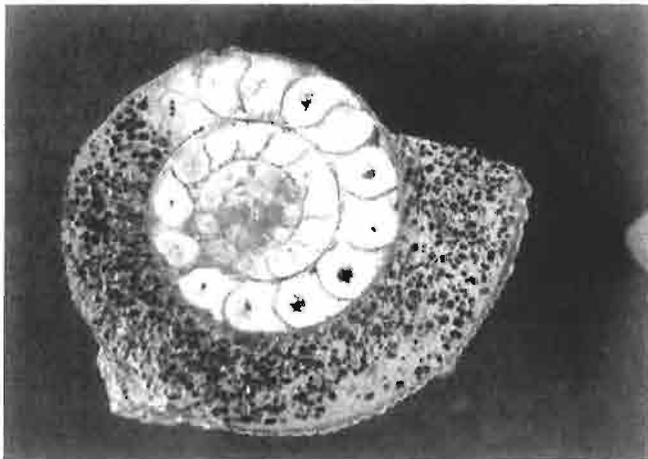


BERMUDO MELÉNDEZ

TRATADO DE PALEONTOLOGÍA

TOMO I



Consejo Superior de Investigaciones Científicas
Madrid, 1998

Quedan rigurosamente prohibidas, sin la autorización escrita de los titulares del *Copyright*, bajo las sanciones establecidas en las leyes, la reproducción total o parcial de esta obra por cualquier medio o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático y su distribución.

Tercera edición ampliada, actualizada y revisada por Guillermo Meléndez Hevia.



NIPO: 179-98-036-4

ISBN: 84-00-07789-X (Obra completa)

ISBN: 84-00-07790-3 (Tomo I)

© CSIC

© Bermudo Meléndez

Depósito Legal: M-5647-1999

Impreso en España, *Printed in Spain*.

Impreso en Gráficas Aguirre Campano, S. L.

Micropaleontología

Eustoquio Molina

La *Micropaleontología* es una disciplina paleontológica que estudia los fósiles de pequeño tamaño, empleando técnicas especiales de muestreo, preparación y observación con el microscopio.

Los grupos de fósiles objeto de estudio son principalmente los relacionados con organismos unicelulares: Procariotas y Protistas. Pero además, estudia otros organismos microscópicos de organización más compleja, así como pequeños fragmentos esqueléticos de algunos de mayor tamaño (fig. 10.01).

La *Micropaleontología* se basa en los mismos principios científicos que la Paleontología, pero es una especialización, relativamente reciente, que se define principalmente por razones de índole técnica y práctica. En este sentido, la *Micropaleontología* se caracteriza por unas particularidades en el muestreo, tanto en el campo como en los testigos de sondeos, así como en las técnicas de preparación en laboratorio (lámina delgada, frotis y levigado) y en las técnicas de estudio. La utilización del microscopio, tanto óptico como electrónico, delimita su campo de actuación, el cual no tiene límites bien definidos ya que la separación en macro y microfósiles no es fácil, y además, el microscopio se utiliza también para la observación de detalles estructurales en el estudio de los fósiles de mayor tamaño. Ahora bien, lo que desde su nacimiento más ha unificado a la *Micropaleontología* ha sido su carácter aplicado, ya que por la gran utilidad bioestratigráfica de los microfósiles, ha contribuido de manera fundamental a la resolución de problemas geológicos (MOLINA, 1995a).

Ha sido en la industria petrolera donde la *Micropaleontología* ha desempeñado su papel más conocido, debido a que los microfósiles presentan una serie de ventajas por su pequeño tamaño, gran abundancia y amplia distribución. Su pequeño tamaño hace posible obtener ejemplares completos en los testigos de los sondeos, donde son muy abundantes, lo cual, unido a su amplia distribución, ha permitido el control bioestratigráfico de los sondeos y la correlación a grandes distancias.

Pero en la actualidad la *Micropaleontología* ya no está tan condicionada por el aspecto utilitario de los microfósiles en la industria petrolera, lo cual fue necesario para el desarrollo de los aspectos bioestratigráficos y taxonómicos. Su estudio más frecuente en las Universidades y otros centros de investigación, está contribuyendo al desarrollo de aspectos más teóricos, considerando más conscientemente los aspectos tafonómicos y paleobiológicos. La abundancia de microfósiles en casi todas las muestras, permite su estudio por métodos cuantitativos, lo que aporta mayor rigor a los estudios micropaleontológicos. En definitiva, actualmente, se están desarrollando mucho los aspectos evolutivos y paleoecológicos, además de los bioestratigráficos.

Relación con otras disciplinas

La *Micropaleontología* es una disciplina que forma parte de la Paleontología, aunque debido a su metodología y carácter aplicado, ha adquirido una cierta independencia. Asimismo, hoy es la dis-

ciplina en que trabajan mayor número de investigadores y consecuentemente en la que se publican mayor número de artículos, revistas y libros. Esto puede constatarse al consultar bibliografía y los últimos directorios de paleontólogos; así se observa que los grupos de fósiles más trabajados son micropaleontológicos (fig. 10.02).

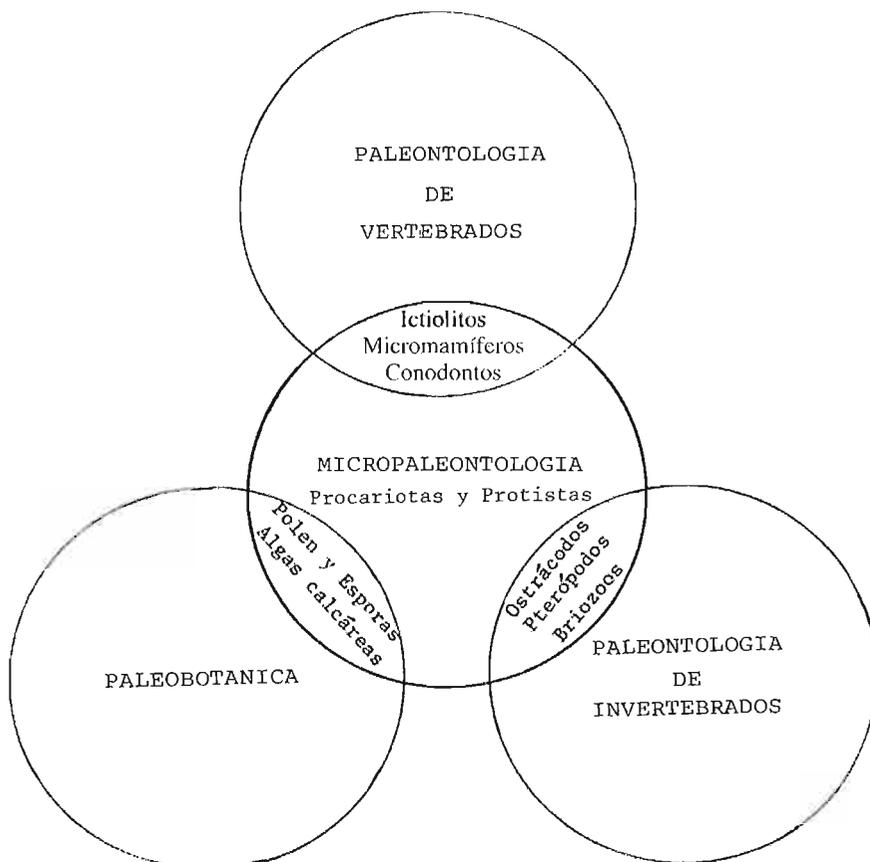


Fig. 10.01. Grupos de organismos objeto de estudio de la Micropaleontología y su relación con otras disciplinas paleontológicas.

