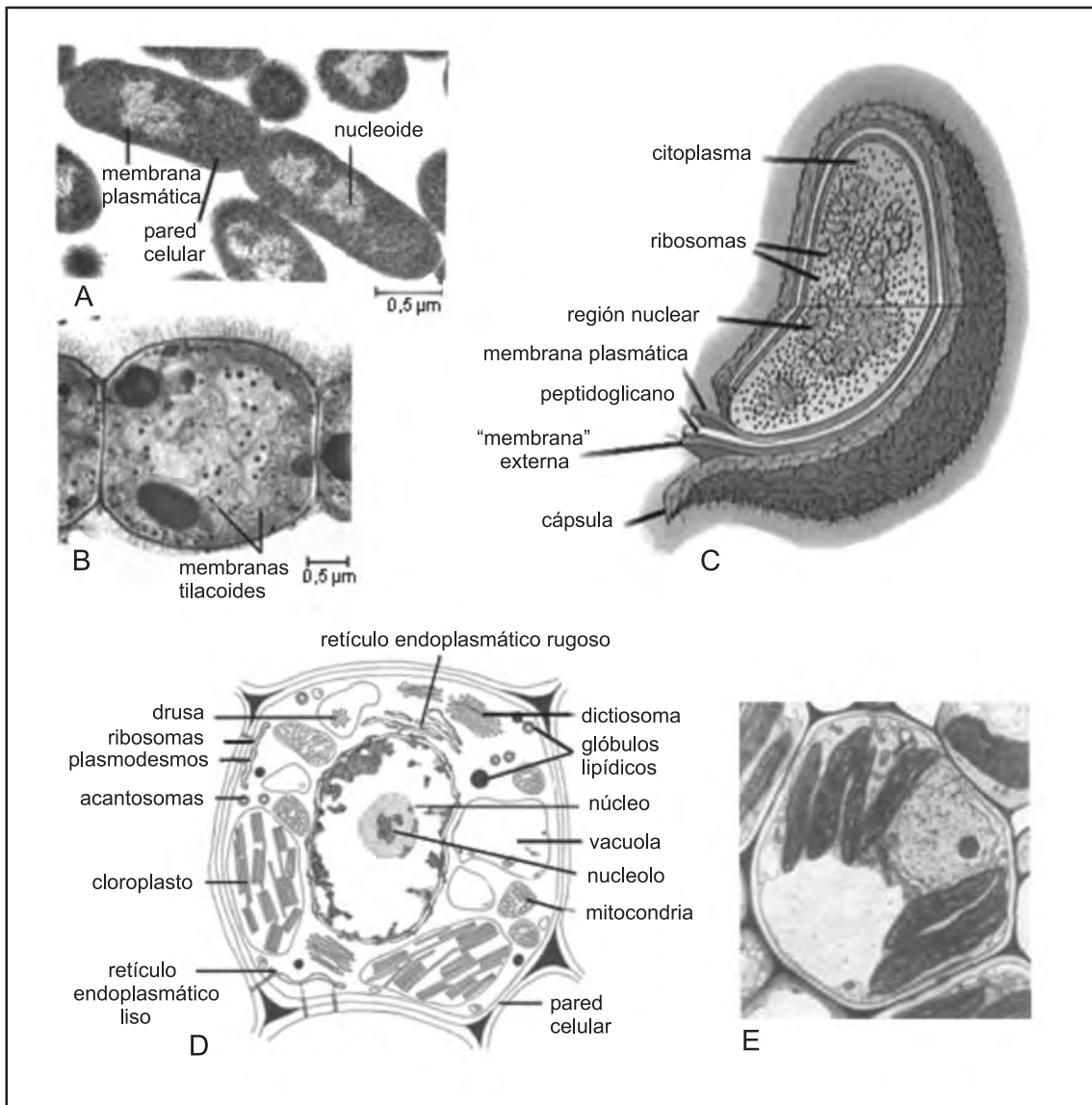


Figura 1. 2. A-C. Procariotas. A. bacterias; B. cianobacteria; C. esquema de una célula procariota; D. esquema de una célula eucariota vegetal; E. electromicrografía de célula eucariota vegetal (imágenes tomadas de Raven *et al.*, 1992).

más interesantes y mejor conocidas, hallándose asociadas a estromatolitos laminares. Los microorganismos, preservados en una condición tridimensional, están muy poco alterados.

La Formación Gunflint (2000 m.a.) (Cuadro 1. 3 B), extendida al norte del lago Superior (Ontario, Canadá) contiene procariotas y restos de los posiblemente primeros eucariotas (Figura 1. 2 D, E), abundando las formas esferoidales-elipsoidales y los filamentos septados. Entre las primeras, *Huroniospora* fue una probable cianoficea (Chroococcales) o Rhodophyceae, mientras que los segundos constituyen un grupo heterogéneo, con algunos representantes relacionados con bacterias filamentosas, pero la mayoría tiene afinidades cianoficeanas (*Gunflintia*, Nostocaceae, Figura

1. 3 A, B, C). Los filamentos mayores son comparables a algas oscillatoriaceas y *Eoastrion* se relacionaría con ciertas ferrobacterias modernas (Knoll, 1996).

