

Biodiversidad y Tectónica de Placas

Plate tectonic and biodiversity

ANDREA JIMÉNEZ-SÁNCHEZ

Departamento de Ciencias de la Tierra, Área de Paleontología, Universidad de Zaragoza. C/Pedro Cerbuna 12, 50009, Zaragoza, España. C/e: andreaaj@unizar.es

Resumen La vida está y ha estado condicionada por los factores físicos y químicos terrestres y, a su vez, ha influido en ellos. El origen de los primeros organismos con una organización interna compleja (biota de Ediacara) a finales del Proterozoico se encuadra en un marco paleogeográfico ideal para que estos primeros seres se desarrollaran. A partir de ahí, durante el Fanerozoico, diferentes eventos de biodiversificación y extinción han sacudido la Tierra y todos ellos pueden ser explicados y comprendidos al analizar las condiciones ambientales en las que la Tierra se encontraba en cada uno de esos periodos. En este artículo se analiza la relación que existe entre la biodiversidad y la tectónica de placas. Relación que se establece principalmente a través del clima y en segundo lugar mediante la especiación alopátrica y el área potencialmente colonizable. Para ello se estudian cuatro procesos, todos ellos consecuencia directa de la tectónica de placas: la deriva continental, la actividad magmática, la formación de montañas, y las transgresiones y regresiones.

Palabras clave: Biodiversidad; extinciones; tectónica de placas; clima; vicarianza.

Abstract *Life is, and has been, conditioned by the physical and chemical processes that operate in the Earth -the stage on which life plays. The appearance of the first multicellular living forms with a complex internal structure (Ediacaran fauna) at the end of the Proterozoic is framed in a paleogeographic context ideal for their development. From there on, during the Phanerozoic, several biodiversity and extinction events have shaken the Earth. Most of them can be analysed and understood taking a close view at the environmental conditions prevailing at the time. In this chapter the relationship between biodiversity and plate tectonics is assessed. The plate tectonics-biodiversity connection operates largely through climate changes, and in a more restrictive way via vicariance and the change in the extension of habitable areas. Four main plate tectonics processes are explored: continental drift, magmatic activity, mountain building, and transgressions and regressions.*

Keywords: Biodiversity; extinctions; plate tectonic; climate; vicariance.

INTRODUCCIÓN

Desde hace un tiempo la comunidad científica tiene una opinión unánime a la hora de afirmar que existe una estrecha relación entre la tectónica de placas y la biodiversidad. La tectónica de placas incide en el desarrollo de los seres vivos porque los procesos físicos y químicos que se producen debido a la dinámica interna de la Tierra afectan a las condiciones ambientales en las que los organismos se desarrollan. En este contexto los seres vivos tienen tres opciones: adaptarse, migrar, o extinguirse y el éxito de un grupo va a depender de la opción que siga (Gall, 2009).

La tectónica de placas es la responsable directa de la deriva continental, que afecta a la geometría y la distribución de las tierras emergidas y los océanos. Dicha distribución desempeña un importante papel en la regulación de la temperatura y en los

patrones de circulación oceánica, conectando de esta manera la tectónica de placas con el clima y, por tanto, con la biodiversidad. Pero la deriva continental puede ser, además, la responsable directa de los procesos de especiación alopátrica, o vicarianza, debido al aislamiento al que se ven sometidas las especies como consecuencia del movimiento de las masas terrestres. Por otro lado, la energía que mueve las placas litosféricas causa la actividad magmática, que a su vez es la responsable de arrojar a la atmósfera una gran cantidad de gases y partículas que inciden en la temperatura. Esta misma energía también está en el origen de la formación de las montañas, que pueden actuar como barreras geográficas dando lugar, al igual que ocurría con la deriva continental, a procesos de especiación alopátrica. Pero, además, la meteorización de las montañas puede provocar un descenso de la tempera-

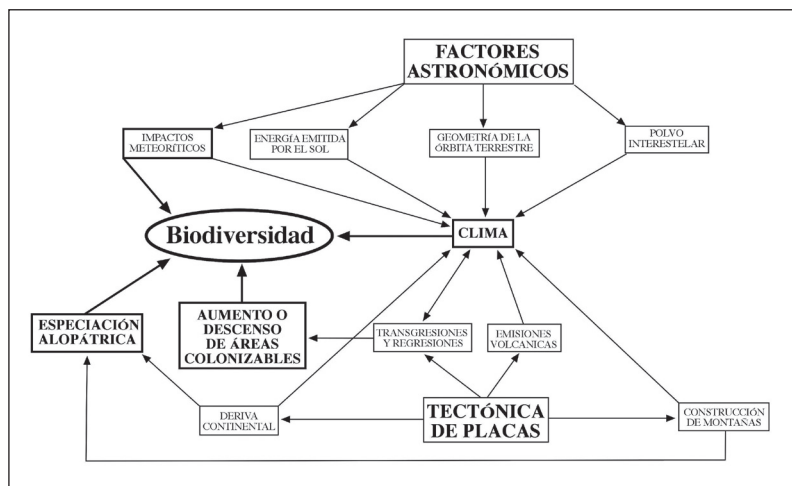


Fig. 1. Esquema sobre la influencia que la tectónica de placas y ciertos factores astronómicos ejercen en la biodiversidad.

tura debido a la captura de CO_2 atmosférico que se produce al formarse minerales carbonatados. Y, por último, la deriva continental y la actividad volcánica influyen de manera muy importante en los cambios del nivel del mar (Cockell *et al.* 2008); y estos cambios, además de modificar el tamaño de las plataformas continentales, influyen en la temperatura, aumentándola o disminuyéndola según se trate de una transgresión o una regresión. Podemos ver que los procesos físicos y químicos que se desarrollan en la Tierra debidos a la tectónica de placas desempeñan un papel crucial en el clima que es, tal vez, el factor más importante que limita o favorece el desarrollo de la vida en un determinado lugar y momento. Sin olvidarnos de la incidencia directa que algunos de estos procesos tienen en la especiación alopátrica y en la modificación de las áreas habitables (fig. 1).

Es fundamental destacar que varios de estos procesos desencadenan lo que en inglés se conoce como *feedbacks* positivos, mientras que otros desencadenan *feedbacks* negativos. Un *feedback* positivo es aquel proceso que una vez iniciado no puede regularse a sí mismo y sus consecuencias son cada vez más graves, mientras que un *feedback* negativo es un proceso capaz de regularse a sí mismo y, por tanto, sin consecuencias importantes. La interacción entre la atmósfera, la hidrosfera y la litosfera está plagada de *feedbacks* positivos y negativos, lo que hace muy complicado predecir cuál será el efecto sobre el clima de un cambio, por pequeño que sea, en alguno de los parámetros o variables de la geosfera. Así, por ejemplo, las variaciones en la concentración de CO_2 atmosférico durante las orogenias están reguladas por un *feedback* negativo, como veremos en el apartado correspondiente, mientras que las variaciones en los niveles de CO_2 atmosférico durante los cambios eustáticos están reguladas por un *feedback* positivo, que también será comentado.

Sin embargo, no todos los cambios climáticos y las variaciones resultantes en la biodiversidad que se han producido en la Tierra a lo largo de su historia están relacionados con la tectónica de placas. Otros son debidos a causas astronómicas

(Crowley 2000; Foukal *et al.*, 2006) (fig. 1). No es el objetivo de este trabajo analizar cómo los procesos astronómicos inciden en la biodiversidad a través del clima, pero nos parece interesante enumerar y explicar brevemente las tres causas astronómicas principales que están relacionadas con el clima. La primera de ellas está relacionada con los ciclos de Milankovitch (Pidwirny, 2010). Estos ciclos afectan a la órbita terrestre de tres formas diferentes. El de mayor duración (100.000 años) es el que afecta a la excentricidad de la órbita de la Tierra, pasando de moderadamente elíptica (excentricidad de 0,058) hasta casi circular (excentricidad de 0,005), con las variaciones en la recepción de la radiación solar que ello conlleva. El segundo ciclo, que tiene una periodicidad de 41.000 años, está relacionado con los cambios en la inclinación del eje de rotación de la Tierra (que oscila entre $22,5^\circ$ y $24,5^\circ$) y afecta a la diferencia de temperatura entre verano e invierno, siendo ésta mayor cuanto mayor es la inclinación. El ciclo que tiene una periodicidad más corta (26.000 años) es el de precesión. La precesión hace referencia al movimiento oscilante del eje de la Tierra en su giro alrededor del Sol (movimiento semejante al de una peonza). Este ciclo afecta a la llegada de los equinoccios y los solsticios, produciendo un retardo en ellos de 20 minutos por año. La segunda causa astronómica en los cambios climáticos es la variación en la energía emitida por el Sol (Pidwirny, 2010). Esta variación está relacionada con grandes tormentas magnéticas producidas en la superficie solar, que disminuyen la energía emitida. Estas tormentas muestran un patrón cíclico alcanzando un máximo cada 11, 90 y 180 años. Modelos de ordenador predicen que un descenso del 1% en la energía solar emitida bajaría la temperatura de $0,5^\circ$ a 1° en un siglo. La última causa es el polvo interestelar. El Sistema Solar gira alrededor de la Vía Láctea pasando por zonas de mayor o menor acumulación de polvo interestelar. Talbot & Newman (1977) calcularon que el Sistema Solar atravesaba una nube de polvo gigante de densidad $\rightarrow 330$ átomos de H/cm^3 cada 100 millones de años y una nube de alta densidad (2000 átomos de H/cm^3) cada 1000 millones de años. Pavlov *et al.* (2005) demuestran que la densidad de polvo interestelar tiene una relación directa con el enfriamiento climático, ya que aquel se acumula en la atmósfera y ejerce de pantalla para la radiación solar, que llega disminuida.

