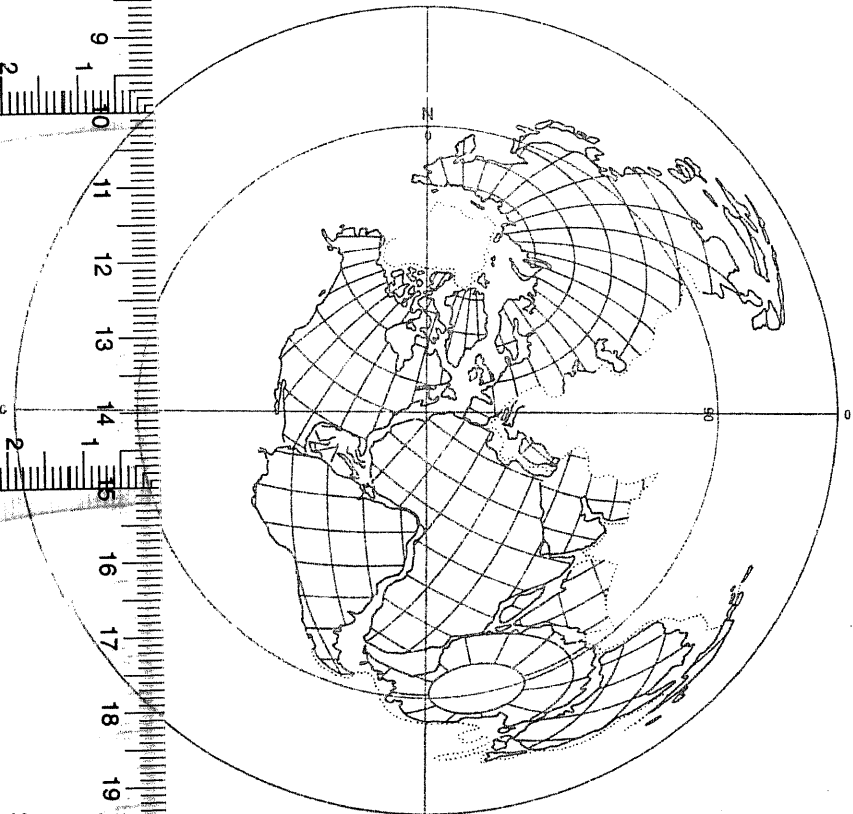
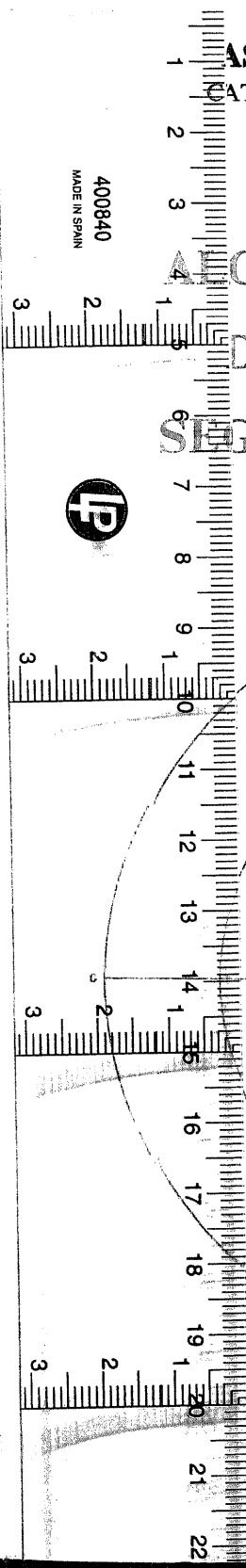


ASUNCION LINARES RODRIGUEZ
CATEDRATICO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS

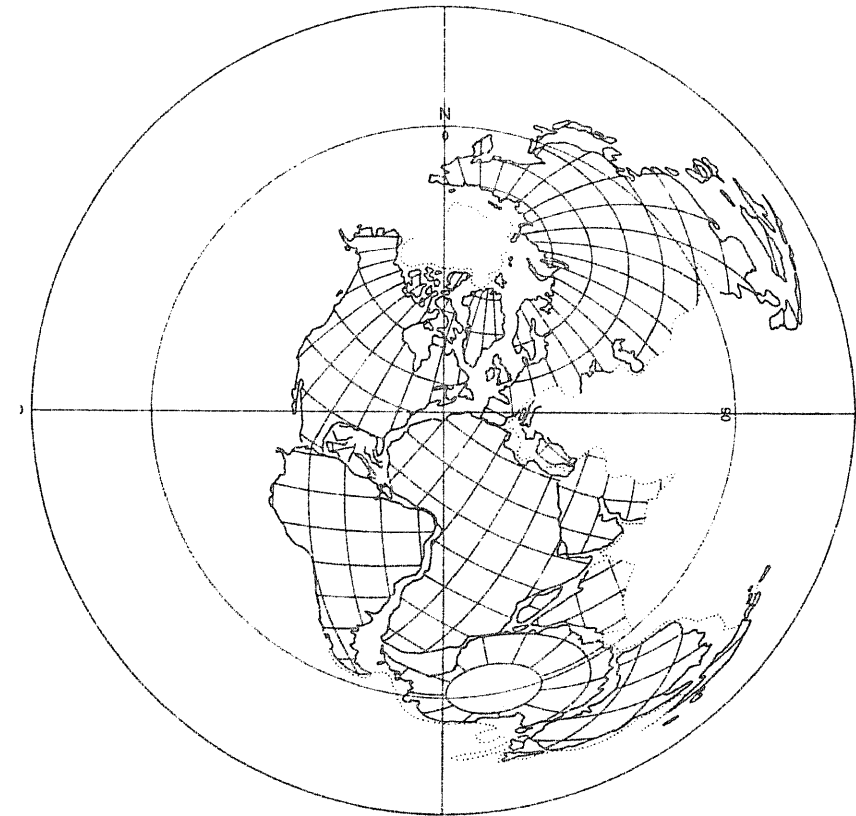
ALGUNOS ASPECTOS DE LA
DINAMICA DE LA VIDA
SEGUN EL REGISTRO FOSIL



DISCURSO DE APERTURA
UNIVERSIDAD DE GRANADA
CURSO MCMLXXXII-MCMLXXXIII

ASUNCION LINARES RODRIGUEZ
CATEDRATICO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS

**ALGUNOS ASPECTOS DE LA
DINAMICA DE LA VIDA
SEGUN EL REGISTRO FOSIL**



**DISCURSO DE APERTURA
UNIVERSIDAD DE GRANADA
CURSO MCMLXXXII-MCMLXXXIII**

**ALGUNOS ASPECTOS DE LA
DINAMICA DE LA VIDA
SEGUN EL REGISTRO FOSIL**

ASUNCION LINARES RODRIGUEZ
CATEDRATICO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS

BIBLIOTECA UNIVERSITARIA
GRANADA
N.º Documento <u>241567</u>
N.º Copia <u>241577</u>

ALGUNOS ASPECTOS DE LA
DINAMICA DE LA VIDA
SEGUN EL REGISTRO FOSIL



DISCURSO DE APERTURA
UNIVERSIDAD DE GRANADA
CURSO MCMLXXXII-MCMLXXXIII

Excelentísimo Sr. Ministro;
Excelentísimo Sr. Rector magnífico;
Excelentísimos e Ilustrísimos Señores;
Señoras y Señores;
Queridos Profesores y Alumnos de la Universidad:

El ritualismo de nuestra vida académica ha hecho que recaiga sobre mi —no por puro azar sino por el turno riguroso de las facultades y la antigüedad en el escalafón— el alto honor y la responsabilidad de pronunciar la lección inaugural de este nuevo curso que hoy iniciamos.

Elegir un tema que pueda interesar a este amplio y distinguido auditorio no es tarea fácil. Desde un principio, rechacé la idea de desarrollar alguna cuestión de mi investigación científica, que podría interesar solamente a un pequeño grupo de especialistas y que para la mayoría de los aquí presentes resultaría poco atractivo e incluso enormemente aburrido. Por esta razón he optado por un tema general y al mismo tiempo, creo que suficientemente sugestivo para todos los que de alguna manera nos interesamos por el fenómeno de la vida.

Mis puntos de vista sobre el tema van a estar sesgados por mi condición de paleontólogo-bioestratígrafo, que necesariamente tiene que recurrir a la Geología para encontrar el cuadro espacio-temporal en el que se llevó a cabo el fenómeno evolutivo y más concretamente el proceso de diversificación y extinción que en determinadas épocas geológicas dieron lugar a grandes crisis faunísticas y que,

© UNIVERSIDAD DE GRANADA
ALGUNOS ASPECTOS DE LA DINAMICA DE
LA VIDA SEGUN EL REGISTRO FOSIL. Editado
e impreso por el Secretariado de Publicaciones de la
Universidad de Granada, con motivo de la solemne
apertura del Curso Académico 1982-83.
Depósito legal, GR. 534.1982 Printed in Spain

Imprenta de la Universidad de Granada
Hospital Real. Granada. España

paradójicamente, se nos muestran como discontinuidades del fenómeno vital, ineludiblemente continuo, sin interrupción posible para ningún grupo biológico. Estas discontinuidades, evidenciadas claramente por el registro fósil, han constituido una preocupación constante para los paleontólogos de los siglos XIX y XX, que han tratado de explicarlas de acuerdo con las ideas aportadas por los últimos descubrimientos, y que hoy parece ser que fueron debidas a cambios ocasionales en las velocidades del ritmo evolutivo originadas por alteraciones medioambientales.

INTRODUCCION

¿Qué es la vida? Todos nos hemos planteado la pregunta de STELLEY y probablemente no hemos encontrado la respuesta satisfactoria. Lo que sí podemos decir es que esta pregunta ha sido centro de interés de poetas, filósofos, teólogos, físicos,... es decir, de un círculo bastante más amplio que el del biólogo profesional. Se podría contestar que la vida son macromoléculas que se autorreproducen, enlaces fosfáticos ricos en energía, incluso el mecanismo de la evolución darwiniana... Pero la vida debe ser algo más que eso, mucho más que eso. Y seguimos haciéndonos preguntas: ¿Cuándo y cómo apareció la vida? ¿Ha cambiado a lo largo del tiempo? ¿Tiene algún significado, alguna finalidad, alguna dirección?

Para contestar a estas preguntas, y siempre dentro del marco de las ciencias positivas, hay que recurrir necesariamente a la Paleontología y ni siquiera la Paleontología puede responder a algunas de ellas de forma categórica.

Hay muchas maneras de estudiar la historia de la vida y son muchas las ciencias que han contribuido a su desarrollo, pero el método más directo se basa en el estudio de los fósiles, los vestigios que se han

conservado de la vida de épocas pretéritas. El paleontólogo busca los fósiles en todas las regiones de la tierra, los prepara para su estudio, los compara entre sí, los identifica y fija su categoría sistemática, determina su edad y por último establece sus relaciones recíprocas y su lugar en la secuencia histórica de la vida. Pero su quehacer no termina ahí, es mucho más amplio. Se interesa por una enorme cantidad de hechos, relacionados con los fósiles, que le proporcionan otros campos de las Ciencias de la Tierra y de la Vida, tratando de llegar a la interpretación integral de lo que es realmente el mundo de los seres vivos y de cómo ha llegado a serlo.

Los fósiles

Los fósiles no fueron siempre correctamente interpretados. Según las ideas de cada época y la posición intelectual de los autores que trataron el tema, los fósiles han sido considerados como restos de antiguos animales marinos, como juegos o caprichos de la naturaleza, como testigos del diluvio universal,... hasta que, finalmente, se llegó a su precisa definición: los fósiles son restos petrificados de organismos que vivieron en época pasadas.

Según la teoría de la evolución, los organismos actuales descienden de formas primitivas que han ido modificándose en el transcurso del tiempo. En el conjunto del proceso puede señalarse una serie de trayectorias que conducen de formas simples a otras más complejas. Los rasgos fundamentales de este proceso evolutivo son continuidad en el tiempo, enorme duración, irreversibilidad y progreso. En este contexto los fósiles y los hechos paleontológicos han hallado su correcta interpretación.

La única evidencia de la vida en el pasado nos la proporcionan los fósiles, restos de antiguos organismos o de sus actividades que se han conservado en las rocas sedimentarias que aparecen frecuentemente estratificadas. Roca y fósil son, en general, coetáneos y constituyen la fuente fundamental de conocimiento para la interpretación de la historia de la vida.

La primera afirmación de que los estratos muestran cambios secuenciales —que tienen historia— fue hecha por STENO en 1669. La consecuencia inmediata fue el establecimiento del principio de superposición sobre el que se basa la datación relativa de los estratos y que posteriormente, a finales del siglo XVIII, fue reafirmado bajo la formulación de ley de sucesión funística por W. SMITH, al comprobar, en sus trabajos de campo, que cada estrato tiene su propio conjunto de fósiles, diferente del de los estratos contiguos infra y suprayacente. Estas relaciones temporales entre los estratos y los fósiles contenidos en ellos son la base de las clasificaciones y correlaciones estratigráficas.

El registro fósil

Pero como quiera que el cambio orgánico que preside la historia de la vida es el resultado de la interacción entre los organismos y el medio ambientes en el que vivieron, es precisamente en las rocas que se formaron bajo ese medio ambiente donde van a quedar registrados los cambios de todo tipo sufridos por los organismos y que van a ser evidenciados posteriormente por los fósiles. En este sentido los fósiles son documentos históricos insustituibles. Pero para obtener de ellos la máxima información, hemos de estudiarlos en relación con las secuencias rocosas en que se hallan. Ambos, fósil y roca, contribuirán a descubrirnos las características de los diversos paleoambientes que se han sucedido en el tiempo y las peculiaridades del proceso evolutivo. Todos los datos, indicios y conocimientos de los fósiles en general, y la información que en relación con ellos se obtiene de las secuencias rocosas en las que se hallan, constituyen lo que se denomina registro fósil. Sobre él vamos a centrar nuestras consideraciones.