En el Mesoproterozoico (Cuadro 1. 2) se encuentran impresiones más complejas, que muestran la primera tendencia hacia el tamaño macroscópico, como los grypánidos espiralados y helicoidales que, en rocas de América del Norte, China e India entre 2100 m.a. y 1400 m.a. (Cuadro 1. 3 B), caracterizan a la Zona de *Grypania* (Figura 1. 3 K). Se trata de un megafósil posiblemente fotosintetizador, tubiforme, de 1 mm a 2 mm de diámetro y hasta 80 mm de longitud. En la Formación Huntington (1200-700 m.a.), Canadá, hay algas eucariotas con una preservación excepcio-

nal, afines a algas rojas bangiofitas (Cuadro 1. 3 B) (Butterfield *et al.*, 1990, en Willis y Mc Elwain, 2002).

A partir del Neoproterozoico otras microbiotas marinas procedentes de las plataformas de Siberia, India, U.S.A., Canadá, Groenlandia, etc., muestran una creciente complejidad estructural que revela la iniciación de una importante radiación evolutiva que culminó con la aparición de los eucariotas multicelulares (metazoos) (Cuadro 1. 3 B).

La macrobiota de la Formación Bitter Springs, Australia, de unos 900 m.a. (Cuadro 1. 3 B), está integrada por bacterias filamento-

sas, algas azul-verdosas y verdes, posibles algas rojas, dinofíceas, hongos y otros organismos de afinidades poco conocidas (Schopf, 1968). Las formas dominantes son las algas filamentosas y coccoideas azul-verdosas, habiéndose referido los taxones filamentosos a las Oscillatoriaceae, Nostocaceae y Rivulariaceae. La mayoría de las algas azul-verdosas corresponderían a familias modernas y muchas son comparables, a nivel genérico o específico, con algas vivientes. *Caryosphaeroides*, *Glenobotrydium* y *Eumycetopsis robusta*, probablemente afín a Phycomycetes, serían eucariotas con reproducción mitótica, como está clara-