A lo largo de la historia de la Tierra la biodiversidad también se ha visto afectada por otra causa, que podemos incluirla dentro de las astronómicas, y de la cual nada hemos comentado hasta ahora: el impacto sobre la Tierra de meteoritos de grandes dimensiones (Fig. 1). El impacto mejor conocido se produjo hace 65,5 Ma y una gran parte de la comunidad científica coincide en señalarlo como el res-

ponsable de la gran extinción del límite Cretácico-Paleoceno.

Una vez hemos explicado brevemente cómo, o por qué, afectan los factores astronómicos al clima, el resto del artículo se centrará en la tectónica de placas, en como ésta afecta a la biodiversidad, sobre todo a través del clima, la especiación alopátrica y la modificación del área potencialmente colonizable, y mediante qué mecanismos lo hace. En particular cuatro son los mecanismos analizados: (1) deriva continental; (2) actividad magmática; (3) formación de montañas; y (4) transgresiones y regresiones. Terminaremos el artículo analizando diferentes eventos de biodiversidad y extinciones en diferentes periodos geológicos e intentaremos relacionarlos con la situación geológica de la Tierra en cada periodo de tiempo y con las causas más probables que los produjeron.

DERIVA CONTINENTAL

El conocimiento profundo que tenemos hoy en día de cuál ha sido la distribución de las masas terrestres durante la historia de la Tierra hace que seamos plenamente conscientes de que el clima de una región determinada ha ido cambiando a lo largo del tiempo geológico según su posición latitudinal. Por ejemplo, la que hoy es la Península Ibérica estuvo durante el Ordovícico (488-442 Ma) situada en una latitud comprendida entre 80° y 65° S [Jiménez-Sánchez & Villas (en prensa)], por lo que hay que suponer, y numerosos estudios así lo demuestran (Villas *et al.*, 2002), que dominaron las bajas temperaturas. En los 442 Ma que han transcurrido

desde entonces la Península Ibérica, sin analizar cuál ha sido la trayectoria seguida, ha pasado a tener una latitud de 39° N en la zona central y un clima templado.

Pero el movimiento de estas placas no sólo afecta al clima debido a los cambios latitudinales: hay otros factores más complejos a tener en cuenta. La disposición de unas tierras emergidas con respecto a otras es un factor muy importante. La unión de las tierras emergidas formando un gran supercontinente, o Pangea, condiciona el clima en función de la posición que ésta ocupe (polar o ecuatorial). Una Pangea muy bien estudiada es la que se produjo en el límite Pérmico-Triásico, hace 251 Ma, con el gran supercontinente extendiéndose longitudinalmente ocupando los hemisferios norte y sur (Fig. 2). En aquel momento la temperatura de la Tierra era unos 10° C superior a la actual (Cockell *et al.*, 2008). Cuando la Pangea comenzó a fracturarse la temperatura empezó a descender. La causa de este descenso debemos buscarla en los nuevos patrones de circulación oceánica, de los que también hablaremos, y en el aumento de costas potencialmente erosionables y meteorizables que supone la rotura de una Pangea. Los procesos de meteorización conllevan una retirada de CO₂ atmosférico y, por tanto, un descenso de la temperatura, si esa retirada de CO₂ no es compensada (ver ciclo del carbono, figura 3, y el artículo de Martín-Chivelet en este mismo número). Es importante resaltar, porque es el objetivo de este trabajo, que la rotura de una Pangea implica un aumento en el número de km² de plataformas continentales y, como consecuencia directa, un aumento en el número de organismos que pueden colonizarlas. Durante

Fig. 2. Reconstrucción paleogeográfica del límite Pérmico-Triásico (251 Ma). Fuente: Blakey, R., NAU Geology. <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/mollglobe.html>.

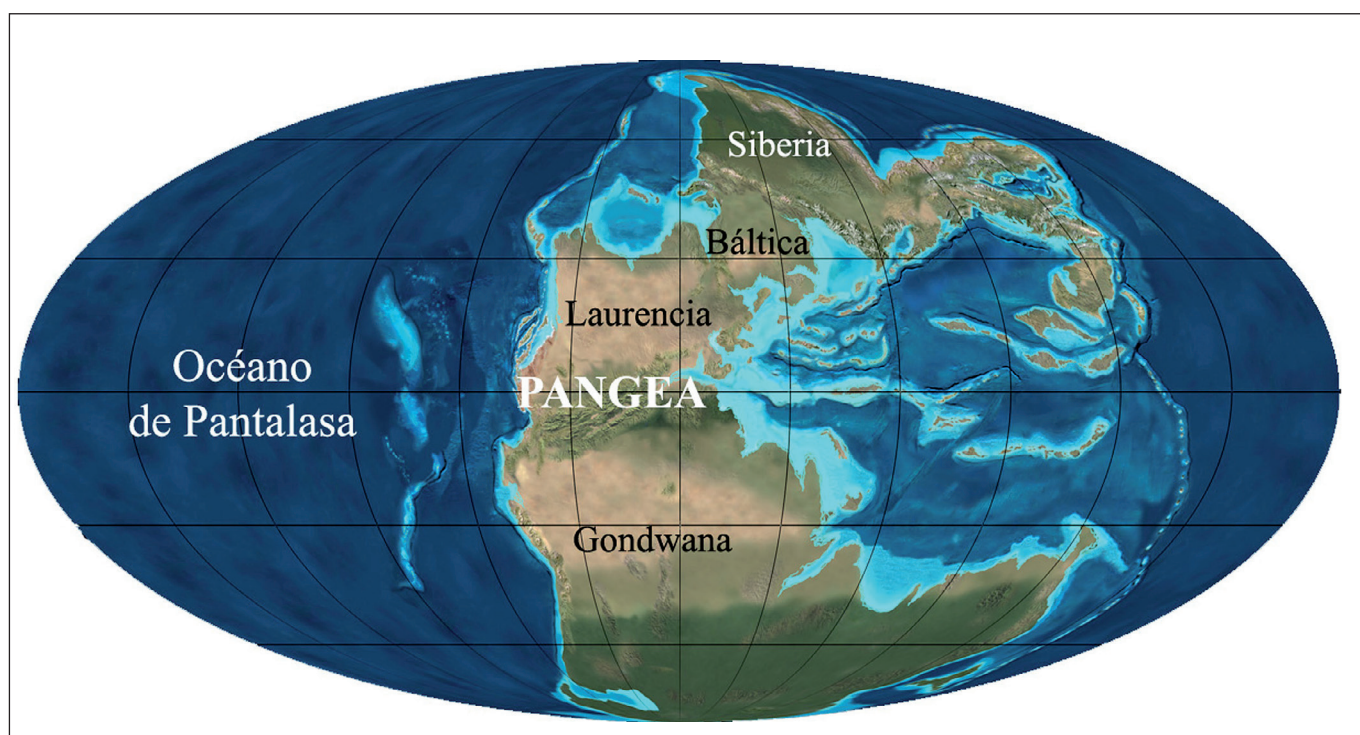
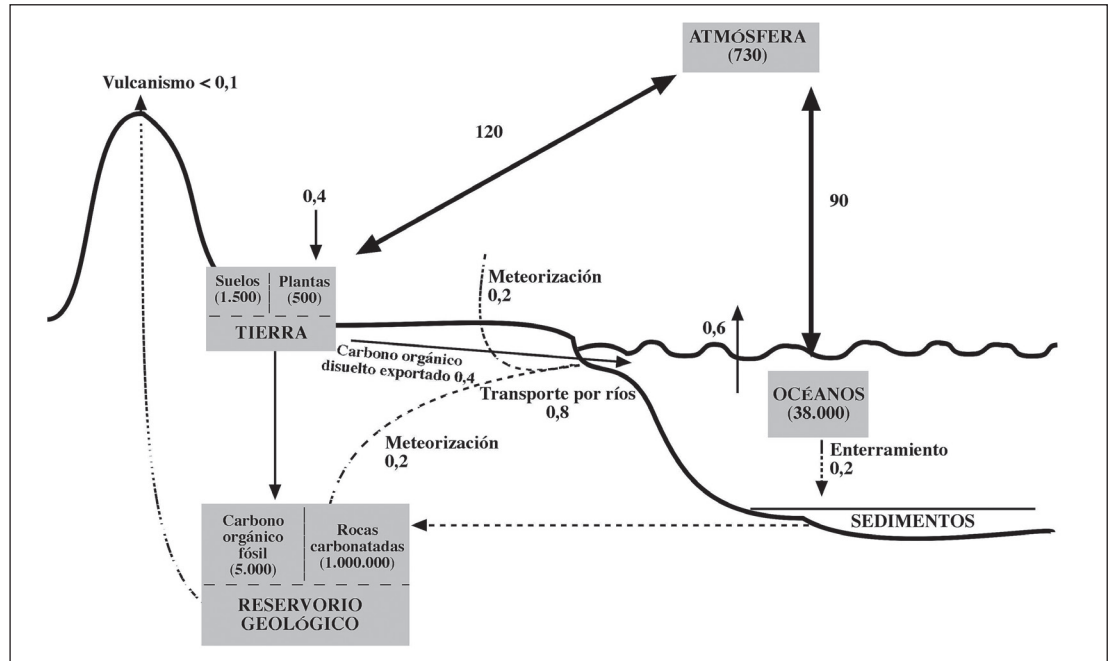


