

PALEOBIOGEOGRAFÍA DE BIVALVOS MARINOS JURÁSICOS

*Conferencia pronunciada por la Dra. Susana E. Damborenea,
en la Academia Nacional de Ciencias de Buenos Aires,
en la sesión académica organizada
por el Instituto de Investigación y Desarrollo
el 5 de octubre de 2010*

Apertura y presentación del Académico Titular Fausto T. Gratton

Estimados oyentes, lamento que un viaje imprevisto nos prive hoy de escuchar las palabras de apertura del Dr. Alberto Riccardi que como geólogo y paleontólogo tiene mayor autoridad para presidir la reunión de hoy. Mi ciencia es la física, en particular la física del plasma, que tiene puntos de contacto con la geofísica pero principalmente con la geofísica espacial y no con los estudios de la evolución de la Tierra.

De modo que, a manera de introducción, me limito a poner a vuestra consideración tres breves referencias alusivas a la cuestión de hoy y luego leeré las notas del Dr. Riccardi sobre la trayectoria científica de la distinguida invitada.

En relación al tema de esta sesión académica es interesante recordar que uno de los primeros sabios de Occidente que se ocupó de los fósiles que aparecían en los Alpes y les dio una explicación racional fue el gran artista y científico Leonardo Da Vinci. El arquetipo ideal del Renacimiento, que unió ciencia y arte en una perfección suma. Según Leonardo las conchillas que aparecían depositadas en las rocas de las montañas eran restos de seres que habían vivido en el mar y que habían luego sido elevados a las alturas. Dejó muchos dibujos de las conchas y rocas que había observado.

Luego de varios siglos y pasando ya a nuestro continente, recordemos que Charles Darwin se ocupó de la conchillas fósiles encontradas durante su cruce de los Andes. También en sus *Geological Observations on the Volcanic Islands* de 1844, Darwin describe y presenta dibujos de muchas fósiles y conchillas marinas. Estas observaciones, junto con muchas otras, contribuyeron a inspirar en Darwin la gran concepción de la evolución, biológica y geológica, las cuales están ligadas. Como vemos, se trata de un tema clásico de la geología de gran importancia para entender la historia de nuestro planeta.

Mi tercera referencia es que el estudio de la evolución de la Tierra es tan fascinante que atrajo irresistiblemente a un gran físico del siglo XX, premio Nobel y científico eminente de la física cuántica, la

física nuclear y la cosmología del Big Bang. Se trata de George Gamov, quien dejó los temas que lo habían hecho célebre para ocuparse en la última década de su vida a la geofísica y en especial a la evolución geológica de gran escala del planeta.

Paso ahora a presentar a la oradora de hoy con las notas del Dr. Riccardi. Susana Ester Damborenea es Licenciada en Geología en la Universidad Nacional de La Plata, 1973, y Doctora en Ciencias Naturales en la Universidad Nacional de La Plata, 1983. Su tesis fue orientada por el Dr. Arturo J. Amos. Obtuvo luego un *Ph.D. in Geology* en el Department of Geology, University College of Swansea, University of Wales, Gran Bretaña, 1991, con una tesis dirigida por el Dr. Derek V. Ager.

La Dra. Damborenea es docente desde 1971 en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Fue Profesora de la Cátedra UNESCO de Estudios para el Desarrollo, Universidad de Valencia, 2007. Actualmente es Profesora Titular de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, en la Unidad Paleontología Invertebrados.

La Dra. Damborenea es investigadora del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina desde 1979. Actualmente es Investigadora Principal del CONICET, con lugar de trabajo en el Museo de Ciencias Naturales de La Plata. Sus líneas de investigación se desarrollan en la Paleontología de Invertebrados, los moluscos del Mesozoico sudamericano, especialmente del Jurásico de Argentina. Pertenece al Grupo de Investigación liderado por el Dr. Alberto C. Riccardi. Cuenta en su producción científica unos sesenta trabajos científicos publicados en medios con arbitraje del país y del exterior, numerosos resúmenes en actas de congresos y varias otras publicaciones.

El estudio sistemático básico de los bivalvos jurásicos argentinos fue realizado por la Dra. Damborenea a partir de un extenso trabajo de campo y colecciones personales (hoy depositadas en el Museo de Ciencias Naturales de La Plata), lo que ha permitido una revisión minuciosa de cada taxón y su distribución en el tiempo y el espacio, conocimientos éstos indispensables para su aplicación a diversos campos. Estos resultados fueron publicados como trabajos monográficos en medios de primer nivel internacional de amplísima difusión. El conocimiento así adquirido se ha aplicado a la bioestratigrafía, paleobiogeografía y paleoecología.

La Dra. Damborenea propuso un esquema bioestratigráfico totalmente nuevo para el Jurásico sudamericano, reconociendo unida-

des basadas sobre los bivalvos, biozonación que se complementa e integra con las obtenidas por otros investigadores sobre la base de otros grupos de invertebrados, y permite la aplicación a una gran variedad de ambientes. Su solidez y utilidad se ha demostrado con el tiempo, el esquema es hoy utilizado en diversas regiones del Hemisferio Sur (Chile, Perú, Nueva Zelanda, Antártida) para la resolución de problemas geológicos locales, e incluso ha permitido ajustar correlaciones a nivel global.

Los hallazgos relacionados con la paleobiogeografía son especialmente interesantes y novedosos. Ya en 1979 la Dra. Damborenea propuso la existencia de una vía de comunicación marina entre el Tethys occidental y el Pacífico oriental durante el Jurásico temprano, que posteriormente fuera denominada *Corredor Hispánico*. La apertura del Atlántico Norte por esta vía es hoy considerada como uno de los principales acontecimientos paleogeográficos ocurridos en ese momento, al inicio de la fragmentación del Gondwana. El progresivo conocimiento detallado de la distribución de las faunas de bivalvos en el Hemisferio Sur permitió la postulación de un biocorema austral de primer orden para la mayor parte del Jurásico, en oposición a las teorías paleobiogeográficas tradicionales.

Los resultados estratigráficos y paleoambientales han permitido la transferencia de conocimientos hacia el sector industrial interesado en la prospección y producción de hidrocarburos. La Dra. Damborenea participa en varios proyectos internacionales y ha trabajado en estrecha colaboración con investigadores de Chile, México, Canadá, Gran Bretaña y España.

La Dra. Damborenea ha sido Presidente de la Asociación Paleontológica Argentina (1999 y 2001). Directora de la Revista de la Asociación Geológica Argentina (1991-1996). Directora de *Ameghiniana* (2002-2005). Actualmente es miembro del Comité de Publicaciones de la Unión Internacional de Ciencias Geológicas.

Ha recibido el premio Germán Burmeister de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Argentina (2000) por sus contribuciones al campo de la paleobiogeografía.