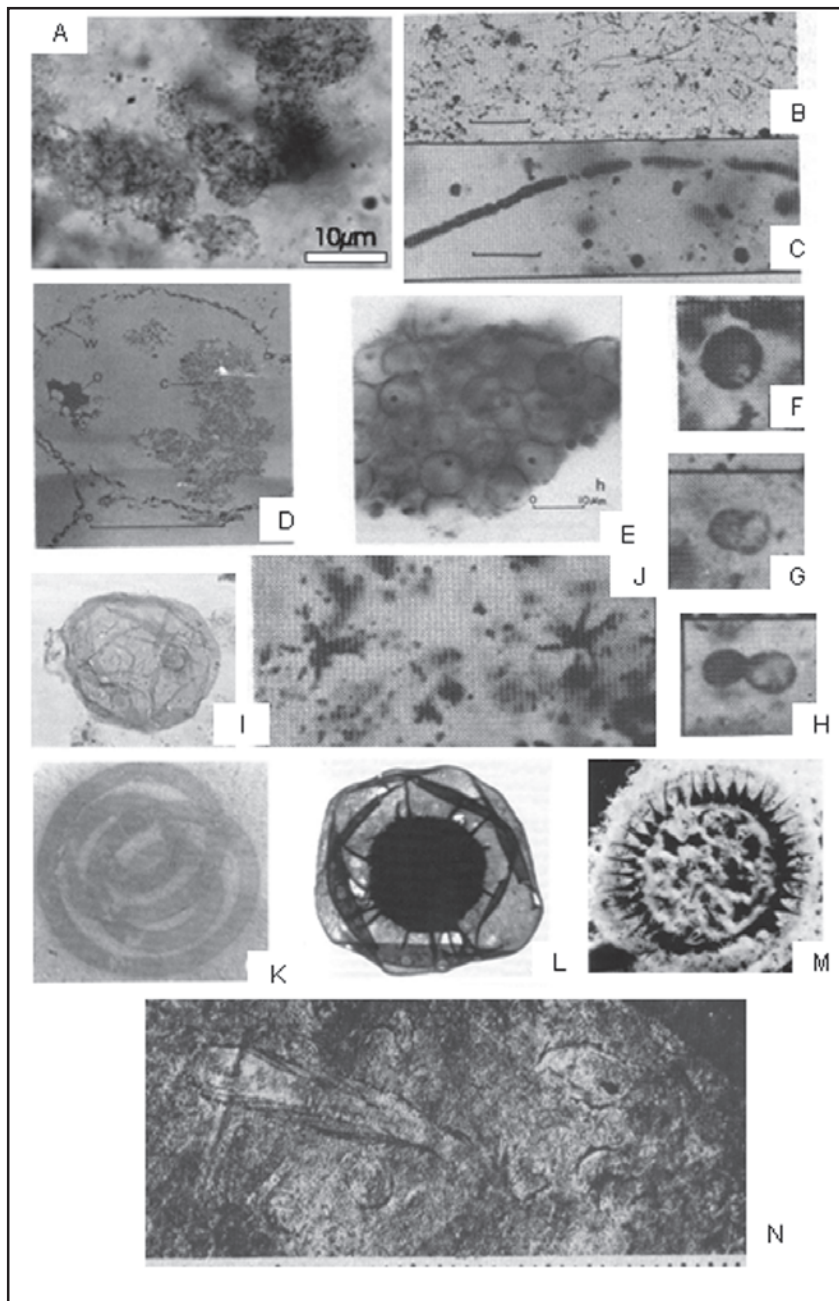


Figura 1. 3. Ejemplos de procariotas (A-C, F-L) y eucariotas (D-E, M-N). A. colonia de cianofíceas coccoideas, Supergrupo Ventersdorp, Sudáfrica; B-C. *Gunflintia minuta* en estromatolitos de la Formación Frere, Australia (escala en B = 100 μ m, en C = 10 μ m); D-E. *Glenobotrydium aenigmatis* en un chert negro de la Formación Bitter Springs (en D se identifican la pared celular(w), la organela (o), y residuo citoplasmático (c); escala en D = 5 μ m, en E = 10 μ m); F-H. *Huroniospora* sp., Formación Frere, Australia (aproximadamente 10 μ m); I. *Leiosphaeridia tenuissima*, Grupo Roper, Australia (aproximadamente 80 μ m); J. *Eoastrion simplex*, Formación Frere, Australia (aproximadamente 20 μ m); K. *Grypania spiralis*, Formación Gaoyuzhuang, China (aproximadamente 80 μ m); L. *Trachyhystrichosphaera polaris*, Grupo Akademikerbreen, Svalbardia? (aproximadamente 240 μ m); M. Acritarca, Formación Doushan-tuo, China (aproximadamente 280 μ m); N. *Cloudina hartmannae*, Grupo Nama, sudoeste de África (escala 1 cm). (A. de Altermann, 2001; B-H, J. de Glaessner y Walter, 1981; I, K-M. de Knoll, 1996; N. de Ericksson y Mac Gregor, 1981).

mente mostrado por la excepcional preservación de una secuencia mitótica en *Glenobotrydium aenigmatis* (Figura 1. 3 D, E), mientras otros cuerpos esferoidales con marcas triletes y disposición tetraédrica, recordarían a ciertos estadios de meiosis, aunque se ha demostrado experimentalmente que situaciones similares pueden originarse en el transcurso de la degradación parcial de ciertas algas.

El período Ediacárico (= Véndico, 650-545 m.a.) (Cuadro 1. 2) se caracterizó por el incremento en la diversidad de las algas, la aparición de trazas fósiles y de impresiones de cuerpos de organismos multicelulares (metazoos) con o sin conchilla. Se denomina **biota de Ediacara** a las asociaciones cosmopolitas registradas en este período y conocidas en Australia (Ediacara), África occidental, Noruega, Europa oriental, norte de Rusia, Siberia, U.S.A., Canadá, Terranova, India y China (Selden y Nudds, 2004).

La aparición de la biota de Ediacara típica siguió a la finalización de la Glaciación Varangeriana, hace unos 650 a 600 m.a., y fue precedida por la depositación de la Formación Doushan-tuo (635-550 m.a.) (Cuadro 1. 3 B), en el sur de China, que contiene preservaciones excepcionales en tres dimensiones de acritarcas, procariotas, algas multicelulares y animales, entre los que se destaca un embrión en sus primeros estadios de desarrollo (Xiao *et al.*, 1998). En Namibia se hallan los primeros fósiles con conchilla, de forma tubular, como *Cloudina* (Figura 1. 3 N), datados en 549 m.a. (Erwin, 2001). Otras formas se conocen en Brasil, lo que ha permitido diferenciar a la Zona de *Corumbella-Cloudina* (Erdmann, 2004).

Organismos mayores de 200 μm son los chuáridos (*Chuarina*, *Tawnia*, *Beltanelliformis*), de afinidades biológicas muy discutidas. Son improntas orgánicas esferoidales y discoidales que habrían aparecido al final del Paleoproterozoico (Cuadro 1. 2), aunque con certeza lo hacen en el Neoproterozoico y en diversas regiones del mundo alcanzando el Cámbrico (Pöthe de Baldis *et al.*, 1983; Knoll, 1996; Steiner, 1997).

Las trazas fósiles halladas en estas asociaciones generalmente son simples y corresponden a formas infaunales que habitaban a escasos centímetros de la interfase, en fondos blandos. Las perforaciones verticales son escasas.

La mayor diversidad se presenta en el Ediacárico Medio de la Plataforma Rusa y Namibia (Bartley *et al.*, 1998; Jensen *et al.*, 2000), decreciendo hacia arriba para aumentar notablemente al comienzo del Cámbrico, cuando aparecen la traza *Treptichnus* (= *Phycodes*) *pedum*

y formas esqueléticas mineralizadas como los Sabellidítidos y Anabarítidos (Bartley *et al.*, 1998; Droser *et al.*, 2002; Erdmann, 2004).

Los organismos multicelulares (metazoos) habrían sido muy escasos en la fauna ediacarana. Todos poseían cuerpo blando y muy bajo potencial de fosilización. El gigantismo de algunos pudo ser una respuesta a la depredación (Selden y Nudds, 2004) o a un mayor grado evolutivo, a pesar de que no llegaron a dejar descendientes en las faunas cámbricas (Sokolov y Fedonkin, 1984).

