



# LOS PROBLEMAS DE LA MODERNA PALEOBIOLOGIA<sup>(1)</sup>

POR

BERMUDO MELENDEZ

Catedrático de la Universidad de Granada

## I.—GENERALIDADES

La Paleobiología (del griego *παλαιός*=antiguo, *βίος*=vida, y *λόγος*=fundamento), es por su etimología la Ciencia que estudia las manifestaciones de la vida en el pasado de la tierra, es decir, que persigue el estudio de la Biología en el transcurso de los tiempos geológicos, buscando las mutuas relaciones de los seres vivos entre sí, o las existentes entre el medio ambiente y los organismos, y finalmente, su lenta evolución en el tiempo.

Estos estudios, que siempre han estado más o menos incluídos

---

(1) Conferencias pronunciadas los días 4 y 5 de septiembre de 1945 en el VI Curso de Verano.



en el ámbito de la Paleontología, han tomado carta de naturaleza propia desde hace unos veinte años, gracias a los trabajos del Profesor Othenio Abel a quien realmente se debe la fundación independiente de la novísima ciencia a que venimos refiriéndonos.

En la actualidad, contribuyen al desarrollo de esta interesantísima rama de las Ciencias Naturales, gran número de hombres de ciencia de todos los países, biólogos, geólogos y especialmente paleontólogos, que han encontrado en esta nueva modalidad de la Paleontología, amplio campo casi virgen, para sus investigaciones.

Atendiendo al fin que persigue, puede dividirse la Paleobiología en diversas ramas:

**PALEOETOLOGIA** (del griego *ἔθος*=género de vida), se ocupa del estudio de la forma de los organismos fósiles en relación con su género de vida y el medio en que se desarrollaron.

**PALEOECOLOGIA** (del griego *οἶκος*=medio ambiente), trata de reconstruir la configuración del mundo animado en las distintas eras geológicas, y de sus condiciones de vida, utilizando no sólo los fósiles, sino también la naturaleza de los sedimentos en que aparecen, mediante el estudio de las fácies estratigráficas, de que más adelante nos ocuparemos con detalle.

**PALEOBIOGEOGRAFIA**, (del griego *βίος*=vida, *γῆ*=tierra, y *γραφία*=descripción), estudia la repartición geográfica de los seres vivos en los tiempos geológicos, en los diversos medios terrestres y acuáticos, contribuyendo directamente al estudio de la Paleogeografía, al separar con las zonas costeras, los continentes de los mares, y en estos últimos sus diversas regiones en profundidad.

**FILOGENIA** (del griego *φύλον*=especie, y *γένος*=engendrar), procura llegar al conocimiento del progresivo desarrollo de la vida en el transcurso de las eras geológicas, estableciendo series evolutivas o series filéticas que nos conducen desde las formas más antiguas a las actuales, es decir, al conocimiento detallado de la evolución orgánica.

## II.—LOS FOSILES

El material de trabajo para esta nueva ciencia, es el mismo que para el paleontólogo, es decir los fósiles (del latín *fossilis*=sacado de la tierra) que no son otra cosa que restos orgánicos que merced a condiciones especiales se han conservado hasta nosotros incluídos entre los materiales sedimentarios de los estratos que forman las rocas depositadas en el seno de los mares o de los lagos, en el transcurso de las eras geológicas, denominándose proceso de fosilización, a la substitución de la materia orgánica por sales minerales diversas.

En el caso de que la substitución se realice molécula a molécula, se conserva en los fósiles incluso la estructura íntima del organismo, pudiendo estudiarse al microscopio en cortes delgados por los métodos petrográficos. Así ocurre con los caparazones de ciertos *foraminíferos*, con las conchas de los *Braquiópodos* y con algunos vegetales en los que se aprecian hasta las puntuaciones areoladas de los vasos leñosos.

Sin embargo, la mayoría de las veces, lo que encontramos es una especie de vaciado o molde, que aunque suele ser de gran perfección, revelándonos hasta los detalles más insignificantes del organismo que le dió origen, ha perdido por completo la estructura íntima de aquél. Este es el caso de los fósiles de *Equinodermos*, pues por un fenómeno de recristalización de la calcita que en parte forma su esqueleto, se ha originado espato calizo con exfoliación romboédrica en el que no queda resto de la estructura de aquél. Lo propio ocurre, aunque por distinta causa, con los *Ammonites* y *Trilobites*, que llegan generalmente a nuestras manos sin el caparazón externo por ser muy tenue (de aragonito fácilmente soluble en aquéllos, y quitinoso en éstos), no obstante lo cual, el molde nos revela todos los detalles de su organización, como son la línea de sutura de los tabiques y las costillas que adornan la concha de los *Ammonites*, y la sutura facial, caracteres de los ojos y rugosidades del caparazón en los *Trilobites*, siendo en general ta-

les moldes muy suficientes para llegar a la exacta determinación del animal a que pertenecen.

Los moldes pueden ser externos o internos, según que reproduzcan la forma exterior del resto orgánico o los detalles de su interior, y esto último tiene gran importancia, pues indirectamente nos pueden suministrar interesantes detalles sobre la anatomía interna, como ocurre con los moldes internos de las conchas de *Braquiópodos* y *Moluscos*, en los que aunque hayan desaparecido por completo aquéllas, se nos revela la forma y disposición del aparato braquial, y de las impresiones musculares, vasculares y paleales, y con los *Equinodermos*, cuyos moldes suelen reproducir la disposición del aparato ambulacral, cual ocurre por ejemplo con los moldes internos de *Clypeaster* del Mioceno de Palamó (Gerona).

Casualmente, se pueden conservar simultáneamente los moldes interno y externo, habiendo sido disuelto el esqueleto calizo propiamente dicho, por las aguas carbónicas que se filtran en el terreno, permitiéndonos relacionar ambos, cosa que de aparecer siempre independientes ofrece en general serias dificultades, habiéndose dado el caso de describir como especies distintas lo que en realidad correspondía a un mismo animal.

La fosilización puede realizarse, teóricamente, en cualquier clase de mineral, pero lo más frecuente es que las partes esqueléticas en cuya composición predominan las sales calcáreas, se transformen íntegramente en carbonato cálcico, siendo necesario que el aragonito se transforme en calcita, por ser aquél más fácilmente soluble que ésta, para su ulterior conservación (caso de las conchas de los Ammonites).

La fosilización en pirita, se realiza en aguas cargadas de sales férricas gracias al desprendimiento de gases sulfurosos provocado por la substancia orgánica en descomposición, que precipitan sulfuro de hierro, el cual substituye poco a poco a la materia orgánica.

La fosilización en sílice, tiene lugar en el seno de aguas en que existe sílice gelatinosa, la cual se precipita en forma de ópalo,

substituyendo molécula a molécula a la materia orgánica, siendo esta substitución de tal delicadeza, que conserva las estructuras por delicadas que sean.

La substitución por carbón, mejor dicho, la transformación en carbón, se realiza en los restos vegetales en condiciones especiales anaerobias, por la acción de microorganismos y por procesos de reducción, que descomponen lentamente los hidratos de carbono, liberando agua y anhídrido carbónico, quedando intacta en muchos casos la estructura histológica del vegetal, que puede ser estudiada al microscopio por procedimientos especiales.

Son frecuentes en el proceso de fosilización los casos de epigénesis, pudiendo un fósil cambiar de naturaleza mineral en circunstancias especiales. Así es cómo los fósiles en pirita aparecen por lo general limonitizados por un proceso de hidroxidación. En otros casos, la calcita se reemplaza por carbonatos metálicos (malaquita, siderita, etc.), o por sílice y viceversa, siendo muy de tener en cuenta estos procesos que pueden inducir a error cuando se trate de averiguar la naturaleza del esqueleto del animal fosilizado, pues ésta puede estar cambiada, y entonces se llega a conclusiones falsas respecto a su posición sistemática. Tal ocurre por ejemplo con los *Arqueociátidos* (Esponjas especiales del Paleozoico), y con los *Litistéidos* (Esponjas Silíceas del Jurásico), que presentándose como fósiles en general calizos, provienen de organismos con esqueleto silíceo.

Un caso particular de los moldes, son las impresiones dejadas por el fósil sobre la roca que lo contuvo, después de su completa desaparición. A esta categoría pertenecen las impresiones de frondes de los llamados Helechos del Carbonífero (*Pteridospermeas*), y de las alas de insectos de esta misma época.

Por último, se clasifican en la categoría de huellas, a los rastros o marcas dejadas en la arena de las playas, en el fango de las marismas, en el cieno del fondo de las aguas, etc., por el paso de animales, como son las huellas del paso de aves, de anfibios, de

gusanos anélidos, etc., que en la mayoría de los casos identifican bastante bien al animal que las ha producido.

En general, lo único que se conserva de los seres orgánicos, en el proceso de fosilización, son sus partes duras, los esqueletos más o menos mineralizados, en los que el carbonato cálcico entra en considerable proporción: Los caparazones de los *Foraminíferos*, las espículas silíceas de los *Radiolarios* y de las *Esponjas*, los políperos calizos de los *Celentéreos Antozoarios*, el esqueleto dérmico también calizo formado por placas en los *Equinodermos*, las zoecias incrustadas de sales calcáreas en los *Briozoos*, las conchas de los *Braquiópodos* y de los *Moluscos*, el caparozón de los *Artrópodos* cuando está incrustado por sales calcáreas (*Crustáceos*), y los huesos del esqueleto de los *Vertebrados*, así como los tejidos vegetales, que son susceptibles de transformarse en carbón o de silicificarse, sin que como más arriba indicamos se pierda su estructura.

Pero excepcionalmente, en condiciones especialísimas que no obstante se han producido en casi todas las épocas geológicas, desde los tiempos más remotos, se conservan también las partes blandas, formadas por tejidos exclusivamente orgánicos, que deberían haberse descompuesto rápidamente después de la muerte del animal.

Citaremos por vía de ejemplo el caso de las formaciones de pizarras arcillosas del Cámbrico inferior y medio de la Colombia Británica (Canadá), en Mont Stephen, donde Walcott (1) ha descrito una interesantísima y complicada fauna que comprende *Crustáceos*, *Holoturias*, *Anélidos*, *Medusas*, etc., cuyas partes blandas se han conservado con una delicadeza increíble permitiendo estudiar hasta los menores detalles de su organización y de su anatomía interna, y con ello llegar al conocimiento exacto de una fauna de las más antiguas conocidas.

Otro yacimiento clásico es el de las calizas de grano finísimo,

---

(1) WALCOTT, Ch. D., «Cambrian Geology and Paleontology».—Smithsonian Miscellaneous Collection, 1909-1925.

litográficas, del Jurásico superior (Kimmeridgiense) de Solenhofen (Baviera), donde se ha conservado también una fauna completísima, en la que intervienen *Cefalópodos* (*Belemnites*), *Medusas*, *Peces*, *Reptiles*, *Aves*, *Insectos*, *Crustáceos*, etc., cuyas partes blandas conservadas nos ilustran perfectamente sobre la anatomía de estos animales que únicamente por su esqueleto no habrían podido ser reconstruídos (especialmente los *Belemnites*).

El mismo caso se repite durante el Terciario, siendo los sedimentos de margas bituminosas, del Oligoceno en Ribesalbes (Castellón) y del Mioceno en Libros (Teruel), donde también se han conservado interesantes formas de *Anfibios*, *Peces* e *Insectos* (1).

Un caso particularísimo es el de los insectos y arácnidos conservados en el ambar oligoceno del Báltico y de Sicilia, pues aquí del animal propiamente dicho no queda nada, existiendo únicamente el hueco que ocupó al ser englobado en la resina, tapizado interiormente por un polvo impalpable que reproduce a la perfección todos los detalles anatómicos, y algunas veces hasta el color. Otro caso también particularísimo es el de los anfibios, reptiles y otros pequeños vertebrados, transformados en fosforita, del yacimiento de Quercy (Francia), en que el animal se conserva íntegro con todas sus partes blandas.

Finalmente, existen casos de conservación «in toto», verdaderas momificaciones, como los restos de *Dinosaurios* del Cretácico superior encontrados en Kansas (U. S. A.), en que se ha conservado la piel, o los restos de mamíferos y anfibios de los lignitos oligocenos de Geiseltal (Alemania) (2) que se han podido estudiar histológicamente, o los cadáveres de *Mammuth* encontrados en el subsuelo helado de los estuarios de los ríos de Siberia que incluso

---

(1) H. Sampelajo, P., «Las formaciones de margas bituminosas de Ribesalbes (Castellón)».—Mem. Inst. Geol. y Min. de España, t. XLVI 3.º, 1926.

(2) Voigt, E.—«Observaciones histológicas en partes blandas animales encontradas en los lignitos eocenos de Geiseltal».—Investigación y Progreso, t. XI, n.º 6, Madrid, 1940.

han permitido realizar reacciones de consanguinidad con los actuales elefantes, y finalmente los cadáveres humanos del Paleolítico encontrados en las turberas de la Prusia Oriental (1), en los que se han hecho interesantísimos estudios de anatomía, parasitismo, etcétera, y el Rinoceronte hallado en los yacimientos petrolíferos de la Galitzia Austriaca.