Fig. 3. Ciclo del carbono. Las flechas indican la pérdida o ganancia, según los casos, de CO₂. El carbono almacenado en cada reservorio (número entre paréntesis) se expresa en PgC (petagramos de carbono), mientras que los flujos (número en las flechas) se expresan en PgC/año (petagramos de carbono por año). Fuente: Prentice (2001).



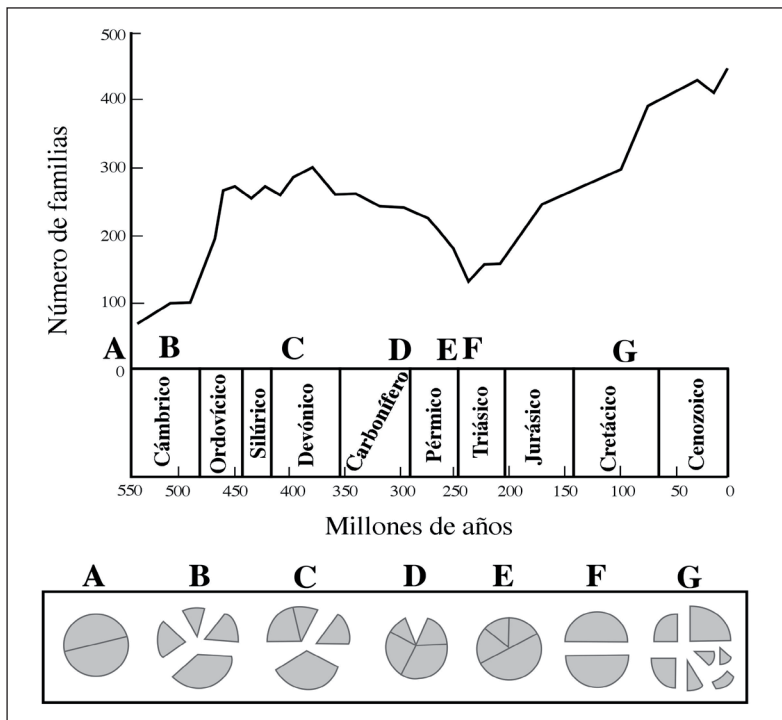
todo el Fanerozoico se ha observado una relación directa entre el número de continentes y la biodiversidad, expresada ésta en términos del número de familias (Valentin & Moores, 1970) (Fig. 4).

Las corrientes oceánicas, que en gran medida están condicionadas por la distribución de las tierras emergidas, tienen una gran influencia sobre el clima, tanto a nivel global como local, y sobre el aporte de nutrientes a las plataformas. No es nuestra intención analizar las direcciones de las corrientes oceánicas en función de la distribución de los continentes, pero como rasgo general podemos afirmar que estas corrientes hacen aumentar la diferencia

de temperatura entre los polos y el ecuador cuando la mayor parte de las tierras emergidas se disponen en posiciones polares o circumpolares y hacen que descienda esta diferencia cuando las masas continentales se sitúan en posiciones intertropicales (Cockell *et al.*, 2008). La explicación es muy sencilla: cuando la mayor parte de las tierras emergidas se encuentran en los polos, las corrientes cálidas que llegan desde el ecuador chocan con estas masas terrestres y no pueden atravesarlas; la consecuencia directa es una gran diferencia de temperatura entre los trópicos, ocupados por un gran océano y con altas temperaturas, y los polos, ocupados por masas terrestres y con bajas temperaturas.

Como ya señalamos en la introducción, la deriva continental puede ser también la responsable directa de la dirección evolutiva que siguen las especies. La separación física que, debido a la deriva continental, sufren los organismos de una misma especie, hace que éstas evolucionen por separado hasta dar lugar a dos especies diferentes (especiación alopátrica). Uno de los ejemplos mejor conocidos de especiación alopátrica es el de la fauna y la flora de las islas Galápagos, especies que, debido al aislamiento geográfico que han tenido durante millones de años, tienen unas características que las hacen únicas (Purves *et al.*, 2001). En el caso contrario, cuando dos masas terrestres se unen o dos mares se comunican, especies antes separadas por barreras geográficas pueden verse obligadas a interactuar, compitiendo por los mismos recursos o estableciéndose nuevas relaciones depredador-presa. Uno de los ejemplos que mejor representa esta situación es el conocido como El Gran Intercambio Americano, ocurrido hace aproximadamente 3 Ma, del que más tarde hablaremos.

Fig. 4. Relación entre la biodiversidad, expresada en el número de familias, y el nivel de fragmentación de las tierras emergidas, en los diferentes periodos geológicos. Fuente: Valentin & Moores (1970).



ACTIVIDAD MAGMÁTICA

El vulcanismo es, sin lugar a dudas, uno de los procesos naturales más espectaculares. La misma energía que en el interior de la Tierra es responsable del movimiento de las placas tectónicas hace que salgan a la superficie material fundido y gases desde su interior. Estos gases son principalmente vapor de agua, CO_2 y SO_2 , que afectan de diferente forma al clima y, por tanto, a los seres vivos. Los dos primeros son potentes gases de efecto invernadero y puede tener como consecuencia directa un aumento de la temperatura. Por el contrario, el SO_2 reacciona con el vapor de agua (contenido en la atmósfera o emitido por los volcanes) para dar H_2SO_4 y aerosoles, que producen un descenso de corta duración de la temperatura. Los aerosoles son unas partículas de un tamaño muy pequeño ($0,1 - 1,0 \mu\text{m}$ de diámetro) que pueden alcanzar la estratosfera y permanecer allí meses o años. Cuando los rayos solares que atraviesan la atmósfera chocan con estas partículas diminutas pueden ser desviados o reflejados (efecto albedo); de esta forma, la cantidad de energía solar que llega a la Tierra es menor y la consecuencia directa es un descenso de la temperatura. Pero en unos años los aerosoles se descomponen y/o decantan y, por tanto, el descenso de temperatura debido a ellos no es reconocible a escala geológica.

El vulcanismo está relacionado con las zonas de subducción, o zonas de destrucción de corteza oceánica; con las zonas de creación de corteza oceánica en las dorsales oceánicas; y con los puntos calientes, que son debidos a la presencia de plumas mantélicas en el manto terrestre (Mussett & Khan, 2000; Kearey *et al.*, 2009). El tipo de vulcanismo que más CO_2 expulsa (hasta un 85% del total, Cockell *et al.*, 2008) es el relacionado con las dorsales oceánicas. Sin embargo, el hecho de que estas dorsales se encuentren a gran profundidad bajo el agua (más de 2,5 km) hace que, debido a las altas presiones, el CO_2 pueda permanecer hasta 1000 años disuelto en el agua sin alcanzar la atmósfera (Cockell *et al.*, 2008) y cuando

finalmente puede ser liberado la cantidad de CO_2 que llega a la atmósfera es considerablemente menor que la expulsada por las dorsales. Los responsables de este balance negativo de CO_2 son, en gran medida, los organismos carbonatados que habitan las plataformas continentales. Los puntos calientes no expulsan una gran cantidad de CO_2 (aproximadamente 7,5 % del total), pero este pequeño porcentaje llega un momento que pasa directamente desde el manto terrestre hasta la atmósfera, ya que los puntos calientes implican la creación de un conjunto de islas en los océanos, que se van desplazando siguiendo el movimiento de las placas. Este aporte de roca a las cuencas oceánicas provoca en sí mismo un ascenso del nivel del mar y, por tanto, un aumento de la superficie de las plataformas continentales, que está directamente relacionada con el número de organismos que pueden habitarlas.