Al finalizar el Ediacárico se produjo una importante extinción en masa, desapareciendo la casi totalidad de los estromatolitos, de las biotas tipo Ediacara y gran parte del microplancton eucariota (acritarcas) (Seilacher, 1984; Bertley *et al.*, 1998). La transición al Fanerozoico significó un cambio importante en la composición biótica y los phyla celomados experimentaron una mayor radiación adaptativa al explotar nuevos nichos, estando dotados algunos de ellos, con partes esqueléticas duras.

LAS BIOTAS PRECÁMBRICAS DE AMÉRICA DEL SUR

El conocimiento de las biotas precámbricas sudamericanas es escaso y en general, se presentan en estratos que serían equivalentes al Ediacárico, aunque no se puede descartar que, en algunos casos, su edad alcance el Cámbrico. Muchas de ellas se hallan en Brasil y la mayoría incluye microfósiles atribuidos a cianobacterias y acritarcas.

En el Cratón de São Francisco, el Grupo Paranoá (1170-950 m.a.) es portador de estromatolitos (*Conophyton metula*, *Linella avis*, *Stratifera undata*) con cianobacterias (Fairchild y Subacius, 1986), mientras que en el Supergrupo São Francisco (950-700 m.a.) se registran estructuras dómicas y columnares diferentes de aquellas de la unidad inferior, conteniendo microfloras bien preservadas y diversas compuestas por cianobacterias coccoideas (*Myxococcoides* sp., *Eoentophysalis*) y filamentosas (*Oscillatoriopsis*, *Palaeolyngbya*), acritarcas tipo *Leiosphaeridia* sp. y distintos tipos de colonias unicelulares (Fairchild *et al.*, 1996).

El Grupo Jacadigo, que penetra en Bolivia y contiene a los yacimientos ferríferos de Urucum-Mutum, lleva formas similares a lóricas de tintínidos o de quitinozoarios, cuya edad superaría los 850 m.a., aunque otras formas similares a *Cloudina* y *Baolinela* indicarían una edad más joven e incluso podrían llegar al

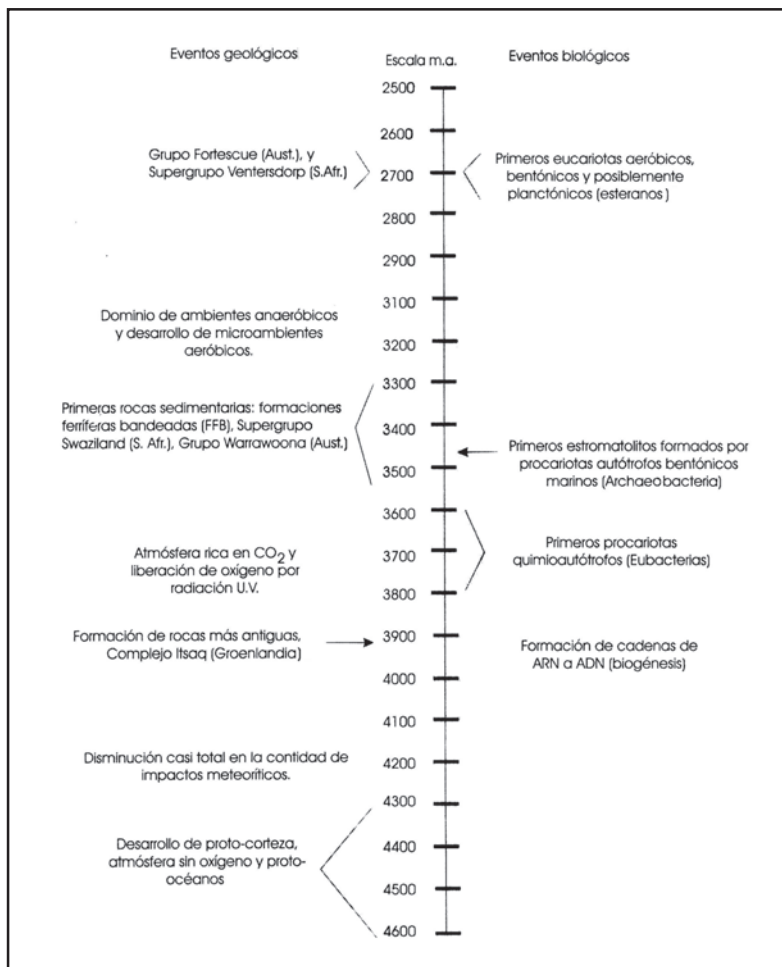
Cuadro 1. 2. Tabla Estratigráfica Internacional (adaptado de *International Stratigraphic Chart*, I.U.G.S., 2000).