Repetidas veces se ha dicho que el registro fósil es muy incompleto e irregular. El mejor registro de los organismos terrestres que tenemos es el correspondiente a los animales que vivieron en las planicies y que quedaron sepultados al morir en los sedimentos de los valles, lagos o marismas costeras. Con respecto a los organismos marinos, los mejores representados son aquellos que vivieron a menos de 200 m de profundidad y, si juzgamos por las especies marinas actuales, que en su

mayoría viven alrededor de los 90 m, el registro fósil de las comunidades marinas¹ de aguas someras es mucho mejor que el correspondiente a cualquier otro ambiente.

Se cree que todos los tipos de animales se originaron en el mar. El registro marino incluye mayor variedad de taxa² superiores que el registro terrestre y además se adentra mucho más en el tiempo; se estima que en unos 700 millones de años. Sin embargo, incluso los organismos de aguas someras están representados en el registro fósil por una fracción muy reducida del total de las especies extinguidas. La mayoría de las formas carentes de esqueleto, que constituyen alrededor de las dos terceras partes del número total de organismos que han existido, se ha perdido, no ha dejado registro. Muchas de ellas excavaban o perforaban los sedimentos en que vivían, en los que han dejado marcas. Estas son conocidas como huellas fósiles, que pueden darnos algunas indicaciones acerca de la actividad de animales de los que no se conoce la morfología de sus cuerpos y, a veces, incluso es el único criterio que se utiliza para la interpretación paleoecológica de rocas que no contienen otros fósiles. A pesar de todo, la información que se tiene de la mayoría de los animales carentes de esqueleto es muy reducida.

Una gran parte de los animales provistos de esqueleto tampoco se conserva: los esqueletos se meteorizaron o erosionaron, se disolvieron en las aguas o fueron destruidos de alguna otra forma en el proceso de litificación³ de los sedimentos en que vivieron.

No se conoce con seguridad el número de especies que ha existido ni siquiera la proporción que se ha conservado. Las estimaciones de las especies descritas como fósiles oscilan alrededor de 1 de cada 60 a 1 de cada 150. Esto confirma la pobreza y a su vez la naturaleza incompleta

1.- Conjunto de especies que habitan un ecosistema marino (ver nota 17).

2.- Plural de taxon. Cualquiera de las categorías o unidades colectivas en que se pueden agrupar los organismos para su clasificación ordenada.

3.- Proceso de transformación de un sedimento en roca sedimentaria.

del registro fósil. En algunas regiones faltan los sedimentos correspondientes a centenares de millones de años, o largas épocas pueden estar representadas por rocas que carecen de fósiles, o incluso encontrarse por debajo de otras rocas sin posibilidad de aflorar, mientras que el registro correspondiente a otro intervalo distinto de tiempo, de millones de años, puede ser bastante bueno. En ciertas localidades parece que se han conservado comunidades esqueletonizadas completas y a veces series sedimentarias continuas que pueden representar decenas de millones de años. Esta irregularidad justifica que se diga frecuentemente que el registro fósil es una sucesión de discontinuidades sedimentarias más o menos importantes pero que siempre van acompañadas de una pérdida de información por la falta de depósito.

Por las razones expuestas, el registro fósil ha sido comparado muchas veces con un libro en el que faltan capítulos enteros, mientras que de otros faltan páginas, y en las que quedan, a su vez, faltan frases o párrafos y en éstos y en aquéllas, palabras. Su lectura, por consiguiente, tiene que ser difícil y a veces casi imposible, pero siempre apasionante por el mensaje que encierra. Su interpretación dependerá mucho de la filosofía de la persona que lo estudie, lo que justifica que algunas de las conclusiones sacadas de él hayan sido fuertemente controvertidas.

En aquellos lugares y en aquellos intervalos de tiempo en los que el registro es más completo se pueden inferir modelos de cambio evolutivo dentro de los linajes⁴, e incluso extrapolar estos datos a otros puntos pero teniendo siempre en cuenta el riesgo que esto entraña. En ciertos lugares, el registro es suficientemente bueno como para poder estudiar los principales procesos que tuvieron lugar a lo largo de enorme lapsos de tiempo y que condujeron a la diversidad del mundo viviente actual.

4.- Sucesión temporal de bioespecies; equivale a línea evolutiva.

La Biosfera

La biosfera⁵ actual está constituida por innumerables seres vivos pertenecientes a un número elevadísimo de especies. Cada una de estas especies vive en un bioespacio⁶, más o menos amplio, caracterizado por unas determinadas condiciones físico-químicas. Los individuos que integran la especie, reunidos a su vez en poblaciones, reaccionan entre sí y con los correspondientes a otras especies que ocupan el mismo bioespacio. Entre todos los ocupantes se establece un equilibrio dinámico gracias al desarrollo de una serie de características: las adaptaciones, que permiten a los organismos realizar las funciones necesarias de alimentación y reproducción y de adoptar un determinado género de vida. Gracias a las adaptaciones la vida se expansiona y ocupa prácticamente toda la superficie del planeta. El número de especies que forman la biosfera actual no se conoce con exactitud, se estima en unos cuatro millones, de los cuales no han sido descritas ni siquiera la mitad.

La evidencia más notable que refleja el registro fósil son los cambios de composición de las biotas⁷ que se han sucedido a lo largo del tiempo. Puede afirmarse que la biota de cualquier tiempo geológico es

5.- Conjunto de organismos que viven en la actualidad, o vivieron en un tiempo pasado contemporáneamente, y entre los cuales existen relaciones funcionales y se desarrollan tendencias hacia un equilibrio dinámico entre los propios organismos y las restantes esferas terrestres. El término se suele emplear en el sentido de biota, a escala planetaria, pero implica siempre una estructuración de los organismos en niveles energéticos.

6.- Parte del hiperespacio físico habitable por los organismos. El bioespacio está a su vez dividido en hipervolúmenes funcionales, ocupados por poblaciones (nicho ecológico), comunidades (ecosistema) o provincias (ecoespacio provincial o espacio biogeográfico).

7.- Asociaciones de organismos que habitan regiones determinadas de la superficie del planeta y entre las que puede haber diferencias notables en la composición taxonómica. Por ejemplo, biota de mares someros, de mares profundos, de lagos, etc. En este texto se emplea en sentido de biota total o conjunto de organismos que vivieron simultáneamente en el bioespacio disponible en un tiempo determinado. Es un término de carácter descriptivo.

diferente morfológica y taxonómicamente de la existente en otro intervalo de tiempo distinto y que las diferencias son tanto más acentuadas cuanto más grande es el tiempo que las separa. A medida que consideramos biotas más recientes, mayores son las semejanzas que muestran sus faunas con las actuales. Pero por otra parte, se puede observar que las sucesivas biotas están separadas por discontinuidades taxonómicas que, según el registro fósil, coinciden con alteraciones medioambientales, como lo atestiguan las características estratigráficas y la naturaleza de las propias rocas.

Hitos históricos

La interpretación de estas discontinuidades ha sido y sigue siendo muy discutida. Para ciertos autores, estas discontinuidades eran la expresión de un catastrofismo que se podría explicar según dos versiones algo diferentes: los organismos aparecían, vivían durante un lapso de tiempo más o menos grande, hasta que finalmente eran destruidos en su totalidad por "revoluciones geológicas", e inmediatamente vueltos a crear pero con características nuevas (teoría de las creaciones sucesivas). La otra versión, mantenía que los organismos tras un periodo de existencia desaparecían de casi toda la superficie del planeta, salvo de una especie de "reservorio" en el que estarían todos los organismos creados desde el inicio y a partir del cual volvía a poblarse la superficie de la tierra mediante migraciones, después de cada catástrofe (hipótesis mantenida por CUVIER en la primera mitad del siglo XIX).

Estas ideas parecen muy extrañas en el contexto actual, pero reflejan un hecho de trascendental importancia para el progreso del conocimiento paleontológico: en la historia de la vida han existido intervalos de tiempo, cortos en términos geológicos, durante los cuales la tasa de extinción ha sido mucho más elevada de la normal, como consecuencia de alteraciones medioambientales generalizadas. Otra conclusión que se puede sacar de esta equivocada interpretación de

CUVIER, es el concepto de migración, que posteriormente entrará de lleno en la dinámica de la especiación⁸.

El catastrofismo, en su versión primitiva, fue invalidado al progresar el conocimiento del registro fósil y así hacia mediados del siglo XIX se aceptaba la idea de que en cualquier momento del tiempo geológico habían tenido lugar extinciones y nuevas apariciones. Pero por aquellos años, las ideas uniformitaristas propugnaban el concepto de cambio gradual y continuo para explicar los fenómenos geológicos. LYELL formuló el uniformitarismo como alternativa al catastrofismo, para explicar la historia de la tierra y reintrodujo el concepto de "tiempo indefinido" de HUTTON como poderoso agente de cambio: en lugar de catástrofes geológicas sólo habrían tenido lugar transformaciones lentas y graduales.

Muy pronto las nuevas ideas de cambio gradual pasaron al campo de la Paleontología. En lugar de invocar creaciones independientes para sustituir a las especies desaparecidas, bastaba con imaginar un mecanismo de transformación para hacer derivar unas de otras. El ambiente era propicio en extremo para la aparición de la teoría de la evolución.

Sin embargo, la evidencia del registro fósil, tal como era conocido en aquellos tiempos y ahora no es muy diferente, sugería la idea de que las especies y las categorías taxonómicas superiores se habrían formado de una manera brusca, a saltos, como lo atestigua la falta de formas intermedias.

DARWIN elaboró su teoría de la evolución en medio de este clima expectante y enormemente influido por las ideas uniformitaristas, las cuales le llevaron a concebir un proceso lento y gradual que no armonizaba con los datos paleontológicos que aportaba el registro fósil. En lugar de rendirse a la evidencia de los hechos y para justificar su

8.- Proceso o mecanismo evolutivo de formación de especies biológicas. En la mayoría de los casos este proceso implica el de extinción evolutiva.

postura, invocó la imperfección del registro fósil, como también lo haría LYELL y otros autores.

Durante la última mitad del siglo XIX, el interés se centró en la naturaleza del proceso evolutivo, al mismo tiempo que surgían las explicaciones metabiológicas relativas a los mecanismos y a la orientación de los fenómenos evolutivos. Quizá convenga detenernos un poco en esta última cuestión que fue objeto de un prolongado debate entre "uniformitaristas" y "catastrofistas". Hacia la mitad del siglo XIX los catastrofistas eran en su mayor parte progresistas, en el sentido de que consideraban cada nuevo episodio de la vida como una mejora que conducía inexorablemente hacia la creación moderna dominada por el hombre. LYELL, por el contrario, mantenía que el cambio no introducía ninguna mejora: "las especies aparecen y desaparecen; las montañas se elevan y se hunden; los mares avanzan y retroceden, pero el mundo siempre fue igual". A finales del siglo XIX, la cuestión de progreso u orientación del cambio evolutivo se plantea de nuevo en un contexto evolucionista, con vitalistas y finalistas hablando de una inevitable dirección y algunos estrictos darwinistas manteniendo que la evolución no significa otra cosa que sucesivas adaptaciones a ambientes locales cambiantes. En el contexto actual se mantiene la controversia bajo la forma de los modelos estocásticos de equilibrio de RAUP et al. (1977), que sigue la metáfora neolyelliana, y la noción de anagénesis⁹ y sucesivos grados de HUXLEY (1958) que defiende la idea de dirección.

A principios del siglo XX surgió la teoría mutacionista al comprobarse la existencia de mutaciones como agentes de cambio. Según esta teoría el proceso evolutivo, como resultado de mutaciones producidas al azar, debería ser esencialmente discontinuo y no gradual. El mutacionismo fue acogido con gran entusiasmo porque se pensó que podría resolver todos los problemas que había planteados con respecto a la génesis de los taxa mayores y al mismo tiempo daría razón de las discontinuidades del registro fósil.

9.- Evolución progresiva y al mismo tiempo adaptativa. Sigue el mismo esquema que el gradualismo filético neodarwinista.

Hacia los años treinta aparece la teoría sintética o neodarwinista como resultado de la integración de los conceptos de mutación, herencia mendeliana y selección natural, y con ella se vuelve a la concepción gradual del cambio evolutivo.

Pero el problema de las discontinuidades del registro fósil seguía preocupando a los paleontólogos. Para GOLDSCHMIDT las especies se originarían por mutaciones cromosómicas, en un solo paso, luego no habría formas intermedias entre una especie ancestral y la descendiente. Estos cambios serían drásticos en ciertos casos y darían lugar a formas no viables en algunas ocasiones, pero en otras resultarían tipos preadaptados a un género de vida distinto del desarrollado por el ancestral. En este contexto las discontinuidades del registro fósil serían una expresión del proceso evolutivo. El papel fundamental de la selección natural¹⁰ consistiría en la eliminación de los mal adaptados o de los menos aptos y quedaría explicada la aparición de estructuras nuevas, que no podrían ser funcionales hasta que no alcanzaran un cierto desarrollo, por lo que que no deberían haber sido favorecidas por la selección natural inicialmente.