Dra. Damborenea: tiene usted la palabra para pronunciar la conferencia *Paleobiogeografía de Bivalvos Marinos Jurásicos*

PALEOBIOGEOGRAFÍA DE BIVALVOS MARINOS JURÁSICOS

SUSANA E. DAMBORENEA

1- Introducción

Alfred Russel Wallace¹, considerado por muchos como el padre de la biogeografía, ya discernía la importancia del desarrollo de la historia de las biotas y de la Tierra en conjunto, mucho antes que se hablara de continentes en movimiento y tectónica de placas. En los últimos tiempos, el estudio de los cambios en la biodiversidad del planeta Tierra ha despertado interés a todo nivel, como parte de la conciencia de la fragilidad del sistema Tierra y la necesidad de entenderlo mejor para conservarlo funcionando. Los biólogos han comenzado a investigar las causas de los grandes cambios en la biodiversidad global que se están produciendo en este momento en la superficie de la Tierra. Pero son los paleontólogos, que poseen una perspectiva temporal mucho más amplia, quienes están continuamente observando y relevando los cambios de biodiversidad producidos en distintos momentos del pasado, y quienes tienen acceso directo a esa importantísima dimensión: el tiempo.

Al igual que la biogeografía, la paleobiogeografía² comprende distintos enfoques: descriptivo, causal y aplicado. Ejemplificaré este esquema mediante el conocimiento de un grupo importante de moluscos, los bivalvos, especialmente del Mesozoico de Argentina, y su aplicación a la resolución de problemas regionales y globales. La cuestión de escala es fundamental en la paleogeografía, y así he separado la presentación en una primera parte regional y una segunda parte

¹ Alfred Russel Wallace, "On the Law which has Regulated the Introduction of New Species", en *Annals and Magazine of Natural History*, 1855, Volume 16 (2nd Series), p. 184.

² Fabrizio Cecca, *Palaeobiogeography of Marine Fossil Invertebrates. Concepts and Methods*, London, Taylor & Francis, 2002, pp. 273.

global. Con relación al tiempo, nos vamos a referir al período Jurásico, que se extiende aproximadamente entre los 200 y 145 Ma.

Los moluscos bentónicos, y entre ellos especialmente los bivalvos, comúnmente considerados en biogeografía marina actual, poseen gran potencial para la realización de análisis paleobiogeográficos^{3, 4, 5, 6, 7, 8, 9}, debido a que presentan buena preservabilidad (relativamente buen registro paleontológico), gran abundancia en todos los ambientes marinos, alta diversidad y una amplia posibilidad de dispersión en el estadio larval. A pesar de su antigüedad, las faunas de bivalvos del Jurásico ya presentan una composición francamente moderna, son muy diferentes de las faunas Paleozoicas, e integran la Fauna Evolutiva Moderna en el sentido de Sepkoski¹⁰.

2- Escala regional: la Cuenca Neuquina

Aún a escala regional, los estudios paleobiogeográficos son complejos y es indispensable disponer de una muy buena base paleogeográfica. Nuestra área de estudio, ubicada en la región centro-oeste de Argentina, se conoce relativamente bien. Existen mapas paleogeográficos de la Cuenca Neuquina, con ubicación de la extensión paleoambientes piso por piso^{11, 12}. En el Jurásico esta región era

³ Itaru Hayami, "On the Jurassic pelecypod faunas in Japan", en *Journal of the Faculty of Sciences*, University of Tokyo, Section II. Geology, Mineralogy, Geography, Geophysics 13, Tokyo, 1961, pp. 243-343.

⁴ Anthony Hallam, "Jurassic bivalve biogeography", en *Paleobiology* 3(1), 1977, pp. 58-73.

⁵ Itaru Hayami, "Jurassic Marine Bivalve Faunas and Biogeography in Southeast Asia", en *Geology and Palaeontology of Southeast Asia* 25, 1984, pp. 229-237.

⁶ J. Alistair Crame, "Late Mesozoic bipolar bivalve faunas" en *Geological Magazine* 123(6), 1986, pp. 611-618.

⁷ J. Alistair Crame, "Late Mesozoic bivalve biogeography of Antarctica", en *Proceedings of the Sixth Gondwana Symposium* (Columbus, Ohio), 1987, pp. 93-102.

⁸ Itaru Hayami, "Geohistorical Background of Wallace's Line and Jurassic Marine Biogeography", en A. Taira y M. Tashiro (eds.): *Historical Biogeography and Plate Tectonic Evolution of Japan and Eastern Asia*, Tokyo, 1987, pp. 111-133.

⁹ J. Alistair Crame, "Bipolar molluscs and their evolutionary implications", en *Palaeontology Newsletters* 12, 1991, p. 9.

¹⁰ J. J. Sepkoski Jr., "A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record", en *Paleobiology* 7, 1981, pp. 36-53.

¹¹ Carlos Gulisano, "Paleogeographical evolution of west-central Argentina", en G. E. G. Westermann (ed.), *The Jurassic of the Circum-Pacific*, Cambridge University Press, 1992, pp. 150-151.

¹² Leonardo Legarreta y Miguel A. Uliana, "El Jurásico y Cretácico de la Cordillera Principal y la Cuenca Neuquina. 1, Facies sedimentarias", en Instituto de Geología y Recursos Minerales, *Anales* 29(16), Buenos Aires, 2000, pp. 399-432.

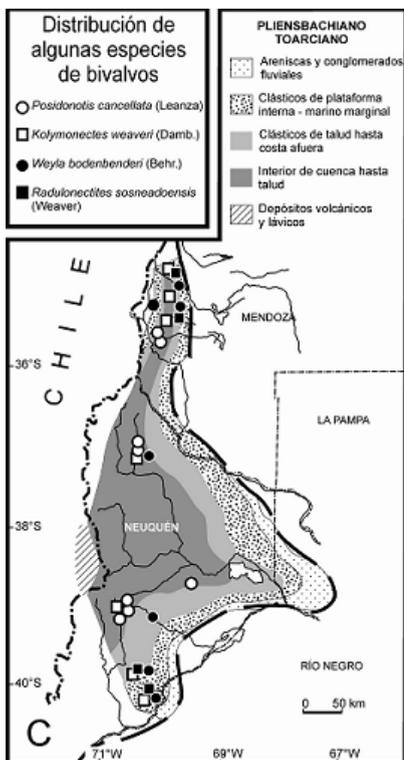


Figura 1. Un ejemplo de distribución de faunas en relación con el mapa paleogeográfico de cuenca neuquina. Se ubican los hallazgos de cuatro especies de pectinoideos del Pliensbachiano-Toarciario de cuenca neuquina sobre el mapa paleogeográfico correspondiente (paleogeografía modificada de Legarreta y Uliana, 2000).

parte del Océano Pacífico oriental. Para el Noriano (último piso del Triásico) ya existían probablemente dos conexiones entre el Pacífico y esas cuencas, mientras que en el Jurásico temprano se establecieron al menos tres¹³, la más austral (Curepto) dando origen a la cuenca o engolfamiento neuquino (Neuquén, Mendoza, San Juan y Chile), que tuvo continuidad de depósitos marinos desde fines del Triásico hasta mediados del Cretácico, y que a fines del Jurásico temprano se extendió temporariamente al sur hasta en centro de Chubut. Estamos en condiciones casi ideales para realizar estudio paleobiogeográficos¹⁴, ya que el espacio geográfico y paleoambiental (clave en la distribución de los bivalvos) se encuentra bien conocido, y también, gracias a la bioestratigrafía, especialmente de amonites, existe un excelente control temporal de los datos¹⁵.