El desarrollo alcanzado en el estudio de algunos de estos grupos de microfósiles ha llevado a ciertos investigadores a considerar la separación de nuevas subdisciplinas: *Palinología*, *Nannopaleontología*, etc. Ahora bien, en la actualidad no tienen una base conceptual diferente de la *Micropaleontología*, que ya en sí misma supone una individualización, cuestionable de la Paleontología. Así, por el momento, su separación resulta superflua, y difícil de encajar en una taxonomía de las ciencias que pudiera establecerse.

La Paleontología es una ciencia que ocupa posición intermedia entre la Geología y la Biología; en consecuencia, la *Micropaleontología* también se relaciona con estas mismas ciencias y participa de modo interdisciplinar, en la solución de problemas muy diversos, ya que los micropaleontólogos pueden aportar datos muy significativos en las investigaciones de índole paleobiológica o geológica.

La mayoría de los especialistas desarrollan su actividad en el campo de las ciencias geológicas, que ha sido donde tradicionalmente se ha encontrado una aplicación de interés económico: la prospección

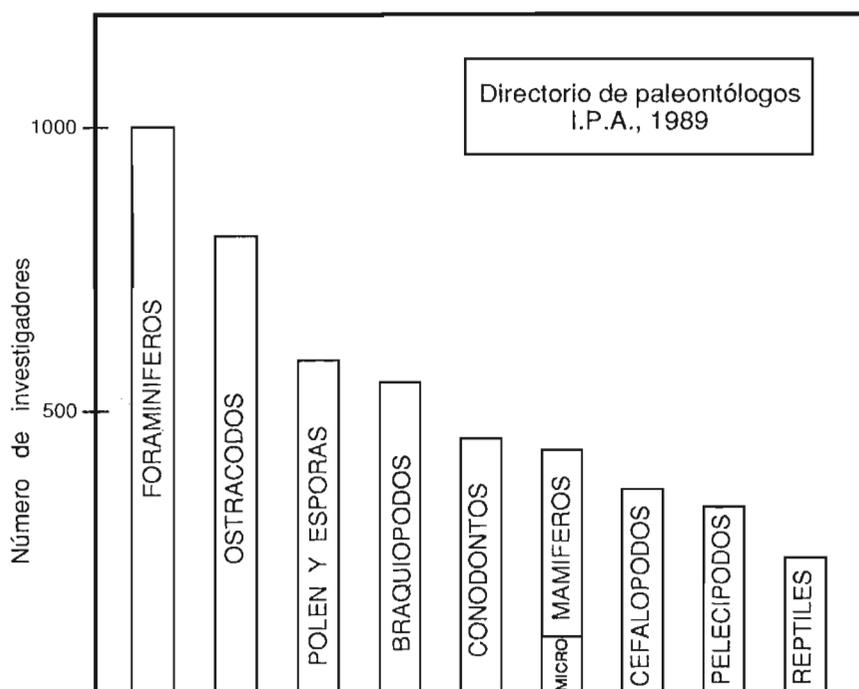


Fig. 10.02. Número aproximado de investigadores especialistas en los grupos paleontológicos más estudiados, que aparecen en el *Directorio de paleontólogos* de 1989, de la International Paleontological Association (I.P.A.).

de hidrocarburos. Así, su aplicación bioestratigráfica ha llegado a ser la más conocida y se han empleado los microfósiles en la datación de rocas sedimentarias muy variadas. Pero además, tienen gran importancia en la reconstrucción de paleoambientes y en estudios de tipo *paleogeográfico* y *paleoclimático*, habiendo contribuido también a la contrastación de la Teoría de la *Tectónica de placas*. Una prueba de todo esto es la participación de numerosos especialistas, de distintos grupos de microfósiles, en las campañas del proyecto *Deep Sea Drilling Project*, que hoy se denomina *Ocean Drilling Program* (1). La Bioestratigrafía de alta resolución, con muestreo a escala centimétrica (posible debido al pequeño tamaño de estos fósiles), junto con la Bioestratigrafía integrada (basada en varios grupos de fósiles), están aportando una precisión muy necesaria en estudios de tipo cronoestratigráfico (v. la fig. 10.21). Asimismo, el rigor científico es cada vez mayor al considerar de forma más consciente los procesos tafonómicos.

En los campos de la Biología y Paleontología, la contribución ha sido más importante de lo que en principio pudiera parecer. A veces se ha acusado a los micropaleontólogos de servir en exceso a la Geología, olvidando los otros campos, pero esto no es exacto ya que muchos investigadores, comenzando por D'ORBIGNY, han estudiado también los microorganismos actuales, muchos de cuyos taxones han sido formalmente definidos en publicaciones micropaleontológicas.

(1) Proyectos de sondeos en los fondos oceánicos (véase la fig. 10.22), generalmente conocidos por las siglas D.S.D.P. y O.D.P.

Las observaciones, ecológicas y de morfología funcional sobre las formas actuales, se consideran para deducir cómo y donde vivieron los microorganismos del pasado. En la problemática del origen, evolución y extinción de los organismos, la Micropaleontología desempeña un papel muy importante, pues la investigación sobre el origen de los seres vivos en el Precámbrico es un tema multidisciplinar en el que los estudios de los microfósiles han jugado un papel relevante y, además, el excelente registro del Fanerozoico, está aportando muchos datos para establecer modelos de evolución y extinción.

Desarrollo histórico de la Micropaleontología

El desarrollo de la *Micropaleontología* ha sido bastante reciente, y ha estado condicionado por una serie de acontecimientos: invención del microscopio, prospección petrolera, etc.

Sin embargo, debido al tamaño relativamente grande de algunos microfósiles, que son visibles a simple vista, éstos ya fueron conocidos desde antiguo y, por lo general, incorrectamente interpretados. Las atribuciones de los grandes *Foraminíferos* (*Nummulites*, etc.) a monedas petrificadas, semillas, juegos de la naturaleza, etc. han perdurado hasta la Edad Moderna, e incluso se han mantenido hasta la actualidad en la mente de las personas menos cultas.

La invención del microscopio a mediados del siglo XVII fue la causa principal que permitió el nacimiento de la Micropaleontología, el cual, inicialmente, fue un proceso lento, que se aceleró por otro acontecimiento bastante posterior: la prospección de hidrocarburos.

Con los primeros microscopios, a pesar de que eran muy rudimentarios, se hicieron una serie de observaciones que provocaron perplejidad. Así, HOOKE en 1667 describió e ilustró un Foraminífero, afirmando que se trataba de un pequeño caracol acuático petrificado, el cual más tarde sería denominado *Ammonia beccarii* por LINNEO. Este tipo de observaciones, principalmente de Foraminíferos, continuaron durante siglo y medio, siendo atribuidos a pequeños moluscos, corales, gusanos y otros animales. En este sentido, durante el siglo XVIII hay que destacar las observaciones de BECCARI, BIANCHI, GUALTIERI y LEDERMÜLLER. Estos naturalistas europeos describieron muchos tipos de *Foraminíferos*, algunos de los cuales en la famosa obra de LINNEO, en la que estableció la nomenclatura binominal, recibieron formalmente nombre genérico y específico. Asimismo, LAMARCK en 1812 definió algunos géneros con nombres que hoy todavía se utilizan.

En el siglo XIX, el francés ALCIDE D'ORBIGNY (1802-1857) destacó en el estudio de los microorganismos, y es hoy generalmente considerado como el fundador de la *Micropaleontología*. Desde los 17 años se dedicó a la observación de los *Foraminíferos* que inicialmente consideró como pequeños Cefalópodos. Desde 1826, publicó numerosos trabajos, sobresaliendo los realizados sobre la morfología, distribución y clasificación de los *Foraminíferos*, término que acuñó, reconociendo finalmente su verdadera naturaleza unicelular. Estudió tanto los actuales recogidos en su viaje por Sudamérica, Cuba y las islas Canarias, como los fósiles de las cuencas de París y Viena.