Enotema Éon	Eratema Era	Sistema Período	Serie Epoca	Piso Edad	m.a.		
F A N E R O Z O I C O	Cenozoico	Cuaternario	Holoceno		0,010		
			Pleistoceno		1,81		
		Neógeno	T e r c i a r i o	Plioceno	Gelasiano		5
					Piacenziano		
					Zancliano		
			Mioceno	Messiniano		23	
				Tortoniano			
				Serravalliano			
		Paleógeno	T e r c i a r i o	Oligoceno	Langhiano		33
					Burdigaliano		
	Aquitánico						
	Eoceno			Chattiano		53	
				Rupeliano			
				Priaboniano			
	Paleoceno	Bartoniano		65			
		Luteciano					
		Ypresiano					
	Mesozoico	Cretácico	Superior/Tardío (Senoniano)	Thanesiano		99	
				Selandiano			
				Daniano			
				Campaniano			
				Santoniano			
			Inferior/Temprano (Neocomiano)	Coniaciano		144	
				Turoniano			
				Cenomaniano			
			Jurásico	Superior/Tardío (Malm)	Albiano		154
					Aptiano		
Barremiano							
Medio (Dogger)		Hauteriviano			175		
		Valanginiano					
		Berriasiano					
Triásico		Inferior/Temprano (Lias)	Tithoniano		203		
			Kimmeridgiano				
			Oxfordiano				
	Calloviano						
Paleozoico	Pérmico	Superior/Tardío	Bajociano		228		
			Aaleniano				
			Toarciano				
	Carbonífero	Inferior/Temprano (Lias)	Pliensbachiano		240		
			Sinemuriano				
			Hettangiano				
			Rhetiano				
Devónico	Pérmico	Superior/Tardío	Norian		251		
			Carniano				
			Ladiniano				
			Anisiano				
	Carbonífero	Inferior/Temprano	Olenekiano		260		
			Induano				
			Lopingiano				
			Changhsingiano				
Devónico	Carbonífero	Superior/Tardío	Wuchiapingiano		272		
			Guadalupiano				
			Capitaniano				
			Wordiano				
Devónico	Carbonífero	Superior/Tardío	Roadiano		298		
			Cisuraliano				
			Kunguriano				
			Artinskiano				
Devónico	Carbonífero	Superior/Tardío	Sakmariano		320		
			Asseliano				
			Gzheliano				
			Kazimoviano				
Devónico	Carbonífero	Superior/Tardío	Moscoviano		354		
			Bashkiriano				
			Serpukhoviano				
			Viseano				
Devónico	Carbonífero	Superior/Tardío	Tournaisiano		416		
			Famenniano				
			Frasniano				
			Givetiano				
Devónico	Carbonífero	Superior/Tardío	Eifeliano		416		
			Emsiano				
			Pragiano				
			Lochkoviano				