Tenemos buena información piso por piso alrededor de un centenar de especies de bivalvos, la que no se puede resumir aquí. A modo de ejemplo, tomando la dis-

¹³ Jean Claude Vicente, "Dynamic paleogeography of the Jurassic Andean Basin: pattern of transgression and localisation of main straits through the magmatic arc", en *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 60(1), Buenos Aires, 2005, pp. 221-250.

¹⁴ Susana E. Damborenea, "Unidades paleobiogeográficas marinas jurásicas basadas sobre moluscos bivalvos: una visión desde el Hemisferio Sur", en *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 53, Buenos Aires, 2002 [2001], pp. 141-160.

¹⁵ Alberto C. Riccardi, "The marine Jurassic of Argentina: a biostratigraphic framework" en *Episodes* 31(3), 2008, pp. 326-335.

tribución de cuatro especies de pectinoideos (figura 1), es evidente la alta correspondencia entre la distribución y los ambientes de depositación.

A esta escala se puede investigar la existencia de gradientes latitudinales. Se encaró un análisis de la biodiversidad a lo largo de más de 20 grados de latitud (en la actualidad entre los 22 y los 45°)¹⁶. Los gradientes latitudinales de diversidad de bivalvos vivos son bien conocidos¹⁷, pero en realidad no son de interpretación sencilla, ya que están muy influenciados por cuestiones locales. En el caso de los bivalvos Jurásicos de los Andes, los análisis por cada piso indican que la diversidad total no mostraba un gradiente latitudinal claro¹⁸.

Sin embargo, si discriminamos los datos por superfamilias de bivalvos, obtenemos algunos resultados interesantes. Para ejemplificar, analizamos los bivalvos en un determinado momento del Jurásico y comparamos las faunas de Neuquén con las de Chubut¹⁹ (figura 2).

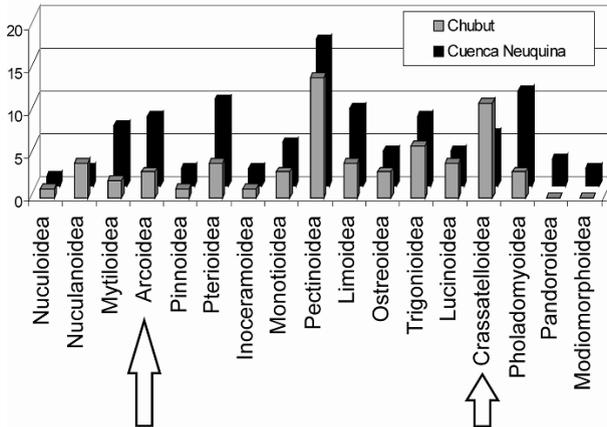


Figura 2. Número de especies del Pliensbachiano y Toarciense discriminadas por superfamilias, comparando la composición de las faunas de bivalvos de la cuenca neuquina propiamente dicha (provincias de Neuquén, Mendoza y San Juan) con las de la provincia de Chubut.

¹⁶ Susana E. Damborenea, “Palaeobiogeography of Early Jurassic bivalves along the southeastern Pacific margin”, en 13° Congreso Geológico Argentino y 3° Congreso de Exploración de Hidrocarburos, *Actas 5*, Buenos Aires, 1996, pp. 151-167.

¹⁷ Kaustuv Roy, David Jablonski y James W. Valentine, “Dissecting latitudinal diversity gradients: functional groups and clades of marine bivalves”, en *Proceedings of the Royal Society of London B* 267, Londres, 2000, pp. 293-299.

¹⁸ Op. cit. nota 16, figura 1.

¹⁹ Susana E. Damborenea, María Alejandra Pagani y S. Mariel Ferrari, “Paleogeografía del Jurásico temprano de Chubut: aportes de los moluscos”, en 4° Simposio Argentino del Jurásico, Bahía Blanca, 2010.

Hay algunos grupos muy diversos en ambas regiones, pero hay otros que difieren marcadamente en su diversidad relativa. Así, hay algunas superfamilias que son significativamente más diversas en Chubut (nuculanoideos y crassatelloideos, nos vamos a concentrar en estos últimos), mientras que otras (varias, nos vamos a concentrar en los arcoideos) son más diversas en Neuquén.

La distribución latitudinal de los bivalvos actuales²⁰, muestra que justamente esas dos superfamilias (Crassatelloidea y Arcoidea) están limitadas, los arcoideos a bajas latitudes, y los crassatelloideos a altas latitudes. Esto coincide con lo observado para el Jurásico temprano de Neuquén y Chubut, por lo que es muy probable que estas diferencias puedan adjudicarse a la paleolatitud, aún considerando que el Jurásico fue un período caracterizado en general por gradientes térmicos menores a los actuales²¹.

3-Escala global

3.1- Paleobiogeografía descriptiva: patrones de distribución global y reconocimiento de biocoremas

Igual que al nivel regional, al nivel global tenemos que considerar el marco paleogeográfico. A principios del Jurásico prácticamente todas las masas continentales estaban reunidas en un único supercontinente, la Pangea. Existía un único gran océano, el Paleo-Pacífico o Panthalasa, y en bajas latitudes un amplio mar relativamente somero, el Tethys, estaba conectado con el Pacífico occidental, y bañaba la mayoría de lo que es ahora Europa meridional, norte de África, Medio Oriente y sur de Asia²². Para fines del Jurásico la situación había cambiado drásticamente: Pangea ya había comenzado a fragmentarse, y al menos existían dos masas continentales (Gondwana al sur y Laurasia al norte) separadas por un estrecho de mar, el llamado Corredor Hispánico o proto Atlántico norte. Existían evidentes asimetrías en la distribución de las masas continentales, con concen-

²⁰ Kaustuv Roy, David Jablonksi y Karen K. Martien, "Invariant size-frequency distributions along a latitudinal gradient in marine bivalves", en *PNAS* 97(24), 2000, pp. 13150-13155.

²¹ Anthony Hallam, *Jurassic Environments*, Cambridge University Press, Cambridge, 1975, 269 pp.

²² C. R. Scotese, *Paleogeographic Atlas. PALEOMAP Progress Report 90-0497*, Department of Geology, University of Texas at Arlington, Texas, 1997, 37 pp.

