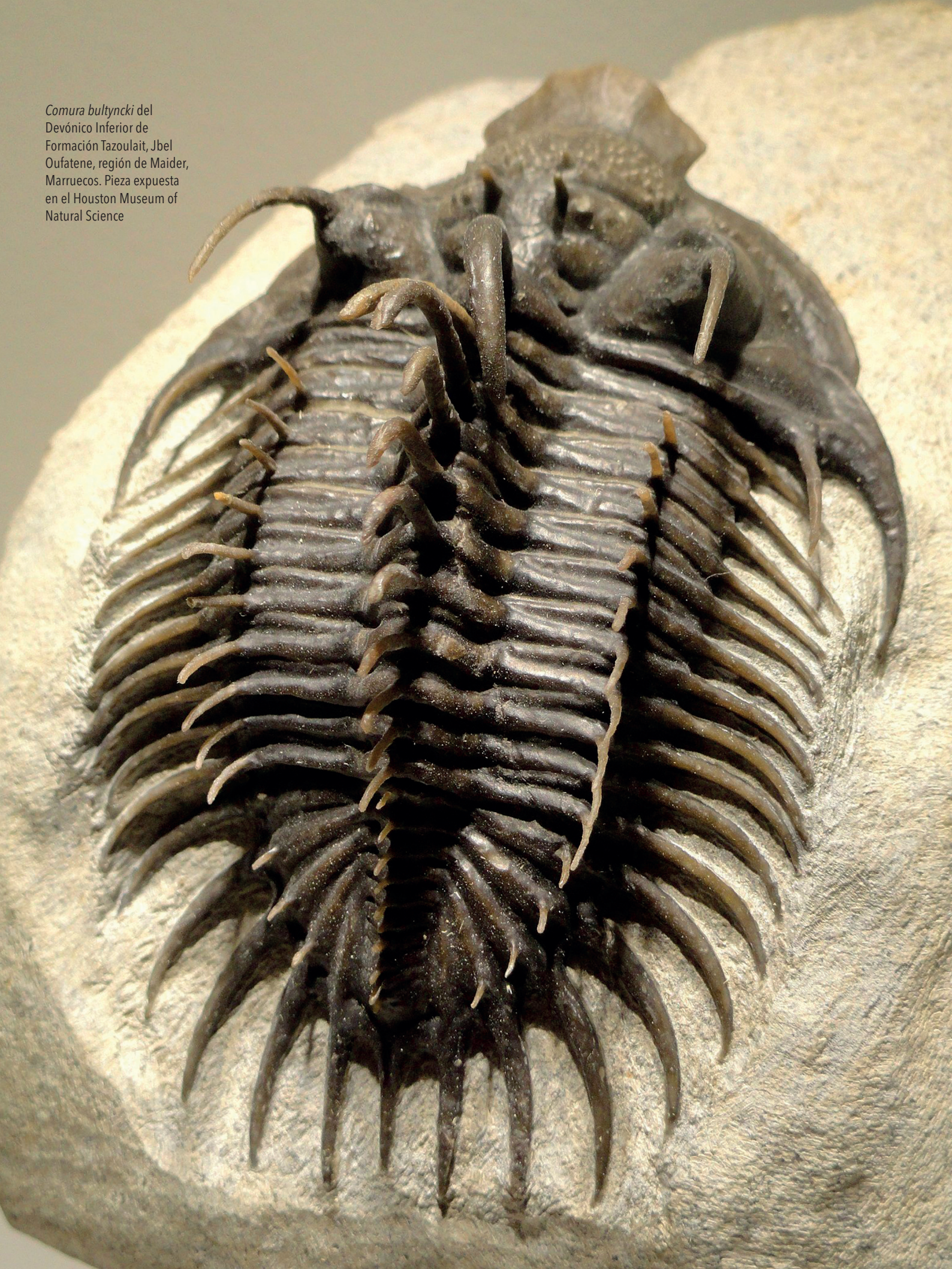


*Comura bultyncki* del  
Devónico Inferior de  
Formación Tazoulait, Jbel  
Oufatene, región de Maider,  
Marruecos. Pieza expuesta  
en el Houston Museum of  
Natural Science



Marcelo G Carrera y Diego Balseiro

Centro de Investigaciones en Ciencias de la Tierra (CICTERRA),  
Universidad Nacional de Córdoba-Conicet