La respuesta a la concepción de GOLDSCHMIDT fue dada por SIMPSON (1944). Para él las discontinuidades del registro fósil, existentes entre géneros o especies sucesivas, se deben a lagunas de conocimiento que se van rellenando en el transcurso de la investigación paleontológica. Pero las existentes entre categorías taxonómicas mayores no se pueden explicar de ese modo. La solución es una versión de las ideas de GOLDSCHMIDT pero menos radical y dentro de la filosofía sinteticista: evolución a velocidades elevadas, pero sin saltos, de grupos con pocos individuos. El modelo típico sería el de una gran población fragmentada en pequeños grupos aislados, en los que se podrían fijar mutaciones inadaptativas dando lugar a una fase inestable

10.- Mecanismo biológico que se desarrolla como consecuencia de la variabilidad de los organismos y de la lucha por la existencia y que conduce a la supervivencia de los más aptos o mejor adaptados.

durante la cual las posibilidades de extinción serían máximas. Pero algunos de los pequeños grupos podrían ser preadaptativos para otro bioespacio accesible, experimentando entonces una rápida evolución bajo una fuerte presión de selección. Esta sería la evolución cuántica de SIMPSON, que le permitiría explicar las peculiaridades del registro fósil admitiendo una evolución gradual, en la que el ritmo de cambio podría haber sido rápido en ciertos momentos.

La idea de la evolución cuántica fue bien acogida por los sinteticistas. Así MAYR (1954) hizo notar que pequeñas poblaciones, localmente aisladas, pueden dar lugar a nuevas especies de forma rápida, explicándose así muchas de las discontinuidades del registro fósil a nivel de categorías taxonómicas inferiores.

Por parte de los paleontólogos, la evolución cuántica propuesta por SIMPSON fue aceptada por unos para explicar el origen de las categorías taxonómicas mayores, mientras que otros siguieron aferrados al gradualismo filético explicando las discontinuidades del registro fósil por deficiencias del mismo. Pero en lo que se refiere a fenómenos de especiación, en general, se prestó poca atención a la especiación cuántica, aceptándose los dos modelos tradicionales de especiación filética y especiación geográfica.

Ultimamente, ELDREDGE y GOULD (1972) elaboraron un modelo de equilibrio interrumpido a intervalos (punctuated equilibria) que dio lugar a un cambio de actitud por parte de cierto número de paleontólogos. Según estos autores la evolución lenta de las líneas evolutivas¹¹ es una visión preconcebida y las discontinuidades del registro fósil son una expresión del fenómeno evolutivo real. Las especies se originan rápidamente por mecanismos de especiación cuántica y una vez individualizadas se conservan invariables, salvo en el

11.- Equivalente a linaje y también a línea filética.

momento en que pasan a ser simpátricas¹² con sus ancestrales, experimentando sólo pequeñas oscilaciones —y no cambios sostenidos más o menos direccionales— gracias a mecanismos homeostáticos.

Los dos modelos, gradualismo filético y equilibrio puntuado, gozan de apasionados defensores y detractores y, como siempre, también han surgido posiciones intermedias que admiten el gradualismo filético como mecanismo de formación de la mayor parte de las especies y la especiación cuántica como la responsable de la formación de categorías taxonómicas superiores.

12.- Razas, poblaciones o especies que ocupan contemporáneamente la misma área geográfica.

EL TIEMPO EN LA EVOLUCION BIOLOGICA

La idea de evolución orgánica no fue original de DARWIN. La noción de cambio orgánico ya estaba en la mente de numerosos autores de generaciones anteriores —desde los presocráticos— y fue expuesta vigorosamente por LAMARCK (1744-1829), pionero de la paleontología de invertebrados, y por Erasmo DARWIN, coetáneo de LAMARCK y abuelo de Carlos DARWIN. Sin embargo, la idea nunca había tenido una amplia resonancia porque los primeros autores carecían de datos importantes, como el concepto de tiempo geológico que es crucial para el proceso evolutivo.

DARWIN, basándose en la filosofía uniformitarista y en el concepto de “tiempo casi indefinido” de LYELL, elaboró su obra “On the origin of species” en 1859. Como es bien sabido, para DARWIN el mecanismo de la evolución era la selección natural, la cual actúa sobre variaciones muy pequeñas y fortuitas a lo largo de enormes cantidades de tiempo. Esta exigencia del proceso evolutivo la refleja en la primera edición de su obra, donde dice: “habían transcurrido 300 millones de años desde el final de la era Mesozoica a la actualidad.” Aunque aquella estimación se considera ahora demasiado elevada, el orden de magnitud es correcto.

Así pues, estaba claro que el éxito del hecho evolutivo dependía de la disponibilidad de cantidades enormes de tiempo. Inmediatamente después de aparecer la obra de DARWIN, el espectro del tiempo geológico llegó a ser un objetivo de enorme interés para geólogos y

paleontólogos. La pregunta clave era: ¿Cómo se puede calcular el tiempo geológico en términos cuantitativos? Exactamente en años, ¿cuánto es?

Determinar la cantidad de tiempo transcurrido requiere un proceso que sea irreversible, que dependa del tiempo y cuya velocidad sea conocida. Hoy se pensaría, en primer lugar, en el proceso de destrucción radiactiva, pero a mediados del siglo XIX la radiactividad no se había descubierto. La evolución orgánica es un proceso dependiente del tiempo e irreversible, pero las velocidades de cambio no son constantes. No obstante, LYELL hizo un intento de aproximación: imaginó que eran necesarios unos 20 millones de años para el cambio completo de una especie de molusco y que desde el comienzo del periodo Ordovícico^{1 3} habían tenido lugar doce cambios semejantes, lo que daba 240 millones de años de tiempo transcurrido desde el Ordovícico a la actualidad; pero evidentemente esto no era verificable. Otros intentos fueron hechos tomando como base ciertos procesos geológicos, hasta que finalmente se descubrió la radiactividad, que ha proporcionado el mejor instrumento para medir el tiempo geológico. Muy pronto se llegó a demostrar que la antigüedad de la tierra era mucho más grande de lo que los científicos de finales de siglo creían.

Las edades proporcionadas por el nuevo método radiométrico resultaron ser del orden de magnitud que DARWIN les había dado, en base a argumentos completamente diferentes. Pero la cantidad real de tiempo geológico transcurrido, a causa de ser tan inimaginablemente grande, significa poco sin alguna base de comparación. De los numerosos esquemas imaginados se podría seguir el siguiente. Reduzcamos, por ejemplo, los 4.600 millones de años de tiempo geológico, edad absoluta de la tierra, a un año del calendario. Sobre esta escala, las rocas más antiguas que se conocen habrían aparecido a mediados de marzo; los primeros seres vivientes que se originaron en el mar en mayo; las plantas y animales terrestres a finales de noviembre; los dinosaurios se hicieron dominantes a mitad de diciembre y desaparecieron el 26 del

13.- Ver escala de tiempo del Fanerozoico. Pág. 23.

mismo mes; el hombre apareció en cualquier hora de la tarde del 31 de diciembre y la glaciación más reciente, el Würm, desapareció del norte de Europa 1 minuto y 15 segundo antes de la media noche del día 31.

La edad absoluta de la tierra se cuenta a partir del momento en que se formó una corteza terrestre en la que empezaron a actuar los agentes geológicos: la edad se expresa en miles o millones de años y es a lo que llamamos tiempo geológico absoluto. La vida apareció sobre la tierra mucho después de formarse la corteza terrestre: Hace unos 3.500 millones de años.

LA ESCALA DE TIEMPO FANEROZOICA*

<i>Era</i>	<i>Periodo</i>	<i>Edad del inicio (en millones de años)</i>	
Cenozoica	Cuaternario	Pleistoceno	2
		Plioceno	7
	Terciario	Mioceno	26
		Oligoceno	38
		Eoceno	54
		Paleoceno	65
Mesozoica	Cretáceo	136	
	Jurásico	190	
	Triásico	225	
Paleozoica	Pérmico	280	
	Carbonífero	345	
	Devónico	395	
	Silúrico	440	
	Ordovícico	500	
	Cámbrico	570	

*Basado en la escala temporal publicada por la Sociedad Geológica de Londres en 1964.

DIVERSIDAD

Uno de los rasgos más sobresalientes de las biotas que se han sucedido en el tiempo es su composición, expresada en términos de especies, géneros, familias, etc. El número de taxa que las forman define su diversidad.

El registro fósil refleja claramente los cambios de diversidad que han tenido lugar en las distintas épocas y periodos de la historia de la tierra. Pero estos cambios no siempre fueron graduales, sino que con frecuencia fueron bruscos y rápidos e iban acompañados por olas de extinción de algunos grupos y por olas de diversificación debidas a la expansión de otros.

Las formas de vida realmente primitivas eran pequeñas y frágiles, sin esqueletos resistentes. Los fósiles más antiguos que se han reconocido con certeza, son vegetales acuáticos sencillos, bacterias y algas primitivas; en general, organismos unicelulares que no rebasaron el nivel de organización procariota¹⁴. Su edad se calcula en unos mil millones de años o más. Después de la aparición de estos primeros fósiles debió transcurrir un enorme lapso de tiempo antes de que la vida alcanzara un alto grado de diversidad y de que comenzara a dejar un registro fósil

14.- Organismos unicelulares sin núcleo diferenciado y con el A.D.N. no organizado en cromosomas.

relativamente bueno y continuo. Precisamente este hecho, que se sitúa hacia los 580 millones de años, ha sido tomado como base para establecer el límite entre dos épocas muy diferentes desde el punto de vista de su contenido en organismos: la Proterozoica y la Fanerozoica.

La tendencia de la vida a aumentar su variedad fue el resultado de un proceso evolutivo continuo. Los primeros estadios de este proceso fueron enormemente lentos y constituyeron la base sobre la cual se produjeron posteriormente cambios más rápidos. El episodio evolutivo aparentemente más importante de todos los registrados debió tener lugar a comienzos del periodo Cámbrico, en el que los fósiles comenzaron a ser abundantes y variados. La diversidad inicial aumentó rápidamente a lo largo de todo el periodo y del siguiente, el Ordovícico.

En este lapso de tiempo apareció la mayoría de los tipos estructurales básicos de los invertebrados: los phyla¹⁵. Esto no quiere decir, o sólo se podría tomar en un sentido muy amplio, que todos los phyla aparecieron repentina y simultáneamente. El cámbrico y el Ordovícico abarcan por lo menos 100 millones de años, a lo largo de los cuales se escalonarían los diferentes phyla. Desde hace 400 m.a. no ha aparecido sobre la tierra ningún tipo básico nuevo de animal. Parece como si ya, entonces, se hubieran agotado todas las posibilidades fundamentales de estructuración animal, aunque en cada tipo básico tendrían lugar aún cambios realmente profundos y progresivos. Recordemos las enormes diferencias entre la lamprea y el hombre, ambos pertenecientes al phylum Vertebrata.

Otro hecho notable que nos revela el registro fósil es que ninguno de los tipos básicos se ha extinguido. Dentro de cada phylum, casi todos los subtipos inferiores han desaparecido, pero los grandes grados de organización persisten. La explicación parece sencilla: cuando la tierra

15.- Phylum (plur. phyla). Categoría taxonómica superior, equivalente a tronco, estirpe. En este contexto lo empleamos en sentido de grupo estructural básico (Bau-plan). Otros autores le dan el significado de sucesión temporal de bioespecies, que es el que le damos aquí a linaje o línea filética.

se pobló de vida, fueron ocupados en forma adecuada algunos bioespacios, sin dejar posibilidades para un reemplazo por tipos de más tardío desarrollo. Un protozoo por el hecho de tener una organización relativamente sencilla y ser antiguo, no es un tipo imperfecto, ni destinado a ser reemplazado en su propio medioambiente. Es una respuesta, ciertamente adecuada, a las exigencias de la vida en ese ambiente particular; si éste persiste, el protozoo seguirá viviendo en él. Los otros phyla, desde el punto de vista ecológico, no representan un avance respecto a la organización de los protozoos y de las formas de vida que éstos adoptan, sino el desarrollo de nuevas posibilidades de formas de vida y de aptitudes para ocupar otros ambientes en la economía de la Naturaleza. Evidentemente ha habido relevos entre ciertas formas de vida y una expansión creciente de los tipos básicos para ocupar nuevos bioespacios o zonas adaptativas, mediante la elaboración de formas nuevas y más variadas, pero los esquemas básicos se han conservado.

Un hecho generalizado y perfectamente comprobado en el registro fósil de todas las épocas, es el aumento de la variedad de la vida en su conjunto. La mejor forma de estudiar el significado y el origen de la variación de la diversidad es considerar cada grupo de organismos por separado. Aunque existen diversos modelos de diversificación, según los distintos grupos, el más generalizado responde a un esquema sencillo. Inmediatamente después de la aparición de un taxon nuevo, supongamos un phylum, se individualizan los subgrupos de rango taxonómico mayor que lo constituyen, en este caso la mayoría de las clases. Pero simultáneamente y también un poco después, se eliminan algunos de los subgrupos aparecidos hasta que la diversidad, al nivel considerado, clase en nuestro ejemplo, se estabiliza durante un lapso de tiempo más o menos largo, en el que las apariciones y extinciones son raras. Al final de este periodo de estabilización los subgrupos sobrevivientes van extinguiéndose poco a poco hasta la desaparición total del grupo considerado. De manera parecida se comportan los taxa de categorías inmediatamente inferiores: órdenes, familias,... aunque hay que tener en cuenta que la fase de individualización de subgrupos es

más duradera y la de fluctuación más intensa, a medida que se descende en la jerarquía taxonómica.

El ejemplo de diversificación más llamativo quizá, y sin duda el mejor analizado, es el de los Vertebrados. El phylum se desdobló, en un lapso de tiempo relativamente corto, en ocho clases: cuatro esencialmente acuáticas y las otras cuatro básicamente terrestres. Las ocho clases, subordinadas solamente al phylum, tendieron a persistir a excepción de una, los Placodermos, que se extinguió. La mayoría de las clases restantes, cinco de las siete, tienen actualmente menos variedad de la que tuvieron en épocas geológicas pasadas; las otras dos, peces óseos y aves, es muy probable que se encuentren actualmente en su pleno apogeo.