La condición indispensable para que un resto orgánico pueda fosilizar, es que rápidamente quede incluido en las capas sedimentarias, es decir, que quede aislado de la atmósfera o del agua, para que se interrumpan las reacciones de oxidación que terminan por descomponer completamente la materia orgánica, y como ésto no tiene lugar en general más que en el seno de las aguas, donde el depósito de sedimentos es constante y a veces muy rápido, se comprende la mayor probabilidad que tienen los organismos marinos, y en general los acuáticos, para fosilizar, pues los seres aéreos únicamente alcanzan las condiciones adecuadas para su conservación cuando casualmente, después de muertos, vayan a parar al fondo del mar o de un lago, o a los estuarios de los ríos, arrastrados por su corriente. De otra forma, tales organismos, aún en el caso de que no sean devorados por otros animales, desaparecerán irremisiblemente sin dejar rastro de su existencia.

La sedimentación aérea, la exclusivamente continental, es muy rara, y casi se reduce, a las formaciones de dunas y de loess debidas a la acción del viento, y en este caso suelen encerrar una fauna terrícola fósil muy especial, de *Moluscos Pulmonados* y pequeños *Mamíferos*, o a circunstancias especialísimas, por ejemplo, las que por la intervención de la mano del hombre han tenido lugar en el fondo de las cavernas que habitó durante el Cuaternario:

---

(1) La Baume, W.—«El cadáver prehistórico de las turberas de Dröhnitz (Prusia Oriental)».—Investigación y Progreso, t. XIV, n.º 7-8, Madrid, 1943.



## III.— LAS FACIES GEOLOGICAS

Ante la imposibilidad de aplicar en paleobiología el método experimental propio de las ciencias biológicas, pues no solamente falta en los fósiles toda manifestación vital, sino que además, en general llegan muy incompletos a nuestras manos, y en el caso de ser *moldes* sólo conservan la apariencia externa de lo que fueron, hemos de recurrir a procedimientos indirectos que nos permitan no sólo fijar con exactitud la posición sistemática del organismo fósil, y reconstruirle en todas sus partes, sino que además hemos de procurar restituírle al *medio biológico* en que se desarrolló. Este *medio* ha desaparecido por completo, y únicamente por ciertos caracteres de los materiales sedimentarios, podemos deducir consecuencias respecto a su género de vida marino o terrestre, costero o de aguas profundas, pero siempre quedarán sin determinar por este método una porción de circunstancias, temperatura, salinidad, humedad, etc.

Además, por lo tanto, de tales observaciones, hemos de recurrir a dos principios fundamentales como base de los estudios paleobiológicos: El de la *correlación orgánica*, y el del *actualismo*.

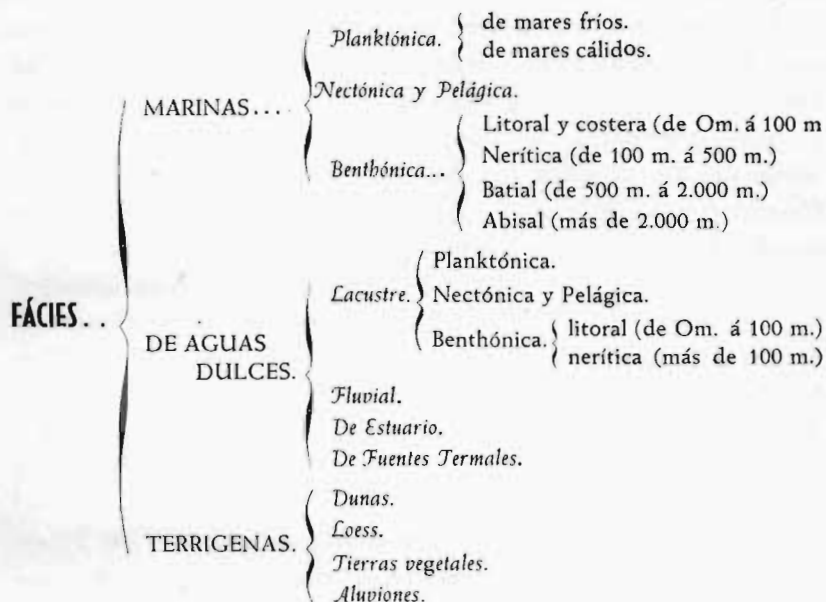
El primero se basa en el estudio detallado de la Anatomía Comparada fundada por Cuvier a principios del siglo pasado, y regula las relaciones anatómicas y funcionales entre las diferentes partes de un organismo, llegando a la conclusión de que éstas se complementan entre sí, dependiendo unas de otras como los términos y soluciones de una ecuación, de forma que por una sola de estas partes nos es dado llegar al conocimiento de las demás y a la reconstrucción de la totalidad del organismo. Así es como el mismo Cuvier, ante el asombro de sus incrédulos colegas iba descubriendo los huesos marsupiales por él previstos en el esqueleto encontrado en los depósitos terciarios de Montmartre, basándose en la dentición del ejemplar que identificaba el fósil con los actuales *Marsupiales* australianos, provistos a su vez de tales huesos pelvianos que faltan en los demás mamíferos.

Por el principio del actualismo, nos es lícito atribuir a los fósiles el mismo género de vida que a los animales actuales próximos a ellos, y que poseen la misma forma general del cuerpo o de algunos de sus órganos adaptados a un especial género de vida. Así podemos suponer con fundamento que serían voladores ciertos Reptiles de la Era Secundaria (*Pterodactylus*, *Rhamphorhynchus*, *Pteranodon*) cuyas extremidades anteriores muy modificadas, recuerdan la disposición del esqueleto de los murciélagos, con los huesos del 5.º dedo, del brazo y del antebrazo muy largos, para servir de inserción a la membrana alar; y que otros (*Plesiosaurus*) serían buenos nadadores por la disposición de sus extremidades en forma de paleta o remo, y el cuerpo fusiforme, lo cual se manifiesta aún con mayor claridad en otros tipos (*Ichthyosaurus*) completamente adaptados a la vida pelágica, y con apariencia de peces.

Teniendo en cuenta las anteriores consideraciones, llegamos sin dificultad al concepto de *fácies geológica*, que no es otra cosa, sino el conjunto de caracteres paleontológicos y petrográficos, suministrados por los fósiles y por las rocas sedimentarias de la formación, que nos definen con precisión las condiciones de toda índole en que ésta se ha formado.

Ocurre inmediatamente la pregunta, de si en otras épocas geológicas, habrán estado poblados los diferentes medios biológicos como lo están actualmente, y a continuación pasaremos revista a los diferentes tipos de *fácies* para demostrar que tal aserción es justificada, y sacar las consecuencias oportunas de orden práctico, sin perder de vista, que en general, por el fenómeno de la sedimentación, aparecerán mezclados los restos orgánicos de distintos medios biológicos o al menos de distintas regiones de uno mismo, y que será necesario el máximo cuidado para poderlos separar.

La clasificación de fácies puede resumirse en este cuadro:



I. *Fácies planktónica marina.*—Se caracteriza por los restos de los seres que después de haber sido arrastrados al azar por el mar, han caído al fondo, mezclándose con los sedimentos y con restos del Necton y Benthon, siendo preciso para distinguirlos tener presentes las características del Plankton actual, y guiarnos por la semejanza entre seres que cumplen la misma función.

El estudio de los mares actuales, nos demuestra que en los grandes fondos marinos donde se acumulan caparazones de *Globigerinas*, las aguas superficiales están llenas de tales organismos vivos, y por lo tanto, si en una roca sedimentaria encontramos estos caparazones, fácil nos será deducir que se formaron en mares profundos. Pero si la profundidad es excesiva (más de 2.000 m.), hay que tener en cuenta que como estos caparazones van siendo disueltos por el agua marina durante su caída hacia el fondo, desaparecerán antes de llegar a él, y no podrá producirse tal sedimen-

tación, y en consecuencia, las rocas allí formadas carecerán de restos de Foraminíferos.

Las rocas con *Foraminíferos*, de fácies planktónica marina, son muy numerosas en toda la serie geológica, y dentro de su variedad conservan cierta unidad y analogía entre ellas que las distinguen de otros sedimentos análogos. Muy típicas son las calizas con *Fusulinas* del Antracolíptico, los *Lagénidos* del Jurásico, los *Rotalia* del Cretácico y los *Miliólidos* de la Era Terciaria, y sin duda corresponden a los fondos actuales con *Globigerinas*.

Ciertas formas han tenido una longevidad asombrosa (*Globigerinas*, *Operculinas*), pero existen multitud de formas características de niveles especiales; *Fussulina*, *Saccamina*, *Trochamina* y *Lituola* del Carbonífero (1). Los *Lagénidos* del Liásico (2), y un sin fin de formas *Textularia*, *Rotalia*, *Dimorphina*, *Dentalina*, *Nodosaria*, *Orbulina*, *Bulima*, *Gaudryia*, etc., son propias del Cretácico superior (Turonense) o Creta.

Por lo que respecta a los *Nummulites*, característicos del Paleógeno y especialmente del Eoceno, hay que tener en cuenta que dado lo voluminoso de muchas especies y lo macizo de sus caparazones, parece poco probable que tuviesen vida pelágica o planktónica, pudiendo pensarse más bien que vivirían en zonas litorales, formando el tránsito del Plankton al Benthon.

Las *Diatomeas* otro elemento planktónico fundamental de nuestros mares, se encuentran desde el Cretácico en numerosos horizontes (3), y en el Eoceno son frecuentes *Gallionella*, *Fragilia*, *Navicula*, y en casos *Triceratium*. En el Plioceno, son también frecuentes, y se citan en numerosos puntos de Europa y N. América, *Ceratoneis*, *Stauroneis* y *Grammotophora*.

Los *Radiolarios*, de esqueleto silíceo, que reemplazan a los fo-

(1) Meunier, St.—«Le Calcaire à Saccamina de Cuss y en Morvan».—C. R. de l' Acad. Sc. C. 9.1.—1885.

(2) Terquem et Schlumberger.—Mem. Acad. impér. de Metz.—1858-70.

(3) Meunier, St.—Le Naturaliste, Oct.—1906.

raminíferos en los mares fríos, se encuentran desde las formaciones precámbricas (1), y son una de las pruebas de la existencia de la vida en mares de época remotísima pertenecientes a la Era Arcaica (fig. 1).

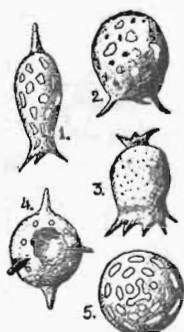


Fig. 1.—Radiolarios del Precámbrico de Lamballe (Côtes-du-Nord, Normandía)  
1.—*Tripitidium*. 2.—*Tripodiscium*. 3.—*Anthocyrtis*. 4.—*Staurosphaera*. 5.—*Cenosphæra*. (Muy aumentados)

Otro tipo de sedimentos actuales con restos de animales planktónicos lo forman los cienos de *Pterópodos* más exactamente, con *Hyaletes*, *Criseis* *Cleodora*, que se caracterizan por su inercia respecto a los movimientos del mar. Todos los terrenos del Terciario moderno contienen restos de tales animales muy próximos a los actuales (*Cavolinia*, *Cleodora*), pero donde son especialmente interesantes estos depósitos es en el Paleozoico, cuyas formas emparentadas con las actuales, tienen rasgos muy particulares. Los *Hyalites* del Cámbrico se aproximan a los actuales *Hyaletes*, los *Conularia* particularmente abundantes en ciertas fácies del Silúrico corresponden con toda probabilidad a los *Cleodora* de nuestros mares, y los *Tentaculites* que en el Devónico forman aglomeraciones muy no-

(1) Cayeux, M.—«Les phtanites noires des environs de Lamballe (Côtes-du-Nord)».—Bull. Soc. Géol. de France, XXII, 197.—1894.

tables, parecen aproximarse a los *Criseis* que como aquéllos forman bancos pelágicos (1).

Finalmente, los *Graptolites*, confinados en el Silúrico, se sabe hoy a ciencia cierta, que formaban colonias flotantes de gran complicación, provistas de un pneumatóforo, análogamente a los actuales *Sifonóforos*, (fig. 2) pero con un esqueleto quitinoso, que trans-

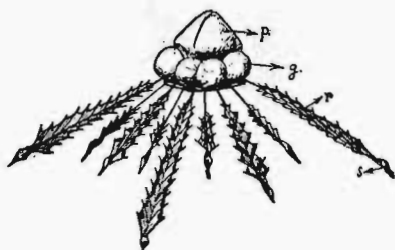


Fig. 2.—Reconstrucción de una colonia de *Graptolites*, (*Diplograptus*), hidrozo o planktónico del Silúrico inferior  
p= pneumatóforo, g= gonoteca, r= rhabdosoma, s= sícula. (x1/5)

formado en pirofilita se ha conservado perfectamente en las pizarras silúricas, proporcionándonos un elemento de primer orden para su estratigrafía.

Referente a la litología de esta fácies, se comprende que puede ser variadísima, con el carácter común de tratarse siempre de rocas de grano fino, como corresponde a formaciones de aguas profundas y suficientemente alejadas de las costas, siendo sin duda el carácter paleontológico lo que las distingue de otras similares.