# Radiaciones y extinciones del Paleozoico temprano

## Extinciones y radiaciones

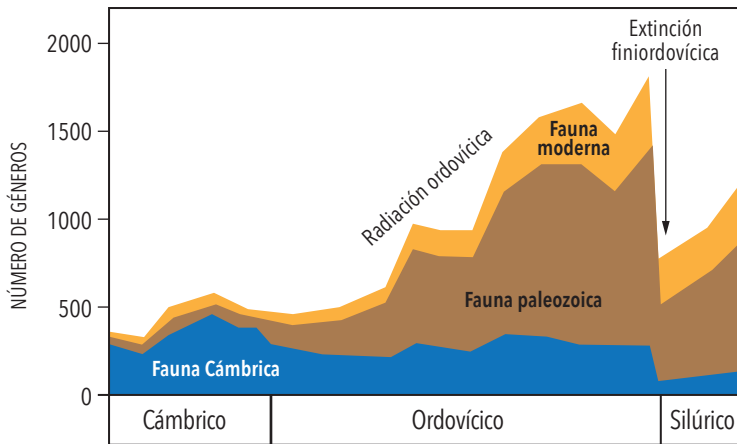
Entre los temas de divulgación científica relacionados con la naturaleza o con acontecimientos biológicos, las catástrofes suelen atraer la mayor atención, entre ellas las extinciones masivas del tipo de la que eliminó a los dinosaurios. No es tan frecuente que se recalquen sucesos más promisorios para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

La edad de la Tierra se suele estimar en unos 4600 millones de años (Ma). En ese marco temporal, se calcula que los primeros registros de seres vivos, en forma de rastros

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

### ¿DE QUÉ SE TRATA?

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



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

## La gran radiación ordovícica

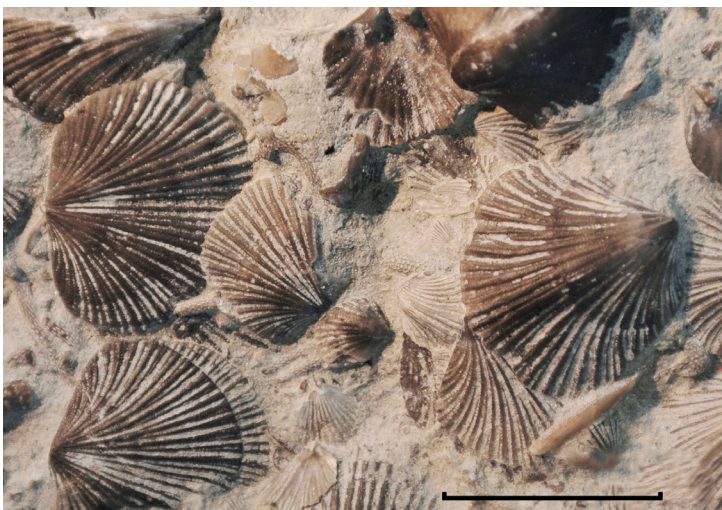
Las condiciones particulares del Ordovícico no difirieron mucho de las del Cámbrico, por lo menos durante algunos millones de años a sus comienzos. Imperaban entonces temperaturas que, en promedio, eran entre 7 y 8°C más altas que las actuales, el nivel del mar estaba centenas de metros por encima de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

de los distintos continentes, con la consiguiente desaparición de gran parte de dichas plataformas calcáreas.

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

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

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



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

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

## La extinción ordovícica y la recuperación silúrica

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

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

## La revolución marina del Paleozoico medio

Desde la explosión cámbrica hasta la radiación ordovícica, los ecosistemas marinos experimentaron distintos