En los Vertebrados se produjo una sucesión de formas inferiores —en el sentido de más primitivas—, por formas superiores —posteriores en el tiempo. En general, es frecuente el reemplazo parcial de un tipo ancestral por su descendiente. En el medio acuático, los peces óseos, de aparición más reciente, reemplazaron a la mayoría de los otros tipos de peces; los reptiles sustituyeron a la mayor parte de los tipos de anfibios y muchos de ellos fueron a su vez reemplazados por los mamíferos y en menor grado por las aves. Las aves y los mamíferos tienen muy poca tendencia a reemplazarse mutuamente, debido a que sus formas de vida son radicalmente diferentes. Tampoco existió una tendencia fuerte de las aves y mamíferos a reemplazar a los peces —aunque éstos son mucho más antiguos— puesto que también en este caso es muy limitada la superposición de sus formas de vida.

Este modelo de diversificación a gran escala no es el resultado de una expansión uniforme dentro del phylum, sino la compleja secuencia de la aparición de nuevos tipos, algunos de los cuales reemplazaron a los más antiguos y otros se expansionaron hacia nuevos ambientes. Procesos similares han tenido lugar en cada clase, orden, familia,... y se puede ver claramente como un nuevo tipo, inmediatamente después de su aparición, tiende a expansionarse y a diversificarse mediante adaptaciones a una amplia variedad de condiciones ambientales: es la llamada radicación adaptativa.

El registro fósil nos muestra numerosos ejemplos de radiación adaptativa entre los invertebrados y los vertebrados. Entre estos últimos es especialmente ilustrativa la radiación de los mamíferos. Esta clase apareció hacia el límite Triásico-Jurásico y se mantuvo con pocas formas a lo largo del Jurásico y del Cretácico, pero hacia el final del Cretácico empezó a diversificarse. A finales del Cretácico existían ya tres órdenes, durante el Paleoceno aparecieron once y trece se escalonaron a lo largo del Eoceno. Posteriormente sólo aparecieron dos órdenes más.

En los invertebrados marinos encontramos también numerosos ejemplos que nos demuestran el incremento progresivo de la diversidad a lo largo del tiempo: trilobites a principio del Cámbrico, ceratites durante el Trias, etc. A partir de la drástica reducción, a nivel de familia, que tuvo lugar a finales del Pérmico, como veremos más adelante, el ritmo de crecimiento de la diversidad se aceleró considerablemente hasta alcanzar en el Cretácico superior su valor máximo. El número de familias pasó de 100 al principio del Triásico, a 270 a comienzos del Cretácico hasta llegar a la cifra de 400 al final de dicho periodo.

Factores reguladores

La diversidad está claramente relacionada con ciertos factores, pero no hay ninguna teoría bien comprobada sobre la regulación de la misma, pese a que existe un buen número de modelos basados en la diversidad de ciertos grupos taxonómicos.

El número total de especies que pueden coexistir en la biosfera, en un tiempo dado cualquiera, ha de ser limitado. En la naturaleza existen unos recursos limitados y sólo pueden distribuirse entre un número limitado de especies, de modo que cada especie pueda mantener una población suficientemente grande para sobrevivir. De acuerdo con este principio tienen que existir factores que regulen la capacidad máxima del bioespacio en relación con las poblaciones que puede contener, es decir, factores limitantes de la diversidad. Entre ellos los recursos



tróficos y el espacio vital son los fundamentales. La rigidez con que pueden actuar depende de la densidad de la población; al aumentar ésta la demanda de recursos aumenta y, en consecuencia, la tasa de crecimiento de la población disminuye, hasta que se aproxima a un valor límite por debajo del cual la población desaparece.

Pero, además de una cierta cantidad de recursos tróficos, cada especie requiere un espacio habitable determinado para mantener una estructura viable y, por lo tanto, también tiene que haber factores que controlen el espacio vital. Si una región o zona adaptativa se halla relativamente vacía de especies, cabe imaginar que se irán produciendo fenómenos de inmigración y diversificación hasta que la región alcance un número máximo de especies. Si la región está aislada, la inmigración probablemente no se llevará a cabo, y entonces actuará de forma dominante la diversificación.

Pero inmediatamente surge la pregunta: ¿el bioespacio o al menos parte del mismo, ha alcanzado alguna vez su capacidad máxima? Parece claro, por los datos que se pueden rastrear del registro fósil, que todas las partes del bioespacio, todos los nichos ecológicos¹⁶ no siempre estuvieron llenos. En el Paleozoico inferior, como veremos más adelante, había pocas especies terrestres y probablemente también existieron pocas especies marinas en el Precámbrico. Hoy día, a la vista de lo que nos refleja el registro fósil, podemos afirmar que la evolución ha actuado llenando el bioespacio, o lo que es igual, las biosferas que se han sucedido a lo largo del tiempo.

Como hemos dicho anteriormente, hay factores que limitan el número de especies que pueden vivir en un bioespacio determinado. Hemos citado dos, que parecen ser decisivos, pero la diversidad está relacionada con otros muchos más.

16.- Subdivisión del ecosistema en base a una función concreta que puede realizar una población o especie. Dos especies distintas pueden ocupar el mismo nicho ecológico en ecosistemas diferentes.

La temperatura es, sin duda alguna, el factor ambiental que mejor se correlaciona con el gradiente de diversidad; las temperaturas cálidas del ecuador van unidas a una diversidad alta; en las regiones próximas a los polos, las temperaturas frías coinciden con una baja diversidad. En principio, aunque el gradiente de temperatura es en parte responsable del gradiente de diversidad, los mecanismos de control no están claros. La temperatura es, en realidad, un factor importante en la limitación de la distribución geográfica de los invertebrados marinos someros y este hecho parece apoyar la hipótesis de que la temperatura puede ser un factor de control de diversidad. Sin embargo la correlación de baja temperatura con baja diversidad no se cumple siempre. Se ha comprobado que las comunidades de mar profundo tienen una diversidad relativamente alta, comparable con la de las comunidades de mares de plataforma. Pero por otra parte, no parece ser el nivel sino las fluctuaciones de la temperatura las que controlan la diversidad. En este sentido las comunidades de ambientes térmicamente estables suelen tener alta diversidad, mientras que las de ambientes térmicamente inestables son menos diversas. Desde latitudes bajas a latitudes medias el decrecimiento de la diversidad se correlaciona bastante bien con el crecimiento estacional de las diferencias de temperatura, pero en latitudes muy altas las diferencias estacionales decrecen y, aunque las aguas son más bien estables, la diversidad sigue decreciendo. La correlación por lo tanto no se mantiene y en consecuencia la hipótesis de la estabilidad de la temperatura no es aceptable.

También se ha pretendido explicar los modelos de diversidad, especialmente aquellos de latitudes muy altas, invocando el "tiempo geológico". La aparición de polos fríos, con casquetes o mantos de hielo a altas latitudes y aguas marinas heladas, es un fenómeno relativamente reciente geológicamente hablando. La selección natural no ha tenido tiempo de desarrollar una biota adaptada a estas condiciones, aunque más tarde, con más disponibilidad de tiempo, lo podría hacer, y entonces la diversidad sería mucho más alta que la actual y quizá llegara a ser tan alta como la de los trópicos. No se sabe, en realidad, si las comunidades de las latitudes más altas han alcanzado su pleno potencial de diversidad, por lo que hay razones que hacen

dudar de que el argumento del "tiempo" sea suficiente para explicar su estado actual de diversidad.

Es obvio que el control de diversidad no puede estar reducido a un solo factor sino a la estabilidad ambiental general y la fluctuación de uno cualquiera o de todos los factores del ambiente influirá decisivamente en el grado de diversidad: las altas diversidades sólo pueden alcanzarse en ambientes estables.

Hemos visto que la fluctuación de la temperatura en latitudes muy altas apenas tiene valor y que con respecto a este factor el ambiente es más bien estable y sin embargo la diversidad es baja. Pero conviene recordar que en esas latitudes altas hay otras variables medioambientales que registran allí sus máximas fluctuaciones: las variaciones de salinidad, por ejemplo, que se originan estacionalmente por fusión del hielo y que afectan en gran medida a los organismos en general. Otra variable de especial interés, es la energía solar que alcanza en las latitudes altas su mayor variabilidad: desde una situación de casi estabilidad en el ecuador, donde los días son aproximadamente de igual duración todo el año, se pasa a los polos, donde las fluctuaciones son tan grandes que los días son estacionales.

La estabilidad climática parece también correlacionarse con las variaciones longitudinales de la diversidad: las plataformas marinas que tienen climas altamente variables, contienen menor número de especies que aquellas otras que tienen climas más uniformes, parecidos a los marítimos normales, incluso a igualdad de latitud, siendo la radiación solar esencialmente la misma.

Pese a su influencia, la consideración aislada de factores como los comentados, p.ej. la temperatura, no explica por sí misma el control de la diversidad, pero puede influir sobre ella al actuar en forma intensiva e imprevisible. Un cambio regional en la temperatura podría causar extinciones locales de algunas especies y, mientras que éstas son reemplazadas por otras mejor adaptadas al nuevo régimen de temperaturas, otro cambio de temperatura o de algún otro factor podría eliminar otras especies, y así sucesivamente; y la biota, debido a

cambios ambientales imprevisibles e irregulares, se iría enriqueciendo en especies con adaptaciones cada vez más apropiadas. Este es un mecanismo o modelo de control de la diversidad en el que actúan factores que no son en realidad limitantes s.str. de la diversidad. Muchas comunidades de organismos son afectadas por tales factores. Sin embargo es dudoso que estos factores puedan explicar las tendencias principales de la diversidad de los océanos actuales y de los del pasado. Las especies en las latitudes bajas e intermedias no parece que estén sujetas a estas clases de cambios ambientales, ni el número de especies puede estar regulado por un proceso de extinción local debido a una serie de fluctuaciones imprevisibles del ambiente. Entonces hay que pensar que si la variabilidad ambiental controla la diversidad de las especies durante largos periodos de tiempo, debe haber algún factor del que dependa esencialmente la diversidad, es decir, que controle el número de especies del ecosistema¹⁷ y que no permita que entren otras especies adicionales cuando el número de las existentes alcance un nivel máximo, más allá del cual ninguna otra más podría ser admitida. Los dos factores ambientales, ya mencionados, que cumplen estos requerimientos son: el espacio vital y los recursos tróficos —nutrientes y luz solar para los vegetales (que son los productores primarios) y el alimento (organismos o fragmentos de organismos) para los animales. Para comprender por qué los recursos tróficos pueden ser considerados como factores limitantes de la diversidad hemos de examinar una cuestión previa: las estrategias adaptativas.

Los ecosistemas están formados por poblaciones que están adaptadas a un régimen de condiciones físico-químicas determinadas. El régimen puede ser favorable a poblaciones grandes o pequeñas, omnívoras o tróficamente especializadas, ubicuistas o restringidas en el

17.- Sistema formado por individuos de diversas especies que viven en un ambiente de características definibles y que están implicadas en un proceso dinámico de interrelación, ajuste y regulación, que da por resultado la evolución de las especies contenidas en él, la evolución del propio sistema (sucesión ecológica) y el establecimiento del concepto de comunidad.

espacio; el ecosistema estará constituido, en último término, por las clases de especies que resulten favorecidas por el régimen, o lo que es igual, su estructura dependerá de las adaptaciones de sus poblaciones componentes.

Si los recursos tróficos constituyen un factor de regulación importante, es porque requieren, por parte de las poblaciones que sustentan, estrategias adaptativas especiales. El término "estrategia adaptativa", tal como lo empleamos aquí, no tiene un significado teleológico, denota simplemente los resultados de la selección natural en la adaptación a un modelo ambiental determinado.

En los ambientes en los que los recursos tróficos fluctúan mucho, las poblaciones tienen que estar preparadas para sobrevivir durante los periodos de escasez, cuando los niveles de recursos sean bajos e incluso lleguen a faltar. Cabe esperar que en estas circunstancias la extinción sea alta. Las poblaciones podrán resistir estos periodos adversos desarrollando estrategias diversas: disminuyendo el ritmo del metabolismo; produciendo cigotos que permanezcan en estado de vida latente; estableciendo épocas de ayuno, o por otros medios. Para las poblaciones que se enfrentan con periodos inclementes, es ventajoso que tengan un gran número de individuos, porque así tendrán mayores oportunidades de sobrevivir. No obstante, si el mecanismo en sí es positivo, podría no ser suficiente. Hay varios factores que contribuyen a una estrategia adaptativa para este fin: un alto potencial reproductivo incrementará rápidamente las poblaciones —si las condiciones mejoran—, para que estén preparadas para resistir una ulterior fase de deterioro; una alimentación amplia, omnívora, a base de presas variadas, permitirá un mejor enfrentamiento con la escasez o falta de alguna de ellas. Si las poblaciones dependieran tan sólo de unos pocos alimentos, si fueran tróficamente especializadas, podrían sufrir una grave mortalidad e incluso una extinción al faltarles el alimento específico.

Otro factor enormemente interesante es la tolerancia de las

poblaciones a vivir en la mayor variedad posible de habitats¹⁸, es decir su ubicuidad. Si una población no está restringida a un margen estrecho de condiciones ambientales pronto se expansionará para llenar otros espacios habitables, y así mantendrá un gran tamaño. Además, cuanto más diversos sean los tipos de habitats que una población ocupe, mayores serán las oportunidades de que llegue a áreas que sean menos pobres en recursos. Esto pone de manifiesto que la heterogeneidad espacial es otro factor a tener en cuenta en la regulación de la diversidad.

Todos estos factores dan un modelo de estrategia adaptativa propia de poblaciones generalizadas, flexibles, adaptadas a un amplio espectro de condiciones ambientales. Estas poblaciones se caracterizan por estar constituidas por organismos de talla media pequeña, crecimiento rápido y vida corta. Las poblaciones que gozan de esos atributos son oportunistas y en consecuencia buenas especies colonizadoras.