2. *Fácies nectónica y pelágica marinas*.—Está caracterizada por los animales que viven en el seno del agua con libertad de movimiento, de forma que en ellos siempre existen órganos propulsores que les permiten trasladarse según sus necesidades dentro del líquido elemento.

Los seres más característicos de este tipo son los *Peces*, de cu-

(1) Fischer, Pt.—«Conchyliologie».—Pág. 538, vol. I, París, 1887.

yos fósiles se conocen numerosos yacimientos en todas las épocas de la historia de la Tierra.

En el Devónico de Escocia abundan los depósitos de areniscas rojas (Old red sandstone) con restos de *Peces Placodermos*, en el Pérmico de Autun (Autuniense) aparecen numerosas impresiones completas de *Palaeoniscus* y *Amblypterus*. En el Mesozoico, el Jurásico es especialmente abundante en *Ganoideos* y *Teleóstomos* siendo notables los ejemplares procedentes de las calizas litográficas de Solenhofen (Baviera), pero donde son verdaderamente frecuentes los peces fósiles, hasta el punto de formar aglomeraciones en que pueden contarse por centenares, es en el Terciario. En las calizas del Eoceno de Puteaux, cerca de París, aparecen innumerables esqueletos de gran tamaño de un pez parecido al Atún, el *Hemirhynchus Deshayesi* (1), muchos de cuyos ejemplares poseen aún escamas y aletas, y en las margas oligocenas (Tongriense) de Aix-en-Provence, se encuentran por millares los esqueletos de un pequeño pececillo, *Lebias cephalotes*.

Otro tipo de animales típicamente pelágicos son los *Cefalópodos*. Entre éstos, los *Ammonites* son esencialmente formas nectónicas, y aunque algunos de concha muy ornamentada, globosa o desarrollada, serían con toda probabilidad benthónicos, la finura y delicadeza de sus conchas, la forma discoidal de los más, con quilla pronunciada y débil ornamentación, les dieron condiciones óptimas para surcar velozmente las aguas. Por la especial organización de la concha, después de muerto el animal, flotaría durante largo tiempo, y así sería posible su dispersión en áreas muy extensas, siendo un elemento faunístico netamente pelágico que se encuentra en toda clase de sedimentos.

Los *Nautiloideos*, de concha generalmente más gruesa, y que nunca alcanza en su forma la perfección que los *Ammonites*, aunque también forman parte indiscutible del Necton, no serían con segu-

---

(1) Meunier, St. C. R. de l' Acad. des Sc., t. LXXIV, pág. 822, 1872.

ridad tan buenos nadadores, y si se exceptúan los *Ortocerátidos* y grupos afines que parecen haber habitado las aguas profundas, los restantes parecen más bien representar un tipo intermedio entre los seres nectónicos y benthónicos.

En cambio, los *Belemnites*, exclusivamente jurásicos y cretácicos, y de cuya organización sabemos lo suficiente, gracias a los magníficos ejemplares conservados en las calizas litográficas de Solenhofen, para poderlos comparar a los actuales *Calamares* y *Sepias*, son típicamente pelágicos, y los rostros de sus conchas (única parte que de ellos suele fosilizar) caracterizan ésta fácies marina (fig. 3).

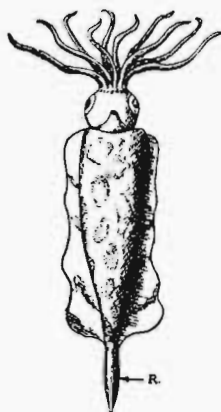


Fig. 3.—Reconstrucción de un *Belemnites*, Cefalópodo planctónico del Jurásico y Cretácico

R.= rostro de la concha interna (x 1/10)

Hay que recordar también los grandes reptiles del Mesozoico, adaptados a la vida pelágica (*Plesiosauros*, *Ichthiosauros*, *Mosasauros*), de gran autonomía y poderosamente constituidos, que aunque normalmente habitarían las capas superiores del océano por la necesidad de salir a la superficie a renovar su provisión de aire, todo hace suponer que también frecuentarían las aguas más profundas en busca del alimento necesario. Sus restos, especialmente sus vér-



tebras, se encuentran con frecuencia en las calizas Jurásicas y Cretácicas.

Por último, existen una serie de animales; *Crustáceos*, *Gusanos*, *Celenteros* y aún *Equinodermos*, que aunque no sea lo más frecuente, pero pueden dar origen a formas pelágicas o nectónicas muy diversas, y en este aspecto es particularmente interesante la fauna del Cámbrico medio de la Colombia Británica, a que ya nos hemos referido en el capítulo anterior, y que comprende interesantísimos *Filópodos* (*Waptia*, *Opabina*, *Burgessia*, *Naraoia*, etc.), *Trilobites* (*Marella*, *Nevadia*, etc.) *Anélidos* (*Ottoia*, *Aysheaia*, *Canadia*, etc.) *Holoturias* (*Pelagoturia*,) *Medusas* (*Peytoia*), etc., uno de los conjuntos faunísticos más antiguos, más completos y mejor conservados conocidos.

Las rocas características de esta fácies pueden ser las mismas de la anterior, aunque su grano puede ser más grueso (calizas bastas, areniscas), pues los animales pelágicos también habitan las regiones neríticas.

3. *Fácies bentónicas marinas*.—Comprenden los animales cuya vida se desarrolla más o menos directamente ligada al fondo marino, esto es, los que viven fijos a él, a los que pudiendo desplazarse libremente y aún nadar con soltura, rara vez sin embargo se remontan a la superficie. Con relación a la profundidad se distribuyen en diversos tipos, y siempre se ha de tener en cuenta que los fósiles característicos aparecerán mezclados con otros correspondientes al plankton y al necton.

a) *Fácies litoral o costera*.—Se caracteriza en primer lugar por el tipo de rocas, siempre detríticas y de elementos gruesos o medianos y aún finos, mezclados: Brechas, pudingas, areniscas y cuarcitas, molasas, arcosas, calizas bastas o conchíferas, etc., que se depositan en la plataforma continental a menos de 100 m. de profundidad.

Sobre estas rocas son frecuentes las marcas del oleaje y las mareas (ripplemarks) presentando sus planos de estratificación ondulados, las huellas del paso de ciertos animales; *Crustáceos*, *Molus-*

cos, *Anélidos*, etc., (1) que pueden dar lugar a las famosas «pistas» conocidas también con el nombre de «bilobites» o «hieroglífidos», de interpretación las más de las veces muy dudosa, pero que en cambio caracterizan muy bien ciertas formaciones, como las Cuarzitas de la base del Silúrico, o el Flisch Eoceno. Otras veces aparecen perforaciones debidas a Anélidos tubícolas (*Scolytbus*), a moluscos o a braquiópodos (*Lingulas*), siempre bien caracterizados.

La presencia de una vegetación submarina está comprobada por las impresiones que aparecen sobre las rocas, reconocidas desde la base del Paleozoico (*Fucoides*, *Mirianites*, *Foralites*, etc.) y que muchas veces son de dudosa interpretación como las pistas antes aludidas, pero otras veces las impresiones delatan claramente que proceden de algas, como las *Laminarias* (2) y otras muchas en diversas épocas de la historia de la tierra.

La mayoría de los *Moluscos Gasterópodos*, pertenecen a la fácies benthónica litoral, y en especial los herbívoros, directamente relacionados con las algas de que se alimentan, y por lo que respecta a los *Lamelibranquios*, no sólo los de costumbres limnícolas que viven enterrados en la arena o en el fango (*Pholadomya*, *Posidonomya*, etcétera), sino los litófagos, que frecuentemente aparecen todavía incluídos en el agujero de la roca, y los que viven fijos al fondo marino formando «bancos», que generalmente poseen una de las valvas mucho más desarrollada que la otra, y de los que se encuentran ejemplos en casi todos los terrenos (*Ostreoides*, *Rudistas*, *Dicerátidos*, etc.), asociados a *Coralarios* y *Braquiópodos* especiales (fig. 4).

---

(1) Nery-Delgado.—«Terrenos paleozoicos di Portugal».—Mem. Acad. Sc. di Lisboa, 1876.

(2) Meunier, St.—C. R. du Congrès des Scs. des savants, 1904, pág. 156.

Multitud de *Esponjas* viven también fijas al fondo marino en las zonas costeras, y sus espículas se mezclan con los sedimentos, pero suelen ser más abundantes a mayores profundidades, y otro tanto puede decirse de los *Equinodermos* animales típicamente ben-



Fig. 4= *Hippurites cornu-vaccinum*, Lamelibránquiuo del grupo de los Rudistas, que formaba «bancos» en los mares costeros del Cretácico superior (x 1/5)

thónicos y que se encuentran desde la misma línea de costa hasta las grandes profundidades, existiendo formas que caracterizan las fácies litorales (*Cidaris*, *Diadema*, *Schizaster*, etc.)

b) *Facies nerítica*. Las rocas propias de esta región marina, que se extiende en profundidades de los 100 m. hasta los 500 m. en declive bastante pronunciado, son por una parte detríticas de grano muy fino (margas, arcillas, pizarras, areniscas y cuarcitas pizarrosas), y por otro calizas organógenas, a veces transformadas en mármoles, debidas a la actividad de millones de organismos, principalmente celentéreos, que transforman el sulfato cálcico disuelto en el agua del mar, en carbonato cálcico destinado a fabricar sus esqueletos. Es la zona de los «arrecifes de coral» o «arrecifes madreporicos», donde viven asociados una multitud de seres de los más diversos tipos: *Briozoos*, *Coralarios*, *Crinoides*, *Equínidos* especiales, *Braquiópodos*, *Moluscos* *Gasterópodos*, *Lamelibránquios*, todos ellos con rasgos muy característicos y perfectamente adaptados a la vida sedentaria.

En el Paleozoico, estos arrecifes difieren algo de los que acabamos de exponer, que corresponden a las Eras Secundaria y Terciaria. Por de pronto, en el Cámbrico, existieron unos curiosos or-

ganismos los *Arqueociátidos*, cuya posición sistemática parece ser próxima a las Esponjas, a los que en aquella remota época en que aún no se habían desarrollado los Coralarios, estaba encomendada la formación de arrecifes costeros, siendo un elemento precioso para la determinación de la línea de costas, y ya desde el Silúrico, son los *Tetracoralarios*, a los que se asocian *Estromatopóridos*, y en algunos casos los *Tabulados*, los que dan origen a tales formaciones,

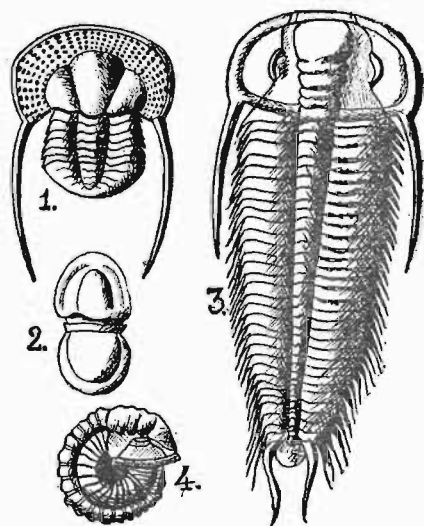


Fig. 5.— Diversos tipos de *Trilobites*

1.— *Trinucleus* (Silúrico). 2.— *Microdiscus* (Cámbrico). 3.— *Paradoxides* (Cámbrico Acadiense.) 4.— *Calymene* en posición arrollada para la defensa (Silúrico)

desempeñando también importante papel los *Cistídeos* precursores de los *Crinoides* mesozoicos, y ciertos *Braquiópodos* (*Espiriferidos*, *Orthidos*, *Estrofomenidos*, etc.), y *Briozoos* (*Criptostomados*).

Otro elemento importantísimo de la fácies nerítica son los *Trilobites* que vivieron con profusión en los fondos arcillosos actualmente transformados en pizarras, con profundidades medias, pero alcanzando también mayores y pasando insensiblemente a la fácies Batial. Entre ellos hay algunos adaptados a la vida limnícola, viviendo enterrados en el fango de forma análoga al actual *Limulus*,

y que por esta circunstancia carecen de ojos (*Agnostus*, *Trinucleus*, *Harpes*), y otros a la vida pelágica que nadaban libremente, con los ojos muy desarrollados y el cuerpo provisto de espinas (*Phacops*, *Radiaspis*, etc.) (fig. 5).

Respecto a los *Nummulites*, ya indicamos que si bien las formas de pequeño tamaño y esqueleto tenue, pueden considerarse como planktónicas, las otras de caparazón pesado y grueso no podrían mantenerse flotando en el seno de las aguas únicamente por efecto de sus pseudópodos, y en este caso debieron ser de costumbres benthónicas, existiendo probablemente todos los términos de paso entre los dos extremos de vida. y por la aglomeración de enormes cantidades de sus restos han dado lugar a las calizas numulíticas del Eoceno, de carácter claramente nerítico.