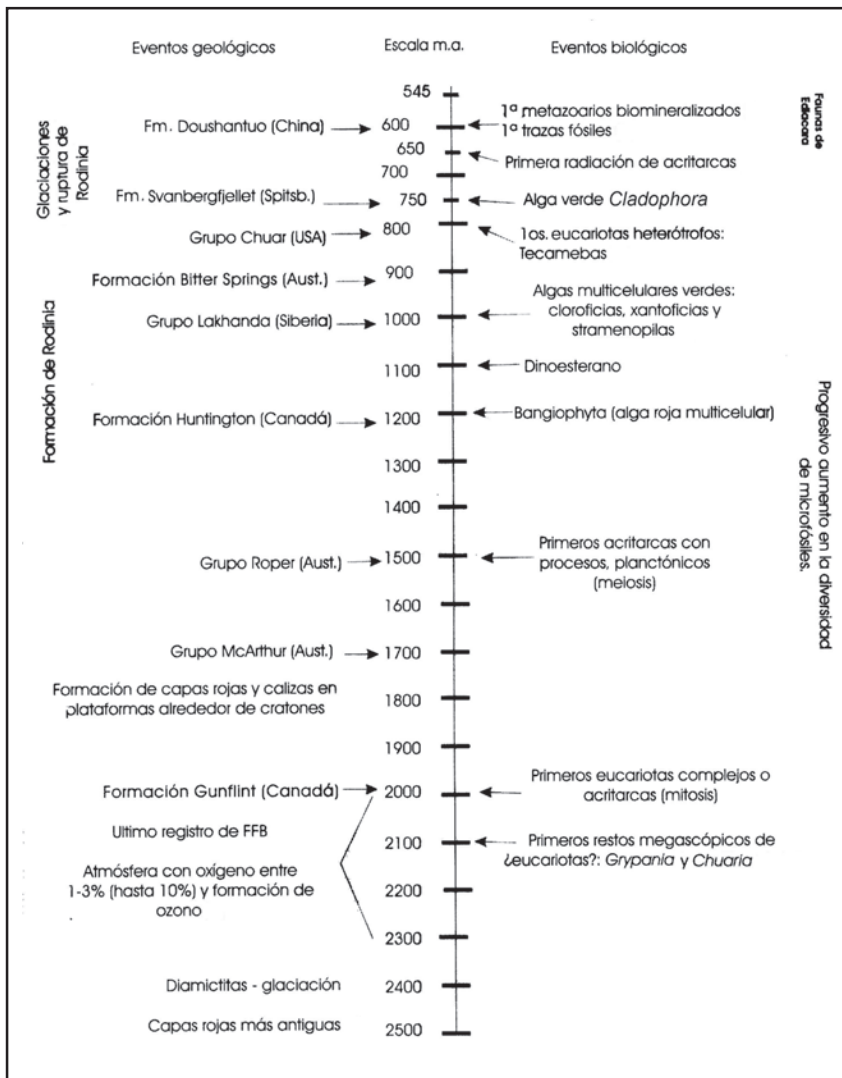
Continúa en la página siguiente

Cuadro 1. 2. Continuación

Eonotema Eón		Eratema Era	Sistema Período	Serie Epoca	Piso Edad	m.a.	
F A N E R O Z O I C O		Paleozoico	Silúrico	Pridoli		440	
				Ludlow	Ludfordiano		
				Wenlock	Homeriano Sheinwoodiano		
				Llandovery	Telychiano Aeroniano Rhuddaniano		
			Ordovícico	Superior/Tardío	Ashgilliano Caradociano		495
				Medio	Darriwiliano Llanvirniano		
				Inferior/Temprano	Arenigiano Tremadociano		
			Cámbrico	Superior/Tardío			545
				Medio			
				Inferior/Temprano			
P r e c á m b r i c o	Proterozoico	Neoproterozoico	Ediacárico (= Véndico)		650		
			Cryogénico		850		
			Toniánico		1000		
		Mesoproterozoico		1600			
	Paleoproterozoico		2500				
	Arqueozoico	Neoarqueozoico					
		Mesoarqueozoico					
Paleoarqueozoico Eoarqueozoico				4600			



Cuadro 1. 3 A. Grandes eventos geológicos y biológicos ocurridos en el Arqueozoico, inferidos del registro fósil, basados principalmente en Lipps (1993), Knoll (1996), Willis y Mc Elwain (2002).



Cuadro 1. 3 B. Grandes eventos geológicos y biológicos ocurridos en el Proterozoico, inferidos del registro fósil, basados principalmente en Lipps (1993), Knoll (1996), Willis y Mc Elwain (2002).

Fanerozoico (Fairchild *et al.*, 1978). El Grupo Corumbá, también extendido por Bolivia y Paraguay, contiene el único metazoario fósil sudamericano, *Corumbella werneri* (Hahn *et al.*, 1982). Es una forma tubular, anillada, de simetría tetrarradiada que recuerda a los conuláridos; tiene unos 5 mm de diámetro y se la ubica en el Proterozoico Superior, si bien la presencia de *Tyrasotaenia* podría indicar Cámbrico Inferior.

Los Grupos Jacadigo y Corumbá se correlacionarían con el Grupo Arroyo del Soldado, de Uruguay (Pazos *et al.*, 2003), cuya base (Formación Yermal) proporcionó una asociación con esqueletos mineralizados integrada por *Cloudina riemkeae*, *Titanotheca coimbrae* (foraminífero aglutinado con cristales de rutilo), *Waltheria marburgensis* (conchilla fosfática). *Cloudina* y *Leiosphaeridia bicrura* (del Véndico europeo que alcanzó el Cámbrico Temprano), indicarían una

deposición entre 560-545 m.a. En la parte superior, la Formación Cerro Victoria, con estromatolitos e icnofósiles, señalaría Cámbrico Inferior (Gaucher *et al.*, 1998, 2003; Gaucher y Sprechman, 1999).

En el sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina), el basamento de Tandilia incluye al Grupo Sierras Bayas con una microbiota del Neoproterozoico Medio de estromatolitos portadores de probables cianofíceas como *Paleorivularia ontarica* (conocida en la Formación Gunflint de Canadá), y acritarcas que corresponderían al Ediacárico, considerando la presencia de *Chuaría* como fósil guía (Pöthe de Baldis *et al.*, 1983).

En el noroeste argentino, la Formación Puncoviscana (que se prolongaría en Bolivia) proporcionó impresiones medusoides atribuidas a *Beltanelliformis* y *Sekwia* (Aceñolaza y Durand, 1985).