En los ambientes con recursos relativamente estables, por el contrario, las poblaciones no sufrirán falta o escasez de alimentos. Como el abastecimiento energético está asegurado y el régimen ambiental es estable las poblaciones no estarán sometidas a situaciones de presión ecológica y por consiguiente un potencial reproductor bajo será adecuado. Puede haber por supuesto otro tipo de razones, —compensar la predación, incrementar la dispersión, etc.—, para que en ciertos casos se desarrolle un alto poder reproductor. De igual manera es posible que estas poblaciones se alimenten de una sola o de pocas clases de presas puesto que la producción es prácticamente constante. El hecho de que ocupen un espectro muy restringido de habitats tampoco se puede considerar un preludio de extinción, puesto que un modelo de baja densidad y dispersión discontinuano es particularmente peligroso, porque puede evitar o hacer menos intensa la predación. En suma, para evitar la predación, la reproducción excesiva u otras funciones, la

18.- Es el medio ambiente físico en el que vive un taxon o grupo de organismos de cualquier categoría. Un ecosistema puede contener múltiples habitats.

especialización¹⁹ puede conducir a una reducción en las exigencias de recursos por parte de algunas especies, y permitir así que otras aprovechen la energía anteriormente liberada, lo que posibilitaría un incremento de la diversidad.

Si estas diferentes estrategias son realmente seguidas por los organismos bajo regímenes tróficos diferentes, entonces los ecosistemas con ambientes en los que los recursos fluctúan, deberán estar compuestos de especies con nichos ecológicos relativamente grandes. Estos ecosistemas serán más bien ineficaces si consideramos el escaso aprovechamiento de la energía que recorre su estructura, dado que la oscilación de los recursos implica el establecimiento de una cadena trófica simplificada, constituida por especies tolerantes —no especializadas. En el caso de que nuevas especies entren en el ecosistema, no resultará difícil que obtengan la energía necesaria para su mantenimiento, aunque esto implicaría la reducción de los recursos de otras especies, lo que supondría sin duda, un mayor riesgo para la supervivencia en dicho ecosistema. En el caso de un posterior deterioro podría sobrevenir la extinción de algunas de estas especies a la que seguiría un reajuste funcional en las restantes, tendente a mantener el anterior nivel de diversidad.

En los ambientes de recursos estables, los ecosistemas tendrán niveles de eficacia más altos, con mayor aprovechamiento de energía y con estabilidad continua hacia niveles tróficos más elevados, de manera que un número relativamente grande de poblaciones especializadas y eficaces podrá acomodarse dentro del margen impuesto por las condiciones de los habitats. En este caso la inmigración de nuevas especies no sería fácil dado el alto nivel de explotación energética existente.

19.- La especialización consiste en modificaciones que sufren ciertos órganos de un organismo o el organismo en su casi totalidad, con respecto a su condición ancestral, para la realización de una función concreta o un conjunto de funciones interrelacionadas con la máxima eficacia posible.

El adjetivo especializado se aplica a organismos muy adaptados a nichos ecológicos restringidos.

No obstante, si se produjera, supondría una adecuada respuesta a la exigencia de un elevado nivel de especialización o a una competitividad que superara los márgenes de reacción de la biota previamente establecida. Sólo en el primer caso se produciría un notable incremento en la madurez del ecosistema —aumento de la diversidad— y de ahí una mayor eficacia de la utilización de la energía del medio.

Según lo expuesto, se puede deducir que la diversidad en los ambientes tróficamente estables deberá ser más alta que en los inestables. De acuerdo con estos modelos de estrategia adaptativa, la estabilidad relativa de los recursos tróficos representa un factor limitante de la diversidad. Entre los dos modelos analizados existe una evolución, de forma que la vida actúa como factor estabilizador de su propio medio y así, en una sucesión ecológica, se realiza la transición del modelo fluctuante al de recursos estables.

EXTINCION

La extinción²⁰ es una consecuencia de la evolución; un caso límite de la diversificación. La extinción de las especies puede resultar de la competición con otros organismos, de enfermedades o de un cambio ambiental. Una vez que la población ha descendido por debajo de un nivel crítico, la especie es incapaz de renovarse por sí misma y sobreviene la extinción.

Hay dos maneras esencialmente diferentes de abordar el estudio de la extinción: una es investigar los motivos que causaron mortalidades o restringieron los ritmos de crecimiento de las poblaciones y de esta forma las condujeron directamente a la extinción; la otra busca las causas que subyacen en esos motivos, las cuales están siempre presentes y son las que realmente provocan la extinción.

Los factores que parecen originar extinciones son numerosos: los climas cálidos o fríos, los cambios de salinidad, las fluctuaciones del oxígeno atmosférico, la reducción del espacio vital, la depredación, la radiación cósmica, etc. Todos estos factores han sido sugeridos por distintos autores, en varios contextos y en combinaciones diferentes, como causas de extinción.

20.- La extinción es la desaparición de un taxon. La extinción total tiene lugar cuando desaparece el último individuo de la última población de un taxon. La extinción filética ocurre cuando un taxon se transforma en otros, ésta es la llamada extinción por evolución.

Las teorías ecológicas se han ocupado ampliamente de los problemas del control de la diversidad en los ecosistemas actuales. Los procesos de especiación llenan la biosfera, creando gran cantidad de especies nuevas a ritmos muy elevados. Si todas las formas potencialmente nuevas sobrevivieran, muy pronto la diversidad se incrementaría enormemente. Para mantener el control a un cierto nivel hay dos procedimientos: la supresión de la especiación y la extinción. La mayor parte de los mecanismos de regulación de la diversidad tienden a suprimir la especiación. Si partimos del supuesto de que la biosfera tiene una capacidad máxima y sólo puede contener un número limitado de especies, cuando esta capacidad límite sea alcanzada la formación de nuevas especies quedará suprimida mientras que las condiciones ambientales no cambien.

El éxito de una especie, o lo que es igual, el de sus poblaciones, requiere una buena relación adaptativa entre su composición genética y el ambiente en que vive; la alteración de este último producirá la ruptura del equilibrio adaptativo.

A partir de la teoría de la evolución pueden predecirse los resultados generales de los cambios ambientales; al ir cambiando el ambiente las especies tienen necesariamente que evolucionar y adquirir nuevas adaptaciones o extinguirse. El registro fósil ilustra con bastante fidelidad esta alternativa. A lo largo de la historia de la vida se van produciendo extinciones y pseudoextinciones²¹ en forma más o menos continua aunque con velocidades variables en el tiempo.

Cuando se produce un cambio ambiental, éste afecta a la mayoría de los taxa existentes, independientemente de su mayor o menor longevidad, es decir, de la fase del ciclo biológico en que se encuentren. El cambio ambiental puede ser gradual o intermitente y los resultados, necesariamente, traducirán las características del mismo. Hay ambientes

21.- Término empleado para expresar la escisión de un phylum en dos conjuntos de poblaciones no interfecundas que serán el punto de partida de dos nuevos phyla. Se podría considerar como un caso particular de extinción filética.

fluctuantes y éstos exigen que sus habitantes dispongan de estrategias adaptativas flexibles, pero esto no significa, en modo alguno, que las especies adquieran capacidades para enfrentarse con futuros regímenes ambientales.

El desarrollo de los linajes pasa por fases de expansión y radiación adaptativa que van seguidas por otras de actividad evolutiva excepcional, la cual después decrece, en la mayoría de los casos, dando lugar finalmente a la extinción de gran parte de los linajes descendientes y a la especialización adaptativa de los restantes. Estas distintas etapas, que aparecen en forma tan generalizada pero irregular en la historia de los linajes, han sido comparadas con la juventud y senectud de los individuos. Según esta idea, los linajes que están a punto de extinguirse pueden identificarse por medio de ciertas características de "senectud racial": incremento excesivo del cuerpo²², aparición de espinas, pérdida de los dientes o de otras estructuras, etc. Actualmente se han interpretado acertadamente cada una de estas características como una adaptación que mejora la eficacia biológica de determinados tipos de vida. Por otra parte, nunca se dió ninguna razón biológica convincente de la "senectud racial" o "senectud del phylum", ni tampoco se ha presentado ninguna prueba que lo confirme. El hecho de que la extinción afecte a taxa de diferentes edades sugiere que no existe analogía entre el ciclo biológico de los individuos y el de los phyla. El registro fósil pone claramente de manifiesto que tanto los animales grandes como los pequeños, los de organización sencilla como los más complejos, los dotados de dientes como los que carecen de ellos, se extinguen al cambiar las condiciones ambientales y no por un proceso innato de envejecimiento. Es verdad que las formas altamente especializadas están menos capacitadas para enfrentarse a los cambios ambientales que las flexiblemente adaptadas. Las formas especializadas poseen, por lo general, morfologías bastante elaboradas o extrañas

22.- Se conoce con el nombre de gigantismo. Es el tamaño excepcionalmente grande que alcanzan ciertos organismos, o partes de los mismos, y que suele coincidir, aunque no siempre, con estadios seniles de su desarrollo.

dentro de sus grupos y esto podría haber conducido a la teoría de la "senectud racial de los phyla".

Existen dos tipos de extinción que parece que se solapan: uno de ellos resulta de la disminución del número máximo de especies, ya sea de toda o de parte de la biosfera; el otro es el resultado de cambios ambientales motivados por factores bióticos o físico-químicos, que resultan perjudiciales para las adaptaciones de algunos linajes. El primer tipo de extinción depende de la diversidad, el segundo es independiente de la misma.

Las extinciones independientes de la diversidad parece ser que se producen de forma más o menos continua. Entre los factores que las provocan están los climáticos: al aumentar o disminuir la temperatura se producen extinciones. Estas extinciones ordinariamente liberan energía, probablemente aquella que fue utilizada anteriormente por los linajes extinguidos y que podría ser utilizada de nuevo para el sostenimiento de nuevas especies. Estas, en un principio, actuarán como poblaciones inmigrantes, preadaptadas a las nuevas condiciones ambientales, y, como tales, encontrarán escasa competencia por dicha energía. Frecuentemente estas poblaciones inmigrantes, alopátricas²³ con respecto a las originarias, se transforman con el tiempo en especies independientes. De esta forma, las extinciones independientes de la diversidad tienen lugar paralelamente a fases de cladogénesis²⁴, lo que permite la renovación de parte de las especies de la mayoría de los habitats. Durante tales renovaciones puede cambiar significativamente el dominio relativo de un grupo por otro dentro de la biota, según sea favorecido uno u otro por la dirección del cambio ambiental.

Las extinciones dependientes de la diversidad pueden producirse local o globalmente y a veces se han producido a tal escala que han

23.- Poblaciones o especies que ocupan contemporáneamente áreas geográficas diferentes.

24.- Proceso evolutivo que por divergencia da lugar a nuevas taxa; en ocasiones puede considerarse sinónimo de radiación adaptativa. El término fué definido en relación con el proceso de macroevolución.

afectado profundamente el grado de diversidad de la biota de todo el planeta; son las extinciones masivas o grandes crisis faunísticas.

La disminución del número máximo de especies que provoca la extinción, no puede ser contrarrestado por la diversificación hasta que el mecanismo de la evolución no eleve la capacidad de la misma. La disminución del número máximo de especies implica, generalmente, cambios de los regímenes de recursos tróficos o en la heterogeneidad espacial, factores de especial importancia en los fenómenos de diversificación como ya se vio anteriormente. Estos factores pueden estar sometidos tanto a cambios episódicos como graduales.

La variabilidad de los regímenes de recursos tróficos aumenta con los cambios estacionales. Esto suele ocurrir cuando los continentes se desplazan a latitudes elevadas o cuando aumenta la continentalidad. En las aguas marinas someras el suministro de nutrientes puede ser estacional o irregular y estar asociado a la continentalidad. Cuando descende el nivel del mar quedan emergidas superficies extensas de las plataformas marinas y el resultado es un aumento de la continentalidad. El mismo efecto se produce cuando los continentes rodean mares relativamente pequeños o cuando las tierras emergidas se unen para formar continentes mayores o supercontinentes. En el dominio terrestre, de igual modo, pueden producirse aumentos de la estacionalidad con el descenso del nivel del mar o con la unión de los continentes, sobre todo en el interior de los mismos al estar más alejado de la influencia del mar. Todos estos cambios tenderán a disminuir el número máximo de especies de los ambientes afectados, disminución que podría conducir a la extinción. La reducción del bioespacio ocupado por las comunidades bentónicas²⁵ al descender el nivel del mar, incidirá gravemente sobre éstas al desarrollarse fenómenos de

25.- Se aplica a los organismos que viven en relación con el fondo del mar, bien sea fijos al fondo (bentos sésil) o con libertad de movimientos sobre el mismo (bentos vágil). Ambos tipos constituyen el epibentos en oposición al endobentos que está formado por los organismos que viven enterrados en el sedimento o en galerías que ellos mismos excavan.

competición interespecífica, que darán lugar a extinciones de grupos importantes de especies.

La heterogeneidad espacial, cuya influencia en los procesos de diversificación ha debido ser tan decisiva, también ha variado con el tiempo. A escala global esta variación es el resultado de dos fenómenos que se interrelacionan: la fragmentación o fusión de los continentes y la variación de los gradientes térmicos latitudinales, o sea, la variación climática. Ambos fenómenos son el resultado de la tectónica de placas²⁶. El gradiente climático puede ser alterado por cambios en la posición de los continentes y por la orientación de las cadenas de montañas. Cuando el gradiente climático es elevado, como ocurre actualmente, la mayoría de las especies, que son poiquilothermas, no puede extenderse mucho en sentido latitudinal porque los cambios de temperatura son grandes. Como consecuencia, se diferencian provincias climáticas latitudinales, cada una de ellas ocupada por un conjunto de especies características limitadas climáticamente. En el Jurásico y Cretácico, con respecto a las faunas de ammonites y belemnites, existieron dos provincias; la boreal²⁷ y la mediterránea, caracterizadas por la presencia de taxa endémicos distintos. Si el gradiente climático se redujera, como consecuencia del desplazamiento de los continentes hacia latitudes más elevadas, se reduciría la provincialidad y se originarían extinciones al desaparecer las barreras climáticas que separan las biotas de provincias contiguas.