Parece, no obstante, que una actividad volcánica como la actual (nos referimos a la de los últimos millones de años) no tiene consecuencias sobre el clima a escala geológica, aunque grandes erupciones aisladas pueden provocar cambios en la temperatura del planeta en un periodo corto de tiempo como consecuencia del aumento de la concentración de aerosoles en la atmósfera. Un ejemplo no muy lejano fue la erupción del volcán Pinatubo en 1991 en Filipinas (la segunda erupción en importancia del siglo XX), que provocó un descenso de la temperatura del planeta de $0,5^\circ - 0,7^\circ \text{C}$ (Hecht, 1992; Rosenberg, 2007).

Sin embargo, en otros periodos geológicos la actividad volcánica ha sido muchísimo más intensa, creándose los llamados basaltos de inundación (flood basalts), que sí tuvieron una gran repercusión sobre el clima y sobre la vida. Uno de los ejemplos mejor conocidos es el de los basaltos del Deccan (India) depositados a finales del Cretácico (66 Ma aproximadamente) que, en poco más de 0,5 Ma, cubrieron alrededor de 1,5 millones de km^2 de la superficie terrestre (Cockell *et al.*, 2008; Keller *et al.*, 2008). La Figura 5 muestra la distribución de los basaltos de inundación y su edad.

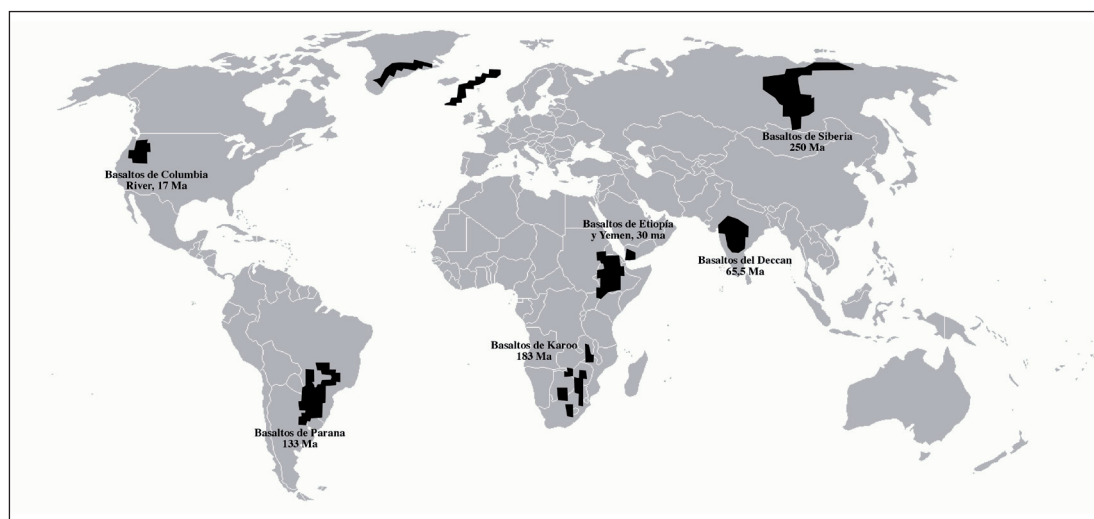


Fig. 5. Distribución geográfica y edad de los principales basaltos de inundación. Modificada de Cockell *et al.*, (2008).

Parece, por tanto, que los efectos de la actividad volcánica sobre el clima se reflejan en un aumento de la temperatura, como consecuencia de un aumento de la concentración de vapor de agua y de CO₂ atmosférico, siempre y cuando esa actividad volcánica sea excepcional y prolongada en el tiempo. En condiciones normales un aporte extra de CO₂ a la atmósfera es compensado por otros mecanismos como la meteorización de los silicatos (Fig. 3) (ver al respecto el artículo de Martín-Chivelet en este mismo número).

FORMACIÓN DE MONTAÑAS

La formación de las montañas es un proceso complicado y largo que repercute en los seres vivos de varias formas. Seguramente la más conocida es la división que causa en el terreno, una división que condiciona una distribución desigual de los organismos en ambos flancos de las cadenas montañosas. Generalmente los sistemas montañosos tienen dos zonas muy bien delimitadas: una zona húmeda, que suele coincidir con el flanco que mira al mar, y una zona seca, que es el flanco contrario. De esta forma la cadena montañosa hace de barrera evitando que las borrascas cargadas de agua la sobrepasen. Los grandes sistemas montañosos, como el Himalaya, suelen estar asociados a grandes mesetas (en este caso el Tíbet), que se elevan por encima del nivel del mar varios kilómetros. Las condiciones atmosféricas húmedas en las laderas de estos grandes sistemas y secas en sus mesetas son tan diferentes que los organismos que las habitan no son intercambiables.

Pero la formación de las montañas no sólo afecta a los organismos que habitan en ellas, sino a todos porque puede suponer un enfriamiento climático a nivel general. Los factores que intervienen en este enfriamiento son complicados, pero una forma simple de explicarlo es la siguiente. Cuando un relieve se eleva la meteorización física y química que sufre es mayor, siendo la meteorización química la que está relacionada con el descenso de la temperatura. Los minerales silicatados cuando se meteorizan retiran CO₂ de la atmósfera al formar nuevos minerales, sobre todo carbonatos. Aunque una pequeña parte de estos carbonatos puede disolverse, la mayor parte son depositados y no vuelven a entrar en el ciclo del carbono hasta muchos millones de años más tarde (Fig. 3) (Johnsson, 2000; Kump *et al.*, 2000). Pero la pérdida de CO₂ atmosférico debida a la meteorización química puede ser compensada por un aporte extra de CO₂ a la atmósfera proveniente de los procesos petrogenéticos acaecidos en las zonas de subducción, que implican una liberación de CO₂ a través del vulcanismo (Johnsson, 2000). Así podemos encontrarnos con un proceso de feedback negativo donde el sistema se regula así mismo sin que tenga grandes consecuencias en el clima (Kump *et al.*, 2000) y, por tanto, en los seres vivos a largo plazo.

TRANSGRESIONES Y REGRESIONES

La tectónica de placas también es la responsable de cambios en el nivel del mar y estos cambios tienen sus consecuencias sobre el clima. Pero, además, los cambios climáticos también afectan directamente a los cambios del nivel del mar (Fig. 1), produciéndose, como veremos más adelante, un feedback positivo. Las transgresiones y las regresiones no sólo inciden en los seres vivos porque modifican el clima, sino que además modifican la disponibilidad de las áreas habitables (Fig. 1), afectando sobre todo a la fauna que se desarrollan en las plataformas continentales. Para los organismos bentónicos, las transgresiones suponen un aumento del área potencialmente colonizable y suelen llevar asociado un aumento en el número y la diversidad de los mismos. Por el contrario, los descensos del nivel del mar dejan las plataformas expuestas y estos organismos pierden su hábitat natural; como consecuencia de ello, el número de bentónicos disminuye debido a la competencia por el espacio y, según la importancia de la regresión, un gran número de sus especies pueden llegar a extinguirse. Pero, además, las variaciones en la altura de la columna de agua producen variaciones en el ecoespacio de la fauna neotónica o planctónica que pueden afectar a su biodiversidad.

Hay dos mecanismos por los cuales el nivel del mar puede cambiar: la isostasia y la eustasia. Los cambios isostáticos se deben principalmente a la dinámica interna de la Tierra y provocan movimientos en la vertical de la litosfera como consecuencia de cambios en su densidad media, hasta alcanzar el nivel de compensación isostática (Mussett & Khan, 2000; Kearey *et al.*, 2009). Los cambios en el nivel del mar provocados por movimientos isostáticos son de escala regional, no global, por lo cual no tienen gran trascendencia en la biodiversidad en conjunto.