BIBLIOGRAFÍA

- Aceñolaza, F.G. y Durand, F. 1985. Upper Precambrian-Lower Cambrian Biota from the Northwest of Argentina. *Geological Magazine* 123: 367-375.
- Altermann, W. 2001. The oldest fossils of Africa - a brief reappraisal of reports from the Archean. *African Earth Sciences*, 33: 427-436.
- Amos, A.J. 1974. Necrología de Harrington. *Revista Asociación Geológica Argentina* 29 (3): 379-380.
- Archangelsky, S. 1975. Dr. Carlos Alberto Menéndez. *Ameghiniana* XIII (3-4): 335-336.
- Báez, A.M. 1992. Necrológica. Dr. Osvaldo Alfredo Reig (1929-1992). *Ameghiniana* 29 (2): 191-192.
- Bartley, J.K., Pope, M., Knoll, A.H., Semikhatov, M.A. y Petrov, P.Y., 1998. A Vendian-Cambrian boundary succession from the northwestern margin of the Siberian Platform: stratigraphy, palaeontology, chemostratigraphy and correlation. *Geological Magazine* 135: 473-494.
- Brasier, M.D., Green, O.W., Jephcoat, A.P., Kleppe, A.K., Van Kranendonk, M.J., Lindsay, J.F., Steele, A. y Grassineau, N.V. 2002. Questioning the evidence for Earth's oldest fossils. *Nature* 416: 76-81.
- Buick, R., 2001. 1.1.3. Life in the Archaean. En: D. E. G Briggs y P. R. Crowther (Eds.), *Palaeobiology II*. Blackwell Science Ltd, USA. 583 pp.
- Camargo Mendes, J. 1974. Pesquisas Paleontológicas no Brasil. *Anais Academia Brasileira de Ciências* 46 (3-4): 369-376.
- Cuerda, A.J. 1975. Profesor Dr. Armando F. Leanza (1919-1975). *Ameghiniana* XII (2): 190-191.
- Droser, M.L., Jensen, S. y Gehling, J.G. 2002. Trace fossils and substrates of the terminal Proterozoic-Cambrian transition: Implications from the record of early bilaterians and sediment mixing. *PNAS*, 99 (20): 12572-12576.
- Erdtmann, B. 2004. The infra-Cambrian bioradiation event: a review from the perspective of the Yangtze Plate in South China and correlation with coeval strata in Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7 (2): 223-230.
- Eriksson, K.A. y Mac Gregor, I.M. 1981. Precambrian Palaeontology of Southern Africa. En D. R. Hunter (Ed.), *Precambrian of the Southern Hemisphere*. Elsevier. pp. 813-833.
- Erwin, D.H. 2001. 1.2.1. Metazoan origins and early evolution. En D. E. G. Briggs y P. R. Crowther (ed.), *Palaeobiology II*. Blackwell Science Ltd., USA. 583 pp.
- Fairchild, T.R. y Subacius, S.M., 1986. Microfossils associated with silicified *Stratifera undata* Komar 1966 from the Late Proterozoic Bambuí Group, South-central Brazil. *Precambrian Research* 33: 323-339.
- Fairchild, T.R., Barbour, A.P. y Haralyi, N.L. 1978. Microfossils in the «Eopaleozoic» Jacadigo Group at Urucum, Mato Grosso, southwest Brazil. *Instituto de Geociências, USP, Boletim* 9: 74-79.
- Fairchild, T.R., Schopf, J.W., Shen-Miller, J., Guimaraes, E.M., Edwards, M.D., Lagstein, A., Li, X., Pabst, M. y Melo-Fihlo, L.S. 1996. Recent discoveries of Proterozoic microfossils in South-central Brazil. *Precambrian Research* 80: 125-152.
- Fariña, R.A. y Vizcaino, S. 1995. *Hace sólo diez mil años. Fin de Siglo*, Colección Prometeo 2. 128 pp.
- Field, K.G., Olsen, G.J., Lane, D.J., Giovannoni, S.J., Ghiselin, M.T., Raff, E.C., Pace, N.R. y Raff, R.A. 1988. Molecular Phylogeny of the Animal Kingdom. *Science* 239: 748-753.
- Gaucher, C. y Sprechman, P. 1999. Upper Vendian skeletal fauna of the Arroyo del Soldado, Uruguay. *Beringeria* 23: 55-91.
- Gaucher, C., Sprechman, P., Montaña, J. y Martínez, S. 1998. Litoestratigrafía, sedimentología y paleogeografía del Grupo Arroyo del Soldado (Vendiano-Cámbrico de Uruguay). 2º Congreso Uruguayo de Geología (Punta del Este): 24-31.
- Gaucher, C., Boggiani, P.C., Sprechman, P., Nóbrega Sial, A. y Fairchild, T. 2003. Integrated correlation of the Vendian to Cambrian Arroyo del Soldado and Corumbá Groups (Uruguay and Brazil): palaeogeographic, palaeoclimatic and palaeobiologic implications. *Precambrian Research* 120: 241-278.
- Glaessner, M.F. y Walter, M.R. 1981. Australian Precambrian Palaeobiology. En D. R. Hunter (Ed.), *Precambrian of the Southern Hemisphere*. Elsevier. pp. 361-396.
- Goodspeed, T.H. 1943. *Historia de la Botánica*. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, serie B, n° 20. Buenos Aires.
- Hahn, G., Hahn, R.; Leonardos, O.H.; Pflug, H.D. y Walde, D.G.H. 1982. Körperlich erhaltene Scyphozoen- Reste aus dem Jungpräkambrium Brasiliens. *Geologica et Palaeontologica* 16: 1-18.
- Jensen, S., Saylor, B.Z., Gehling, J.G. y Germs, G.J. 2000. Complex trace fossils from the terminal Proterozoic of Namibia. *Geology* 28: 143-146.
- Knoll, A.H. 1996. Chapter 4. Archean and Proterozoic Paleontology. En J. Jansonius y D. C. Mc Gregor (editores), *Paleopalynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, 1: 51-80.
- Knoll, A.H. y Canfield, D.E. 1998. Isotopic inferences on early ecosystems. *Paleontological Society Papers* 4: 212-243.
- Lanteri, A.A. y Confalonieri, V.A. 2001. El ADN del pasado. Estudio de material genético de las momias y los fósiles. *Revista Ciencia Hoy* 11 (64): 45-55.
- Lemoigne, Y. 1988. La Flore au cours des Temps Géologiques. *Geobios. Mémoire special* n° 10: 1-384.
- Lipps, J.H. 1993. *Fossil prokaryotes and protists*. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, Boston. 226 pp.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2001. El programa de investigación seilacheriano; la icnología desde la perspectiva de Imre Lakatos. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* n° 8: 177-186.
- Morris, J. y Sharpe, D. 1846. Description of eight species of brachiopodous shells from the paleozoic rocks of the Falkland Islands. *Quarterly Journal Geological Society*, London, 2: 274-278.
- Newton, C.R. 1990. Palaeobiogeography. En D. E. G. Briggs y P. R. Crowther (editores), *Palaeobiology*. Blackwell Scientific Publication. Londres. pp.452-460.
- Ottone, E. 2001. Los primeros hallazgos de plantas fósiles en Argentina. *XI Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial n° 8: 49-51.