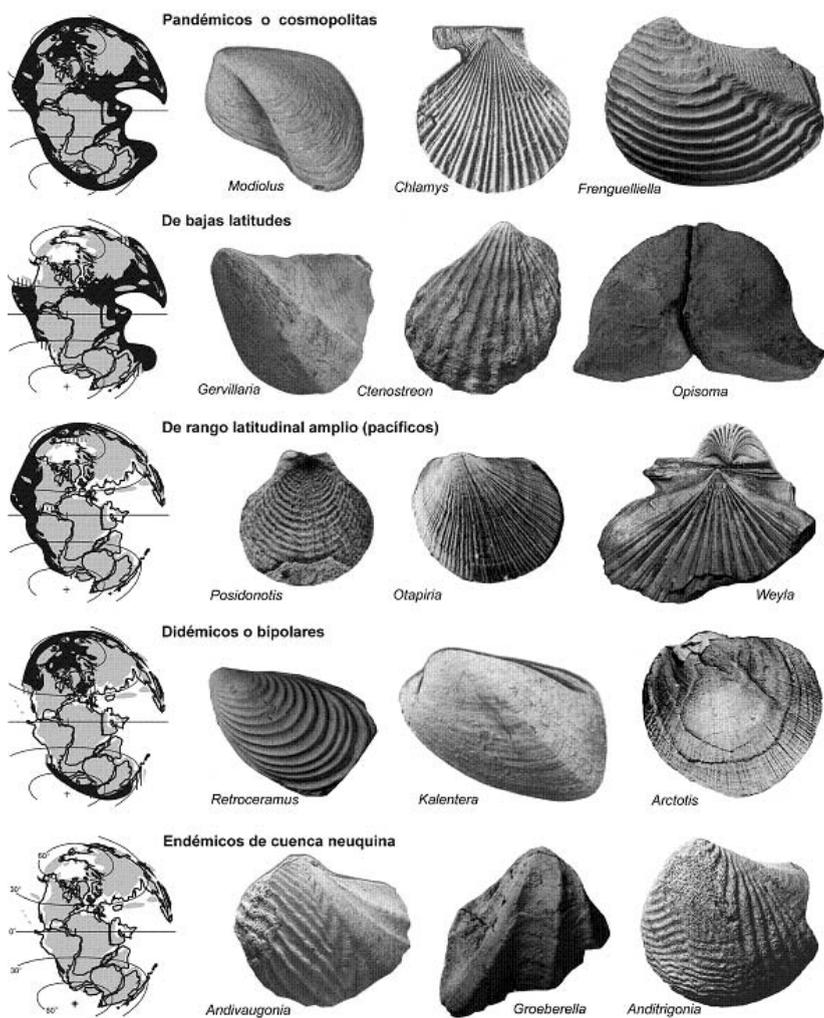


Figura 3. Principales patrones de distribución de los bivalvos jurásicos a nivel global y tres ejemplos de cada uno. Los ejemplos son géneros presentes en la cuenca neuquina. Las fotografías no se hallan a la misma escala.

tración de continentes a altas latitudes del hemisferio sur, mientras que las altas latitudes del hemisferio norte estaban ocupadas por un mar relativamente cerrado.

Para desarrollar el reconocimiento de unidades paleobiogeográficas o biocoremas²³, debo hablar antes de los patrones de distribución global de los bivalvos^{24, 25}. Podemos categorizar a los géneros de bivalvos marinos jurásicos por el patrón de su distribución a nivel global (figura 3).

Se reconocen géneros pandémicos o cosmopolitas, esto es, con amplia distribución en todos los mares y todas las latitudes. Para el Jurásico son numerosos, algunos ejemplos son *Entolium*, *Chlamys*, *Modiolus*, *Frenquelliella*, *Jaworskiella*, *Protocardia*, *Malletia*, *Pholadomya*. Un grupo importante de bivalvos estaba restringido a las bajas latitudes, son también llamados tethyanos. En general se trata de formas de conchilla grande y gruesa, muchos de ellos son epifaunales, como *Lycettia*, *Gervillaria*, *Ctenostreon*, o pertenecientes a grupos exclusivos de mares tropicales, como *Lithiotis* u *Opisoma*. Existen varios géneros que en el Jurásico tenían una amplia distribución no limitada por la latitud, aunque no eran pandémicos. Un grupo de especial interés para nosotros tenía una distribución casi exclusivamente pacífica, como *Otapiria*, *Posidonotis* y *Weyla*. Por el contrario, hay algunos géneros que estaban limitados a las altas latitudes del hemisferio sur, los llamamos australes, ejemplos son *Asoella* y *Malayomaorica*. En forma similar, algunos géneros tuvieron en el Jurásico una distribución limitada a las altas latitudes del hemisferio norte. De especial interés son los grupos que tienen una distribución limitada a las altas latitudes pero se encuentran en ambos hemisferios, son los llamados didémicos o bipolares. Este tipo especial de distribución disyunta será objeto de un tratamiento detallado algo más adelante. Hay numerosos ejemplos en el Jurásico, como *Radulonectites*, *Kolymonectes*, *Agerchlamys*, *Retroceramus*, *Kalentera*, *Arctotis*, *Buchia*. Por último, hay géneros de distribución limitada a una región acotada, los endémicos, que son los elementos claves para reconocer biocoremas. Ejemplos de endémicos de la cuen-

²³ Gerd E. G. Westermann, "Biochore classification and nomenclature in paleobiogeography: an attempt at order", en *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 158, Amsterdam, 2000, pp. 1-13.

²⁴ Susana E. Damborenea, "Jurassic evolution of Southern Hemisphere marine palaeobiogeographic units based on benthonic bivalves" en *Geobios* 35, Mem. Spec. 24, Lyon, 2002, pp. 51-71.

²⁵ Op. cit. nota 14.

ca neuquina son varios géneros de trigonioideos, como *Groeberella* y *Anditrigonia*, y otros, como *Gervilletia*²⁶.

En el contexto histórico del conocimiento previo, desarrollado casi exclusivamente con datos del hemisferio norte, se habían reconocido para el Jurásico simplemente dos biocoremas principales: Boreal y Tethys, sobre la base de la distribución de amonites y también de bivalvos²⁷. Los límites entre estas dos grandes unidades fluctuaron en el tiempo, pero no se reconocía una unidad austral. Todas las faunas sudamericanas eran consideradas tethyanas, sobre la base de datos antiguos de nuestras faunas, recopilados por investigadores europeos que tendían a enfatizar las semejanzas con el Hemisferio Norte.

Sin embargo, autores neocelandeses reconocían una unidad austral (Maoriana), de rango bajo^{28, 29}. Estudios personales permitieron proponer la presencia de un biocorema austral de primer orden para el Jurásico³⁰. Las faunas del sur de América del Sur son claves, ya que el amplio rango latitudinal que ofrecen permite el desarrollo de un mejor esquema global y el estudio detallado de los límites entre las principales unidades, eliminando así las deformaciones en el conocimiento producidas por el desarrollo histórico de esta disciplina en el Hemisferio Norte y el desconocimiento de datos del Hemisferio Sur por mucho tiempo³¹.