Finalmente, las *Esponjas* que viven siempre fijas al fondo marino, especialmente a profundidades medias las calcáreas, son un elemento benthónico indiscutible y de gran importancia. En el Paleozoico y en el Terciario, casi no se conocen más que sus espículas que forman parte de las rocas sedimentarias, pero durante el Mesozoico, adquieren gran preponderancia los *Favos* y los *Litistoides*, que en el Jurásico y en el Cretácico llegan a formar aglomeraciones de alguna importancia, predominando como elemento fundamental en ciertas formaciones, y caracterizando el benthon nerítico.

c) *Facies batial*.—Se caracteriza litológicamente por rocas detríticas muy finas (arcillas, margas, pizarras), y por calizas formadas por la acumulación de restos de organismos planktónicos, neríticos y benthónicos, más o menos margosas, pero nunca debidas a la acción de los pólipos ni de otros organismos propios de los arrecifes. Su sedimentación tiene lugar siempre en mares profundos, entre los 500 y 2.000 m.

Elementos faunísticos de los mares profundos son los *Crinoides* que formaron verdaderas praderas en el Jurásico (*Pentacrinus*, *Apocrinus*, etc.), encontrándose bancos calizos exclusivamente formados por los artejos de sus tallos y brazos, *Esponjas* silíceas y ciertos *Braquiópodos* (*Terebratula*, *Rhynchonella*, etc.)

Los moluscos que vivieron y viven a estas profundidades son exclusivamente carnívoros, y entre ellos se cuentan algunos *Gaste-*

rópodos, y sobre todo, los *Nautiloideos*, que aunque buenos nadadores, frecuentan los fondos marinos, caracterizándose por sus conchas gruesas y globosas o imperfectamente arrolladas en los paleozoicos. También entre los *Ammonites* hay numerosas formas que a juzgar por sus conchas de espira suelta o aberrante, y por su complicada ornamentación de espinas debieron ser de costumbres sedentarias (*Heteróceras*, *Ancylóceras*, *Macroscaphites*, *Nipponites*, etcétera), y sus restos aparecen siempre ligados a formaciones batiales.

Ciertos *Trilobites* muy especializados, de grandes ojos o de ojos muy reducidos, parecen haber frecuentado también las aguas profundas, en concreto los *Paradoxides*, *Conocorifeos*, *Ptychoparios*, etcétera (fig. 5, 3), y sus restos aparecen siempre mezclados con los procedentes del Plankton, pues es esta la región en que las condiciones para su depósito son óptimas, ya que las aguas son suficientemente tranquilas para su sedimentación, y no demasiado profundas para que en el trayecto de caída lleguen a disolverse.

d) *Fácies abisal*.—Se caracteriza por rocas de elementos extremadamente finos, que casi se reducen a arcillas, pizarras y *radiolaritas*, rocas silíceas formadas por los esqueletos microscópicos de *Radiolarios* y *Diatomeas* procedentes del plankton, que no han podido ser disueltos en su caída por las aguas del mar.

Como fósiles, predominan los de origen pelágico, especialmente *Cefalópodos*, *Ammonites* y *Ortocerátidos* que debieron frecuentar los fondos abisales, o depositarse en ellos sus conchas después de la muerte del animal, existiendo también una fauna propia de las aguas muy profundas, formada principalmente por ciertos *Trilobites*, *Braquiópodos*, *Crinoides* y *Esponjas silíceas*.

No obstante, lo frecuente es encontrar rocas sin fósiles, a las que la materia orgánica contenida comunica color negro desprenden y olor fétido al golpearlas.

4. *Fácies lacustre*.—Comprende las formaciones depositadas en el fondo de los lagos, que se distinguen siempre de las marinas por los fósiles que encierran, en general completamente distintos, entre los que faltan constantemente ciertos grupos: *Foraminíferos*, *Co-*

ralarios, Braquiópodos, Espongiarios, Pterópodos Cefalópodos, etcétera.

En general, se pueden distinguir los mismos tipos que entre las fácies marinas:

a) *Fácies planktónica*.—Contiene casi exclusivamente *Diatomeas*, de formas muy variadas, cuyas especies se cuentan por millares en la mayoría de las formaciones (1); *Gallionella*, *Synedra*, *Cocconema*, *Eunotia*, *Fragilaria*, *Pinnularia*, *Gomphonema*, *Coscinodiscus*, etc., entre las más frecuentes, y que por su acumulación dan origen a rocas especiales, muy porosas, utilizadas en la industria como vehículo de ciertas sustancias (nitroglicerina), que se conocen con el nombre de «trípoli» o «harina fósil» (fig. 6).

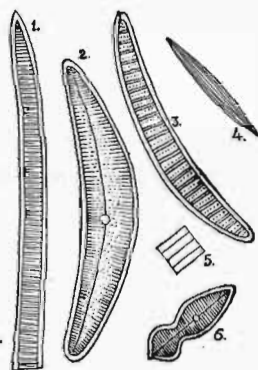


Fig. 6.—Diatomeas de agua dulce del Trípoli mioceno de Morón (Cádiz)  
1.—*Synedra capitata*. 2.—*Cocconema asperum*. 3.—*Eunotia granulata*. 4.—*Pinnularia amphyxis*. 5.—*Fragilaria rhabdosoma*. 6.—*Gomphonema laticeps* (x 1.000)

El plankton lacustre de diversas épocas, puede además reconocerse por la presencia de pequeños crustáceos Ostrácodos (*Cypris*), que abundan en las aguas dulces de los lagos actuales, y se encuentran muy parecidos no solamente en los estratos terciarios y en la base del Cretácico de fácies lacustre (Wealdense), sino tam-

(1) Ehrenberg.—»Microgeologie das Erden und Felsen schaffende.«.....—Leipzig, 1854.

bién en plena formación carbonífera (cuenca de Saint-Priest, en Saint-Etienne, Francia (1).

b) *Fácies nectónica y pelágica*.—Puede decirse que los únicos animales realmente pelágicos que habitan los lagos, y en general las aguas dulces, son los peces, en los que por corresponder a formas muy próximas a las actuales, y en la mayoría de los casos, a los mismos géneros, reconocemos especies dulceacuícolas.

En ocasiones, se encuentran tales peces en cantidad asombrosa, como los ejemplares de *Leuciscus Pachecoi* del Mioceno lacustre de los alrededores de Teruel (2), del tamaño de sardinas pequeñas, o los pequeños *Lebias*, caracterizando casi siempre formaciones del Terciario.

c) *Fácies bentónica*.—Las diferencias entre los sedimentos lacustres que se depositan en el litoral, y los que se forman a cierta profundidad, teniendo en cuenta que en los lagos esta es siempre reducida, se refieren al tamaño de los elementos que forman las rocas detríticas, que mientras en las zonas litorales son gruesos (aluviones con cantos rodados, puñingas, areniscas gruesas), en las partes más profundas y más alejadas del litoral, que podríamos llamar neríticas, son más finos (arenas, margas), pero los elementos paleontológicos son siempre los mismos, con pocas variantes.

La vegetación litoral es muy característica; cañas, nenúfares, etcétera, y sobre todo *Caráceas*, cuyas impresiones se encuentran en el Triásico, en el Jurásico y en el Cretácico, siendo frecuentes sus fructificaciones, mezcladas con los sedimentos en el Mioceno de nuestra Península (Mioceno lacustre de Oviedo), idénticas a las actuales.

En relación con la flora de los lagos, se desarrolla una fauna interesante de moluscos dulceacuícolas, de régimen herbívoro, se-

---

(1) Brongniart, Ch.—C. R. de l' Acad. des Scs., t. LXXXII, pág. 518, 1876.

(2) Royo, J.—«Los peces fósiles de los Algezares de Teruel».—Mem. R. Soc. Esp.<sup>a</sup> de H. Nat., t. extraordinario del 50 aniversario, Madrid, 1921.



mejantes a los actuales; *Lymnea*, *Planorbis*, *Physa*, *Melanopsis*, etcétera, que son especialmente abundantes en los últimos pisos del Mioceno (Calizas de los Páramos; de edad Pontiense), encontrándose las más de las veces al estado de moldes (1).

También los *Insectos* han dejado huellas de su existencia en las riveras de los lagos cenozoicos, especialmente las larvas que viven en aguas poco profundas, y sobre todo las de *Friganea*, cuyas «vainas» formadas de la aglutinación de diversos materiales, dan lugar cementadas por caliza a depósitos de alguna importancia.

Sobre las rocas sedimentarias que se forman en la orilla de los lagos, encontramos accidentalmente huellas del paso de animales, especialmente *Anfibios* (huellas de *Cheirotherium* en los lagos triásicos) y *Aves* (en los depósitos de yesos miocenos), y tampoco es raro encontrar restos de animales francamente aéreos, especialmente insectos, como ocurre en la curiosa fauna contenida en las margas bituminoso-azufrosas de origen lacustre del Mioceno de Libros (Teruel), que comprende ranas, salamandras, aves acuáticas numerosas larvas acuáticas de insectos, y adultos alados.

Relacionada con la fácies lacustre, se encuentra otra que comprende los depósitos en aguas sobresaturadas de sales cálcicas, sódicas, potásicas y magnésicas, en cuyo fondo se depositan importantes espesores de yeso, sal común, silvina, carnalita, polihalita, thenardita, glauberita, epsomita, etc.

Estas formaciones adquieren importancia en varios momentos de la historia de la tierra; los importantes depósitos de Stassfurt (Alemania) con más de 300 m. de espesor de sedimentos corresponden al Pérmico, en las formaciones del Trias superior ó Keuper son frecuentes las fuentes salinas que a veces son objeto de explotación (Imón en la provincia de Guadalajara, y Medinaceli en la de Soria), los criaderos de Suria y Cardona, tal vez los de mayor importancia mundial, corresponden al Oligoceno, y en el Mioceno,

---

(1) Rojo, J.—«El Mioceno continental ibérico y su fauna malacológica».—Junta Ampl. Estudios, sér. paleont., n.º 30, Madrid, 1922.

son muy frecuentes las impregnaciones de sales sódicas y magnésicas que dan origen a aguas de efectos purgantes (Carabaña en la provincia de Madrid), además de los importantes yacimientos de yeso de primera calidad diseminados en las dos mesetas castellanas.

La fauna de estas fácies salinas es muy pobre, generalmente falta por completo, y cuando no, se reduce a moluscos bivalvos (*Estheria*) y análogos, adaptados a la vida en aguas muy salinas.

5. *Fácies fluvial*.—Los depósitos sedimentarios fluviales se reducen a aluviones o pudingas (según su edad) y arenas cuya estratificación entrecruzada es característica. En los primeros rara vez se encuentran fósiles, pero en las segundas son frecuentes las brechas de huesos de los animales que frecuentaron sus orillas o sus aguas, contándose entre aquéllos las aves de diversas especies, (*Gastornis* del Eoceno del Bas-Medon), los grandes reptiles de la Era Secundaria (*Iguanodon Bernissartensis* del Jurásico Portlandiense de Bernissart en Bélgica (1) del que han aparecido gran cantidad de esqueletos completos en lo que debió ser un gran valle fluvial), mamíferos (*Hipparion*, *Mastodon*, *Rhynoceros*, etc., que durante el Mioceno superior poblaron en gran abundancia las mesetas castellanas) (2), y entre los verdaderamente fluviales los peces, los cocodrilos y tortugas (3) (*Testudo Bolivari* del Tortoniense de los alrededores de Madrid), no siendo raro encontrar esqueletos completos de tales animales.

Finalmente, en los cursos de agua que llevan en disolución gran cantidad de anhídrido carbónico y discurren por terrenos calizos, tiene lugar la formación de «tobas» y «travertinos» sobre los vegetales bañados por el agua (musgos, algas, plantas acuáticas), pues

(1) Dupont, E.—«Sur la découverte d'ossements d'Iguanodon, de poissons et de végétaux dans la fosse Sainte-Barbe du charbonnage de Bernissart».—Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, 2, XLVI, p. 387, 1878.

(2) Hernández-Pacheco, F.—«Geología y Paleontología de los alrededores de Valladolid».—Junta Ampl. Estudios, serie Paleontol., n.º 37, Madrid, 1930.

(3) Royo, J.—«Las grandes tortugas fósiles de la Ciudad Universitaria (Madrid)».—Bol. R. Soc. Esp.<sup>a</sup> H. Nat., t. XXXIV, n.º 8-9, Madrid, 1934.

al absorber anhídrido carbónico para su función clorofílica, precipitan carbonato cálcico que poco a poco va recubriendo sus ramas y hojas, quedando al desaparecer el vegetal su molde externo. En todo el Terciario son frecuentes estas formaciones de Travertino, y en ellas se estudia fácilmente la flora fósil, rellenando previamente los huecos con cera, y disolviendo luego la caliza con un ácido diluido.

6. *Fácies de Estuario*.—Los estratos en que aparecen asociados fósiles marinos, otros de agua dulce, y restos de vegetales o animales aéreos, hay que suponerlos depositados en la desembocadura de los ríos.

Los depósitos de carbón de piedra de la época carbonífera, pueden en general considerarse formados de esta forma, siendo frecuente en ellos la presencia de estratos con fauna marina (*Braquiópodos*, *Peces*, *Cefalópodos*) alternando con otros en que aparecen restos de Crustáceos y Arácnidos de aguas salobres (*Gigantostráceos*), o restos de vegetales (*Sigillaria*, *Lepidodendron*, *Calamites*, *Pteridospermeas*) asociados a insectos y arácnidos terrestres (1) y hasta moluscos (*Anthracosia carbonaria*) que viven en zonas de aguas mezcladas en las desembocaduras de los ríos.