Los cambios eustáticos se deben a dos factores: cambios en la forma y tamaño de las cuencas oceánicas (nuevamente de origen interno, como los cambios isostáticos) y cambios en el volumen de agua de los océanos, debido a cambios climáticos (Cockell *et al.*, 2008; Kearey *et al.*, 2009). Los cambios en el tamaño y la forma de las cuencas oceánicas pueden deberse a varios factores, entre ellos al aporte de magma de las dorsales, al desplazamiento de agua desde zonas más profundas a zonas más someras cuando grandes masas continentales se fracturan y al depósito de basaltos de inundación en los océanos, así como de grandes cantidades de sedimentos transportados desde las tierras emergidas (Cockell *et al.*, 2008). Los cambios en el volumen de agua de los océanos están directamente relacionados con el volumen de hielo de los casquetes polares y otras grandes masas de hielo como la existente actualmente en Groenlandia. Como es lógico, cuanto menos volumen de agua en estado sólido más volumen habrá en estado líquido. Un descenso de la tempe-

ratura implica más agua en estado sólido o, lo que es lo mismo, más hielo en los polos y en las tierras emergidas; cuanto mayor sea la superficie de hielo más radiación solar es reflejada (efecto albedo) y, por tanto, más desciende la temperatura. Pero además, el descenso del nivel del mar deja gran parte de las plataformas continentales al descubierto, plataformas que son meteorizadas y, como ya vimos en el apartado anterior, esto provoca un descenso de las temperaturas como consecuencia de la retirada de CO₂ atmosférico al formarse los carbonatos. Se produce, como vemos, un feedback positivo porque es un proceso que se retroalimenta. Un ascenso del nivel del mar también produce un feedback positivo, pero en este caso con un aumento de las temperaturas (Cockell *et al.*, 2008). Vemos, pues, que el efecto sobre la biodiversidad de los cambios eustáticos debidos al clima es doble: (1) el efecto directo debido al cambio climático y (2) el indirecto debido al incremento o disminución de la superficie de las plataformas continentales habitables.

EVENTOS DE BIODIVERSIDAD Y EXTINCIONES Y SU RELACIÓN CON LA TECTÓNICA DE PLACAS

Una vez analizado cómo la deriva continental, la actividad magmática, la formación de montañas y las transgresiones y regresiones (todos ellos provocados por la tectónica de placas) afectan a los seres vivos, analizaremos algunos eventos de biodiversidad y extinciones acaecidos durante la historia de la Tierra, e intentaremos relacionarlos con estos procesos tectónicos explicando la situación geológica en esos periodos.

La extinción de la Biota de Ediacara

A finales del Proterozoico, hace 600-580 Ma, se desarrolló sobre la Tierra una fauna con una organización intermedia entre los Proterozoos y los Metazoos, que reciben el nombre de Vendozoos o

Vendobiontes (Seilacher, 1992), también conocida como Biota de Ediacara. Estos organismos surgieron en un periodo de la historia de la Tierra en el que tuvieron lugar importantes cambios geoquímicos en la atmósfera (McMenamin, 2005).

Paleogeográficamente la última etapa del Proterozoico se caracteriza por la presencia de un supercontinente llamado Rodinia, rodeado por el gran océano de Pantalasa, que ocupó las latitudes bajas y medias de los hemisferios norte y sur (García-Alcalde, 1997), (Fig. 6). La Biota de Ediacara colonizó los mares epicontinentales y someros de Rodinia en latitudes medias (30° N y S) durante aproximadamente 20 Ma, desapareciendo cerca del límite Proterozoico-Fanerozoico (McCall, 2006). La extinción de la Biota de Ediacara supuso el primer evento de extinción conocido. La comunidad científica está de acuerdo en señalar como responsable de la misma a la glaciación Varangiense, que llegó a afectar a las latitudes bajas (García-Alcalde, 1997; McCall, 2006). Como vimos con anterioridad, los descensos del nivel del mar dejan las plataformas continentales expuestas disminuyendo, por tanto, el área potencialmente colonizable. Además, las regresiones tienen un efecto de enfriamiento sobre el clima con un efecto de feedback positivo (Cockell *et al.*, 2008). Pero al mismo tiempo que se desarrollaba la glaciación Varangiense el supercontinente de Rodinia comenzó a fracturarse y parece que este hecho pudo contribuir a la desaparición de estos organismos porque cambió los patrones de circulación y sedimentación marina (McCall, 2006).

Explosión Cámbrica

Si la Biota de Ediacara supuso la aparición de los primeros organismos pluricelulares, el Cámbrico (542-488 Ma) fue el periodo geológico en el que se desarrollaron los verdaderos metazoos y en el que aparecieron los primeros organismos con esqueleto (García-Alcalde, 1997; Marshall, 2006). Estos esqueletos fueron principalmente fosfáticos, seguidos de los de naturaleza calcítica.

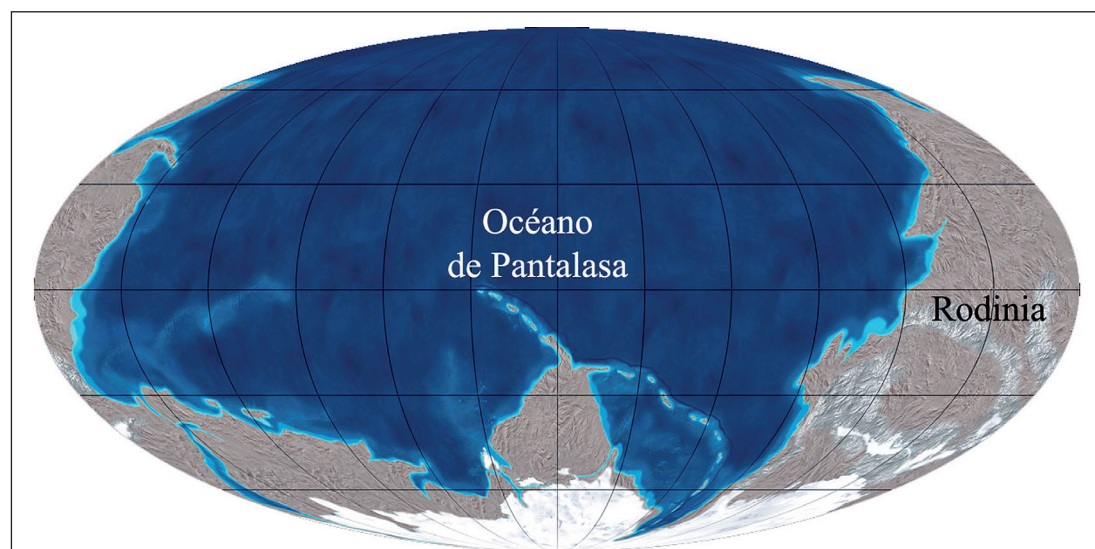
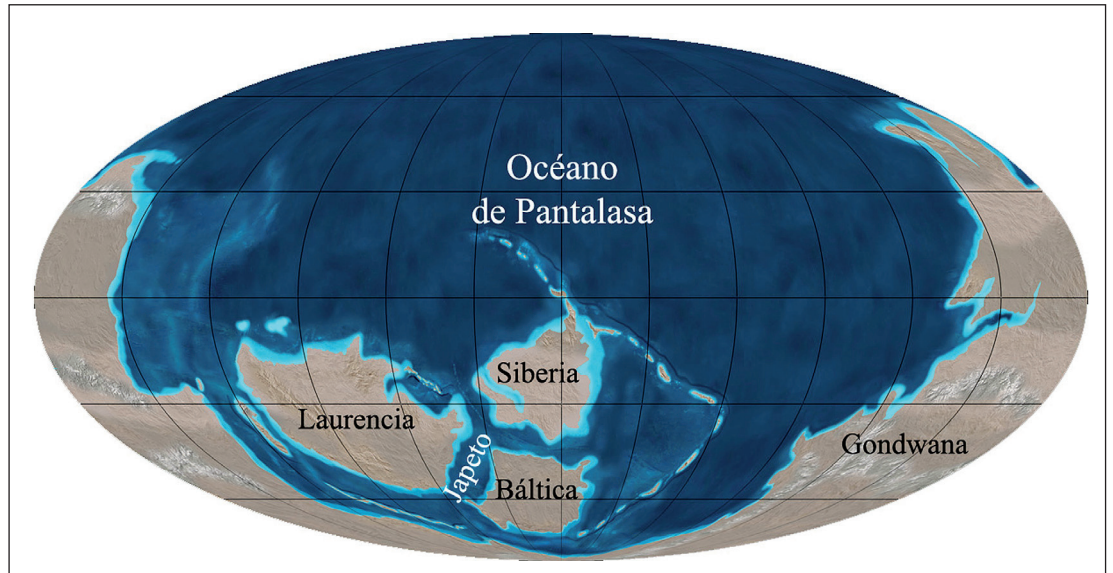


Fig. 6. Reconstrucción paleogeográfica del Proterozoico Superior (600 Ma). Fuente: Blakey, R., NAU Geology. <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/mollglobe.html>.

Fig. 7. Reconstrucción paleogeográfica del Cámbrico Inferior (540 Ma). Fuente: Blakey, R., NAU Geology. <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/mollglobe.html>.