26.- Es la teoría que establece que la litosfera o corteza terrestre está dividida en placas móviles que se desplazan lateralmente. En virtud de los movimientos de las placas, unión y separación, la extensión y configuración de los océanos y continentes ha cambiado profundamente a lo largo del tiempo geológico. Para una ampliación del tema consulte entre otras obras:

a) LE PICHON, X., FRANCHETEAU, J. y BONNIN, J. (1973). *Plate tectonics*. Ed. Elsevier. Amsterdam.

b) TARLING, D. y TARLING, M. (1971). *Continental Drift: a study of the Earth's Moving Surface*. Garden City, New York. Doubleday & Co., Inc.

27.- Algunos autores sostienen que ésta provincia no es de origen climático sino que es debida a un régimen de hiposalinidad.

La colisión de los continentes por la misma causa, movimiento de las placas corticales, puede provocar extinciones dependientes de la diversidad en el ámbito marino; al fusionarse dos provincias de aguas someras, que anteriormente estaban separadas por barreras topográficas, sus biotas respectivas también lo harán y el número máximo de especies quedará sobrepasado en la única biota nueva que se forma. Este hecho puede provocar la extinción de la fracción endémica completa de una de las biotas. La causa primaria de dichas extinciones sería la reducción de la heterogeneidad espacial a nivel provincial, pero la causa próxima es en realidad la competencia, suplementada frecuentemente por un incremento de la mortalidad, debido a la introducción de nuevos depredadores, parásitos, etc., de la biota de una provincia en la otra.

Otra de las causas fundamentales de extinción en el dominio marino, asociada con los cambios del nivel del mar, es la reducción de las áreas habitables de las palataformas marinas, hecho que da lugar a la intensificación de la competencia y la consiguiente extinción de las comunidades que las habitan. En el dominio terrestre, el efecto sería la unión de los continentes que estaban separados por mares poco profundos y la mezcla de sus respectivas biotas, las cuales darían lugar a extinciones como consecuencia de la competencia y depredación que se desarrollarían. Pero los descensos del nivel del mar pueden, en ciertas ocasiones, aumentar la diversidad en el medio terrestre como un todo, al incrementarse el área emergida y la heterogeneidad del ambiente.

La variación total de las tasas de extinción observadas en el registro fósil a nivel de familia, dentro de un mismo phylum, puede atribuirse a cambios temporales en las tasas de cambio ambiental, pero las diferencias en las tasas de extinción de phyla distintos parece que se deben a la superioridad competitiva. Un ejemplo en parte utilizable, lo ofrecen los mamíferos en relación con los bivalvos. En principio, se ha sugerido que la competencia es la responsable principal de las diferencias de las tasas de extinción: los grupos con una tasa de renovación elevada son aquellos en los que las especies compiten más vigorosamente entre sí. Esta correlación resulta aceptable puesto que las presiones de competencia, en momentos en que existen otras tensiones,

pueden ser decisivas. En realidad esta consideración puede extenderse al caso general de especies cuyas poblaciones se encuentran bajo una fuerte presión ecológica, cualquiera que sea la causa de la misma, y como consecuencia resultan especialmente vulnerables a la extinción. Estas especies tienen frecuentemente formas de vida más activa y vigorosa, muestran elevadas tasas metabólicas y requieren mayor cantidad de energía.

Las tasas de extinción de las especies son superiores a las de los géneros y familias, pero es difícil inferirlas del registro fósil. La especie promedio de mamífero terrestre tiene una duración de unos 50.000 años, mientras que en invertebrados marinos el promedio oscila alrededor de un millón de años. Cabría imaginar que pudiera haber especies que duraran aún más, adquiriendo las adaptaciones adecuadas a los nuevos ambientes que han de ir apareciendo. Pero la realidad es que la evolución no es previsor y que actúa continuamente pero para hacer más óptima la adaptación a las presiones de selección que compiten. Las tasas elevadas de extinción constituyen, en parte, una medida del éxito de la evolución para alcanzar un elevado grado de adaptación y de efectividad de las fuerzas conservadoras y estabilizadoras responsables de la coadaptación del acervo genético. No puede pues resultar extraño que muchas especies en las que los fenómenos de competición y depredación alcanzan valores mínimos —lo que implica un alto nivel de especialización— sean incapaces de hacer frente al reto que supone el establecimiento de un nuevo ambiente y, en consecuencia, muestren una gran propensión a la extinción.

LOS RITMOS DE CAMBIO EN EL FANEROZOICO

Acabamos de hacer unas consideraciones generales sobre los procesos de diversidad y extinción y sobre los factores reguladores encargados de mantener el equilibrio de la biosfera en un medio ambiente continuamente cambiante. La dinámica compleja del proceso extinción-diversificación, cuyo mecanismo en gran parte nos es desconocido, ha dejado evidencias claras en el registro fósil. Pero las características de esas evidencias no han sido las mismas a lo largo de los tiempos geológicos.

Si se sigue el registro de la época Fanerozoica se va haciendo cada vez más patente la variación morfológica y taxonómica de los organismos, los cambios temporales de los regímenes ambientales, las tendencias que han seguido los cambios estructurales de los ecosistemas, etc. A partir de esta información se pueden estimar los niveles de diversidad de las distintas categorías taxonómicas en un tiempo dado cualquiera.

La figura 1, muestra el registro de diversidad taxonómica de los invertebrados marinos provistos de esqueleto durante la época Fanerozoica. Los phyla o grupos estructurales básicos, no muestran demasiados cambios, pero las categorías inmediatamente inferiores, clases y órdenes, crecieron rápidamente durante el Cámbrico-Ordovícico, alcanzaron cierta estabilidad en el Paleozoico medio y descendieron después hasta llegar a un mínimo hacia el final de la era, hace unos 225 millones de años. A partir de ese mínimo, las cla-

ses se mantuvieron a nivel casi constante y se puede afirmar que en la actualidad permanecen aproximadamente al mismo nivel que en el Paleozoico superior. Los órdenes, a partir de este último, han aumentado ligeramente. A nivel de familia se puede seguir igualmente el ritmo de apariciones y desapariciones de los mismos grupos, pero en este caso, la gráfica de la diversidad de las familias, a partir del mínimo registrado en el Paleozoico superior, vuelve a ascender rápidamente a través del Fanerozoico llegando a sobrepasar en el presente los niveles últimos más altos registrados en el Cenozoico. Presumiblemente los géneros y las especies han estado representadas por niveles más altos de diversidad en el Cenozoico que en el Paleozoico, y en los mares actuales se sigue comprobando este incremento.

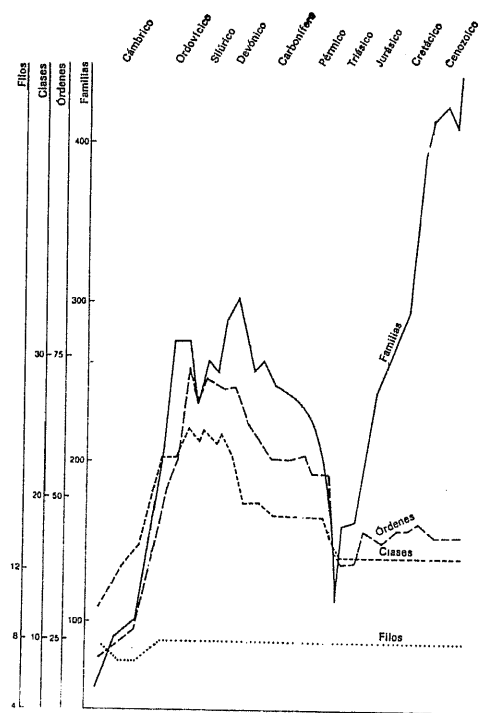


Figura 1.- Diversidad de taxa de categorías superiores durante el Fanerozoico (VALENTINE, 1969)

En el gráfico de la figura 2 se destaca cierto número de olas de extinción seguidas, generalmente, por olas de diversificación. La ola de extinción del Cámbrico fue acompañada de una elevada tasa de diversificación que se ha identificado con la radiación de los primeros organismos provistos de esqueleto. Resulta evidente, que un exceso de extinción respecto a la diversificación disminuye el nivel de diversidad, mientras que el proceso contrario lo aumenta. La importante ola de extinción del Pérmico superior no fue acompañada ni seguida por otra de diversificación significativa, por lo que se originó la mayor crisis faunística conocida.

Los modelos de apariciones y desapariciones que revela el registro fósil, han sido interpretados por diversos autores y han llegado a resultados coincidentes. Sin embargo, como el registro es bastante incompleto e irregular, hemos de pensar que los fósiles que se han conservado no reflejan realmente la diversidad que el taxon debió alcanzar en la época en que vivió ni aún siquiera en el caso de los animales provistos de esqueleto. En cambio, la mayoría de las extinciones probablemente son reales, ya que debido a la "ley" de irreversibilidad los linajes que desaparecen no vuelven a aparecer. Además, muchas de las extinciones reales han debido producirse con cierto retraso respecto a los últimos registros. Por otra parte, las primeras apariciones de un taxon tienen que presentar cierto retraso en relación al momento de su radiación y diversificación puesto que tiene que mediar el tiempo suficiente para que llegue a ser abundante y deje registro. De todas formas, los modelos generales de diversidad y extinción parecen ser bastante fiables aunque el registro sea irregular e imperfecto.

Los cambios morfológicos y taxonómicos de diversidad siempre están provocados por variaciones medioambientales. El motor de cambio inmediato parece haber sido el movimiento de los continentes, es decir, la tectónica de placas. KURTEN (1969) sugiere que la diversidad de los reptiles en el Mesozoico y la de los mamíferos en el Cenozoico, es debida en parte a diferentes modelos de distribución de los continentes en las dos eras. Según la teoría de la tectónica de placas, la gran

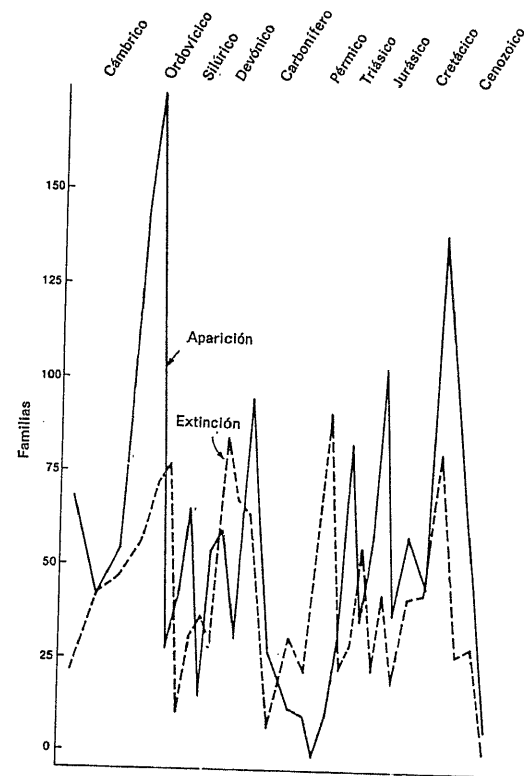


Figura 2.- Apariciones y extinciones de Familias bien esqueletonizadas del bentos marino durante el Fanerozoico (VALENTINE, 1969)

diversidad geográfica y el aislamiento de los continentes en el Cenozoico fueron los responsables de la elevada diversidad de los mamíferos a nivel de orden.

Los principales cambios ambientales que tuvieron lugar en el Paleozoico superior, se cree que fueron debidos al acoplamiento gradual de las masas continentales que dieron lugar a la formación de la Pangea²⁸. Como consecuencia debió disminuir mucho el número

28.- Supercontinente único que se formó a finales del Paleozoico por la unión de todos los continentes preexistentes.

máximo de especies. La provincialidad se redujo considerablemente: de cinco provincias que existían en el Pérmico se descendió a dos e incluso a una en el Triásico. Esta escala de reducción justifica la extinción de más del 50 por ciento de los taxos; el porcentaje exacto dependería del grado de endemismo. Por otra parte, el incremento de la masa continental aumentaría la "continentalidad", es decir, el grado de perturbación de las condiciones atmosféricas y oceánicas, creando más fluctuaciones ambientales, mayores diferencias estacionales en las temperaturas y, en último término, intensificando las fluctuaciones de los recursos tróficos, factores todos que provocarían reducciones adicionales en el número máximo de especies. Las formas más especializadas debían presentar ciertas desventajas y dar lugar a una proporción extraordinariamente alta de linajes extinguidos. En la etapa final de la unión de los continentes para constituir la Pangea, tuvo lugar una importante regresión marina que fue acompañada de la destrucción de numerosos habitats y, como consecuencia de la reducción de la superficie de las plataformas marinas, se debieron incrementar también los fenómenos de competición y depredación con la siguiente disminución del número máximo de especies.

Debido a todas estas causas, que resultan de los cambios en el cuadro ambiental, que a su vez está asociado y en cierto modo condicionado a una configuración concreta y particular de los continentes, se debió producir la extinción de un enorme número de linajes. Las causas próximas de la extinción tienen que haber variado mucho según los grupos de organismos. La presión que supone la competencia y la predación por parte de los linajes introducidos o de linajes mejor preadaptados a las nuevas condiciones ecológicas, así como la destrucción de los habitats, o la alteración de los recursos tróficos, debieron incidir de forma muy distinta en los diversos taxa provocando extinciones simultáneas y coincidentes de ciertos grupos y dejando indemnes a otros. Estos resultados sorprendentes y al mismo tiempo "misteriosos" del proceso de extinción, constituyen uno de los problemas más oscuros y más difíciles que tiene planteados la Paleontología.