Formaciones también de estuario, y de gran importancia económica, son las que se depositan en el Infracretáceo a favor de la gran transgresión marina que tiene lugar, y que en nuestra península es excepcionalmente importante, (2) encontrándose sobre rocas detríticas (arenas, arcosas, molasas, margas) restos de peces Ganoideos indudablemente marinos (*Lepidotus*), moluscos marinos (*Arca*, *Nacula*, etc.), equínidos (*Diadema*, *Pygaster*, etc.), moluscos de

---

(1) Dawson, M.—«Geology of Nova Scotia or Acadian geology».—Londres, 1891. Fayol, M.—«Etudes sur le terrain houiller de Commeny», v. I. París, 1887. Patat, I.—«Relaciones estratigráficas entre varias cuencas hulleras de Europa precedidas de un estudio preliminar sobre genética de las cuencas hulleras».—Bol. Inst. Geol. de España, t. LVI, Madrid, 1943.

(2) Meléndez, B.—«Las formaciones del Infracretáceo de Asturias».—Notas y Com. del Inst. Geol. y Min. de España, n.º 13, Madrid, 1944.

aguas salobres (*Gtauconia*), y restos vegetales, generalmente de *Cóniferas* cuyas resinas están transformadas en ambar, que dan lugar a yacimientos de lignitos que suelen ser objeto de explotación industrial, y sobre los cuales son frecuentes los Moluscos Bivalvos perforantes (*Teredo*, *Teredina*, etc.)

Por último, relacionados con esta misma fásies, aparecen una serie de depósitos orgánicos, que van desde las impregnaciones bituminosas a los criaderos petrolíferos, que tienen por origen la materia orgánica que se deposita en estas zonas en que por variaciones de la salinidad del agua, mueren enormes cantidades de seres planktónicos que no soportan tales cambios.

7. *Fásies de fuentes termales*.—Aunque escasos, son muy interesantes los depósitos de las aguas termales, a base de algas principalmente *Diatomeas* que pueden vivir a temperaturas superiores a los 60°, y que dan lugar a la formación de rocas silíceas concrecionadas, que aparecen en los estratos del Terciario, demostrando con su presencia que en esta época han existido manifestaciones de este tipo, y que tales fuentes termales tuvieron una flora propia de algas microscópicas.

Por su pureza, son clásicos los nódulos de ópalo con *Diatomeas* del Terciario de Saint-Nectaire-le-Bas, en Auvernia (Francia).

8. *Fásies terrígenas*.—Los depósitos típicamente terrígenos son escasos, pues mientras el fondo marino o lacustre se está recubriendo continuamente por los sedimentos que sin cesar caen en la superficie de sus aguas o son arrastrados por ellas, los continentes están sometidos a un proceso de destrucción permanente, no siendo de extrañar por tanto, que la mayoría de los testimonios de la vida aérea en las épocas geológicas nos lleguen mezclados con otros de carácter marino o lacustre.

La región superficial del globo terráqueo está sometida a una erosión incesante, y sólo en circunstancias excepcionales pueden conservarse ciertos depósitos que, a pesar de todo, sufren continuas modificaciones y tarde o temprano acaban por desaparecer siendo transportados al fondo de mares o lagos.

Tales sedimentos se reducen casi exclusivamente a dunas, loess, algún resto de tierras vegetales y ciertos aluviones.

a) *Fácies de dunas*.—Las dunas después de fijadas, pueden quedar «fossilizadas» y se reconocen por la disposición estratificada de las capas de arena, en las que pueden encontrarse algunos Moluscos Gasterópodos terrestres.

b) *Fácies loésica* —El loess es la típica formación sedimentaria de origen aéreo. Está formado por las sustancias pulverulentas más ténues, predominantemente arcillosas, que a causa del viento recorren grandes distancias a gran altura, y quedan en suspensión en la atmósfera durante cierto tiempo, hasta que poco a poco caen al suelo o son arrastradas por la lluvia.

Estos materiales, forman vastos mantos de tierra suelta en los confines desérticos y en las estepas, igualando el relieve y formando amplias y uniformes mesetas que adquieren gran desarrollo en todo el mundo (China Oriental, N. América, Pampa Argentina, Siberia, Polonia, Bohemia, etc.), y son de extraordinaria importancia geográfica y económica.

En el Loess, son frecuentes los Moluscos terrestres, especialmente ciertos Gasterópodos, *Helix* y *Pupa*, cuyas especies son las mismas actuales o muy próximas a ellas, y toda suerte de restos de pequeños vertebrados, sobre todo de *Roedores* de exígua talla.

c) *Fácies de tierras vegetales*.—Las tierras vegetales es más raro que se encuentren como formaciones geológicas que encierren fósiles, pero con todo en algunos casos excepcionales se conservan retazos, como los «*dirt bed*» de la Isla de Portland, que consisten en capas arcillosas más o menos calcáreas, en las que se encuentran «in situ» cepas de *Cicadáceas* de época pliocena, en perfecto estado de conservación.

d) *Fácies de aluviones*.—Aluviones que contengan fósiles, son muy escasos. Podemos citar las terrazas fluviales en cuyos materiales se han encontrado excepcionalmente restos de la industria paleolítica y de animales contemporáneos, que sirvieron de alimento al hombre, principalmente Moluscos de agua dulce y huesos de mamíferos.

Algo análogo ocurre con las cavernas rellenas de aluviones y otros depósitos, que suelen contener varios estratos sucesivos con sílex tallados, diversos restos que atestiguan la mano del hombre prehistórico y huesos de animales que utilizó para su industria o alimento, como ocurre en la Cueva de la Paloma, donde se han encontrado todos los pisos desde el Achelense al Neolítico. (1).

*El color de los sedimentos.*—Es por completo accidental, y depende de sales de hierro u otras materias contenidas en los sedimentos.

El color *negro*, proviene de materias carbonosas incluidas en la masa de la roca, que reconocen un origen orgánico próximo o remoto, y que en muchos casos son causa del olor fétido que producen al golpearlas. En alguna ocasión especial puede ser debido a la presencia de bióxido de manganeso (pirolusita).

El color *amarillo* lo comunican los hidróxidos de hierro (limonita), que son el final obligado del ciclo de los compuestos ferruginosos en climas húmedos.

El color *rojo* se produce en climas áridos-secos por una peroxidación de los compuestos de hierro, con formación de hematites, y tiene gran importancia por lo que nos revela del clima que reinaba en la época del depósito, condiciones climáticas que se han repetido con frecuencia en el transcurso de los tiempos geológicos; en el Devónico (Old red sand-stone), en el Pérmico (Rotlignende), en el Trias (Buntersandstein y Keuper), en el Paleógeno, etc.

El color *verde* lo provoca en las rocas sedimentarias la presencia de un hidrosilicato de hierro (Glaucónia), y en las metamórficas, ciertos silicatos complejos, hidratados, con hierro (cloritas).

Puede decirse, que salvo casos excepcionales, todas las coloraciones que presentan los sedimentos resultan de la combinación de los anteriores, produciéndose a veces cambiantes y variaciones muy típicas, como las coloraciones características de las «margas irisadas» del Trias (Keuper).

---

(1) Obermaier, H. «El hombre fósil». Junta para ampliación de estudios, serie prehistórica, n.º 9, Madrid, 1925 (2.ª Edición)

#### IV. ALGUNOS PROBLEMAS RESUELTOS

El campo de la Paleobiología es prácticamente ilimitado. En el capítulo anterior hemos pasado revista a los distintos medios biológicos en el pasado de la tierra, y hemos tenido ocasión de sorprender en cada fácies las mismas asociaciones biológicas de conjunto que observamos en la actualidad, pero con intervención de grupos de organización, a veces radicalmente distinta a la de los organismos actuales.

El verdadero interés de los problemas paleobiológicos estriba en llegar al conocimiento de las condiciones de vida de tales grupos de organismos actualmente extinguidos, y de sus mutuas relaciones con los demás seres vivos contemporáneos.

Sin pretender en el reducido espacio de que disponemos, hacer un estudio completo y meticulado de los innumerables problemas planteados en este campo, vamos a exponer algunos casos que sirvan como ejemplo de método a seguir y de resultado obtenido en tan interesantes estudios.

##### I. *Los Graptolites*

Se trata de un grupo de organismos fósiles completamente extinguidos y confinados en el Silúrico, sin que actualmente conozcamos nada comparable a ellos en su aspecto ni en su organización.

Son conocidos desde muy antiguo, y su etimología (del griego γραπτός=grabado, y λίθος=piedra) alude a su presentación muy llamativa, sobre las lajas pizarrosas, como varillas dentadas aplastadas, semejantes a trazos de color blanco en el fondo negro de la roca.

La verdadera naturaleza de tales organismos no fué conocida hasta fines del siglo pasado, en que Ruedeman encontró ejemplares completos que presentaban varias de las anteriores varillas uni-

das entre sí irradiando de un centro común (*funiculo*), y en estudios posteriores se reconoció la presencia de un *pneumatóforo* central de forma octaédrica con las caras abombadas, y que los *rhabdosomas* estaban soldados a un *disco* o *cápsula central* cuadrangular, conservando el conjunto simetría radiada con cuatro varillas largas en cruz, otras cuatro intermedias algo más cortas, ocho entre éstas y aquéllas de menor tamaño, etc. (fig. 2).

Estudios más minuciosos permitieron conocer la estructura interna de los *rhabdosomas* o varillas (únicos que se conocían de antiguo, aislados, sobre las pizarras), resultando que estaban formados por una o dos series de celdillas dispuestas a continuación una de otra y comunicando por un canal longitudinal, de forma análoga a como aparecen en ciertos Hidrozoos actuales (*Sertularia*), lo cual indujo a suponer fundadamente que estas tecas estarían habitadas por pólipos, y que el conjunto de la colonia flotaría en el agua merced al *pneumatóforo*. La falta de indicios de la existencia de medios de locomoción propios de la colonia, obligó a incluir tales organismos en la categoría de planktónicos, y el encontrarse en formaciones de fácies batial y abisal, da pie para suponer que habitarían las aguas profundas oceánicas, asemejándose a los actuales *Sifonóforos*.

En la mayoría de los casos, el estudio del esqueleto de los *Graptolites*, que con toda probabilidad sería quitinoso, y aparece transformado por la fosilización en pirofilita (silicato hidratado, análogo al caolín), no revela diferencias morfológicas entre las tecas de un mismo *rhabdosoma* ni entre los de la colonia, por lo que es de presumir que en estos animales, la división del trabajo fisiológico no estaría muy avanzada.

Con todo, en ejemplares bien conservados, aparecen alrededor del *pneumatóforo* unas esferas ténues, de aspecto transparente (*gonotecas*) unidas a la *cápsula central*, en cuyo interior se alojan unos órganos semejantes a embudos terminados en una espina (*sículas*)



y unidos por el vértice al disco en un punto *siculostilo*. La presencia de una *sícula* en el extremo de cada *rhabdosoma*, y el haberse encontrado en una misma colonia, *rhabdosomas* en diferentes estados de desarrollo, llevó a la conclusión de que éstos se formarían a partir de la *sícula*, que por gemmación produciría sucesivas *tecas* hasta completar el *rhabdosoma*. De esta forma se iría enriqueciendo la colonia, pero como quiera que también se han encontrado *sículas* aisladas, en cuyo extremo aparece un disco en formación, resulta lógico suponer que ésta sería otra modalidad de reproducción, y que las *sículas* liberadas de las *gonotecas* darían lugar a una nueva colonia, habiéndose en efecto encontrado colonias formadas por dos o cuatro *sículas* en principio de desarrollo, unidas entre sí y con pneumatóforo incipiente.

En algunos casos (*Graptolites dendroideos*), se han encontrado en la colonia *tecas* de dos tipos, como en *Dictyonema*, interpretándose las más pequeñas y numerosas como celdillas para alojamiento de los *gasterozoides*, y las mayores, como destinadas a alojar *gonozoides*, relacionados con la reproducción sexual de la colonia.

Véase pues, de qué forma ha sido posible reconstruir no sólo la organización de un grupo biológico tan alejado de los actuales como son los *Graptolites*, sino también su género de vida y demás particularidades que constituye en una palabra la paleobiología de estos seres, de los que únicamente poseemos la impresión de sus esqueletos conservada en las pizarras silúricas durante más de 600 millones de años.

## 2. *Paleobiología de los Trilobites*

En relación con los *Trilobites*, se plantean una serie de problemas, que aunque actualmente pueden considerarse resueltos en su mayor parte, han sido motivo de controversia acalorada por parte de numerosos paleontólogos.

En primer lugar, se presentaba la cuestión de buscar su exacta

posición sistemática, girando siempre la duda sobre si deberían agruparse con los *Merostomas* en el filum de los *Quelicerados*, o con los *Crustáceos* en el de los *Antenados*.

Hay que reconocer que la morfología general de su cuerpo, dividido en tres regiones, con un escudo cefálico semilunar, tórax (abdomen según los defensores de esta hipótesis) y pigidio (que se identificaba con el telson), parece relacionarlos con el *Limulus* actual, y más aún teniendo en cuenta que en el desarrollo ontogénico de este último existe una fase larvaria con el abdomen segmentado, y con la trilobación longitudinal bien marcada que recuerda exactamente a los *Trilobites*, por todo lo cual, llevados de una primera impresión, y teniendo en cuenta la ley biogenética, bien podría suponerse que los *Xifosuros* actuales derivasen de los *Trilobites* paleozoicos. Además, según luego veremos, el género de vida de algunos de éstos debió ser idéntico al del actual *Limulus*.