En sus publicaciones D'ORBIGNY describió cientos de especies y puso de manifiesto su potencial valor bioestratigráfico. Por desgracia, fue injustamente acusado de definir demasiadas especies, siendo atacado y ridiculizado por ciertos naturalistas ingleses. Además, su poco fundada teoría de las «creaciones sucesivas», fue muy duramente combatida por los evolucionistas. En este sentido, DARWIN influenciado por las ideas de WILLIAMSON y CARPENTER, pensó que los Foraminíferos eran extremadamente simples y no habían progresado desde tiempos muy remotos. Todo esto tuvo como consecuencia, que su trabajo y el valor bioestratigráfico de estos microfósiles quedase oscurecido durante algún tiempo.

Durante el siglo XIX predominó la investigación taxonómica teniendo como resultado la descripción de numerosos taxones. En Austria REUSS, geólogo y paleontólogo, trabajó sobre los *Ostrácodos* y los *Foraminíferos*. Sobre estos últimos propuso en 1862 la primera clasificación moderna basada en los caracteres de la concha: existencia de perforaciones y microtextura de la pared. En Inglaterra BRADY, entre 1863 y 1890, publicó varios trabajos sobre Foraminíferos, entre los que des-

tacan: un *Catálogo* sobre los actuales, una *Monografía* sobre los del Carbonífero-Pérmico y, especialmente, el informe sobre los dragados en la expedición «Challenger». Sus ideas sobre la exagerada variabilidad de los microfósiles no contribuyeron al desarrollo de la aplicación estratigráfica. Algo parecido ocurrió con el trabajo de HAECKEL que realizó un importante informe sobre los *Radiolarios* recogidos por el «Challenger» en 1887, considerándolos todos actuales, aunque muchos de ellos eran fósiles (hasta del Cretácico), lo cual oscureció la validez bioestratigráfica de los *Radiolarios* durante mucho tiempo.

El primero en utilizar un nombre para lo que hoy se considera como *Micropaleontología* fue el alemán EHREMBERG, quien utilizó el término «Microgeología», como título de un libro publicado en 1854, con un contenido similar al que tiene actualmente. Sin embargo, el término *Micropaleontología* fue usado por primera vez por FORD en 1883, en el título de una publicación sobre *Briozoa* del Cámbrico-Silúrico de Canadá.

La aplicación estratigráfica de los microfósiles comenzó a evidenciarse en algunos trabajos, ya en el siglo XIX. Así, BRONGNIART en 1823 utilizó los *Nummulites* y FORBES en 1850 propuso una zonación basada en *Ostrácodos*. Pero fue con el estudio de los microfósiles en los testigos de sondeos, como dicha aplicación comenzó a ser importante.

En este sentido los pioneros fueron DAMES y BORNEMANN, quienes en 1874 dataron como Turoniense una formación sondeada en Alemania, así como KARRER que en 1887 concluyó que pertenecían al Mioceno, las rocas atravesadas en sondeos durante la construcción de un acueducto cerca de Viena. El pionero en la aplicación a la prospección petrolífera fue GRZYBOWSKI, quien en 1897 estudió diversas muestras de un sondeo, estableciendo varias zonas y horizontes. Así demostró, que el estudio de los microfósiles podía ser muy valioso para la prospección del petróleo, pero por estar escrito en polaco su trabajo pasó desapercibido.

Con el inicio del siglo XX comenzó a desarrollarse la aplicación a la prospección petrolífera; los paleontólogos rusos fueron conscientes de la utilidad de los *Foraminíferos*, y los usaron en las perforaciones de los campos petrolíferos de Bakú. Pero aunque la Micropaleontología nació en Europa, fue en Norteamérica donde se desarrolló espectacularmente, lo cual fue debido a la aplicación de los microfósiles a la datación y correlación de los sondeos petrolíferos.

En los Estados Unidos, CHAPMAN en 1900, estudió los *Foraminíferos* de un sondeo en California, siendo al parecer el primer informe en Norteamérica, sobre microfósiles procedentes de una perforación petrolífera; pero el más destacado en Estados Unidos fue CUSHMAN (1881-1949), quien comenzó sus estudios sobre Botánica, pero pronto cambió de tema, presentando su tesis doctoral sobre *Foraminíferos* en 1905. Su dedicación al estudio de este grupo en el que se concentró, publicando importantes artículos y libros, es la razón para que se le pueda considerar como el primer especialista en ser propiamente denominado micropaleontólogo. Su obra más importante fue una amplia monografía sobre *Foraminíferos su clasificación y utilidad económica*, que publicada por primera vez en 1928, fue revisada y ampliada varias veces hasta 1948.

La labor de CUSHMAN y la actividad de UDDEN, que en 1914 había estudiado muestras de sondeos en Tejas, contribuyeron a formar los primeros especialistas y convencer a las Empresas y Universidades del interés de los microfósiles. En este sentido, con la intensificación de la prospección petrolífera a partir de la primera guerra mundial, las Compañías contrataron especialistas en Micropaleontología y crearon sus propios laboratorios. Asimismo, trabajando para el Servicio Geológico de Estados Unidos, CUSHMAN en 1923 creó en Massachusetts el famoso *Laboratorio* que lleva su nombre y, dos años más tarde, inició la publicación de su propia *Revista*, que supuso una importante contribución a la investigación sobre los *Foraminíferos*. Esta fue la primera Revista, dedicada exclusivamente a la investigación micropaleontológica, que en aquel tiempo estaba prácticamente restringida a los *Foraminíferos*.

La formación de especialistas en las Universidades se realizó inicialmente dentro de los cursos de Paleontología y fue a partir de 1923 cuando empezó a estudiarse como disciplina independiente. El primer curso formal de *Micropaleontología* fue impartido por GALLOWAY en la Universidad de

Columbia, enseñando *Ostrácodos* y *Briozoos* junto a los *Foraminíferos*, y publicando sobre estos últimos un interesante *Manual* en 1933. En la Universidad de Stanford en 1924, comenzó un curso impartido por SCHENCK, orientado hacia la industria del petróleo, publicando un *Boletín micropaleontológico* desde 1926 a 1933.

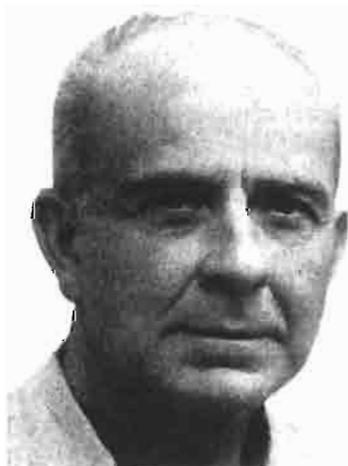
Consecuentemente, de estos cursos surgieron numerosos micropaleontólogos, que en su mayor parte fueron contratados por las Empresas, aplicando sus conocimientos a la resolución de problemas geológicos. El desarrollo a nivel mundial fue más lento y tardío que en Estados Unidos, pero en los países industrializados, a partir de 1925, se comenzaron a estudiar otros grupos de microfósiles y surgieron una serie de importantes especialistas cuya enumeración sería muy extensa.



Alcide d'Orbigny (1802-1857), hoy generalmente considerado como el fundador de la Micropaleontología.



Henry Bowman Brady (1835-1891), pionero en el estudio de los *Foraminíferos*, en especial los dragados en las expedición «Challenger».