Esta “explosión” de la vida en el Cámbrico pudo ser debida a la creación de nuevas plataformas continentales como consecuencia de la fragmentación de Rodinia (Fig. 7). Además, la elevada actividad magmática que provocó la rotura de este supercontinente ayudó a cambiar las condiciones frías anteriores a otras más cálidas y favorables para la vida debido a la expulsión de grandes cantidades de CO₂ y vapor de agua a la atmósfera. La rápida distribución mundial de estas nuevas formas se vio favorecida por la poca profundidad de las aguas y la cercanía de las diferentes plataformas continentales y por un nuevo patrón de circulación oceánica, consecuencia directa de la fragmentación de Rodinia (García-Alcalde, 1997).

Eventos de biodiversidad y extinción del Ordovícico Superior

Durante el Ordovícico (488-442 Ma) la práctica totalidad de las tierras emergidas estaban situadas en el hemisferio sur, con un gran supercontinente,

llamado Gondwana, situado sobre el polo sur, extendiéndose hasta latitudes bajas, y otros paleocontinentes (Avalonia, Báltica, Laurentia y Siberia) ocupando latitudes medias-bajas [Jiménez-Sánchez & Villas, en prensa], (Fig. 8). En esta situación paleogeográfica a comienzo del Ordovícico Superior (455-445 Ma) se produjo uno de los eventos de biodiversificación más importantes conocidos hasta el momento, que afectó tanto al número de especies como al de órdenes (Miller, 2004; Jiménez-Sánchez *et al.*, 2007), al que siguió en muy poco tiempo (sólo unos millones de años) la glaciación finiordevícica, o Hirnantense, que fue en gran medida la responsable de la extinción de finales del Ordovícico, una de las tres extinciones mayores conocidas, donde desaparecieron más del 85% de las especies y el 61% de los géneros (Jablonski, 1991).

Una de las causas del gran aumento en la biodiversidad que tuvo lugar durante el Ordovícico Superior puede encontrarse en la presencia de un gran punto caliente durante el Ordovícico Medio

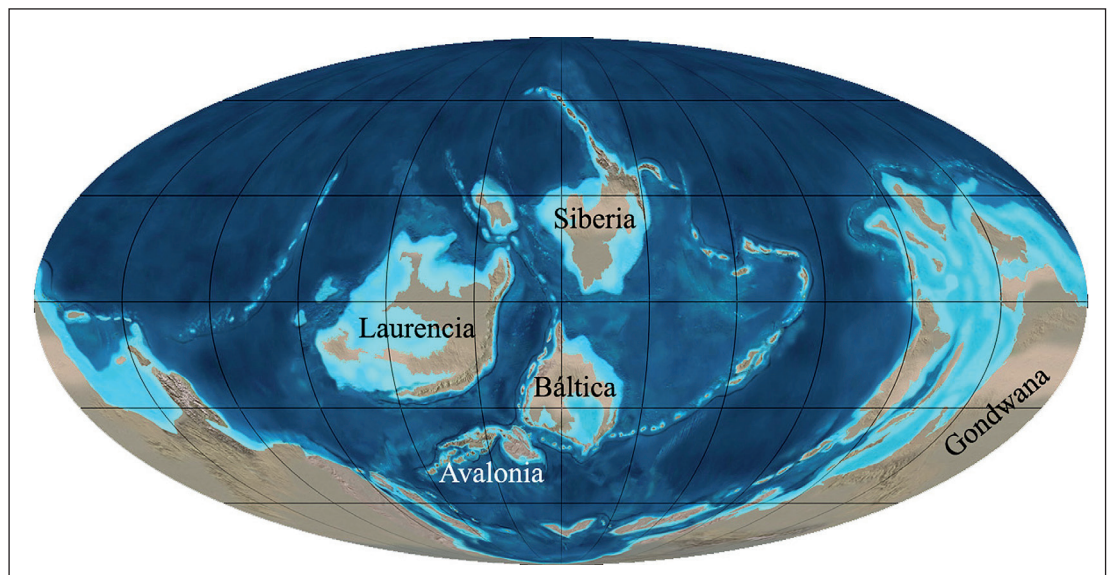


Fig. 8. Reconstrucción paleogeográfica del Ordovícico Superior (450 Ma). Fuente: Blakey, R., NAU Geology. <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/mollglobe.html>.

(Barnes, 2004). Este gran punto caliente arrojaría gran cantidad de CO₂ a los océanos y a la atmósfera y provocaría un ascenso del nivel del mar como consecuencia del aporte de roca a los océanos. La elevada concentración de CO₂ en los océanos pudo ser el principal responsable del desarrollo de nuevos organismos carbonatados, desarrollo que se vio muy favorecido por el aumento de las plataformas continentales como consecuencia del ascenso del nivel del mar. Pero estos mismos organismos pudieron desempeñar un papel muy importante en el desarrollo de la glaciación Hirnantense, debido a su capacidad de captar CO₂, y ser los responsables primarios de su propia extinción (Villas *et al.*, 2002). Lo que parece claro es que la glaciación Hirnantense fue la responsable de la gran extinción del Ordovícico. Según Branchley (2004) la extinción se produjo en dos fases: en la primera hubo un rápido descenso de la biodiversidad como consecuencia del descenso del nivel del mar y de los cambios en las corrientes oceánicas, que afectó principalmente a la fauna de aguas cálidas; la segunda fase, más localizada, estuvo relacionada con cambios en los niveles de oxígeno del agua (Sheehan, 2001).

El salto de la vida a la tierra

El Devónico (416-359 Ma) es el periodo geológico en el que los organismos invertebrados y vertebrados colonizaron las aguas salobres y dulces de los continentes y cuando las primeras plantas, insectos, arañas, escorpiones y, ya en el Devónico Superior, los vertebrados tetrápodos, colonizaron las tierras emergidas (García-Alcalde, 1997; Barclay *et al.*, 2005). Según García-Alcalde (1997) el salto de la vida desde los mares hasta la tierra se relaciona con la formación de la Old Red Sandstone.

En el Ordovícico (488-442 Ma) los paleocontinentes de Avalonia y Báltica comenzaron un acercamiento entre ellos que según Trench & Torsvik (1992) concluyó a finales de este periodo (Fig. 8). Durante

el Silúrico estos dos continentes, ya unidos, se fueron acercando al paleocontinente de Laurentia, hasta chocar con él en el Silúrico Superior (Torsvik *et al.*, 1996). La unión de Avalonia-Báltica con Laurentia cerró el antiguo océano Japeto, que separaba Laurentia de Báltica, y dio lugar a la gran cordillera Caledónica de más de 4000 km de longitud (García-Alcalde, 1997; Barclay, 2005), (Fig. 9). La erosión de este sistema montañoso originó los depósitos que hoy conocemos como Old Red Sandstone. Estos depósitos molásicos se depositaron en latitudes ecuatoriales y dieron lugar a extensos sistemas aluviales, zonas pantanosas y deltas. Según García-Alcalde (1997) las condiciones climáticas cálidas junto con la aparición de nuevas condiciones ambientales terrestres y la competencia en los medios marinos pudo ser el detonante del salto definitivo de la vida a tierra firme.

El Devónico se cerraría con otro evento de extinción (evento o crisis Kellwasser) que afectó principalmente a los organismos marinos de latitudes ecuatoriales-tropicales, que fueron sustituidos por los de latitudes más altas. Se ha tratado de relacionar este evento con una nueva glaciación en Gondwana, pero parece probado que la glaciación fue posterior al evento de extinción, por lo que no quedan claras las causas del mismo (McGhee, 1994; García-Alcalde, 1997).

Extinciones muy importantes fueron las que se produjeron en el límite Pérmico-Triásico (251 Ma) (la más grande ocurrida en la Tierra hasta ahora) y en el límite Cretácico-Paleoceno (65,5 Ma), que terminó con la existencia de los organismos más grandes desarrollados sobre tierra firme: los dinosaurios. Ambas extinciones son tratadas en los artículos correspondientes de este monográfico.