Sin embargo, gracias a los hallazgos de Walcott en las pizarras arcillosas del Cámbrico y Silúrico del Canadá (1), cuyos ejemplares (*Triarthrus*, *Calymene*, *Olenellus*, etc.) presentaban los apéndices en perfecto estado de conservación, y especialmente los apéndices cefálicos que hasta entonces no habían sido estudiados, teniendo en cuenta la presencia de un par de antenas filiformes, que los demás apéndices cefálicos corresponden exactamente a los de los *Crustáceos Entomostráceos*, que los torácicos se identifican perfectamente con los de los *Filópodos*, y que incluso existen un par de cercos en el último segmento del pigidio, parece indudable que los *Trilobites* deben colocarse entre los *Crustáceos Entomostráceos*, junto a los *Filópodos*. Además, el mismo autor, ha encontrado formas como *Merella splendens* en que con el aspecto general de un *Filópodo* puede reconocerse la organización típica de los *Trilobites*.

Respecto a su género de vida, es de suponer que tal como ocurre con los actuales *Crustáceos*, a los que en cierto modo reempla-

---

(1) Walcott, Ch. D.-«On the appendages of *Trilobites*».-Smith. Misc Coll., vol. IV, n.º 4, 1918.

zaron en el Paleozoico, hasta el punto de llamarse a esta Era la «Edad de los Trilobites», debió haberlos de costumbres muy diversas.

Los apéndices cefálicos (excepto las antenas), están provistos de una cadera masticadora, lo que supone serían de régimen carnívoro como los actuales Crustáceos.

En general los apéndices torácicos son birrámeos, con un epodito branquial, el exopodito dispuesto para la marcha, y el endopodito foliáceo terminado en una paleta para la natación. Esto hace suponer que su método normal de locomoción sería caminando por el fondo marino, y se han encontrado ciertas huellas que el mismo Walcott atribuye con fundamento al paso de *Trilobites*, pero siendo aptos para la natación, es más que probable que anduviesen a trozos, elevándose de cuando en cuando sobre el fondo y nadando libremente, como observamos en ciertos Crustáceos actuales (*Palemon*).

Sin embargo, hay algunos, cuyo caparazón extraordinariamente erizado de espinas y provisto de prolongaciones (*Radiaspis*, *Cerarurus*, etc.), no es propio para este género de vida, siendo lo probable que estemos en presencia de formas nectónicas (análogas a los *Copépodos*) con más o menos autonomía de movimientos, pero que rara vez visitarían los fondos marinos.

Existen por otra parte Trilobites desprovistos de ojos (*Trinucleus*, *Agnostus*, *Microdiscus*, *Harpes*, etc.), que en principio se pensó serían formas adaptadas a la vida abisal, pero teniendo en cuenta que sus restos aparecen relacionados con sedimentos de fácies costera o nerítica, es decir, que habitaban aguas bien iluminadas por los rayos solares, hubo de concluirse que su género de vida sería análogo al de los *Limulus* que rara vez salen del fango en que viven enterrados, manifestándose en aquéllos la adaptación a este tipo de vida limnícola en otros muchos caracteres, como son el escudo cefálico aplastado con el limbo ancho y adelgazado por delante para facilitar la penetración en el fango, el tórax y pigidio muy reducidos y alojados en una escotadura posterior del escudo cefálico.

co (*Trinucleus*, *Harpes*) o tórax con dos o tres segmentos y pigidio grande análogo a la cabeza, etc. (fig. 5, 1 y 2).

Al lado de éstos, tenemos otros en que los órganos de la visión están también atrofiados en mayor o menor grado, (*Paradoxides*, *Conocoryphe*, *Ptychoparia*), pero que presentan una organización poco adecuada a la vida limnícola, con el tórax muy desarrollado, con espinas pleurales, pigidio pequeño, escudo cefálico abultado con glabella prominente, etc., y que constantemente aparecen asociados a las fácies batial o abisal. Es lógico suponer que tales formas poblarían los mares profundos, y quizás formasen parte muchas de ellas de la fauna abisal que hoy día se reconoce aun en las mayores profundidades oceánicas medidas. (fig. 5, 3).

Finalmente hay formas provistas de enormes ojos compuestos con innumerables facetas, en disposición lateral, cubriendo gran parte del horizonte, a veces pedunculados, y que se presentan en ciertas formas reputadas por otros caracteres como nectónicas. Se trata sin duda de (*Trilobites* típicamente pelágicos, con seguridad buenos nadadores, algunos de los cuales, de ojos verdaderamente telescópicos poblarían tal vez los mares abisales, (*Phacops*, *Dalmanites*, etc.)

La mayoría presentan la particularidad de poderse arrollar en bola como los *Isópodos*, por la movilidad de sus anillos torácicos, de forma que el pigidio encaja perfectamente en la parte inferior del escudo cefálico (fig. 5, 4). Este parece ser el único medio de defensa que poseían los *Trilobites*, pues en tal postura quedan ocultos todos sus apéndices, y la región ventral desprovista de caparazón protector, lo cual por otra parte era suficiente en unos mares en los que no se conocen enemigos formales de aquellos, y precisamente, su desaparición al final del Paleozoico, se relaciona con el desarrollo de otros grupos de mayor talla y más poderosamente armados, como los *Gigantostráceos* y los *Peces*.

### 3. Los *Arqueociátidos*

En 1873 fueron descubiertos por Billings en el estrecho de Belle-Isle (Canadá), en estratos calizos referibles al Cámbrico medio

(Acadiense). Se presentaban en sección como dos círculos u óvalos concéntricos unidos por multitud de radios, y resultó formado su esqueleto por dos paredes cónicas concéntricas relacionadas por numerosos tabiques radiales y por otros horizontales anulares. Particularidad interesante; todas estas láminas y tabiques aparecían perforadas por innumerables orificios, con aspecto de criba.

Estudiados por su descubridor, fueron considerados como *Coralarios* primitivos, y a ello alude su etimología (del griego ἀρχαῖος = antiguo, y κόραθος = ciato), interpretando la pared externa como epiteca, y los tabiques radiales como los tabiques propios de los *Coralarios*.

Sin embargo, no todos los Paleontólogos se mostraron conformes con tal determinación, y a causa de haberse encontrado ciertas espículas (que luego resultaron de otra esponja), surgió la idea de que tales organismos pudieran muy bien ser *Esponjas*, o más bien un grupo intermedio, de paso.

Se suscitó con este motivo una acalorada disputa sobre la verdadera posición sistemática del grupo. Para unos seguían siendo *Coralarios*, para otros eran *Esponjas*, para la mayoría formaban el paso de unos a otros, y no faltó quien los consideró como *Foraminíferos*, como *Algas Calcáreas* o como *Receptaculítidos*. (1).

Poco a poco, sin embargo, se fué reconociendo su verdadera posición sistemática, y quedaron únicamente frente a frente las dos opiniones más autorizadas, en el dilema: *Coralarios* o *Espongiarios*.

La base de la primera, a parte de su forma general que recuerda la de ciertos *Coralarios* paleozoicos (*Zaphrentis*, *Cyathaxonia*), era la presencia de una muralla externa o epiteca y de tabiques radiales perfectamente desarrollados, que no se observaban en ninguna esponja.

---

(1) Meléndez, B.—«Observaciones respecto al grupo de los Arqueociátidos». *Las Ciencias*. T. VIII, pág. 285, Madrid, 1943.

Sin embargo, teniendo en cuenta: a) Que el número de éstos no se rige por ninguna ley y que con el desarrollo del organismo aparecen otros nuevos por intercalación o ramificación, sin seguir un orden determinado. b) Que la muralla externa tiene una homóloga en la muralla interna (caso que nunca se ha observado en los *Coralarios*), que limita hacia dentro los tabiques dejando la parte central libre, que en el animal vivo debió estar hueca y desempeñar un papel análogo al de la cavidad atrial de los *Espongiarios*. c) Que la única diferencia que existe entre los *Arqueociátidos* y los *Espongiarios* es el estar reemplazadas las espículas por tabiques perforados, siendo perfectamente posible que a través de las paredes existiese una corriente de agua de fuera a la cavidad atrial, y es interesante hacer notar que por Ting (1939) han sido observadas estructuras tanto en la pared interna como en la externa, destinadas a dirigir hacia el ósculo la corriente de agua. Por todas estas razones, se consideran definitivamente como *Espongiarios*, y si hemos de hacer caso a ciertos autores, incluso como *Esponjas Silíceas*.

La naturaleza de su esqueleto fué así mismo motivo de discusión, quedando al fin sentado que debió ser silíceo, aunque por epigénesis en algunos casos aparezca transformado en calcita.

Otras muchas particularidades de estos interesantes organismos han sido determinadas, como la existencia de fenómenos de gemación que darían origen a formas coloniales ramificadas, y según Vologdín (1937), su reproducción debió verificarse de forma análoga a la de las *Esponjas* actuales, mediante una larva ciliada (*Sphaerion*), que se proveía de una doble cápsula porosa (*Dollium*) y después de fijarse al fondo marino daría origen al adulto.

La particularidad más interesante de los *Arqueociátidos*, consiste en su género de vida sedentario y gregario, formando arrecifes neríticos, por lo que son elemento de primer orden para la determinación de las costas en la base del Paleozoico, y su repartición geográfica universal, en los cinco continentes, nos indica claramente la uniformidad del clima que debió presidir en aquellos remotos tiempos.

#### 4. Casos de Parasitismo

Entre todas las asociaciones de seres distintos, es el Parasitismo la que por su especialización más acentuada deja más profundas huellas tanto en el huésped como en el parásito, y no es difícil de reconocer en los fósiles desde el Paleozoico a la actualidad.

Las conchas de *Moluscos* de todas las edades presentan perforaciones circulares debidas sin género de duda a animales parásitos que de esta forma atacan al Molusco, tal como vemos ocurre en los mares actuales.

Los casos de parasitismo revelados por el estudio de la flora fósil del Carbonífero son numerosos. En la hulla se ha podido demostrar la presencia de corrosiones en los tejidos vegetales que acusan la actividad del *Bacillus amylobacter* de las turberas actuales. En los radios medulares de *Calamodendron*, se ha demostrado la presencia de bacterias parásitas, y así mismo, Rouault ha reconocido en los vasos conductores de ciertos ejemplares silicificados de *Arthropilus*, que aparecen rellenos de mucílago, la presencia del *Bacillus colletus* en largas cadenas de pequeños bacilos que presentan una incipiente ramificación, y recuerdan a las de *Cladothryx Martii* de la turba. El mismo autor, ha encontrado en la madera transformada en hulla, filamentos indiscutiblemente micelianos de *Hypomyces stephanensis*, y en las pínulas de *Calypteris conferta* del Pérmico de Silesia, se han encontrado hongos del género *Excipula*.

En todo el Terciario, son frecuentes las hojas sobre las que aparecen marcas de hongos parásitos. Sobre las hojas de álamo se ha encontrado el *Sclerotium pustuliferum*, sobre las de un Laurel del Eoceno, el *Dothidoites Nerii*, y también hay ejemplos en el Mesozoico, como *Xylomides tuberculatus* que forma placas redondeadas sobre las hojas de *Zamites distans* del Liásico (Retiense).

#### 5. Casos de Simbiosis

Se caracterizan por la asociación de dos individuos que resulta beneficiosa para ambos bajo algún aspecto, y de que han existido

en todos los tiempos geológicos, tenemos múltiples pruebas.

Sobre ciertas conchas se observan marcas análogas a las impresiones dejadas por las Actinias sobre los caracoles, y es muy frecuente el caso de encontrar colonias de *Briozos* fósiles, sobre diversas conchas, casos ambos muy frecuentes en la actualidad, sirviéndose el molusco del *Briozoo* o de la *Actinia* para su defensa mimética, mientras que éstos aprovechan los restos del alimento de aquél.

Es de suponer que los *Radiolarios*, conocidos desde el Precámbrico (fig. 1), hayan vivido siempre en simbiosis con las *Algas* unicelulares que actualmente invaden su protoplasma, pues de otra

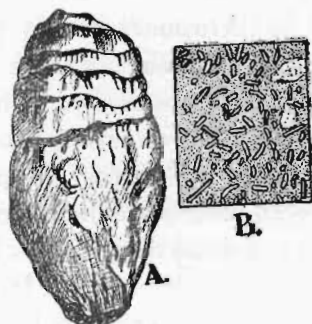


Fig. 7=Coprolito de un *Batracio* del Pérmico de Igornay (Autun).—A=ejemplar completo mostrando su estructura espiral, B=*Bacillus permienensis* en una sección delgada del mismo (x 1.000).

forma no se concibe cómo formas análogas a las actuales se proveerían del oxígeno necesario a su respiración.