Guillermo Colom (1900-1993), fue el micropaleontólogo español más conocido internacionalmente y pasó en vida a formar parte de la historia de la Micropaleontología.



Josep Augustine Cushman (1881-1949), el primero en dedicarse plenamente al estudio de los microfósiles, impulsando en EE. UU. su aplicación a la industria petrolífera.

Introducción de la Micropaleontología en España

Una de las primeras referencias a microfósiles en España se debe al Padre TORRUBIA, que en 1754 publicó una obra en la que figuraba una serie de fósiles, entre los que incluía nummulítidos, considerándolos como huevos de peces, y recurría aún a la idea del diluvio para explicar su presencia en tierras interiores. Algunas décadas más tarde, CAVANILLES ya no recurre a dicha explicación, y en su libro sobre la *Historia Natural del Reino de Valencia* (1795-97), figura lo que él llama «piedras lenticulares» y «piedras numularias» que debían ser respectivamente ejemplares de *Orbitolina* o *Nummulites* y *Assilina*.

La introducción de la Micropaleontología en España se inicia realmente en la segunda mitad del siglo XIX, cuando investigadores, principalmente franceses, en sus trabajos señalan y describen microfósiles.

Uno de los pioneros fue VERNEUIL, quien hacia mediados de siglo realizó varias publicaciones, citando especies de *Macroforaminíferos*. Simultáneamente, en una sesión de la Sociedad Geológica de Francia en 1848, ARCHIAC dió cuenta del descubrimiento por el geólogo PRAT, de una capa de «nummulites» en la provincia de Córdoba. Asimismo, ANSTED en su obra sobre la *Geología de Málaga y parte meridional de Andalucía*, cuya versión en español se publicó en 1860, cita numerosas especies de microfósiles, constituyendo uno de los primeros trabajos en que se clasifican *Microforaminíferos*.

Por esta época, en el aspecto docente destaca VILANOVA y PIERA, que fue el primer catedrático de Paleontología de la Universidad de Madrid, quien en su obra *Manual de Geología aplicada* (1861), dedica un amplio capítulo a la *Paleontología*, desarrollando un apartado para *Foraminíferos* y otro para *Infusorios*. Poco después algunos científicos españoles citan especialmente *grandes Foraminíferos* en trabajos, por lo general, relacionados con la confección del primer *Mapa Geológico de España*, cuya realización fue llevada a cabo por ingenieros de minas, que intuyeron la utilidad de estos *microfósiles* para datar los terrenos:

A comienzos del siglo XX hay ya una serie de investigadores, principalmente, geólogos y paleontólogos, que de alguna forma estudian microfósiles. Así, DOUVILLÉ en 1906, en su tesis de doctorado, estudia el Eoceno subbético y señala bastantes especies de *Foraminíferos*, algunas de las cuales eran nuevas. También, DALLONI en 1910, realizó un extenso estudio geológico sobre el Pirineo aragonés en el que cita muchas especies principalmente eocenas. Por otra parte, ALMERA, que en algunos de sus trabajos cita *Foraminíferos*, realizó la traducción del latín al español de los trabajos de DE ANGELIS sobre *Briozoa de Cataluña* (1895 y 98). Además, AZPEITIA (1911) y AZPEITIA y CABALLERO (1920) realizaron interesantes estudios sobre *Diatomeas*. Otra figura destacada de la época fue JIMÉNEZ DE CISNEROS, profesor de Historia Natural del Instituto de Enseñanza Media de Alicante, quien en sus numerosas *excursiones*, describió gran cantidad de afloramientos con microfósiles.

El estudio detallado y sistemático de los foraminíferos fósiles se inició con GÓMEZ LLUECA, publicando varios artículos y una voluminosa monografía sobre los *Nummulítidos de España* (1929); esta exhaustiva obra constituye una publicación de obligada consulta para cualquier investigador que trabaje con *Macroforaminíferos*. Otro micropaleontólogo muy conocido fue el reverendo RUIZ DE GAONA, quien también se dedicó al estudio de los *Macroforaminíferos* durante la década de 1940, desarrollando su investigación principalmente en los Pirineos occidentales.

Sin embargo, el micropaleontólogo español más internacionalmente conocido, por su dilatada obra, ha sido COLOM (1900-93), que se dedicó a la investigación durante más de 60 años, trabajando independientemente en Mallorca. Con una formación básicamente autodidacta, ha publicado unos 200 trabajos, mayoritariamente de tipo micropaleontológico. Su primera publicación data de 1926 y desde entonces ha estudiado el grupo de los *Tintínidos* y los *Nannoconus*, habiendo realizado importantes aportaciones. También ha sido mundialmente conocido por sus estudios sobre *Foraminíferos*, publicando en 1946 el primer tratado en español sobre microforaminíferos fósiles. En los últimos años han continuado sus investigaciones; es citado en las reseñas históricas desde hace varias décadas y, en consecuencia ha pasado, en vida, a formar parte de la historia de la Micropaleontología.

Estado actual de la Micropaleontología

El rápido desarrollo provocado por la prospección de hidrocarburos ha culminado hacia mediados de este siglo, publicándose gran número de trabajos de investigación micropaleontológica: *Revistas*, *Catálogos*, *Manuales* y *Tratados*, así como muchas *Monografías*, sobre distintos grupos de microfósiles, cuya enumeración sería interminable.

Desde 1925 a 1954 se publicaron en U.S.A. tres revistas de Micropaleontología, a las cuales han seguido una decena que se están publicando en distintos países, principalmente europeos, y también una en España. Además, existen otras más específicas para distintos grupos de microfósiles, así como otras de carácter más general que publican numerosos artículos de carácter micropaleontológico, aplicado a la resolución de problemas principalmente geológicos.

Las recopilaciones de tipo taxonómico de los diferentes grupos que pueden facilitar la revisión, y la descripción de nuevos taxones, suelen ser publicadas en forma de *catálogos*, que suministran las descripciones y figuraciones originales, de casi todos los taxones formalmente definidos, dando lugar a numerosos volúmenes. Los aspectos teóricos característicos de los grandes grupos han sido sintetizados en varios *Manuales de Micropaleontología*, así como en algunos tratados de Paleontología.

Recientemente, el empleo del Microscopio Electrónico de Barrido ha revolucionado la taxonomía y casi completado la etapa descriptiva, al hacer posible observar y reproducir detalles inapreciables con los Microscopios ópticos (2). Otro acontecimiento importante es el desarrollo del Proyecto de Perforación de los Océanos (O.D.P. antes denominado D.S.D.P.) en el cual siempre participan varios especialistas en distintos grupos micropaleontológicos, estudiando muestras muy ricas y bien conservadas. Estas son recogidas de los testigos de los sondeos oceánicos y el resultado de su estudio es integrado con otros datos, participando así de forma multidisciplinar en la solución de problemas geológicos muy importantes. Además, el hecho de disponer de estas muestras tan excelentes y de un registro continuo en cortes de superficie, está permitiendo desarrollar los aspectos evolutivos.

(2) Las fotografías de las figuras 10.03, 10.04, 10.06, 10.08, 10.09, 10.11, 10.12, 10.13, 10.15 y 10.17. están tomadas con microscopio electrónico de barrido.

Actualmente, la *Micropaleontología* ya no está dominada por la aplicación petrolífera, pues el mayor número de investigadores realiza su trabajo en las Universidades y están menos condicionados por la necesidad de su aplicación. Por tanto, se ha iniciado una etapa en la que los aspectos taxonómicos y bioestratigráficos están perdiendo interés y por el contrario se están desarrollando aspectos más teóricos, tafonómicos, paleoecológicos, evolutivos y biológicos, todo lo cual, está permitiendo superar la etapa descriptiva y, en definitiva, esta disciplina se está dotando de una mayor base conceptual.