3.2- Paleobiogeografía causal: evolución de los biocoremas y la cuestión de la bipolaridad

3.2.1- Evolución de los biocoremas

La definición y reconocimiento de las unidades biogeográficas en el paleohemisferio sur se realizó sobre la base del porcentaje de géneros endémicos³², y así, para distintos momentos del Jurásico se

²⁶ Op. cit. nota 14.

²⁷ Op. cit. nota 4.

²⁸ V. Uhlig, "Die marinen Reiche des Jura und der Unterkreide", en *Mitteilung des Geologischen Gesellschaft Wien* 4, Viena, 1911, pp. 229-448.

²⁹ Gerd E. G. Westermann, "The marine faunal realms of the Mesozoic: review and revision under the new guidelines for biogeographic classification and nomenclature", en *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 163, 2000, pp. 49-68.

³⁰ Op. cit. nota 24.

³¹ Susana E. Damborenea, "Early Jurassic South American pectinaceans and circum-Pacific palaeobiogeography", en *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 100(1-2), Amsterdam, 1993, pp. 109-123.

³² Op. cit. nota 24.

reconocieron diferentes biocoremas, pocos al inicio del Jurásico (figura 4.A). La gran extinción de fines del Triásico no solamente afectó la biodiversidad, sino que destruyó los patrones biogeográficos preexistentes, de modo que el provincialismo fue extremadamente bajo a comienzos del Jurásico en todo el mundo. Pero a partir de entonces, es evidente la continuidad, bien fundada en altos porcentajes de endemismo, de una unidad austral o maoriana. Así para fines del Jurásico inferior la Provincia Maoriana está sustentada en un 22% de géneros endémicos y un 44% de géneros de altas latitudes, y se reconocen en los Andes dos centros endémicos, uno Surandino con afinidades australes, y otro Norandino con afinidades tethyanas (figura 4.B). Algo similar puede observarse más adelante en el tiempo, en el Jurásico medio, con la aparición de un centro endémico Esteafricano, de afinidades tethyanas (figura 4.C). Para comienzos del Jurásico superior ya no se reconoce una unidad Norandina, pero se afianza esta provincia Esteafricana (figura 4.D). A finales del Jurásico sigue reconocible (aunque menos contundentemente) la uni-

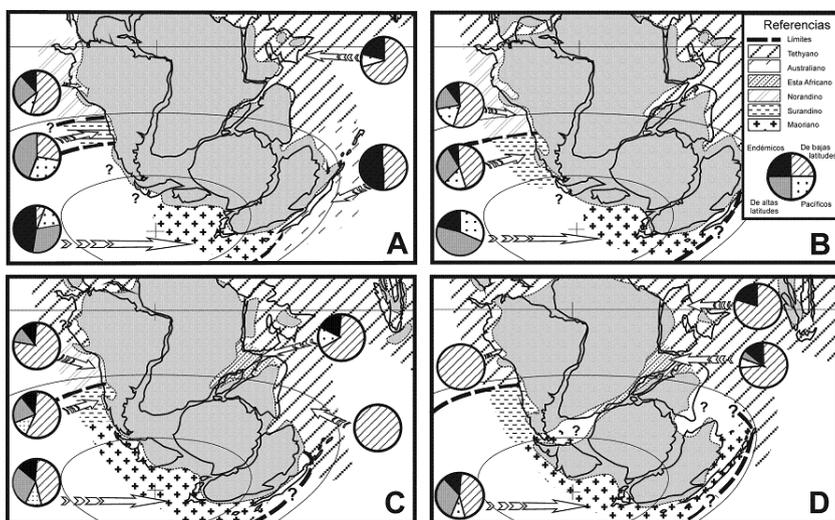


Figura 4. A-D, biocoremas reconocidos sobre la base de la distribución de los bivalvos en el paleo-hemisferio sur, **A,** fines del Triásico; **B,** Toarciaco; **C,** Bajociaco; **D,** Oxfordiano. Las líneas gruesas quebradas indican las posiciones aproximadas de los límites entre el biocorema del Tethys y el del Pacífico Sur (o Austral). Los diagramas de torta presentan los porcentajes de géneros en cada región según sus afinidades paleobiogeográficas. (Modificado de Damborenea, 2002).

dad austral, que incluye en centro endémico surandino, y la unidad Esteafricana comienza a tener creciente influencia austral.

Esta evolución de los biocoremas inferida para el Jurásico³³ puede integrarse perfectamente con la evolución propuesta para los biocoremas cretácicos³⁴, dando así continuidad en el tiempo al desarrollo de las unidades paleobiogeográficas.

Este rápido resumen nos demuestra que las unidades biogeográficas experimentan evolución con el tiempo, pueden aparecer y desaparecer, o pueden también cambiar de afinidad y de rango. El fascinante estudio de esta evolución puede dar indicios importantes sobre el origen de las biotas, su relación con paleoclimas y fenómenos tectónicos globales.

3.2.2- Evolución de los límites entre biocoremas y sus causas

La evolución de los límites entre unidades se conocía muy bien en el hemisferio norte para el límite entre los biocoremas del Tethys y Boreal^{35, 36, 37, 38, 39}. Pero se desconocía qué sucedía con los límites en el hemisferio sur, aunque en realidad, al no reconocerse una unidad austral, no surgían problemas porque no había límites que considerar. Nuevamente, el amplio rango de paleolatitudes que ofrecen los Andes de América del Sur permite estudiar este particular aspecto. Se analizó en detalle el contenido de bivalvos fósiles por pisos entre los 22° y 46° de latitud actual, se compilaron datos de 125 localidades de Argentina (prácticamente todas ellas con colecciones personales) y de Chile⁴⁰. Se concluyó que el límite entre el biocorema austral y el tethyano ha migrado hacia el sur aproximadamente unos 10° de

³³ Op. cit. nota 24.

³⁴ Erle G. Kauffman, "Cretaceous Bivalvia", en A. Hallam (ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*, Elsevier, Amsterdam, 1973, pp. 353-383.

³⁵ Paul L. Smith y H. W. Tipper, "Plate tectonics and paleobiogeography: Early Jurassic (Pliensbachian) endemism and diversity", en *Palaios* 1, 1986, pp. 399-412.

³⁶ Paul L. Smith, "Paleobiogeography and Plate Tectonics", en *Geoscience Canada* 15, 1989, pp. 261-279.

³⁷ Itaru Hayami, "Geographic Distribution of Jurassic Faunas in Eastern Asia", en K. Ichikawa, S. Mizutani, I. Hara, S. Hada y A. Yao (eds.), *Pre-Cretaceous Terranes of Japan*. Publication of IGCP Project 224, Osaka, 1990, pp. 361-369.

³⁸ C. Liu, "Jurassic bivalve palaeobiogeography of the Proto-Atlantic and the application of multivariate analysis methods in palaeobiogeography", en *Beringeria* 16, 1995, pp. 3-123.

³⁹ Martin Aberhan, "Terrane history of the Canadian Cordillera: estimating amounts of latitudinal displacement and rotation of Wrangellia and Stikinia", en *Geological Magazine* 136(5), 1999, pp. 481-492.