Los *Líquenes*, caso típico de simbiosis entre un alga y un hongo, se encuentran sobre los trozos de corteza de las *Coníferas* que forman el lignito desde el Infracretáceo (*Graphis*, *Opegraphos*, *Lecidia*, *Pyrenula*), y en los trozos de ramas englobadas en el ámbar oligoceno (*Parmelia*, *Cladonia*, *Ramalina*, *Usnea*, etc.) (1).

Las deyecciones de animales fosilizadas, conocidas con el nombre de *Coprolitos* (fig. 7-A) se encuentran desde el Pérmico proce-

(1) Goppert.—«Ueber der Flora Bernsteins».



dentes de los grandes *Batracios* paleozoicos (1), y en ellos se han descubierto verdaderas colonias coprófilas (fig. 7-b) de *Micrococcus* y *Bacterias* (2) análogas a las que viven en simbiosis en el intestino de los Vertebrados actuales, y que accidentalmente provocan trastornos diversos.

Citaremos un último caso de simbiosis observado entre los *Gasterópodos* del género *Capulus* del Paleozoico, que viven fijos sobre los tallos y cálices de *Crinoides* y de *Cystideos*, habiéndose encontrado en diversas ocasiones ejemplares en posición (3). La boca de la concha de los *Capulus* adopta entonces una forma adecuada, en relación con la del tallo o cáliz del *Crinoide*.

#### V.—*La filogenia*

Sin entrar en discusiones sobre la realidad del proceso evolutivo de las especies animales y vegetales en el transcurso de los tiempos geológicos, lo cual nos llevaría fuera del terreno que tratamos, nos vamos a limitar a exponer unos cuantos resultados a que se ha llegado por el estudio de la Paleobiología, en estas cuestiones tan interesantes.

Las pruebas paleontológicas de la evolución son de primerísima categoría.

La paleontología no ha revelado ninguna clase de animales o vegetales que no posea representantes actuales, pero cuanto más nos alejamos del cuaternario, mayores son las diferencias entre las faunas y floras desaparecidas y las actuales. Este solo hecho capital, basta para sugerir la hipótesis transformista, y para darle una verosimilitud próxima a la evidencia. Si se negase tal teoría, habría

---

(1) Estos *Coprolitos* son especialmente abundantes en el Lias Sinemuriense de Lime Regis (Dorsetshire), y es interesante que tanto unos como otros presentan estructura espiral análoga a la de las deyecciones de los actuales *Seláceos* que poseen la llamada «válvula espiral» en su intestino, por lo que es de suponer que en los *Batracios* y *Reptiles* paleozoicos y mesozoicos, también existiría tal dispositivo.

(2) Un resumen de estos estudios se encontrará en la obra «Notice sur les travaux scientifiques de M. Bernard Renault», publicada en Autun, 1896.

(3). Meléndez, B.-«Nuevos datos para la estratigrafía del Paleozoico aragonés». Bol. R. Soc. Esp.<sup>a</sup> H. Nat., T. XLII, Madrid, 1944.

que admitir que el Creador, ha procedido en sus obras sucesivas reproduciendo formas anteriores ligeramente modificadas. Ante esta consideración, parece infinitamente más probable, que si las formas actuales difieren menos de las del Terciario que de las del Paleozoico, es porque están genéticamente menos alejadas.

En algunos casos privilegiados, se llegan a establecer series genealógicas o filéticas que ligan formas fósiles, cuya filiación no se puede poner en duda. Hay que tener en cuenta, que como generalmente no se poseen más que eslabones sueltos y poco numero-

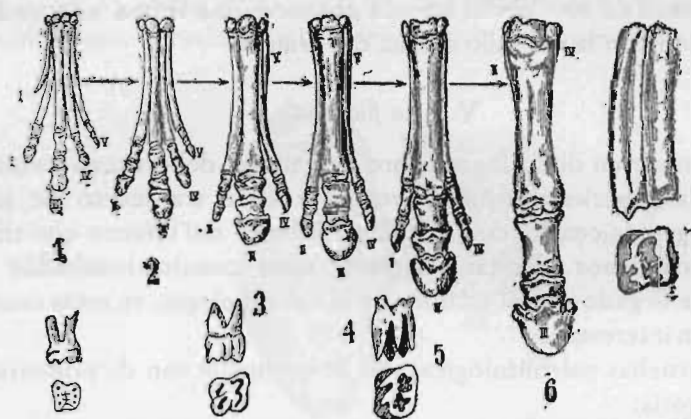


Fig. 8.—Evolución de los Equidos durante el Terciario

1=*Eobippus* (Eoceno inferior). 2=*Orobippus* (Eoceno superior). 3=*Mesobippus* (Oligoceno inferior). 4=*Miobippus* (Oligoceno superior). 5=*Merychippus* (Mioceno medio). 6=*Equus* (Cuaternario). Obsérvese la reducción progresiva de los dedos laterales en las extremidades, robustecimiento del central, complicación de los repliegues de esmalte en los molares, y aumento de talla de los mismos.

sos de la serie, a veces separados por millones de años, tiene que existir forzosamente cierta duda al establecer los filums, y que estudios bien fundamentados han obligado a menudo a los paleontólogos a abandonar ciertas genealogías establecidas y buscar otras nuevas, y que así mismo, se proyectan con frecuencia genealogías completamente fantásticas.

Sin embargo, hay series filéticas indiscutibles, como la que sigue por ejemplo desde el Eoceno inferior hasta el Plioceno, series de mamíferos que pueden figurar como ancestrales del caballo actual (fig. 8); *Eobippus*-*Orobippus*-*Mesobippus*-*Miobippus*-*Merychippus*-

*Pliohippus-Equus*. En ella se sigue la transformación gradual de un miembro de cinco dedos independientes en otro monodáctilo que presenta rudimentos de dedos laterales, y la progresiva complicación de los molares, en los que aparecen nuevos repliegues de esmalte, al mismo tiempo que aumentan de tamaño y se sueldan sus raíces.

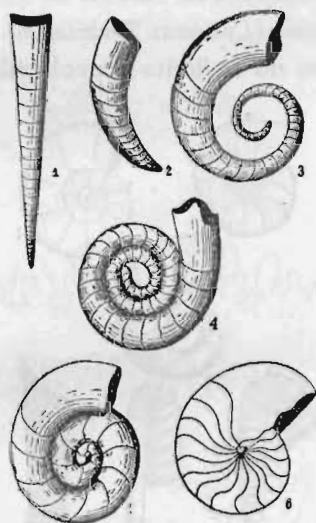


Fig. 9.—Arrollamiento progresivo de la concha de los Nautiloideos en el Paleozoico: 1=*Ortocerátidos* (Silúrico inferior). 2=*Cyrtocerátidos* (Silúrico). 3=*Gyrocerátidos* (Devónico). 4=*Ophidióceras* (Silúrico-Devónico). 5=*Vestinautilus* (Carbonífero). 6=*Nautilus* (Mesozoico-actual)

Otro caso bien establecido podemos encontrarle entre los *Cefalópodos Nautiloideos* del Paleozoico, en los que desde el Cámbrico inferior hasta el Pérmico se observa un progresivo arrollamiento de la concha, empezando por formas de concha recta (*Ortocerátidos*), pasando por formas con espira más o menos libre (*Cyrtocerátidos*, *Gyrocerátidos*, *Ophidióceras*), y terminando por formas completamente arrolladas (*Vestinautilus* del Carbonífero) que dan paso a las de espira completamente abrazadora, sin ombligo, del Mesozoico (*Nautilus*) (fig. 9).

Dentro de los *Ammonitoideos*, se observa en ciertos grupos un fenómeno contrario; por ejemplo, en la familia de los *Litocerátidos*, una de las más importantes que evolucionan en el Jurásico y Cretácico, pasamos de formas completamente arrolladas, con espira abrazadora, (*Lytóceras Germanii* del Liásico) a otras completamente desarrolladas y de concha recta (*Baculites* del Cretácico superior), mediante una serie completa de formas en que el desarrollo progresivo está bien patente (*Lytóceras Fimbriatum*-*Pictetia*-*Hamites*-*Ptychóceras*) (Fig. 10). Pero no se limita la evolución comprobada den-



Fig. 10.—Desarrollo progresivo de la concha en los *Ammonites Litocerátidos* durante el Liásico-Cretácico: 1=*Lytóceras Germanii* (Toarciense). 2=*Lytóceras Fimbriatum* (Bajociense). 3=*Pictetia Astieriana* (Albiense). 4=*Hamites rotundus* (Gault). 5=*Ptychóceras Puzosianum* (Albiense). 6=*Baculites anceps* (Senonense).

tro de los Cefalópodos al aspecto externo de su concha, sino que en general ésta se puede seguir paso a paso en los menores detalles de ornamentación, de sección de la espira, y sobre todo, en la línea de sutura entre los tabiques y la concha.

Es este uno de los casos mejor establecidos de la Paleontología, gracias a la buena conservación que en general presentan los

fósiles de estos animales. Así es posible seguir en detalle la evolución de la sutura desde los casos más sencillos, que se presentan en los *Nautiloideos* hasta los más complicados de los *Ammonites* jurásicos, como por ejemplo, la filogenia de los *Filocerátidos* (fig. 11),

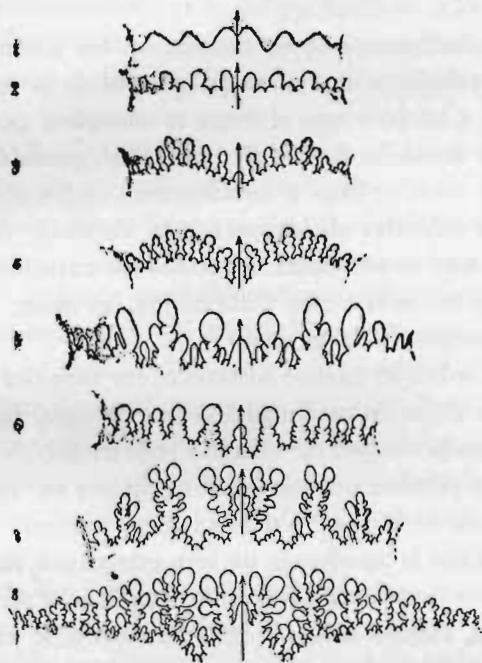


Fig. 11.—Evolución de la línea de sutura en los *Ammonites*: Tipo GONIATITOIDE; 1=*Cheilóceras* (Devónico superior). Tipo CERATITOIDE; 2=*Agathiceras* (Carbonífero superior), 3=*Waagenóceras* (Pérmico inferior), 4=*Cyclolobus* (Pérmico superior). Tipo NEOAMMONOIDE; 5=*Monophyllites* (Trias inferior), 6=*Megaphyllites* (Trias medio), 7=*Rhacophyllites* (Trias superior), 8=*Phyllóceras*.

que derivan de ciertos *Monofilitidos* del Trias, los cuales a su vez proceden de tipos *Ceratitoides* pérmicos cuyo origen se remonta a formas como *Cheilóceras* del Devónico superior, con línea de sutura sencilla de tipo *Goniatitoide*.

El examen de un gran número de series filéticas bien estableci-

das, como las que hemos tenido ocasión de ver, podemos decir que permite establecer ciertas leyes paleobiológicas, según las cuales, la aparición de una forma determinada, obedece a reglas que fijan en el tiempo y en el espacio su lugar natural.

Y para concluir, citaremos palabras tan autorizadas como las de M. Le Roy (1):

«De cualquier forma que se consideren las partes dilucidadas »por la paleontología, sobre un mapa general de la vida, se ve que »se unen unas a otras, y que el mapa se completa poco a poco y »gradualmente toma la forma de un árbol genealógico. Como »quiera que se mire, se llega a conclusiones indiscutibles. Apare- »cen pequeños animales de organización confusa, con múltiples »afinidades en que se entremezclan todos los caracteres, y que no »se sabe a ciencia cierta cómo clasificarlos, es decir, se concluye »que hay convergencia hacia atrás».

«Sin duda, sobre el cuadro obtenido, las especies no se colo- »can sino raras veces en prolongación una de otra. Su disposición »evoca más bien la imagen de escamas imbricadas, de hojas cuyos »pedúnculos se pierden porque están envueltos en vainas sucesi- »vas que se unen en la base. Cuanto más se remonta hacia el ori- »gen, más se acusa la apariencia de una estructura pinnada cuyas »ramas aparecen separadas del tronco, que llega a ser un eje ideal, »pero las ramas, aunque aisladas, guardan entre sí tal semejanza »que no pueden dejar de reconocerse como pertenecientes al mis- »mo árbol, aunque no se sepa con exactitud su punto de inser- »ción».

---

(1) Le Roy, O.P.—«L' evolution des espèces organiques», 1887.

## VI.—PALEOBIOLOGIA HISPANA

En relación con nuestra Península, uno de los problemas fundamentales que resuelve la Paleobiología, especialmente el estudio de las fácies estratigráficas, es la delimitación de tierras y mares en el transcurso de los tiempos geológicos, y con más detalle, el estudio de las zonas neríticas, estuarios, lagunas y pantanos de agua dulce o salobre, regiones de mares profundos, etc.