Grupos Micropaleontológicos

El número de grupos de organismos fósiles objeto de estudio de la Micropaleontología ha ido aumentando a medida que se ha ido desarrollando esta disciplina. Por lo general, el micropaleontólogo tiende a estudiar y considerar como microfósiles, todos aquellos restos de organismos que encuentra en las preparaciones: lámina delgada, frotis y levigado, que además, cumplen una serie de requisitos de índole técnica y práctica, ya expuestos anteriormente.

La división actualmente más generalizada de los organismos considera cinco Reinos: *Prokaryotae (Monera)*, *Protoctista*, *Fungi*, *Animalia* y *Plantae*. Los microfósiles más típicos son los restos de organismos unicelulares *Procariotas* y *Protistas*, que según su tamaño se les suele más propiamente denominar: *nannofósiles (inferiores a 50 micras)* y *microfósiles (no suelen sobrepasar 1 mm)*. Los *Procariotas* son los más primitivos ya que no tienen núcleo bien definido y los grupos más conocidos son *Bacterias* y *Cianobacterias*. Los *Protistas* son los más característicos e importantes, incluyendo grupos muy estudiados tales como *Foraminíferos*, *Radiolarios*, *Coccolitofóridos*, *Diatomeas*, *Silicoflagelados*, *Dinoflagelados* y *Tintínidos*.

Por otra parte, en los otros reinos existen grupos de metazoos de pequeño tamaño, que son generalmente objeto de estudio de la Micropaleontología, talos como *Ostrácodos*, *Pterópodos* e incluso *Briozoos*. Además, también se incluyen fragmentos de organismos de mayor tamaño, cuyo estudio puede solaparse con el de otras disciplinas paleontológicas. Entre estos, los más conocidos son: *espículas* de Poríferos y otros organismos, *Conodontos*, *Algas calcáreas*, *Polen* y *Esporas*, etc. Sin embargo, otros, como los dientes de *Peces* y de *Micromamíferos* han sido menos frecuentemente incluidos, a pesar de que cumplen casi los mismos requisitos que los anteriores (3).

Además de los citados existen otros grupos de microorganismos que son menos importantes o conocidos, siendo algunos de ellos de afinidades inciertas. En el cuadro 10.I, que ha sido modificado del de LIPPS (1981, 1993), se resumen las características de los grupos de organismos que han sido estudiados por los micropaleontólogos. De todos ellos conviene destacar los que se exponen a continuación, la mayor parte de los cuales son estudiados en otros volúmenes de este Tratado, por lo que aquí solo se comentan algunos aspectos de interés general.

(3) Para mayor información sobre estos grupos biológicos, pueden consultarse los apartados correspondientes en los otros tomos de este **Tratado**

***** Cuadro 10.1 *****

*Grupos de organismos fósiles, que han sido estudiados por los micropaleontólogos
(modificado de Lipps (1981 y 1983))*

<i>Microfósil</i>	<i>Descripción</i>	<i>Tamaño</i>	<i>Composición</i>	<i>Hábitat</i>	<i>Distribución vertical</i>
<i>Archaeobacterias</i>	unicelulares	<0,01 mm	orgánica	marino	Arcaico-Actual
<i>Eubacterias</i>	unicel. filament.	<0,01 mm	orgánica	todos	Arcaico-Actual
<i>Cianobacterias</i>	unicel. filament.	<0,05 mm	orgánica	marino	Arcaico-Actual
<i>Rodofitas</i>	talo	<0,1 mm	orgánica	todos	Precámbrico-Actual
<i>Clorofitas</i>	talo	0,1-0,4 mm	silic., calcit, etc.	todos	Precámbrico-Actual
<i>Carofitas</i>	talo, girogonitos	0,2-3 mm	calcita	acuático	Silúrico-Actual
<i>Hongos</i>	cocoid. filament.	<0,01 mm	orgán. calcita	todos	Precámbrico-Actual
<i>Polen</i>	gránulos	<0,15 mm	esporopolenina	continental	Devónico-Actual
<i>Esporas</i>	esferoidal	0,001-0,9 mm	esporopolenina	continental	Silúrico-Actual
<i>Prasinofitas</i>	quistes	<0,8 mm	orgánica	acuático	Protezoico-Actual
<i>Euglenofitas</i>	unicelulares	<0,2 mm	orgánica	acuático	Jurásico-Actual
<i>Dinoflagelados</i>	quistes	0,05-0,15 mm	orgánica	acuático	Silúrico-Actual
<i>Acrítarcos</i>	quistes	<0,1 mm	orgánica	marino	Protezoico-Actual
<i>Ebridinos</i>	malla sólida	<0,1 mm	silicea	marino	Paleoceno-Actual
<i>Diatomeas</i>	valvas	<0,2 mm	silicea	acuático	Jurásico-Actual
<i>Crisomonadinos</i>	quistes	<0,1 mm	silicea	acuático	Precám? Cret. -Act.
<i>Silicoflagelados</i>	malla hueca	<0,1 mm	silicea	marino	Cretácico-Actual
<i>Cocolitofóridos</i>	placas, estrellas	<0,05 mm	calcita	marino	Triásico-Actual
<i>Quitinozoos</i>	uniloculares	0,075-0,7 mm	quitina	marino	Precám. Ord. Dev.
<i>Tecamebinos</i>	unilocular	0,01-0,5 mm	orgánica-aglut.	acuático	Carb. Tercia.Act.
<i>Foraminíferos</i>	concha	0,01-100 mm	org., aglu., carb.	marino	Cámbrico-Actual
<i>Radiolarios</i>	celosía	0,03-1,5 mm	silicea	marino	Cámbrico-Actual
<i>Acantarios</i>	espiculas	<0,05 mm	sulfato Sr.	marino	Eoceno-Actual
<i>Heliozoos</i>	espinas	<0,05 mm	silicea	acuático	Pleistoceno-Actual
<i>Tintinomorfos</i>	uniloculares	<0,3 mm	org. aglu. carb.	marino	Ordovício-Actual
<i>Heterotricos</i>	quistes	<0,3 mm	orgánica	acuático	Cretácico, Cuatern.
<i>Hipotricos</i>	quistes	<0,3 mm	orgánica	acuático	Eoceno-Actual
<i>Poríferos</i>	espiculas	0,05-3 mm	silicea, carb.	acuático	Cámbrico-Actual
<i>Melanoescleritos</i>	barras	<2 mm	quitina	marino	Ordovício-Devón.
<i>Octocoralarios</i>	espiculas	1-3 mm	carbonatada	marino	Silúrico?-Actual
<i>Holotúridos</i>	escleritos	0,05-1 mm	carbonatada	marino	Ordovício-Actual
<i>Briozoos</i>	colonias	0,1-10 cm	org. carb.	acuático	Ordovício-Actual
<i>Pterópodos</i>	univalvos	0,1-5 mm	carbonatada	marino	Cretácico-Actual
<i>Ostrácodos</i>	bivalvos	0,1-5 mm	carbonatada	acuático	Cámbrico-Actual
<i>Conostráceos</i>	bivalvos	1-5 mm	org. -carb.	acuático	Cámbrico-Actual
<i>Estatolitos</i>	esférica	0,3-0,5 mm	quit.-carb.	marino	Terciario-Actual
<i>Escolecodontos</i>	mandíbulas	0,05-5 mm	quitina	marino	Cámbrico-Actual
<i>Conodontos</i>	dentiformes	0,1-3 mm	fosfatada	marino	Cámbrico-Actual
<i>Ascidias</i>	espiculas	0,1 mm	carbonatada	marino	Jurásico-Actual
<i>Ictiolitos</i>	dientes, otolitos	0,05-3 mm	fosfatada	acuático	Silúrico-Actual
<i>Micronamíferos</i>	dientes	0,5-3 mm	fosfatada	continental	Cretácico-Actual