El Gran Intercambio Biótico Americano

El Gran Intercambio Americano ("GABI" Great American Biotic Interchange) es el nombre que recibe el intercambio faunístico que tuvo lugar entre

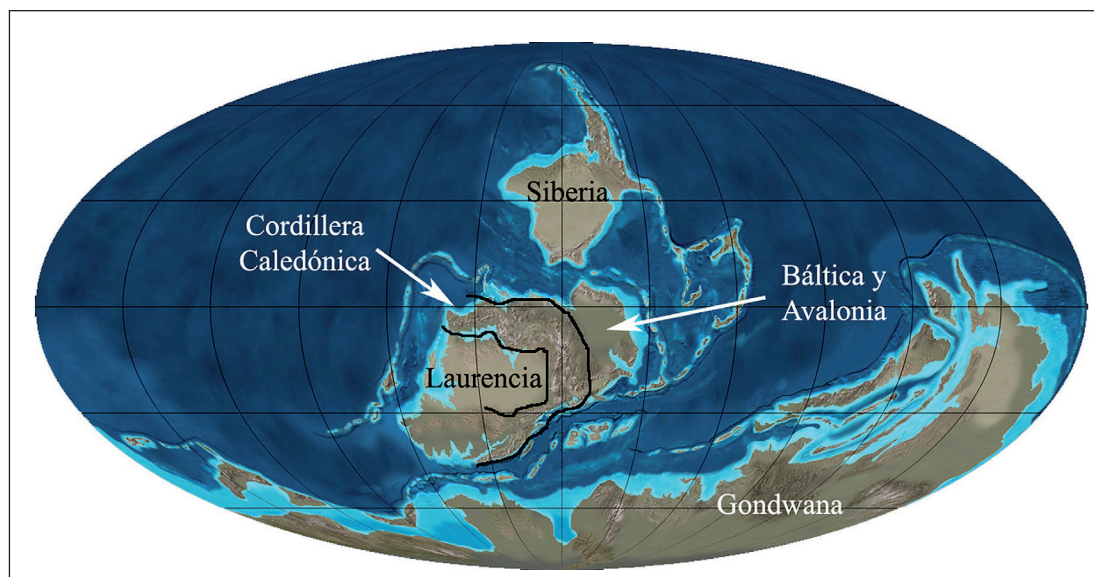
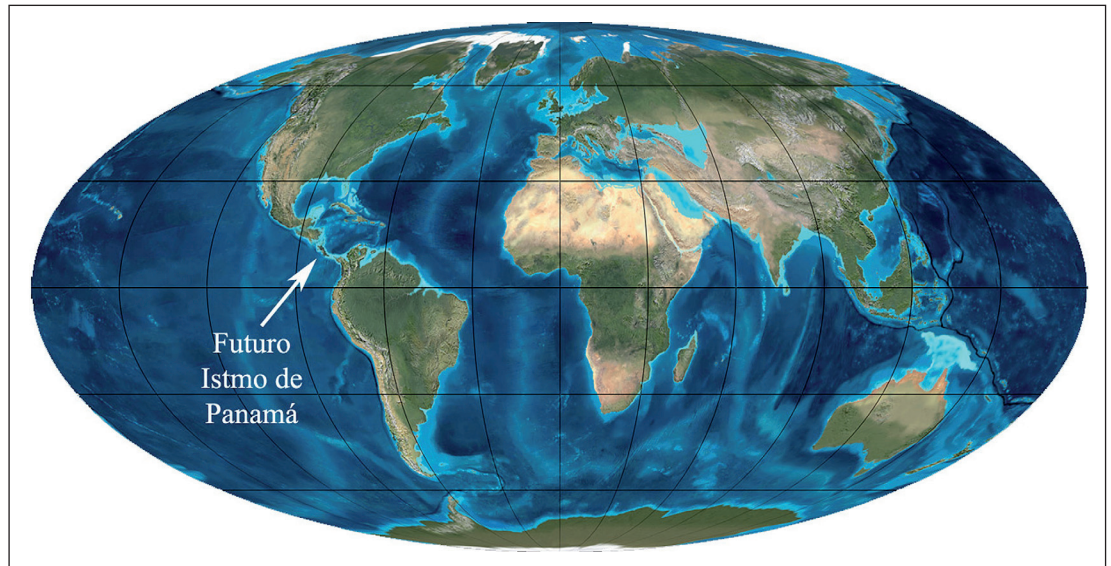


Fig. 9. Reconstrucción paleogeográfica del Devónico Inferior (400 Ma). Fuente: Blakey, R., NAU Geology. <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/mollglobe.html>.

Fig. 10. Reconstrucción paleogeográfica del Mioceno (20 Ma), época anterior al Plioceno (3 Ma), con el Istmo de Panamá aún sin cerrar. Fuente: Blakey, R., NAU Geology. <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/mollglobe.html>.



América del Norte y América de Sur en el Plioceno (3 Ma) y que fue puesto de manifiesto en primer lugar por Alfred Russel Wallace, en Wallace (1876). El intercambio se realizó a través del Istmo de Panamá, que unió lo que hasta entonces habían sido dos masas terrestres aisladas (Fig. 10). Afectó sobre todo a los mamíferos, pero también tuvo repercusión sobre las aves, los artrópodos, los reptiles, e incluso sobre los peces de agua dulce.

Desde América del Norte migraron hacia América del Sur grandes mamíferos como las llamas, los venados, los caballos, los pumas, los dientes de sable y los osos, así como algunos roedores. Y desde América del Sur hacia América del Norte migraron grupos tan curiosos como los perezosos terrestres o las aves del terror. Parece ser que la migración inicial entre los dos continentes afectó a un número similar de especies, pero éstas no tuvieron el mismo éxito ni en cuanto a la capacidad de sobrevivir ni a la diversidad que alcanzaron (Webb, 2006). Las especies procedentes de América del Norte tuvieron una gran capacidad de adaptación a los nuevos nichos ecológicos que encontraron en América del Sur, perpetuándose y diversificándose en este territorio. Pero este hecho no fue recíproco; las especies que, procedentes de América del Sur, cruzaron el Istmo de Panamá y pasaron a América del Norte tuvieron grandes dificultades para sobrevivir y las que lo consiguieron no fueron capaces de diversificarse (Vrba, 1992; Webb, 2006).

Los científicos coinciden en que el desequilibrio adaptativo entre las faunas de las dos Américas pudo deberse fundamentalmente a dos factores. El primero de ellos está relacionado con el clima. Los cambios climáticos producidos a finales del Plioceno (3 Ma), junto con la gran elevación de los Andes en aquel periodo, dieron lugar a un enfriamiento climático y cambios en los patrones de la red de drenaje (Marshall *et al.*, 1982). Esto provocó que los bosques tropicales quedaran restringidos a la zona más ecuatorial de Sudamérica, mientras que en el

resto del continente dominaba el clima de sabana y bosque disperso (Moreno-Bofarull *et al.*, 2008). Desde América del Norte migraron especies especialistas de sabana, ecosistema que en este continente ya era muy abundante, y algunas especies generalistas. Pero en América del Sur no existían especies especialistas de sabana, por lo cual sólo migraron especies generalistas, que no tuvieron éxito en adaptarse al nuevo ecosistema (Moreno-Bofarull *et al.*, 2008). El segundo factor está relacionado con la mayor preparación que tuvo la fauna de América del Norte para competir por los mismos nichos ecológicos y adaptarse a otros nuevos, consecuencia de los intercambios faunísticos previos con Eurasia (Wilson, 1999). Sin embargo, la fauna de América del Sur había permanecido aislada desde que Sudamérica se separó de Gondwana a finales del Cretácico Inferior hace 120 Ma (Simpson, 1980), desarrollándose sin entrar en competencia con otra fauna invasora, de forma que poseía una fauna endémica (Marshall, 1988). Pero pudo haber una tercera causa para este desequilibrio adaptativo y radicaría en la falta de grandes carnívoros en América del Sur y su presencia en América del Norte. Este hecho desfavorecería claramente a la fauna procedente del sur.

Mientras que la presencia del Istmo de Panamá supuso para los organismos terrestres la posibilidad de extenderse hacia nuevos territorios, no ocurrió lo mismo con los organismos marinos. En este ambiente, el marino, la fauna y la flora caribeñas quedaron completamente aisladas de la fauna y la flora pacíficas conduciéndolos a tomar caminos evolutivos completamente diferentes (especiación alopatrica) (Lessios, 2008).

CONCLUSIONES

En este trabajo se ha analizado la relación entre la biodiversidad y la tectónica de placas a través de cuatro procesos: deriva continental, actividad magmática, formación de montañas y transgresiones y

regresiones. La deriva continental afecta a los seres vivos porque incide en el clima de una región y, además, porque puede influir en la dirección evolutiva que siga una especie. La actividad magmática afecta a la biodiversidad principalmente a través del clima, pero sólo cuando se trata de una actividad magmática muy intensa, prolongada durante cientos de miles de años, como es el caso de los basaltos de inundación. La formación de montañas incide sobre la vida mediante el clima y la especiación alopátrica. Y, por último, los cambios eustáticos (transgresiones y regresiones) afectan a la biodiversidad porque inciden en el clima (y viceversa) y porque modifican el área potencialmente habitable para los organismos.