Mientras que se conservara estable la configuración de la Pangea, la diversidad de los organismos marinos se debió mantener baja. Durante el Triásico medio, y posteriormente, una transgresión marina se extendió sobre grandes áreas de los continentes, lo que fue facilitado por el alto grado de arrasamiento que éstos habían sufrido, aumentando así el bioespacio en el que se podrían instalar nuevas especies. La diversidad se incrementó, como se refleja en el registro fósil, aunque este aumento pudo ser debido, en parte, a que el registro dejado por los mares someros o de plataforma es más rico.

Durante el Jurásico y el Cretácico la Pangea se fragmentó en cierto número de continentes que fueron dispersándose progresivamente. La consecuencia de esta ruptura fue un aumento considerable de la diversidad debido a la existencia de poblaciones alopátricas al irse creando barreras oceánicas que favorecieron el aislamiento y los fenómenos de cladogénesis. Al continuar los continentes su movimiento de traslación hacia latitudes más altas, adoptaron una configuración que dio lugar a fuertes gradientes térmicos, lo que permitió la formación de provincias biogeográficas latitudinales y como consecuencia el aumento de los endemismos. Además, la estabilidad media se incrementó al fragmentarse el supercontinente en masas más pequeñas, con lo que aumentó aún más el número de taxa. Todas estas adiciones dieron lugar al gran aumento de la diversidad al final del Mesozoico superior, como se refleja en el registro fósil.

Como acabamos de ver las relaciones constantemente cambiantes continente-océano influyeron sobre el clima, la circulación oceánica, la provincialidad, la dispersión de los organismos, etc., y en último término, parece ser que fueron los modelos tectónicos del Fanerozoico los reguladores de la diversidad faunística a escala del planeta. Según esta hipótesis la progresión en la diversidad global se correlaciona con la de fragmentación continental y la regresión de la diversidad con el grado de acoplamiento de los continentes.

No es tarea fácil la reconstrucción de la posición de los antiguos continentes y la determinación de los tiempos de importantes cambios en la relación continente-océano. A pesar de las dificultades inherentes

a ambas cosas, los datos y análisis de que se dispone permiten afirmar que existe una notable correspondencia entre cambios biológicos importantes y grandes acontecimientos tectónicos. La correlación evidentemente no es perfecta. Los cambios en las biotas marinas del Ordovícico superior y Carbonífero medio y los de las biotas terrestres del Carbonífero medio y Jurásico superior, no están asociados a episodios tectónicos conocidos. Por el contrario, la apertura del Mediterráneo occidental e Tethys, no se corresponde con ningún cambio biótico marino o terrestre; la unión de Arabia con Eurasia parece que tampoco está relacionada con cambios en los organismos marinos, aunque empiezan a descubrirse algunos indicios paleobiogeográficos de este acontecimiento. No obstante, las evidencias aportadas por numerosos trabajos recientes apoyan la hipótesis que los cambios en las configuraciones de los continentes y océanos es decisiva en la historia de la vida.

Cabe esperar que los organismos reaccionen ante acontecimientos como la apertura o cierre de un océano. Tales hechos repercutirán en la circulación marina, en la facilidad de dispersión de los organismos, además de tener otras incidencias ecológicas. El efecto biológico de la expansión de un océano no debe causar inmediatamente cambios en las biotas marinas, pero podría iniciar cambios más o menos profundos en las terrestres a medida que se iba acentuando el aislamiento de las mismas al separarse los márgenes continentales. En cambio, el cierre de un océano puede repercutir primeramente en las biotas marinas y hacia el final del episodio en las continentales. De las consideraciones que acabamos de hacer se deduce que hay un tiempo de respuesta biológica a la relación continente-océano.

Para verificar la validez de esta hipótesis causal es necesario una predicción de cambio en la diversidad en relación con el cambio en la estabilidad ambiental. Por el momento los "pronosticadores" cuantitativos más comunes de la diversidad están basados en la relación especie-área. Es bien sabido que las islas más grandes tienen mayor número de taxa diferentes que las islas pequeñas. Esta relación se

expresa por la ecuación:

$$S = CA^z$$

S, es el número de especies; C, una constante de eficacia biológica que depende del taxon analizado, de las particularidades de la región biogeográfica y de la densidad de la población; A, es el área de la isla; y z, un parámetro cuyo valor teórico es de 0,263 y generalmente oscila entre 0,20 y 0,35.

El área de la isla no influye en si misma en la diversidad de las especies pero si parece que es la que mejor predice el habitat físico, el cual influye mucho más directamente en el proceso de diversificación. La constante de eficacia biológica C, varía ampliamente por los factores de que depende. Hay que tener en cuenta, además, que la "calidad del medio ambiente" no es la misma para todos los organismos. En razón a todo esto, el valor de C será más bajo en las regiones de fluctuaciones ambientales impredecibles y más alto en los regímenes con factores físicos y biológicos más constantes.

La aplicación de la ecuación a ciertos taxa de las islas de la región neártica ha dado buenos resultados y se ha revelado como una buena predicción de la diversidad a nivel genérico e incluso de familia. La cuestión importante es ver si la ecuación es aplicable también a las áreas continentales. En algunos casos examinados se ha llegado a la conclusión de que es válida, pero en otros los resultados en las experiencias difieren de los predichos por la ecuación. El hecho importante a tener en cuenta es que la diversidad no aumenta aritméticamente con el incremento del área sino exponencialmente.

Los efectos de la extensión del área sobre la diversidad son enormemente significativos. Consideremos un caso hipotético para analizar los resultados teóricos de la ruptura de un continente (fig. 3). Supongamos que el número de especies del continente original es igual al valor predicho, $S_1 = CA_1^z$, y supongamos también que las especies están uniformemente distribuidas por todo el área continental, o sea, que hay un gran cosmopolismo. Si el continente se divide en tres

fragmentos de igual área A_2 y C es el mismo en cada continente, antes y después de la fragmentación, el cambio en el número total de especies en uno cualquiera de los tres nuevos continentes es igual a:

$$\frac{S_2}{S_1} = \left(\frac{A_2}{A_1}\right)^z = \left(\frac{1}{3}\right)^{0,26} = 0,75$$

Así pues, cada continente resultante de la fragmentación puede contener como máximo el 75 por ciento de las especies del continente original. Pero los continentes nuevos, al principio de la separación, tendrán demasiadas especies a causa del cosmopolitismo que hemos supuesto y por consiguiente tendrá que extinguirse el 25 por ciento de las especies del continente original. Es seguro que el aislamiento creciente de los continentes nuevos originará un aumento de la diversidad global mientras se mantenga el modelo continental.

Examinemos ahora el caso contrario; el acoplamiento de los tres continentes en uno solo (fig. 4). Supongamos que los tres tienen igual área A_1 , cada uno el número de especies predichas S_1 y además una asociación de especies endémicas. Si los tres continentes se unen para formar un supercontinente de área A_2 y C es el mismo en todos los continentes, antes y después de la unión, el efecto de este triple aumento en el área, deberá dar un cambio en el número total de especies igual a:

$$\frac{S_2}{S_1} = \left(\frac{A_2}{A_1}\right)^z = (3)^{0,26} = 1,33$$

Sobre el nuevo continente habrá 1,33, o sea el 45 por ciento del número de especies existentes en cualquiera de los continentes previamente separados. A causa de la suposición de que todas las especies eran endémicas, el nuevo continente contendrá al principio triple número de especies que cada continente original; una extinción del 55 por ciento deberá producirse para que así contenga el número máximo de especies.

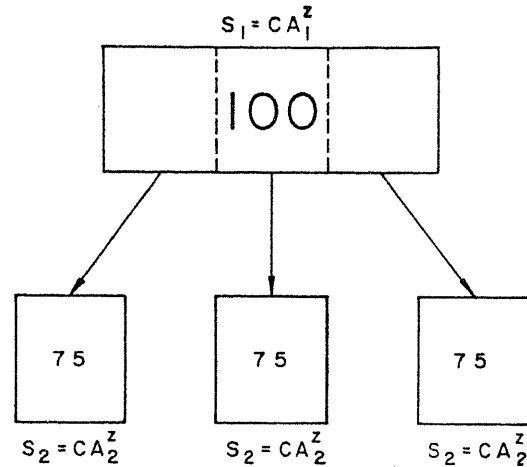


Figura 3.- Ejemplo hipotético del efecto biológico de la fragmentación de un continente en tres. Se ha supuesto que el continente imaginario tenía 100 especies. Ver comentario en el texto. (Tomado de FLESSA e IMBRIE, 1973).

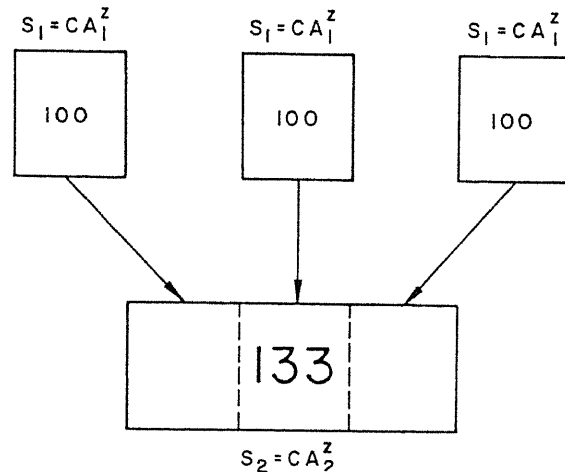


Figura 4.- Ejemplo hipotético del efecto biológico del acoplamiento de tres continentes en uno. Se ha supuesto que cada uno de los continentes contiene 100 especies. Ver comentario en el texto. (Tomado de FLESSA e IMBRIE, 1973)

Hemos partido en este análisis especulativo de supuestos completamente irreales: nunca se da en la naturaleza una distribución totalmente uniforme ni un endemismo absoluto. La aplicación de la ecuación en la mayoría de los casos supone una excesiva simplificación del proceso de diversificación por lo que los resultados tienen más bien un valor orientativo por el momento.

* * * * *

Con el resurgimiento de la movilidad, continental más concretamente con la tectónica de placas, tenemos ahora un medio de reconstruir a grandes rasgos, muchos cambios importantes del marco ambiental del pasado y resulta posible comparar las grandes características de las secuencias bióticas y ambientales. En el caso de los acontecimientos del Permo-Triásico y de épocas posteriores, una comparación de este tipo sugiere que las principales extinciones y diversificaciones representan ajustes evolutivos de las comunidades de organismos a las configuraciones cambiantes del ambiente. Los descensos del nivel del mar y la restricción subsiguiente de los mares epicontinentales²⁹ responden, en parte, del exiguo registro del Pérmico superior y Trias inferior y son también los causantes de las grandes extinciones de la época, por lo que se pueden correlacionar ambos acontecimientos. La posterior división del bioespacio en provincias incrementó considerablemente la diversidad, pero restringió además la extensión de muchas especies y, por lo tanto, la posibilidad de fosilizar. A pesar de todo, el registro fósil indica, como ya hemos dicho varias veces, un incremento de la diversidad marina que alcanzó sus cotas máximas en el Mesozoico superior y Cenozoico.

Las consideraciones anteriormente expuestas las podríamos resumir de la siguiente forma: un análisis global de los tiempos fanerozoicos permite distinguir dos grandes fases en la historia de la vida. La primera comenzó con la aparición, durante el Precámbrico superior, de los

29.- Mares cuya profundidad no sobrepasa los 200 m. y en los que la energía superficial de olas y tormentas puede alcanzar el fondo; en ellos se acusan considerablemente los cambios de nivel dando lugar a transgresiones y regresiones. Un ejemplo muy ilustrativo es el Mar del Norte.

metazoos y su ulterior diversificación Cámbrico-Ordovícica y terminó con la gran reducción de la diversidad en el Paleozoico superior. Se ha interpretado este gran lapso de tiempo como una época de pocos continentes, escasas provincias biogeográficas y baja zonación climática. Los primeros metazoos, que serían también los primeros celomados y otras formas generalizadas, eran comedores de detritus; la diversidad parece ser que fue muy escasa. Probablemente se trató de una época de enorme inestabilidad en los recursos alimenticios debido a la unión de los continentes o a otra configuración continental especial. Apenas si se tienen datos sobre la paleogeografía del Precámbrico superior y del Cámbrico. Es posible que la aparición del celoma estuviera relacionada con la existencia de regímenes tróficos inestables y que fuera un medio para incrementar las ventajas de las faunas que se alimentaban de los detritus del sedimento.

El aumento de la diversidad que se produjo durante el Paleozoico medio puede atribuirse al aumento del número de provincias y a la estabilidad creciente de los recursos tróficos, circunstancias que favorecieron, sin duda alguna, la especialización; ambos fenómenos pueden correlacionarse con la separación de las masas continentales. El registro de esta época es abundante en sedimentívoros y depredadores. Esta larga etapa terminó con la formación de la Pangea que va a ser el punto de partida de la segunda fase de la historia del Fanerozoico.

La ruptura de la Pangea comenzó inmediatamente después de la gran crisis Permo-Triásica y aún continúa en la actualidad. Es una época de muchos continentes, de grandes gradientes térmicos latitudinales y de una elevada provincialidad. La diversidad alcanzó cotas muy altas, especialmente en los niveles taxonómicos más bajos; familias, géneros y especies.