Foraminíferos

Es el grupo de microfósiles más importante, de tal modo que, en alguna época, la Micropaleontología estuvo restringida a ellos. Su interés radica en su abundancia, diversidad y aplicación a la solución de problemas muy diversos. Su concha principalmente carbonatada o aglutinada se conserva con facilidad en los sedimentos marinos, llegando en muchos casos a desempeñar un papel muy importante como constructores de rocas. Tanto los grandes foraminíferos, visibles a simple vista, que se desarrollan en la plataforma continental, como los microforaminíferos (fig. 10.03) que pueden encontrarse a mayores profundidades, incluso por debajo del nivel de disolución de la calcita (los aglutinados), se acumulan dando lugar a potentes formaciones litológicas. Ahora bien, su mayor interés reside en su aplicación bioestratigráfica, pues son muy abundantes, evolucionan rápidamente y tienen una amplia distribución geográfica y temporal.

Los Foraminíferos se conocen desde el Cámbrico Inferior; algunos como los *Fusilináceos* del Paleozoico superior, han sido utilizados para la datación estratigráfica, pero los más útiles son los foraminíferos planctónicos (*Globigerináceos*, *Globotruncanáceos*, etc.), que se expanden a partir del Cretácico, llegando a ser un grupo fundamental en Bioestratigrafía.

Los Foraminíferos bentónicos (*Nummulitáceos*, *Alveolináceos*, *Orbitolináceos*, *Nodosariáceos*, etc.) tienen además un gran interés paleoecológico, ya que permiten reconstruir los medios ambientes del pasado. En este sentido, las modernas técnicas tales como el análisis de isótopos de las conchas, permiten conocer la temperatura y otros factores limitantes. En general, los Foraminíferos debido a su buen registro fósil, están desempeñando últimamente un papel interesante en la elaboración de modelos de evolución y extinción; por todo lo cual es, con notable diferencia, el grupo de fósiles sobre el que más se publica y en el que más investigadores trabajan, como se comprueba consultando cualquier directorio de paleontólogos (fig. 10.02).

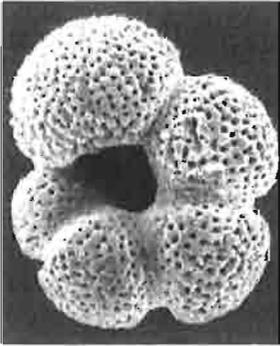


Fig. 10.03

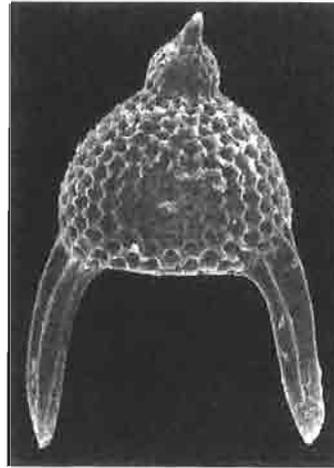


Fig. 10.04

Fig. 10.03. *Globigerina angulisuturalis*. Foraminífero planctónico del Oligoceno Superior (x 170).

Fig. 10.04. *Lychnocanoma elongata*. Radiolario del Mioceno Inferior (x210). (Según GONZÁLEZ DONOSO et al., 1981).

Radiolarios

Tradicionalmente ha sido un grupo que se pensaba había evolucionado muy lentamente y que tenía poco interés, pero últimamente se ha puesto de manifiesto que es uno de los grupos de mayor importancia. Esto ha sido debido al reciente progreso de su taxonomía y al empleo del microscopio electrónico (fig. 10.04) que ha permitido diferenciar numerosas especies con una distribución vertical muy corta. Por el contrario, a nivel de grupo tienen una distribución muy amplia: Cámbrico-Actualidad. Además, tienen un modo de vida planctónico, lo cual es también muy importante en Bioestratigrafía. Si a todo esto se le añade su facilidad para la conservación a grandes profundidades (debido a su esqueleto silíceo), no es de extrañar el auge que está teniendo su estudio. En realidad, su mayor limitación radica en la discontinuidad de su registro fósil.

Los esqueletos silíceos de los dos órdenes más importantes *Espumelarios* y *Naselarios*, que se diferencian principalmente por el tipo de simetría, se acumulan en algunos fondos oceánicos formando los *barros de Radiolarios* que dan lugar a las rocas llamadas *radiolaritas*. Con alguna frecuencia, en las formaciones más antiguas, se encuentran epigenizados en otros minerales. En conjunto, se trata de un grupo en cierto modo complementario de los Foraminíferos para el período del Cámbrico al Cretácico, del que se esperan mayores avances en su utilización bioestratigráfica y paleoecológica.

Tintinomorfos

Los *Calpionélidos* fósiles y los *Tintínidos* actuales son microorganismos uniloculares marinos que pertenecen al fílum *Ciliophora*. Algunos autores han puesto en duda que las *Calpionellas* fósiles (fig. 10.05) que se encuentran con la concha (lóriga) conservada en calcita, sean realmente *Tintínidos*, ya que éstos, que viven en los mares actuales, tienen la lóriga de naturaleza orgánica aglutinada. En este debate, GUILLERMO COLOM ha desempeñado un papel relevante, sus publicaciones sobre la sistemática de las formas fósiles, que inicialmente eran consideradas como *incertae sedis*, permitieron una interpretación más apropiada en la escala zoológica. Por otra parte, últimamente algunos autores consideran a los *Pseudoarcélidos* como un grupo de *Tintínidos* que también habría tenido capacidad de calcificar su concha durante el Terciario.

Los Calpionélidos se han citado como fósiles desde el Ordovícico a la actualidad; sin embargo, sólo se concentran masivamente en el tránsito Jurásico-Cretácico. En este intervalo estratigráfico han sido utilizados, realizando biozonaciones muy precisas, pero después fueron desplazados por los foraminíferos planctónicos que, al parecer, ocuparon su nicho ecológico.

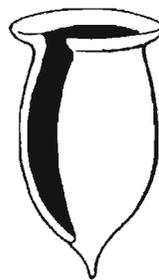


Fig. 10.05. *Tintinnopsella carpathica*. Calpionélido del tránsito Jurásico-Cretácico. (x270). (Según REMANE, 1971).

Nannoplancton calcáreo

Bajo esta denominación se agrupan una serie de nanofósiles de naturaleza calcárea cuya afinidad biológica es, en algunos casos, problemática. En general son organismos flagelados, de modo de vida planctónico, cuya periferia se encuentra protegida por pequeños corpúsculos de carbonato cálcico de tamaño inferior a 50 micras. Constituyen una parte importante del fitoplancton, siendo un eslabón fundamental de la base de la cadena trófica marina, lo cual le confiere gran interés en la evolución y extinción de otros organismos. Al morir, las *cocosferas* se disgregan, dando lugar a una serie de elementos morfológicos: *cocolitos*, *asterolitos*, *pentalitos*, *nannoconos*, etc. (fig. 10.06).