No es una tarea demasiado complicada deducir en qué dirección va a actuar cada uno de los procesos anteriores si los aislamos. Pero la tectónica de placas es compleja y durante la historia de la Tierra deriva continental, actividad magmática, formación de montañas y transgresiones y regresiones han actuado al mismo tiempo. Como todos estos procesos no actúan en el mismo sentido, no es sólo su actividad lo que es importante, sino su intensidad relativa respecto a los demás. Esto es lo que hace muy complicado asignar una única causa a cada uno de los eventos de biodiversidad y extinción analizados en este artículo.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Beatriz Azanza sus comentarios de tipo biológicos y a Javier Gómez Jiménez, que me ha ayudado tanto, que bien podría este artículo ir firmado también por él.

BIBLIOGRAFÍA

Barclay, W.J. (2005). Charter 1 (Introduction). In: Barclay, W.J., Browne, M.A.E., McMillan, A.A., Pickett, E.A., Stone, P. y Wilby, P.R. (eds.), *The Old Red Sandstone of Great Britain. Geological Conservation Review series*, 31, 1-393.

Barnes, C.R. (2004). Was There an Ordovician Superplume Event? In: Webby, B.D., Paris, F., Droser, M.L. y Percival, I.G. (eds.), *The Great Ordovician Biodiversification Event*, Columbia University Press, New York, 77-80.

Brenchley, P.J. (2004). End Ordovician Glaciation. In: Webby, B.D., Paris, F., Droser, M.L. y Percival, I.G. (eds.), *The Great Ordovician Biodiversification Event*, Columbia University Press, New York, 81-83.

Cockell, C., Corfield, R., Edwards, N. y Harris, N. (2008). *An Introduction to the Earth-Life System*. Cambridge University Press, Cambridge, 1-328.

Crowley, T.J. (2000). Causes of Climate Change Over the Past 1000 Years. *Science* 289, 270-277.

Foukal, P., Frohlich, C., Spruit, H. y Wigley, T.M.L. (2006). Variations in Solar Luminosity and Their Effect on the Earth's Climate. *Nature* 443, 161-166.

Gall, J.C. (2009). Terre et Vie: des histoires imbriquées. *C.R. Palevol* 8, 105-117.

García-Alcalde (1997). Evolución biótica y geográfica en el Paleozoico inferior y medio. In: Aquine, E., Morales, J. Y Sona, D. (eds.), *Cursos de Verano de el Escorial*. Registro Fósil e Historia de la Tierra, 119-142.

Hecht, J. (1992). Pinatubo cooling will test greenhouse models. <http://www.newscientist.com/article/mg13318032.900-science-pinatubo-cooling-will-test-greenhouse-models.html>

Jablonski, D. (1991). Extinctions: A Paleontological perspective. *Science* 253, 754-757.

Jiménez-Sánchez, A., Spjeldnaes, N. y Villas, E. (2007). Ashgill bryozoans from the Iberian Chains (NE Spain) and their contribution to the Late Ordovician biodiversity peak in North Gondwana. *Amaghiniana* 44.4, 681-696.

Jiménez-Sánchez, A. y Villas, E. (en prensa). The bryozoan dispersion into the Mediterranean margin of Gondwana during the pre-glacial Late Ordovician. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Doi: 10.1016/j.palaeo.2009.11.027.

Johnsson, M.J. (2000). Chemical Weathering and Soils. En: *Earth Systems: Processes and Issues*, Ernst, W.G. (ed). Cambridge University Press, Cambridge, 119-132.

Kearey, P., Klepeis, K.A. y Vine, F.J. (2009). *Global Tectonics*. Wiley-Blackwell, 1-496.

Keller, G., Adatte, T., Gardin, S., Bartolini, A. y Bajpai, S. (2008). Main Deccan volcanism phase ends near the K-T boundary: Evidence from the Krishna-Godavari Basin, SE India. *Earth and Planetary Science Letters* 268, 293-311.

Kump, L.R., Brantley, S.L. y Arthur, M.A. (2000). Chemical Weathering, Atmospheric CO₂, and Climate. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 28, 611-667.

Lessios, H.A. (2008). The Great American Schism: Divergence of Marine Organisms After the Rise of the Central American Isthmus. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 63-91.

Martín-Chivelet, J. (2010). Ciclo del carbono y clima: la perspectiva geológica. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, en este volumen.

Marshall, C.R. (2006). Explaining the Cambrian "Explosion" of animals. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 34, 355-384.

Marshall, L.G. (1988). Land Mammals and the Great American Interchange. *American Scientist* 76, 380-388.

Marshall, L.G., Webb, S.D., Sepkorki, J.J. y Raup, D.M. (1982). Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science* 215, 1351-1357.

McCall, G.J.H. (2006). The Vendian (Ediacaran) in the geological record: enigmas in geology's prelude to the Cambrian explosion. *Earth-Science Reviews* 77, 1-229.

McGhee, G.R. Jr. (1994). *Comets, asteroids, and the Late Devonian mass extinction*. *Palaos* 9.6, 513-515.

McMenamin, M.A.S. (2005). Vendian and Ediacaran. In: Selley, R.C. Cocks, L.R.M., Plimer, I.R. (Eds.), *Encyclopedia of Geology*, Elsevier, 4, 371-381.

Miller, A.I. (2004). The Ordovician Radiation: towards a new global synthesis. In: Webby, B.D., Paris, F., Droser, M.L. y Percival, I.G. (eds.), *The Great Ordovician Biodiversification Event*, Columbia University Press, New York, 380-388.

Moreno-Bofarull, A., Arias-Royo, A., Hernández-Fernández, M., Ortiz-Jaureguizar, E y Morales, J. (2008). Influence of continental history on the ecological specialization and macroevolutionary processes in the mammalian assemblage of South America: differences between small and large mammals. *BMC Evolutionary Biology* 8, 97.

Mussett, A.E. y Khan, M.A. (2000). Looking into the Earth. *An introduction to geological geophysics*. Cambridge University Press, Cambridge, 1-470.

- Pavlov, A., Toon, O.B., Pavlov, A.K., Bally, J. Y Pollard, D. (2005). Passing through a giant molecular cloud: Snowball glaciations produced by interstellar dust. *Geophysical research letters* 32.2, L03705.1-L03705.4.
- Pidwirny, M. (2010). Causes of Climate change. Dragan, S. (ed). http://www.eoearth.org/article/Causes_of_climate_change
- Purves, W.K., Sadava, D., Orians, G.H. y Heller, H.C. (2001). Life. *The Science of Biology*. Sinauer Associates, 1044 pp.
- Rosenberg, M. (2007). Mount Pinatubo Eruption. Rosenberg, M. (ed) <http://geography.about.com/od/globalproblemsandissues/a/pinatubo.htm>
- Sheehan, P.M. (2001). The Late Ordovician Mass Extinction. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 29, 331-364.
- Seilacher, A. (1992). Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of Precambrian evolution. *Journal of Geological Society*, London, 149, 607-613.
- Simpson, G.G. (1980). *Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals*. Cambridge University Press, 1-266.
- Talbot, R.J. y Newman, M.J. (1977). Encounters between Stars and dense Interstellar Clouds. *Astrophysical Journal Supplement Series* 34.3, 295-308.
- Torsvik, T.H., Smethurst, M.A., Meert, J.G., Van der Voo, R., McKerrow, W.S., Brasier, M.D., Sturt, B.A. y Walderhaug, H.J. (1996). Continental break-up and collision in the Neoproterozoic and Palaeozoic - A tale of Baltica and Laurentia. *Earth-Science Reviews* 40, 229-258.
- Trench, A. y Torsvik, T.H. (1992). The closure of the Iapetus Ocean and Tornquist Sea - new paleomagnetic constraints. *Journal of the Geological Society*. 149.6, 867-870.
- Valentin, J.W. y Moores, E.M. (1970). Plate-Tectonic Regulation of Faunal Diversity and Sea Level - a Model. *Nature* 228.5272, 657-659.
- Villas, E., Vennin, E., Álvaro, J.J., Hammann, W., Herrera, Z. y Piovano, E.L. (2002). The late Ordovician carbonate sedimentation as a major triggering factor of the Hirnantian glaciation. *Bulletin de la Société Géologique de France* 173.6, 569-578.
- Vrba, E.S. (1992). Mammals as a key to evolutionary theory. *Journal of mammalogy* 73, 1-15.
- Wallace, A.R. (1876). *The Geographical Distribution of Animals. With a Study of the Relations of living and Extinct Faunas as Elucidating the Past Changes of the Earth's Surface*. University of Michigan, 1-504.
- Webb, S.D. (2006). The Great American Biotic Interchange: Patterns and Processes. *Missouri Botanical Garden* 93.2, 245-257.
- Wilson, E.O. (1999). *The Diversity of Life*. W.W. Norton & Company, 1-424. ■

Este artículo fue solicitado desde E.C.T. el día 12 de enero de 2010 y aceptado definitivamente para su publicación el 20 de mayo de 2010.