⁴⁰ Op. cit. nota 16, figura 1.

latitud en el Jurásico temprano, entre el Hettangiano y el Toarciano.

Si comparamos estas conclusiones con lo que se sabe del Hemisferio Norte, vemos que la evolución de los límites norte y sur de las faunas tethyanas es sincronizadamente simétrica (se alejan del paleoecuador en ambos hemisferios entre el Hettangiano y el Toarciano), lo que habla en favor de una causa común, de amplitud global, que seguramente está relacionada con aspectos macroclimáticos⁴¹.

3.2.3. El fenómeno de bipolaridad

La bipolaridad (o antitropicalidad) es el mayor patrón de distribución disyunta conocido, y en sentido amplio incluye también las faunas anfitropicales. Este fenómeno se observa en faunas actuales, y llamó la atención de los primeros biogeógrafos, entre ellos Darwin⁴², pero es conocido para los bivalvos con seguridad desde el Jurásico temprano (en buena parte a partir de estudio de las faunas sudamericanas), y que se ha repetido varias veces a lo largo de la historia de la vida sobre la Tierra^{43, 44, 45, 46}. Un aspecto interesante es que las dos hipótesis principales que han tratado de explicar este fenómeno forman el núcleo del principal tema de agria discusión entre los neobiogeógrafos, o sea la antinomia dispersalismo/vicariancia⁴⁷. En esa discusión el análisis de los casos de bipolaridad en el pasado geológico puede dar importantes argumentos⁴⁸, pero aún no ha sido explorada en toda sus posibilidades.

⁴¹ Op. cit. nota 24.

⁴² Charles Darwin, *On the Origin of Species by means of Natural Selection; or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*, John Murray, London, 1859, 502 pp.

⁴³ D. R. Lindberg, "Marine biotic interchange between the northern and southern hemispheres", en *Paleobiology* 17(3), 1991, pp. 308-324.

⁴⁴ Op. cit. nota 31.

⁴⁵ J. Alistair Crame, "Evolution of high-latitude molluscan faunas", en J. D. Taylor (ed.), *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*, Oxford University Press, Oxford, 1996, pp. 119-131.

⁴⁶ Susana E. Damborenea, "The Bipolar Bivalve *Kolymonectes* in South America and the Diversity of *Propeamussiidae* in Mesozoic Times", en P. A. Johnston y J. W. Haggart (eds.), *Bivalves: An Eon of Evolution – Paleobiological Studies Honoring Norman D. Newell*, University of Calgary Press, Calgary, 1998, pp. 143-155.

⁴⁷ Fabrizio Cecca, "La dimension biogéographique de l'évolution de la Vie", en *Comptes Rendus Palevol* 8, 2009, pp. 119-132.

⁴⁸ John C. Briggs, "Antitropical distribution and evolution in the Indo-West Pacific Ocean", en *Systematic Zoology* 36(3), 1987, pp. 237-247.

Los bivalvos ya mostraban una clara bipolaridad en el Jurásico temprano, con numerosos géneros de pectinoideos y monotoideos, todos ellos representados en cuenca neuquina, como *Radulonectites*, *Agerchlamys*, *Otapiria*, *Kolymonectes*, *Asoella*, *Arctotis*, etc.⁴⁹. El fenómeno de bipolaridad no es tan evidente en el Jurásico medio (aunque se manifiesta claramente en los retrocerámidos⁵⁰), pero vuelve a aparecer a fines del Jurásico, en el Tithoniano. Crame⁵¹ explicó la distribución bipolar de los buchidos a partir de un fenómeno de vicariancia del stock ancestral (monótidos triásicos) producido por la desintegración de Pangea y la formación de pasajes marinos que modificaron el sistema de corrientes.

3.3- Paleobiogeografía aplicada: corredores marinos

El tema de los corredores marinos fue desarrollado a partir del conocimiento muy detallado de la distribución de las especies del género *Weyla*⁵². Éste comprende especies de pectínidos de gran tamaño, muy bien adaptadas al modo de vida bentónico posado, y fue utilizado por varios autores para apoyar especulaciones sobre posibles rutas de dispersión y patrones de circulación oceánica. Estaba ampliamente extendido en el oeste de América desde Alaska hasta Chubut entre el Hettangiano y el Toarciano, y su distribución estaba condicionada por las facies (véase figura 1), a ambientes someros, submareales, de fondos arenosos⁵³. Hallam⁵⁴ hizo notar que en realidad este género tenía una distribución disyunta, porque refirió a *Weyla* algunas especies del Este de África y Madagascar. Propuso entonces varias vías alternativas de dispersión (Pacífico Norte, Perigondwánico, Atlántico Norte, Atlántico Central y Corredor de Mozambique), pero prefirió inclinarse por el llamado corredor de Mozambique.

⁴⁹ Susana E. Damborenea y Miguel O. Manceñido, "A comparison of Jurassic marine benthonic faunas from South America and New Zealand", en *Journal of the Royal Society of New Zealand* 22 (2), 1992, pp. 131-152.

⁵⁰ Susana E. Damborenea, "Middle Jurassic inoceramids from Argentina", en *Journal of Paleontology* 64(5), Lawrence, 1990, pp. 736-759.

⁵¹ J. Alistair Crame, "Bipolar molluscs and their evolutionary implications", en *Journal of Biogeography* 20, 1993, pp. 145-161.

⁵² Susana E. Damborenea y Miguel O. Manceñido. "On the palaeogeographical distribution of the pectinid genus *Weyla* (Bivalvia, Lower Jurassic)", en *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 27(1/2), Amsterdam, 1979, pp. 85-102.

⁵³ Susana E. Damborenea y Miguel O. Manceñido, "Weyla: semblanza de un bivalvo Jurásico andino", en *Actas 5° Congreso Geológico Chileno* 2, Santiago de Chile, 1988, pp. C13-C25.

⁵⁴ Op. cit. nota 4.

Una revisión de la distribución del género⁵⁵, acotando muy bien la antigüedad de los registros, demostró que durante el Hettangiano solamente se encontraba en el oeste de Canadá, mientras que en el Sinemuriano se distribuyó por todo el margen pacífico de las Américas. Durante el Pliensbachiano mantuvo esta distribución, pero aparecieron algunos registros en Marruecos, España y sur de Francia, para culminar en el Toarciano con otros registros en Turquía, península arábiga, oeste de la India, Este de África y Madagascar (figura 5.A). Este análisis nos llevó a proponer en 1979⁵⁶ la existencia de un