1.—EL PALEOZOICO.—a) *Cámbrico y Silúrico*.—Al comenzar la Era Primaria, la mayoría de la Península debió estar cubierta por el mar. Todos los sedimentos del principio de esta Era acusan un régimen francamente marino, y en su mayor parte, de aguas profundas. Unicamente en el Cámbrico medio, las calizas con *Arqueociátidos* que se encuentran en una zona alineada de NW a SE desde Badajoz a Córdoba, indican por su carácter nerítico la presencia de un litoral que lógicamente se desarrollaría al SW ya que hacia el NE los depósitos son en aquella época francamente batiales y aún abisales, formados por grauwackas muy finas y pizarras arcillosas o cuarcitosas con *Paradoxides*, *Conocoryphe*, *Ptychoparia*, etcétera.

A principios del Silúrico, se manifiesta una sensible elevación del fondo marino en todo el ámbito peninsular, y es lo más probable que hubiese emergencia de tierra firme hacia el oeste, por la presencia de conglomerados silúricos en Extremadura, que más al este están reemplazados por cuarcitas con pistas y huellas de Gusanos y Algas (*Cruziana*, *Scolythus*, *Fraena*, *Fucoides*, etc.), de fácies francamente nerítica y costera, que forman un nivel muy constante en toda España, pero bien pronto suceden depósitos de pizarras de extraordinario espesor, cuya fauna de *Graptolites*, *Braquiópodos* y *Trilobites* demuestran la existencia de mares profundos sin que haya vestigios de costas ni de tierra firme.

b) *Devónico y Antracólítico*.—La distribución del Devónico en

la Península, es completamente distinta a la de los terrenos anteriores, y aflora bordeando el Macizo Hespérico, ya definitivamente emergido, con depósitos neríticos de mares epicontinentales en el sur y el borde oriental (areniscas y calizas con *Braquiopodos* y *Coralarios*) y grandes espesores de calizas de fácies batial (con *Cefalópodos*, *Pterópodos* y *Crinoides*) en el norte, en el Pirineo y Cataluña.

La distribución del Carbonífero, que por su interés industrial ha sido objeto de profundos estudios, es interesantísima, y permite darnos una idea de conjunto bastante clara de la configuración de las tierras en esta época y de las características de los mares.

El Dinantiense se caracteriza por el depósito de calizas de enorme espesor (Caliza de montaña) con *Goniatítidos*, *Crinoides*, etcétera, de fácies francamente batial, por lo que en esta época el Macizo Hespérico debió estar rodeado de mares profundos, pero desde el Carbonífero medio, cambia por completo el carácter de los sedimentos, y alternando con estratos pizarrosos con fauna marina nerítica (*Braquiopodos*, *Coralarios*, *Moluscos*), aparecen otras con profusión de restos vegetales entre las que se intercalan los lechos de carbón. Es decir, que la fácies es francamente de estuario, y como este tipo de formaciones rodean al Macizo Hespérico, es señal de que éste formaría una península unida por el NW al continente Noratlántico. Además, el estudio de la flora contenida en los estratos nos indica la presencia en toda la Península de frondosos bosques de *Sigilarias*, *Lepidodendros*, *Calamites Cordaitales*, y variadas *Pteridospermeas*, señal de un clima cálido-húmedo que debió reinar para que fuese posible el desarrollo de vegetación tan exuberante, y de cuando en cuando, sobrevendrían grandes tormentas, verdaderos «tornados» que arrasaría comarcas enteras, llevando los restos vegetales a zonas costeras, de estuario, donde se depositaron las que con el tiempo habrían de ser capas de hulla.

Al finalizar el Paleozoico (Estefaniense-Pérmico), se acentúa aún más el régimen continental de ciertas cuencas (Asturias, Portugal), en alguna de las cuales, junto a innumerables restos vege-



tales análogos a los ya descritos, se encuentran ciertos Insectos (Portugal), mientras que por el este y el sur, se extendería el mar libre, del que sin embargo emergerían los Pirineos (en cuya vertiente sur hay depósitos de carbón) y el Macizo Bético (fig. 12).

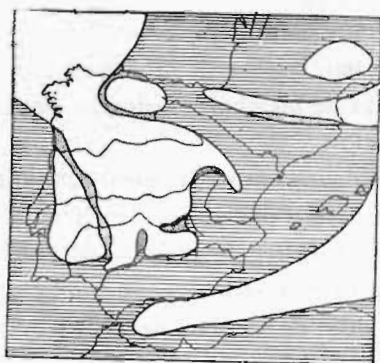


Fig. 12.—Distribución de tierras y mares (rayado) en la Península Hispánica durante el Carbonífero Superior. El punteado corresponde a zonas de sedimentación de hulla, y depósitos continentales

2.—EL MESOZOICO.—El tránsito del Pérmico al Triásico se suele realizar insensiblemente, por sedimentos detríticos cada vez más gruesos en que predomina el color rojo, señal de un clima cálido-seco que terminó con la exuberante vegetación carbonífera, y acusa al mismo tiempo una transgresión marina de este a oeste, que daría lugar a las areniscas del Rodeno que bordean las mesetas por el este, desarrollándose a continuación en esta zona un mar nerítico, en cuyo fondo se depositaron las calizas y dolomías con *Braquiópodos* del Muschelkalk, mientras que por el sur, separando la fractura de Sierra Morena, que formaría un abrupto acantilado, del Macizo Bético, existió un mar profundo, atestigüado por los sedimentos batiales de calizas y margas con *Cefalópodos* (*Ceratitoides*) y *Crinoideos*.

Al finalizar el Triásico, una nueva elevación del fondo marino y consiguiente regresión del mar, dió lugar en el borde oriental, a



la formación de lagunas costeras con aguas salobres, en las que se depositaron yesos y sales sódicas y potásicas, con margas y arcillas de coloración varia (margas irisadas del Keuper) con predominio del color rojo, señal del clima desértico o cálido-seco que seguía imperando en la península. Los fósiles son escasísimos, y únicamente encontramos algún resto de flora, moluscos de agua salobre y en algún caso, huellas de grandes anfibios *Estegocéfalos* que habitarían las orillas de las charcas, donde probablemente estaría limitada la vegetación.

Desde el Liásico se acentúa de nuevo el hundimiento progresivo del Macizo Hespérico por su borde oriental, dando lugar a una transgresión marina que llega a su máximo en el Cretácico medio (Cenomanense-Turonense) adentrándose las aguas hasta regiones que estaban emergidas desde final del Silúrico (fig. 13), formándose



Fig. 13.—Distribución de tierras y mares (rayado) durante el Mesozoico en la Península Hispánica. El punteado corresponde al área cubierta por la transgresión cenomanense.

se brazos de mar de escasa profundidad, cuyos sedimentos las más de las veces son de estuario y dan origen a yacimientos de lignitos, tratándose en todo caso de mares epicontinentales, neríticos, que depositan arenas, arcosas, etc., con *Equínidos*, *Moluscos*, *Coralaris*, y algún *Cefalópodo* benthónico (*Scaphites*, *Turrilites*, etcéte-

ra). Adquieren gran desarrollo en estos mares los bancos de *Rudistas* (*Radiolites*, *Hippurites*, *Thoucasia*, etc.), de los que hay múltiples ejemplos en la costa cantábrica, en los Pirineos y en el borde de la Cordillera Central. El resto de los mares que rodean al Macizo Hespérico, tanto jurásicos como cretácicos, son profundos, y sus sedimentos son margas y calizas de gran espesor, con abundantes *Cefalópodos* (*Ammonites*, *Belemnites*), *Moluscos*, *Esponjas*, *Crinoides*, etc., etc.

3.—EL CENOZOICO.—La Era Terciaria se inicia por una rápida regresión marina hacia oriente, sin que varíe el estado de cosas en el sur, donde no se ha interrumpido desde finales del Paleozoico, la sedimentación de materiales de fácies batial.

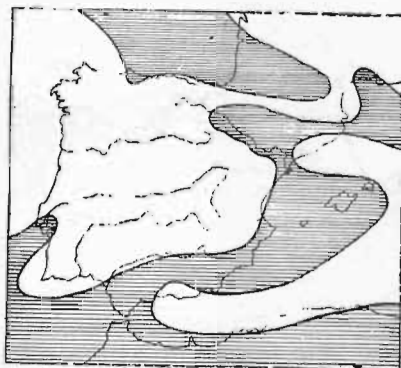


Fig. 14.—Distribución de tierras y mares durante el período Eoceno en la Península Hispánica. Rayada la zona cubierta por el mar.

Como consecuencia, emerge casi toda la Península hasta la falla del Guadalquivir que forma todavía su límite meridional, quedando por el nordeste tan sólo un brazo de mar que ocupaba la cuenca del Ebro, cuyos depósitos de calizas numulíticas de gran espesor y fácies nerítica atestiguan su escasa profundidad, extendiéndose al norte de los Pirineos otro mar análogo, dependiente del Cantábrico (fig. 14).

En el Oligoceno, estas cuencas se rellenan casi por completo

con enormes espesores de conglomerados, y continúa la regresión marina hacia oriente hasta más allá de las Baleares, mientras que la aproximación del macizo Bético-Rifeño y consiguiente elevación del fondo marino, hace de nuestra Península un verdadero istmo que unía los continentes Noratlántico y Africano. Apenas se encuentran sedimentos de fácies marina, pues realmente la Península tiene mucha mayor extensión que actualmente, y los depósitos de la cuenca del Ebro, son de fácies lagunar, con sedimentos salinos, escasos en fauna, y de coloración generalmente rojiza, indicio de un clima desértico y árido que volvió a imperar en la Península por algún tiempo (Fig. 15).



Fig. 15.—Distribución de tierras y mares (rayado) durante el Oligoceno, en la Península Hispánica. El puntado corresponde a zonas de lagunas salobres.

En el Neógeno, un leve hundimiento del suelo, ha dado lugar a que el mar avance por oriente hasta ocupar aproximadamente el mismo litoral actual, y a que se establezca una comunicación efímera entre el Mediterráneo y el Atlántico, a través del valle del Guadalquivir por un estrecho sembrado de escollos en que un mar epicontinental de escaso fondo deposita lumaquelas, arenas y margas, con profusión de *Ostreas*, *Equinidos*, *Foraminíferos*, etc.

En el resto de la Península han quedado amplias cuencas lacustres en el valle del Ebro y en las dos Castillas (fig. 16), que se van

colmatando poco a poco de sedimentos continentales lacustres y fluviales, en que abundan los *Gasterópodos* de agua dulce (*Planorbis*, *Limneas*, *Melanopsis*, etc.), los *Vertebrados* acuáticos (*Peces* de agua dulce, *Tortugas*, *Anfibios*, etc.) y los francamente terrestres (*Hipparion*, *Mastodon*, etc.).

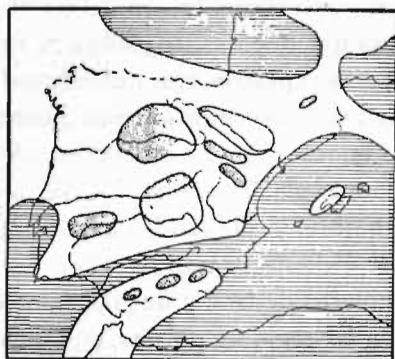


Fig. 16.—Distribución de tierras y mares (rayado) en el período Mioceno, en la Península Hispánica. La zona puntada corresponde a regiones de sedimentación lacustre o fluvial

Aunque nos faltan datos concretos, parece que debió coincidir con esta época la rotura del istmo que unía nuestra Península al continente Noratlántico, pues lo abrupto del litoral septentrional acusa su reciente formación. Simultáneamente desaparece la comunicación por el Estrecho Bético, retirándose cada vez más el mar hacia occidente en el valle del Guadalquivir y en la desembocadura de los ríos Sado y Tajo, cuyos depósitos acusan cada vez una fácies continental más marcada, y por último la rotura del arco de Gibraltar da a la Península el aspecto que ofrece en la actualidad.

4. EL CUATERNARIO. —Un fenómeno de gran interés paleobiológico tiene lugar al principio de esta Era, que aunque no altera para nada el contorno peninsular, sí influye profundamente en sus condiciones climáticas. Se trata de las invasiones glaciares

con sus correspondientes períodos interglaciares, que se acusan perfectamente en todas nuestras cordilleras, las cuales a favor de un clima extraordinariamente frío, estuvieron recubiertas por un casquete de hielo que ha dejado sus huellas en el modelado de sus valles y en los aluviones morrénicos que marcan el final de las lenguas glaciares.

El Glaciarismo es contemporáneo ya del hombre, y de su mano poseemos interesantes documentos sobre la fauna de aquellos tiempos, en las pinturas rupestres con que adornó las cuevas, persiguiendo fines mágicos. Poseemos además numerosos restos de los mamíferos de la época, que se han conservado las más de las veces entre los aluviones glaciares, o en los que rellenan las cavernas que habitó el hombre, y que fundamentalmente comprende: el *Mammuth*, especie de elefante lanudo de enormes defensas, un *Rinoceronte* también cubierto de lana y de gran tamaño, el *Reno* confinado actualmente en las regiones polares, un *Ciervo gigante*, de complicada cornamenta, y los animales propios de la tundra, asociación vegetal que debió predominar en casi toda la Península, como son el *Buey almizclero* y la *Liebre de las nieves*, junto con el *Bisonte* y el *Oso de las Cavernas*, de todos los cuales tenemos pruebas de haberse servido nuestros antepasados para su industria y su alimento