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

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

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

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

## La crisis de fines del Devónico

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



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

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

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

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

## Una mirada local

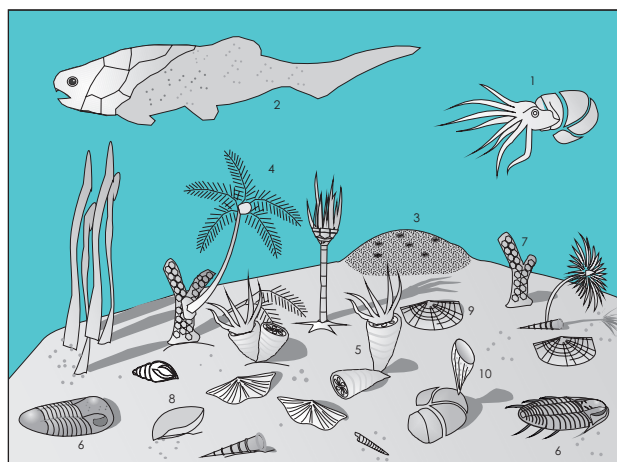
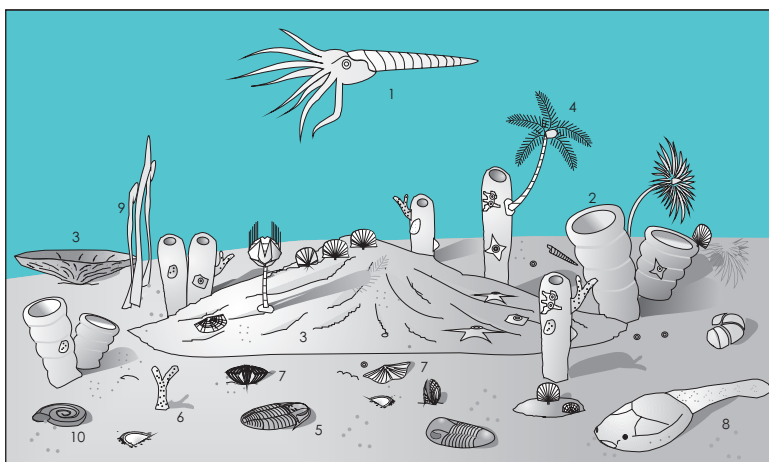
Existen evidencias de que lo relatado aconteció de manera coetánea (en la escala del tiempo geológico) en todos los continentes. En el territorio que hoy pertenece a la Argentina se han constatado, en afloramientos de rocas paleozoicas, registros de casi todas las etapas mencionadas. Están principalmente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

En cada una de dichas regiones los registros de las distintas etapas y cómo evolucionaron según los diferentes ambientes marinos se corresponden con la posición paleogeográfica de la región. Así, por ejemplo, los registros

del Cámbrico y principios del Ordovícico encontrados en la actual precordillera —que estaba entonces separada de América del Sur— están en rocas que se depositaron en un mar tropical, y revelan que las faunas de este estuvieron dominadas por trilobites desde el Cámbrico, y por



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



**Izquierda.** Reconstrucción esquemática de una comunidad ordovícica. Se distinguen nautiloideos (1), esponjas elongadas (2) y discoidales (3), lirios de mar o crinoideos (4), trilobites (5), briozoos (6), braquiópodos (7), un pez ostracodermo (8), algas (9) y gastrópodos (10).

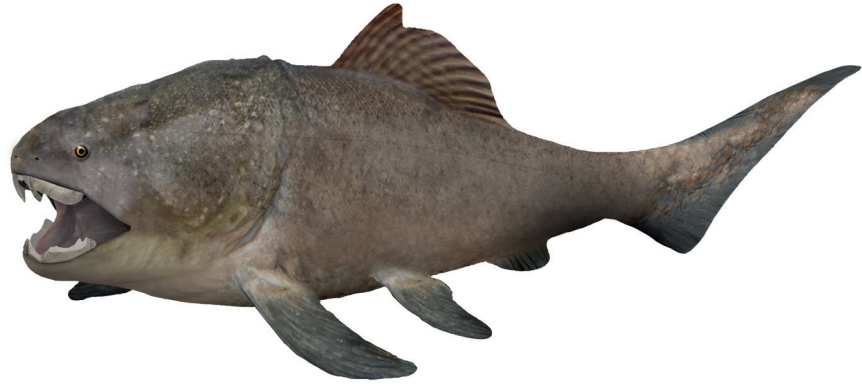
**Derecha.** Reconstrucción esquemática de una comunidad devónica. Se distinguen los primeros amonites (cefalópodos) (1), un pez placodermo (2), esponjas calcificadas (3), lirios de mar o crinoideos (4), corales rugosos (5), trilobites (6), corales tabulados (7), moluscos bivalvos (8), braquiópodos (9)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



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

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

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



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

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

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

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

evolución de conductas de fuga, entre ellas el enterramiento para mudar el caparazón por parte de trilobites.

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

## LECTURAS SUGERIDAS

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

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

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

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

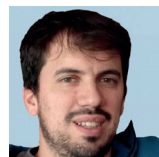
**SERVAIST et al.**, 2009, 'Understanding the Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE): Influences of paleogeography, paleoclimate or paleoecology', *GSA Today*, 19, 4-5: 4-10. DOI 10.1130/gsatg37a.1.

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



### Marcelo G Carrera

Doctor en ciencias geológicas, UNC.  
Investigador principal del Conicet en el CICTERRA.  
Profesor adjunto, FCEN, UNC.  
[mcarrera@unc.edu.ar](mailto:mcarrera@unc.edu.ar)



### Diego Balseiro

Doctor en ciencias geológicas, UNC.  
Investigador adjunto del Conicet en el CICTERRA.  
Profesor auxiliar, FCEN, UNC.  
[dbalseiro@unc.edu.ar](mailto:dbalseiro@unc.edu.ar)