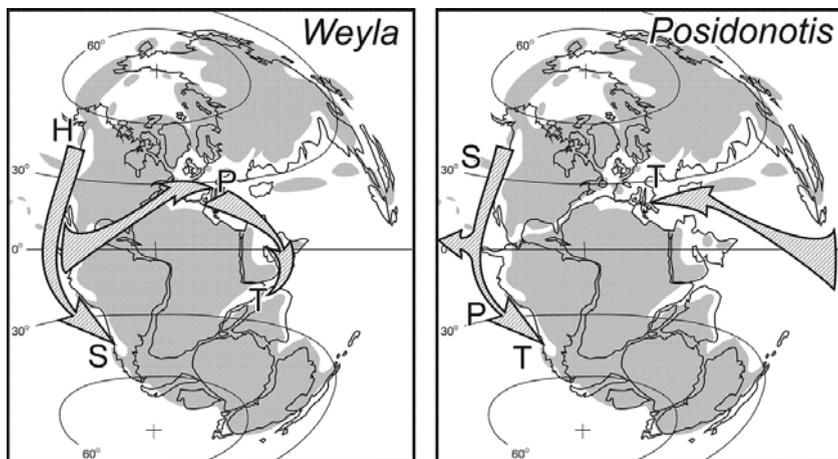


Figura 5. Distribución de dos géneros de bivalvos de forma de vida diferente durante el Jurásico temprano. **A.** *Weyla* (bentónico): Hettangiano (H), Sinemuriano (S), Pliensbachiano (P), Toarciano (T) (modificado de Damborenea y Manceñido, 1979). **B.** *Posidonotis* (pelágico) (datos en Damborenea, 1987, 1989).

pasaje marino somero, probablemente intermitente, entre el Pacífico centro oriental y el extremo occidental del Tethys, que fue llamado Corredor Hispánico por autores norteamericanos^{57, 58}. Hoy el concepto de Corredor Hispánico está ampliamente reconocido como la vía principal de comunicación marina directa y precursora del océano Atlántico central, en operación desde principios del Jurásico,

⁵⁵ Op. cit. nota 52.

⁵⁶ Op. cit. nota 52.

⁵⁷ Op. cit. nota 35.

⁵⁸ Op. cit. nota 36.

y es uno de los primeros signos de la fragmentación de la Pangea, el principal acontecimiento geológico a nivel global de esa antigüedad.

Otros géneros de bivalvos, de forma de vida pelágica, como *Otapiria* o *Posidonotis*, tienen una distribución que sugiere que durante el Jurásico temprano el Corredor Hispánico fue solamente un pasaje somero, intermitente, que posiblemente tenía efecto filtrante selectivo para diversos organismos. *Posidonotis*, que tuvo una amplia distribución en el margen oriental del Paleo-Pacífico, solamente ha sido registrado en forma aislada en Italia y Grecia, y no se ha hallado en el extremo occidental del Tethys^{59, 60} (figura 5.B). Algunos autores sostienen que por mucho tiempo el Corredor hispánico actuó en realidad como barrera para organismos pelágicos, como muchos amonites, aunque otros consideran que incluso para éstos fue una vía de migración posible aún en el Jurásico temprano⁶¹. En cuanto a su antigüedad, originalmente se propuso que el corredor estaba operando para organismos bentónicos desde el Pliensbachiano en adelante, aunque autores posteriores han sugerido que ya se hallaba abierto en el Sinemuriano e incluso el Hettangiano⁶².

Luego se pasó a examinar patrones que involucran conjuntos de taxones. Se estudió⁶³ la composición de las faunas en varias localidades a ambos lados del corredor y un área externa al problema (Japón). En total se registraron 237 géneros en 7 intervalos de tiempo. En primer lugar se debieron anular los patrones “de fondo”: el aumento de la diversidad de los bivalvos durante el Pliensbachiano, el control latitudinal de las distribuciones de moluscos, y el control facial de las distribuciones locales. Los resultados mostraron que entre distintas localidades de la misma región (figura 6.A) se mantie-

⁵⁹ Susana E. Damborenea, “Early Jurassic Bivalvia of Argentina. Part II: Superfamilies Pteriacea, Buchiacea and part of Pectinacea”, en *Palaeontographica A* 99(4-6), Stuttgart, 1987, pp. 113-216. Pl. 1-14.

⁶⁰ Susana E. Damborenea, “El género *Posidonotis* Losacco (Bivalvia, Jurásico inferior): su distribución estratigráfica y paleogeográfica”, en *Actas 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 4 [1986], Mendoza, 1989, pp. 45-51.

⁶¹ Christian Meister, Joachim Blau, Jean-Louis Dommergues, Rudolf Schlatter, Reinhardt Schmidt-Effing y Karsten Burk, “Ammonites from the Lower Jurassic (Sinemurian) of Tenango de Doria (Sierra Madre Oriental, Mexico). Part IV: Biostratigraphy, palaeobiogeography and taxonomic addendum”, en *Revue de Paléobiologie* 24(1), Ginebra, 2005, pp. 365-384.

⁶² Jingeng Sha, “Antitropicality of the Mesozoic Bivalves”, en Z. H. Pang et al. (eds.), *Advances in Solid Earth Sciences*, Science Press, Peking, 1996, pp. 90-98.

⁶³ Susana E. Damborenea, “Hispanic Corridor: its evolution and the biogeography of bivalve molluscs”, en Russell L. Hall y Paul L. Smith (eds.), *Advances in Jurassic Research* 2000, GeoResearch Forum 6, Zürich, 2000, pp. 369-380.

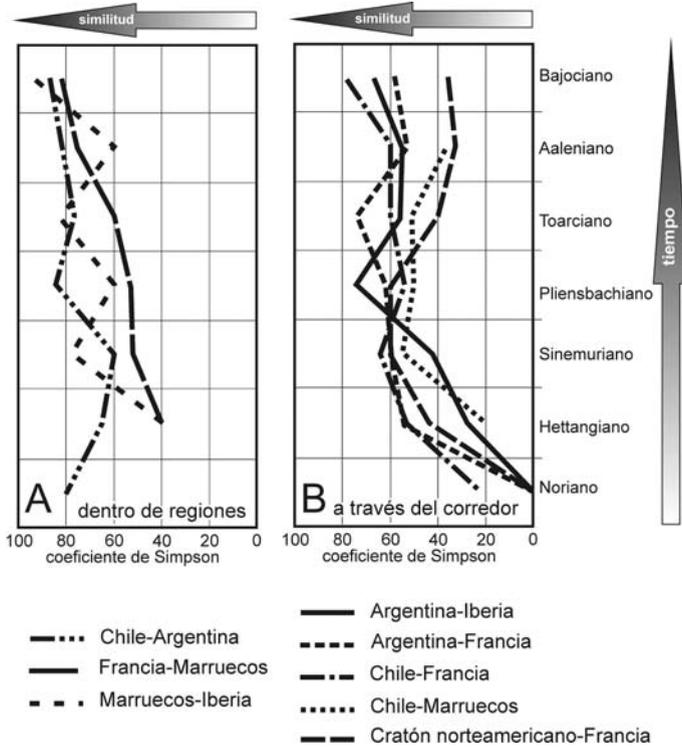


Figura 6. Algunos resultados del análisis comparativo de la composición de géneros de bivalvos expresados por el coeficiente de similitud de Simpson. **A**, dentro de las regiones; **B**, a ambos lados del Corredor Hispánico. Para la escala temporal se han asignado intervalos equivalentes para cada piso.

ne una alta similitud (más de 40) en todo el intervalo, y en los casos con registros continuos, las mayores similitudes se producen en el Bajociano. A lo largo del paleopacífico la similitud fue alta entre áreas localizadas a paleolatitudes comparables, en cambio, todas las relaciones con Japón mostraron muy bajas similitudes. Significativamente, la similitud entre áreas ubicadas a ambos extremos del corredor fue muy baja a comienzos del Jurásico (entre 0 y 20), pero aumentó y muestra picos con valores equivalentes a los observados dentro de las regiones en el Sinemuriano y Pliensbachiano, luego decreció hacia el final del Jurásico temprano y por último se incrementó hacia el Bajociano (figura 6.B).