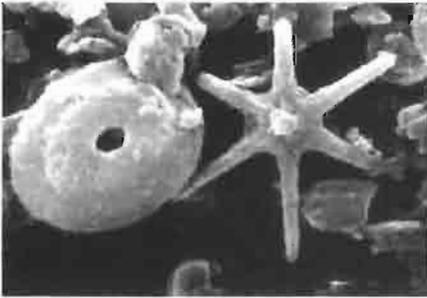


Fig . 10.06. *Reticulofenestra pseudoumbilica* y *Eudiscoaster brouwerii*. Nannofósiles calcáreos de los tipos placococito y asterolito. (x2100). (Foto cedida por J. A.FLORES).

Los grupos más conocidos son los *Cocolitofóridos*, *Discoastéridos* y *Nannocónidos*. Los primeros se han citado como fósiles desde el Carbonífero, pero es a partir del Jurásico cuando se expanden y desempeñan un importante papel en Bioestratigrafía. Su abundancia en los sedimentos marinos de cualquier profundidad y la facilidad de su preparación, así como su observación mediante el microscopio electrónico de barrido, son algunas de las razones del extraordinario progreso que ha tenido su estudio en las últimas décadas.

Silicoflagelados

Se trata de organismos flagelados con esqueleto tubular y espicular; la mayoría son de tamaño entre 20 y 50 micras y raramente sobrepasan las 100 micras, por tanto, la mayoría constituyen el nannoplancton silíceo junto con las *Ebridáceas* y otros nanofósiles (fig. 10.07).

Los *Silicoflagelados* son exclusivamente marinos y se encuentran desde el Cretácico a la actualidad. Las rocas que contienen *Silicoflagelados* son relativamente raras, pues en el pasado fueron menos cosmopolitas que en la actualidad, o bien, se han disuelto antes de fosilizar. Se concentran junto con las *diatomeas* en rocas silíceas, y a veces en mayor proporción que éstas, como ocurre en el Mioceno que es cuando se produce su acmé. El proyecto DSDP desde 1969 ha generado una mayor atención hacia su utilización bioestratigráfica; así se han establecido biozonaciones para altas y bajas latitudes. Además, las preferencias de temperatura conocidas en los representantes actuales, han sido aplicadas al estudio de paleotemperaturas, habiéndose obtenido datos interesantes.

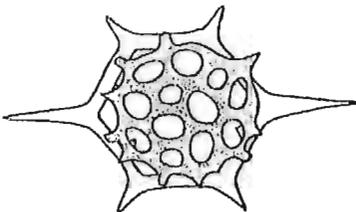


Fig. 10.07. *Cannopilus hemisphaericus*. Silicoflagelado del Neógeno. (x560). (Según SCHULZ, 1928).

Diatomeas

Constituyen un grupo potencialmente de gran interés, que en el pasado ha recibido relativamente poca atención. La mayoría poseen dos valvas silíceas (*frústula*), de tamaño inferior a 0,2 mm (fig. 10.08), y ocupan nichos ecológicos y hábitats muy variados, desde el Cretácico Inferior a la actualidad.

La súbita aparición de las diatomeas en el registro fósil, sugiere que probablemente ya existían en el Jurásico aunque sin esqueleto silíceo y en este sentido, hay algunas citas dudosas desde el Paleozoico.

Las Diatomeas son muy interesantes desde el punto de vista bioestratigráfico, en regiones de altas latitudes donde escasean los microfósiles calcáreos. Se acumulan formando rocas de interés económico (diatomitas), que son utilizadas en la industria. Además, las Diatomeas pueden ser utilizadas como indicadores de parámetros paleoambientales tales como salinidad, profundidad, temperatura, concentración de nutrientes, etc.

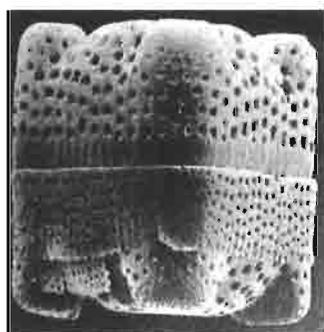


Fig. 10.08.

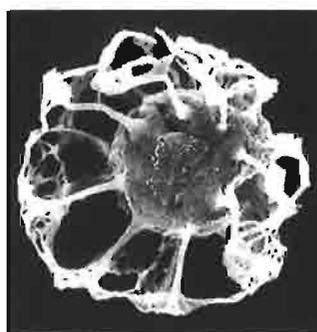


Fig. 10.09.

Fig. 10.08. *Triceratium tessellatum*. Diatomea del Mioceno. (x1400). (Según ANDREWS., 1980).

Fig 10.09. *Rigaudella apenninica*. Dinoflagelado del estratotipo del Campaniense. (x700). (Foto cedida por E. MASURE).

Dinoflagelados

Son organismos flagelados que varían en tamaño desde 5 micras a 2 milímetros, y presentan en su ciclo biológico, un estado vegetativo y otro enquistado. Se supone que todos los fósiles de dinoflagelados están compuestos de *esporopolenina*. Otros cistos de micro y nannofósiles de teca orgánica, tales como los *Acrítarcos*, tienen una cierta afinidad aún no bien determinada. Muchas *Hístricosferas* se incluyen dentro de los *Dinoflagelados* (fig. 10.09).

Los Dinoflagelados ocupan hábitats muy variados; la mayoría son planctónicos, tanto marinos como de agua dulce aunque algunos son bentónicos. Suelen estar asociados con *Acrítarcos*, *polen*, y *esporas*, en sedimentos marinos cercanos al continente, y se preparan y estudian con las técnicas palinológicas. Se encuentran fósiles desde el Silúrico, siendo frecuentes desde el Pérmico hasta la actualidad. Últimamente está aumentando su importancia bioestratigráfica, ya que son muy útiles en terrenos donde escasean otros grupos planctónicos.

Procariotas

Las *Bacterias* y *Cianobacterias* son organismos muy primitivos y de pequeño tamaño, que se pueden encontrar en cualquier hábitat desde el Precámbrico a la actualidad. Por el momento han recibido poca atención, excepto los del Precámbrico que han sido muy estudiados porque tiene un gran interés en el importante tema del origen de los seres vivos.

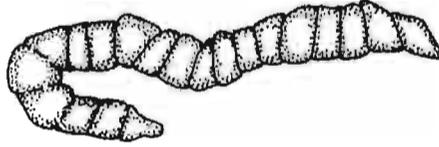


Fig. 10.10. Cianobacteria filamentosa. Procariota del Precámbrico (x700). (Según SCHOPF y PARKER, 1987).

Las *Cianobacterias* tienen la capacidad de asociarse en filamentos (fig. 10.10) y calcificarse formando los *estromatolitos* y los *oncolitos*. Su crecimiento puede dar lugar a construcciones litogénicamente importantes, desempeñando durante el Precámbrico y parte del Paleozoico, un papel similar al de los Corales, que los han desplazado ecológicamente, quedando en la actualidad los *estromatolitos* restringidos a hábitats muy concretos.

Algas calcáreas

Los grupos de algas calcáreas más conocidos son las *Rodofitas* (*Coralináceas*, *Solenoporáceas*, etc.), también llamadas algas rojas, y las *Clorofitas* (*Codiáceas*, *Dasycladáceas*, etc.) o algas verdes (fig. 10.11). Algunos autores han incluido dentro de estas últimas a las *Caráceas*, debido a su similitud morfológica y a su posible relación filogenética.

Son vegetales acuáticos (los fósiles son fundamentalmente marinos), susceptibles de calcificar su talo, e incluso los órganos reproductores. La fosilización depende del grado de calcificación original, que puede ser de naturaleza calcítica o aragonítica; estas últimas posteriormente se disuelven o recristalizan en calcita. Son arborescentes o incrustantes y se suelen encontrar en sedimentos desde el Cámbrico a la actualidad, generalmente fragmentadas y la mayoría se estudian en secciones, las cuales permiten observar con el microscopio su estructura interna.