En las dos fases históricas que estamos considerando se originaron episodios de diversificación y extinción que alcanzaron amplitudes e intensidades excepcionalmente grandes. Muchas de las extinciones se hallan bien correlacionadas con acontecimientos clave de la tectónica de placas, como la colisión de los continentes y ciertos episodios de transgresiones y regresiones marinas. Pero el efecto de los cambios

ambientales, como hemos dicho anteriormente, varía según las categorías taxonómicas. La diversificación durante el Fanerozoico inferior, a partir de linajes ancestrales generalizados, se produjo en un bioespacio relativamente vacío. La formación de gran número de tipos estructurales distintos, y las variantes procedentes de los mismos, se llevó a cabo con relativa velocidad. El número de taxa superiores, clases y órdenes, superó con mucho el existente en la actualidad, pero probablemente no incluirían muchas especies. Cuando se produjeron olas de extinción, la desaparición de clases y órdenes debió ser relativamente elevada. Esta probabilidad se vería incrementada aún más si los taxa estaban todavía poco preadaptados a los nuevos regímenes ambientales.

Cuando se produjera una nueva diversificación, el bioespacio vacío sería ocupado por los descendientes, convenientemente modificados, de los linajes supervivientes. A partir de un grupo ancestral generalizado no se origina nunca una clase o un orden nuevo para sustituir al perdido. Los linajes evolucionados corresponden a una categoría taxonómica inferior a la de los linajes extinguidos, puesto que constituyen simplemente variaciones de taxa inferiores preexistentes. De esta forma, al irse sucediendo las olas de extinción, el número de taxa de orden superior tendía a disminuir en relación con el de taxa de orden inferior que evolucionaba para ocupar los bioespacios que habían quedado vacíos. Aunque en la actualidad el número de especies existentes en los océanos es probablemente superior al que ha existido en cualquier época —alrededor de ocho o diez veces mayor— el número de clases y órdenes es inferior al que existió hace 400 o 500 millones de años.

Algunas estructuras funcionales han surgido repetidas veces en cierta variedad de taxa de orden superior. Un buen ejemplo lo constituyen los animales epibentónicos³⁰, que se alimentan de partículas en suspensión aunque los dispositivos de captación del alimento hayan variado de unos taxa a otros. El plan estructural de

30.- Ver nota 25.

muchos de los phyla y clases ha evolucionado para explorar otros tipos de vida totalmente distintos aparte de seguir alimentándose de partículas en suspensión. Pero aunque éstos empleen métodos completamente distintos para captar el alimento, su convergencia funcional es enormemente llamativa. Varios linajes de estos phyla han evolucionado según vías oportunistas, radiando una y otra vez en los bioespacios recién abiertos, a fin de adquirir una gran diversidad de adaptaciones nuevas, como los filtradores o sedimentívoros sésiles.

La gran variedad de formas de adaptación, combinada con el número creciente de especies, en la mayoría de los phyla, clases y órdenes, hace que los taxa de orden superior sean cada vez más inmunes a la extinción. Si se comparan extinciones igualmente drásticas, se observa que en los últimos periodos han desaparecido menos taxa de orden superior. La última extinción de una clase marina, dotada de esqueleto, tuvo lugar hace 225 millones de años y la de un orden hace unos 65 m.a.

CONSIDERACIONES FINALES

A lo largo de esta exposición, que ha resultado demasiado larga y prolija a causa de mis limitaciones, he tratado de dar una visión del hecho que considero fundamental en la historia de la vida, la diversificación de los organismos a lo largo del tiempo y su corolario, la extinción.

Insistentemente he hecho alusión al registro fósil, donde se encuentran las evidencias más claras del grandioso despliegue de la vida en el pasado geológico. Es verdad que el registro fósil suministra al paleontólogo las principales pruebas y testimonios de los fenómenos y procesos que han tenido lugar en el tiempo en relación con la vida, pero no es menos cierto que el registro, como fuente de información bibliográfica, es también el resultado del trabajo y del estudio del paleontólogo, que en su afán por desentrañar los misterios de la vida en tiempos pretéritos, pasa gran parte de su tiempo en el campo, observando y muestreando las secuencias de rocas estratificadas, con la finalidad de encontrar hechos —los fósiles— que le sirvan de argumento y prueba de sus teorías. Una vez más, y en este contexto tan particular, tiene sentido los versos del poeta: “caminante no hay camino, se hace camino al andar.”

Hemos visto que son los cambios ambientales los que desencadenan el proceso de diversidad-extinción, que es el efecto principal del con-

trol del equilibrio de la biosfera. También hemos comprobado que los cambios ambientales son una consecuencia de la configuración de los continentes que hace variar continuamente la relación continente-oceano. En una hipótesis ambientalista, sin duda, la distribución de los continentes es la clave de la historia de la diversidad: cuando los continentes están fragmentados y ampliamente separados, la diversidad crece a escala mundial; cuando, por el contrario, los continentes se reúnen la diversidad disminuye, llegando a producir incluso grandes crisis faunísticas. En este esquema movilista, la curva de la diversidad taxonómica es, casi una representación concreta de las posiciones de los continentes en los distintos períodos de la historia de la tierra. Los picos de máxima diversidad coinciden con épocas de separación de las masas continentales y los de máxima extinción con los de reunión de las mismas. La tectónica de placas ha suministrado a la Paleontología el cuadro ambiental necesario para hacer más inteligibles y coherentes los fenómenos evolutivos en general y de manera especial los paleobiogeográficos, tan íntimamente relacionados con las variaciones climáticas.

En un contexto estabilista, de una litosfera estable, no móvil, donde los continentes hubieran permanecido en las mismas posiciones mutuas, las semejanzas entre faunas y floras terrestres, que actualmente se encuentran separadas por centenares y millares de kilómetros, se explicaban por la existencia de "puentes intercontinentales" que fueron utilizados por los organismos para su expansión y dispersión y después quedaron hundidos bajo las aguas oceánicas. Esta interpretación, aceptada corrientemente por los biólogos y geólogos del siglo XIX para explicar las similitudes intercontinentales de faunas y floras, fue negada a principios del presente siglo cuando WEGENER habló por primera vez de movilidad continental en su teoría de "la deriva continental".

Evidencias geofísicas y provenientes de distintos campos de las Ciencias de la Tierra, entre ellas de la Paleontología, llegaron a hacer totalmente insostenible la idea de los puentes intercontinentales para explicar la distribución geográfica de los organismos en tiempos geo-

lógicos pasados, así como las semejanzas de los climas, importante factor de control de la vegetación.

La tectónica de placas o tectónica global, formulada en la década de los sesenta y que tuvo sus antecedentes en la teoría de la deriva continental de principios de siglo, ha significado, dentro del campo de las Ciencias de la Tierra, una verdadera revolución científica en el sentido de KHUN (1970), al haberse sustituido el viejo paradigma de la estabilidad continental por el nuevo de la movilidad de las placas litosféricas. El nuevo contexto de una litosfera en continuo cambio, ha obligado a nuevos planteamientos de muchos fenómenos naturales, entre ellos los relativos a la dinámica del proceso evolutivo que ya no se concibe fuera de un marco ecológico cambiante.

Cambios en el pensamiento científico, de transcendencia comparable, ocurrieron en el siglo pasado. Recordemos la larga controversia entre "catastrofistas" y "uniformitaristas" que terminó con el triunfo de estos últimos a raíz de la publicación de la obra de LYELL, "Principles of Geology". La universal acogida que tuvo el principio del uniformitarismo fue la razón del gran desarrollo de la Geología en el siglo pasado y también y en gran medida, tuvo una decisiva influencia en la aceptación, por parte de la comunidad científica, del paradigma de la evolución orgánica. Este fue el hito histórico que hizo cambiar la filosofía y la actitud de biólogos y paleontólogos a partir de mediados del siglo XIX, cuando se publicó y difundió la obra, "On the origin of species".

La hipótesis de la tectónica de placas, como la de la evolución orgánica, se han revelado enormemente unificadoras. Actualmente ya no se puede estudiar el fenómeno evolutivo sin tener en cuenta el cambio ambiental, como tampoco se pueden explicar ciertos fenómenos geológicos prescindiendo de los organismos. Por todo ello, cada día se hace más necesaria la integración de los conocimientos de los distintos campos del saber en la interpretación y solución de problemas científicos concretos. Pero la diversidad de conocimientos y de metodologías ha llegado a ser tan grande, que ya no es posible realizar una labor científica puramente individual. Por ello, y concretamente en el campo de

la Paleontología, es aconsejable, yo diría más, obligado, el trabajo en equipo de especialistas de las distintas ramas de las Ciencias Biológicas y Geológicas. Solamente una colaboración interdisciplinar y bien dirigida asegurará el éxito de la investigación paleontológica y ayudará a mejorar el conocimiento de la vida en el pasado.

Y así, de esta forma, la Paleontología contribuirá a desvelar aún más la Historia de la Tierra, como ya se preceptúa en el Génesis... "y el hombre dominará la Tierra..."

BIBLIOGRAFIA

CUVIER, G. (1825). *Discours sur les révolutions de la surface du Globe*. Paris. Reproduccion facsimil por Culture et Civilisation. Bruselas (1969).

DARWIN, C (1859). *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London (Ed. en cast. *El origen de las especies*. E.S.A.F. Madrid, 1968).

DOBZHANSKY, T., AYALA, F.Y., STEBBINS, G.L. and VALENTINE, J.W. (1980). *Evolution*. Freeman and Co., San Francisco (Ed. en cast. *Evolución*. Omega. Barcelona).

EICHER, D.L. (1976). *Geologic time*. The Prentice-Hall Foundations of Earth Sc. series, Englewood Cliffs, New Jersey.

ELDREDGE, N. y GOULD, S.J. (1972). Punctuated equilibrio: an alternative to phyletic gradualism, In Schopf (Ed.). *Models in Paleobiology*. Freeman and Co. San Francisco.

FLESSA, K.W. and IMBRIE, J. (1973). Evolutionary pulsations: Evidence from Phanerozoic Diversity Patterns. In Tarlin, D.H. y Runcorn, S.K. *Implications of continental Drift to the Earth Sciences*. Ac. Press London y New York.

GOULD, S.J. (1977). Eternal metaphors of paleontology. In Hallam (Ed.) *Patterns of evolution as illustrated by the fossil record*. Elsevier. Amsterdam.

HALLAM, A. (1976). *De la deriva de los continentes a la tectónica de placas*. Ed. Labor, 208, Barcelona.

HUTTON, J. (1795). *Theory of the Earth with proofs and illustrations*. vol. 1 y 2, Edimburg .

HUXLEY, (1958). *Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades*. Uppsala Univ.

- KUHN, T.S. (1970). The structure of scientific revolutions. In: *International encyclopedia of Unified science*. II, 2, Univ. Chicago Press.
- KURTEN, (1969). Continental drift and evolution. *Sc. American*, 220, 3.
- LEE McALESTER, A.(1970). Animal extinctions oxigen consumption and atmospheric history. *Journal of Paleontology*, vol. 44-3, London.
- LYELL, C. (1830-1832). *Principles of Geology*, 3 vols. John Murray. London.
- MAYR, E. (1963). *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press. (Ed. en cast. *Especies animales y evolución*. Ariel, Univ. Chile. Barcelona, 1968).
- MONOD, J. (1970). *Le hasard et la nécessité*. Seuil. Paris (Ed. en cast. *El azar y la necesidad*. Barral. Barcelona, 1971).
- NEWELL, N.D. (1963). Crises in the history of life. *Sc. American*, 867, 2.
- RAUP, D.M. (1977). Stochastic models in evolutionary paleontology. In Hallam (Ed.) *Patterns of Evolution, as illustrated by the fossil record*. Elsevier, Amsterdam.
- RAUP, D.M. (1978). Approaches to the extinction problem. *Journal of Paleontology*, vol. 52-3, London.
- RAUP, D.M. and STANLEY, S.M. (1971). *Principles of Paleontology*. Freeman and Co. San Francisco (Ed. en cast. *Principios de Paleontología*. Ariel, Barcelona, 1978).
- RUSSEL, D.A. (1982). Extinciones en masa del Mesozoico tardío. *Investigación y Ciencia*. Marzo, 1982.
- RUTTEN, M.G. (1968). *Aspectos geológicos del origen de la vida sobre la tierra*. Ed. Alhambra, Madrid.
- SIMPSON, G. (1950). *Rythme et modalités de L'évolution*. Ed. Albin Michel. Paris.
- SIMPSON, G. (1977). *El sentido de la evolución*. Eudeba. Buenos Aires.
- SMITH, C.U.M. (1977). *El problema de la vida*. Alianza editorial.
- STENO, N. (1667). *The earliest geological treatise*. Macmillan, London (1958 ed.).
- STANLEY, S.M. (1979). *Macroevolution. Pattern and Process*. Freeman and Co. San Francisco.
- TEMPLADO, J. (1974). *Historia de las Teorias evolucionistas*. Alhambra, Madrid.
- VALENTINE, J.W. (1969). Patterns of taxonomic and ecological structure. *Paleontology*, vol. 2, pp. 684-709.
- VALENTINE, J.W. (1972). Conceptual models of ecosystem evolution. In Schopf (Ed.) *Models in Paleobiology*. Freeman and Co. San Francisco.

VALENTINE, J.W. (1973). *Evolutionary paleoecology of the marine biosphere*. Prentice-Hall. Englewood Cliffs.

VALENTINE, J.W. (1973). Plates and provinciality a theoretical history of environmental discontinuities. In Hughes (Ed.) *Organisms and continents through time*. The Paleont. Assoc. London.

VALENTINE, J.W. (1977). General patterns of metazoan evolution. In Hallan (Ed.) *Patterns of evolution as illustrated by the fossil record*. Elsevier. Amsterdam.

VALENTINE, J.W. and MOORES, E.M. (1970). Plate-tectonic regulation of faunal diversity and sea level: a model. *Nature*, 228.