El análisis detallado de la distribución a través del corredor en el tiempo demuestra que el intercambio faunístico se realizó en am-

bos sentidos⁶⁴. Mientras *Weyla*, *Gryphaea*, *Gervillaria*, *Lycettia*, algunos trigónidos (entre otros) habrían seguido el corredor de oeste a este, ya que tienen representantes más antiguos en las Américas que en el Tethys occidental, otros géneros, como por ejemplo *Lithiothis*, *Opisoma*, *Palaeolopha*, *Atreta*, *Terquemia*, *Cardinia*, *Pteromya*, y *Goniomya* probablemente lo hicieron en sentido inverso. Se ha sugerido que las especies *Pseudopecten equivalvis* (J. Sowerby), *Camptonectes auritus* (Schlotheim), *Parvamussium pumilum* (Lamarck) y *Eopecten abjectus* (Phillips) migraron por el corredor de este a oeste⁶⁵.

Con relación a otros organismos marinos bentónicos, se ha confirmado que el Corredor ha servido de vía de distribución a muchos otros grupos, como los ostrácodos^{66, 67}, braquiópodos^{68, 69, 70}, dinoflagelados⁷¹, etc.

La evidencia geológica sigue acumulándose, independientemente de los datos paleobiogeográficos, que evidencian la existencia de un corredor marino intermitente en el Sinemuriano, mucho antes que el rifting. Se estima que la fase de syn-rift, previa a la formación de corteza oceánica, se estableció durante el Jurásico temprano⁷²,

⁶⁴ Op. cit., nota 63.

⁶⁵ Martin Aberhan, "Bivalve palaeobiogeography and the Hispanic Corridor: time of opening and effectiveness of a proto-Atlantic seaway", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 165(3-4), Amsterdam, 2001, pp. 375-394.

⁶⁶ I. Boomer y Sara Ballent, "Early-Middle Jurassic ostracod migration between the northern and southern hemispheres: further evidence for a proto Atlantic-Central America connection", en *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 121(1-2), Amsterdam, 1996, pp. 53-64.

⁶⁷ Carmen Arias, "Northern and southern hemispheres ostracod palaeobiogeography during the Early Jurassic: possible migration routes", en *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 233, Amsterdam, 2006, pp. 63-95.

⁶⁸ Miguel O. Manceñido y Susana E. Damborenea, "Corallophilous micro-morphic brachiopods from the Lower Jurassic of West Central Argentina", en *Brachiopods through Time*. Proceedings of the 2nd International Brachiopod Congress, A. Balkema, Rotterdam, 1991, pp. 89-96.

⁶⁹ P. G. Baker y Miguel O. Manceñido, "The morphology and shell micro-structure of the thecideidine brachiopod *Ancorellina ageri* from the Lower Jurassic of Argentina", en *Palaeontology* 40(1), Londres, 1997, pp. 191-200.

⁷⁰ Miguel O. Manceñido, "Paleobiogeography of Mesozoic brachiopod faunas from Andean-Patagonian areas in a global context", en *Geobios* 35, Mémoire Special 24, Lyon, 2002, pp. 176-192.

⁷¹ Bas van de Schootbrugge, T. R. Bailey, Y. Rosenthal, M. E. Katz, J. D. Wright, S. Feist-Burckhardt, K. G. Miller y P. G. Falkowski, "Early Jurassic climate change and the radiation of organic-walled phytoplankton in the Tethys ocean", *Paleobiology* 31, 2005, pp. 73-97.

⁷² J. Golonka, "Late Triassic and Early Jurassic palaeogeography of the world", en *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 244, Amsterdam, 2007, pp. 235-273.

mientras que la primera corteza oceánica en la región del Caribe data del Jurásico medio⁷³, y para entonces el corredor marino ya estaba definitivamente establecido.

Las consecuencias del establecimiento del Corredor Hispánico han sido cruciales para la evolución del planeta y su biodiversidad: solamente para los organismos marinos, produjo una redistribución importante que llevó aparejado un incremento de la diversidad, también cambió todo el patrón de circulación de corrientes oceánicas, lo que probablemente se relaciona con cambios climáticos de envergadura. Ya Valentine⁷⁴ había considerado la aparente relación directa entre la diversidad de organismos marinos y la fragmentación continental.

4- Reflexión final

Desde Wallace se han sucedido las contribuciones que destacaron la estrecha relación entre la paleobiogeografía y la teoría evolutiva⁷⁵. Hoy nadie discute esta relación, lo que ha dado lugar a importantes avances en ambas disciplinas, con tendencia al uso de métodos cuantitativos. Esto solamente puede lograrse a través del análisis de datos numerosos y representativos, muy limitado en el campo de la paleobiogeografía debido a que el registro fósil es incompleto.

Otro aspecto que queda claro luego de este análisis, es que la evolución de la biosfera está estrechamente ligada a la dinámica geológica de nuestro planeta y a los cambios climáticos. El hecho que las especies vivientes tienen gran capacidad para modificar sus rangos de distribución geográfica hace imprescindible el conocimiento de su distribución en el pasado geológico para que las conclusiones biogeográficas sean sólidas. Esto solamente puede ser provisto por el registro fósil.

⁷³ James Pindell y Lorcan Kennan, "Tectonic evolution of the Gulf of Mexico, Caribbean and northern South America in the mantle reference frame: an update", en K. James, M. A. Lorente y J. Pindell (eds.), *The geology and evolution of the region between North and South America*, Geological Society of London Special Publication, en prensa.

⁷⁴ James W. Valentine, *Evolutionary Paleoecology of the Marine Biosphere*, Prentice Hall, Englewood Cliffs, 1973, 511 pp.

⁷⁵ B. S. Lieberman, "Emerging synthesis between palaeobiogeography and macroevolutionary theory", en *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 120(1), 2008, pp. 51-57.

Los bivalvos poseen un registro comparativamente bueno, y los recientes datos de la distribución de sus taxones en el hemisferio sur han mejorado significativamente los análisis paleobiogeográficos globales, contribuyendo de esa manera a un mejor conocimiento del origen de las biotas y su dinámica.

CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas)

Departamento Paleontología Invertebrados,
Museo de Ciencias Naturales La Plata,
1900 La Plata, Argentina

sdambore@fcnym.unlp.edu.ar