- Ottone, E. 2002. The French Botanist Aimé Bonpland and the paleontology at Cuenca del Plata. *Earth Science History* 21 (2): 150-165.
- Parrish, J.T. 1998. 2: *Marine Biotic Indicators of Paleoclimate. Interpreting Pre-Quaternary Climate from the Geologic Record*. Columbia University Press, New York. 338 pp.
- Paulcke, W. 1907. Die Cephalopoden der oberen Kreide Südpatagoniens. *Naturforschenden Gessellschaft Freiburg*, Berichte 15: 167-248.
- Pazos, P.J., Sanchez-Bettucci, L. y Tófaló, O.R. 2003. The record of the Varanger glaciation at the Rio de la Plata Craton, Vendian-Cambrian of Uruguay. *Gondwana Research* 6: 65-77.
- Pöthe de Baldis, E.D., Baldis, B.A. y Cuomo, J. 1983. Los fósiles precámbricos de la Formación Sierras Bayas (Olavarría) y su importancia intercontinental. *Revista Asociación Geológica Argentina*, 38: 73-83.
- Raven, P.H., Evert, R.F. y Eichhorn, S.E. 1992. *Biology of plants*. Worth Publishers. New York. 775 pp.
- Rodríguez, S. 1989. Aplicaciones del estudio de las microestructuras de los invertebrados fósiles. En E. Aguirre (editor), *Paleontología* 7. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Raycar, S.A. Madrid.
- Runnegar, B. 1986. Molecular palaeontology. *Palaeontology* 29: 1-24.
- Schopf, J.W. 1968. Microflora of the Bitter Springs Formation, Late Precambrian, central Australia. *Journal of Paleontology* 42: 651-688.
- Seilacher, A. 1977. Evolution of trace fossil communities. En A. Hallam (editor), *Patterns of Evolution*. Elsevier. pp. 339-376.
- Seilacher, A. 1978. Use of trace fossils for recognizing depositional environments. En P. B. Basan (editor), *Trace Fossil Concepts*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists. Short Course 5: 167-181.
- Seilacher, A. 1984. Late Precambrian and Early Cambrian Metazoa: preservational or real extinctions? En H. D. Holland y A. F. Trendall (editores), *Pattern of change in Earth evolution*. Springer-Verlag, Berlín. pp. 159-168.
- Selden, P. y Nudds, J. 2004. *Evolution of fossil ecosystems*. Manson Publishing. 160 pp.
- Sokolov, B.S. y Fedonkin, M.A. 1984. The Vendian as the terminal system of the Precambrian. *Episodes* 7, 1: 12-19.
- Steiner, M. 1997. *Chuarina circularis* Walcott, 1899. «Megasphaeromorph acritarch» or Prokaryotic colony? *Acta Universitatis Carolinae Geologica* 40: 645-665.
- Teruggi, M.E. 1981. Joaquín Frenguelli. Vida y obra de un naturalista completo. *Asociación Dante Alighieri*, Buenos Aires. 69 págs
- Tonni, E. P. y Pasquali, R. C. 1998. *Mamíferos fósiles, cuando en la pampa vivían los gigantes*. Naturaleza Austral, Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Buenos Aires. 48 pp.
- Van Gernerden, H. 1993. Microbial Mats: A joint venture. *Marine Geologie* 113: 3-25.
- Volkheimer, W. 1977. Necrología. Carlos Alberto Menéndez (1921-1976). *Boletín Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología* 4: 1.
- Walter, M.R. 1976. *Stromatolites*. Developments in Sedimentology n° 20. Elsevier, Amsterdam.
- Wilckens, O. 1907. Die Lamellibranchiaten, Gastropoden u.s.w. der oberen Kreide Südpatagoniens. *Naturforschenden Gessellschaft Freiburg*, Berichte 15: 97-166.
- Willis, K.J. y Mc Elwain, J.C. 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press, New York. 378 pp.
- Wray, G.A., Levinton, J.S. y Shapiro, L.H. 1996. Molecular evidence for deep Precambrian Divergences Among Metazoan Phyla. *Science* 274: 568-573.
- Xiao, S.; Zhang, Y. y Knoll, A. 1998. Three dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. *Nature* 391: 553-558.