Fig. 10.11



Fig. 10.12

Fig. 10.11. *Neomeris (Larvaria) reticulata*. Alga calcárea Dasycladácea del Eoceno (x38). (Según GENOT, 1980).

Fig. 10.12. *Harrisichara tuberculata*, Oogonio de Carofita del Paleógeno (x63). (Foto cedida por J. RIVELINE).

Carofitas

La categoría sistemática de este grupo ha sido últimamente bastante discutida, no habiéndose alcanzado un consenso total. Durante cierto tiempo fueron consideradas como un orden dentro de las *Clorofitas*, pero actualmente la mayoría de los especialistas ya no las incluyen dentro de las algas calcáreas, sino que las consideran como un filum independiente.

Forman un grupo relativamente pequeño, pero con una amplia distribución en casi todos los continentes desde el Paleozoico, por lo que resultan muy interesantes desde el punto de vista bioestratigráfico. Proliferan en medios lagunares y fluviales poco profundos, de agua dulce o salobre, en cuyos sedimentos se acumulan los *oogonios* (fig. 10.12) y en algún caso los *anteridios*. Excepcionalmente pueden hallarse partes del talo que se han calcificado. Se encuentran fósiles desde el Silúrico, habiéndose realizado importantes biozonaciones basadas en *Carofitas*, para los medios continentales, donde han resultado tan útiles como el *polen* y los *micromamíferos*. Sin embargo, durante mucho tiempo se consideró que no tenían importancia bioestratigráfica, hasta que fueron estudiadas por GRAMBAST (1958), quien fue el auténtico fundador de la sistemática de este grupo y de su aplicación estratigráfica.

Esporomorfos

Los vegetales superiores producen diversos restos que son estudiados en Micropaleontología tales como los fitolitos, que son pequeños corpúsculos de oxalato cálcico o sílice opalina, segregados por ciertas Fanerógamas. Sin embargo los más conocidos son los granos de polen y esporas (fig. 10.13), que son estudiados, junto a otros esporomorfos de naturaleza orgánica, por la Palinología.

La técnica generalmente empleada para su estudio, es el frotis, para cuya preparación se trata de disolver químicamente el sedimento con productos que no afecten a la *esporopolenina* que es el material del que están formados.



Fig. 10.13

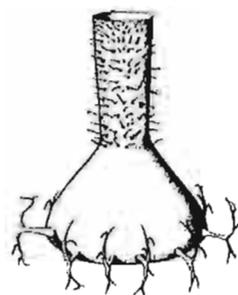


Fig. 10.14

Fig. 10.13. *Minerisporites pseudorichardsoni*. Espora del Cenomaniense (x85). (Según FLOQUET y LACHKAR, 1979).

Fig. 10.14. *Ancyrochitina libyensis*. Quitinozoo del Silúrico. (x115). (Según JAGLIN, 1986).

El proceso suele ser laborioso y el resultado no siempre es positivo, debido a que se suelen encontrar sólo en determinados sedimentos y niveles. Sin embargo, se pueden conservar en rocas que han soportado un cierto grado de metamorfismo, persistiendo cuando se han destruido los microfósiles de naturaleza calcárea.

Se encuentran en sedimentos continentales desde el Paleozoico inferior a la actualidad, aunque también se depositan en medios marinos, a donde han sido arrastrados por el viento. Su interés en Bioestratigrafía se restringe a determinados sedimentos y edades (principalmente, Carbonífero y Neógeno-Cuaternario), resultando más útiles desde el punto de vista paleoecológico.

Quitinozoos

Son organismos uniloculares, de pequeño tamaño comprendido generalmente entre 0,075 y 0,7 mm y de naturaleza orgánica quitinosa. Tienen frecuentemente forma de botella con una cavidad central y un cuello variable en longitud, al final del cual se sitúa una abertura que puede encontrarse obturada por un opérculo (fig. 10.14). La superficie de los *Quitinozoos* está frecuentemente ornamentada por estrías, gránulos, espinas o incluso apéndices ramificados. Se suelen encontrar aislados en las preparaciones y a veces formando colonias lineales, por lo que se supone que generalmente estaban asociados de modo colonial lineales y muchos, durante la fosilización o la preparación, se han separado.

Sus afinidades sistemáticas son inciertas, siendo considerados por algunos como hongos, otros los incluyen entre los protozoos y otros los relacionan con metazoos. La naturaleza de la pared ha dado lugar a que se les relacione con los Graptolitos. La forma y disposición en colonias lineales hace pensar que pudieran tratarse de huevos o quistes, pero los últimos hallazgos parecen indicar que se trata de un grupo monofilético de *Rizópodos*. De cualquier modo, estarían relacionados con organismos marinos de vida pelágica (planctónicos o nectónicos), como se evidencia por su gran dispersión geográfica desde el Ordovícico al Devónico. Además presentan una evolución rápida, por todo lo cual resultan ser un grupo de microfósiles bioestratigráficamente interesante.

Ostrácodos

Se trata de un grupo de invertebrados del fílum *Arthropoda* de pequeño tamaño, comprendido entre 0,5 y 5 mm. Poseen un caparazón bivalvo articulado, impregnado de carbonato cálcico lo que les hace susceptibles de fosilizar. Se encuentran desde el Cámbrico a la actualidad ocupando nichos y hábitats muy diferentes, desde los medios de agua dulce a los fondos oceánicos. Son mayoritariamente bentónicos, desplazándose con facilidad por el fondo con la ayuda de los apéndices (fig. 10.15), y algunos se han adaptado al modo de vida planctónico.

Su interés paleoecológico es grande, ya que son muy sensibles a los cambios de salinidad, temperatura y otros factores limitantes, lo cual permite reconstruir cualquier medio acuático donde se encuentren fósiles, desde el Cámbrico. Por el contrario su valor bioestratigráfico es pequeño, ya que al caracterizar ambientes tan concretos, la correlación de las biozonas es difícil. Se han establecido algunas *zonaciones*, que en realidad son *ecozonaciones* y por lo tanto tienen un valor cronoestratigráfico muy limitado.

Fig. 10.15. *Facilites* sp. Ostrácodo del Cámbrico que presenta conservación excepcional de apéndices y otras partes orgánicas (x50). (Según MULLER, 1979).



Conodontos

Son microfósiles dentiformes, de apatito, con tamaño entre 0,1 y 3 mm. (fig. 10.16). La afinidad e interpretación paleobiológica de los organismos que portaron los Conodontos ha sido una incógnita durante bastante tiempo y se han propuesto diversas hipótesis, siendo la de BRIGGS *et al.* (1983) la que ha logrado un mayor consenso. El animal, encontrado en el Carbonífero de Escocia, es vermiforme y en la cabeza presenta dos expansiones, detrás de las que aparece una asociación de Conodontos aparentemente *in situ*. La función y la asignación a un filum determinado permanece ambigua, pues muestran similitud tanto con *Cordados* como con *Chaetognatos*, por lo que algunos autores prefieren considerar un filum distinto. (*Conodontofóridos*), pero los últimos hallazgos permiten afirmar que eran probablemente *Cordados*.

Su valor bioestratigráfico va en aumento, por tratarse de un grupo de organismos pelágicos que evolucionó rápidamente y se expandió por los mares del Paleozoico y Triásico. Debido a su composición fosfática resisten un cierto grado de metamorfismo que se manifiestan en su coloración, lo que se puede utilizar para estimar la temperatura y presión que han sufrido los sedimentos a los que están asociados. Ahora bien, su preparación es muy laboriosa, pues suelen encontrarse en rocas duras (principalmente calizas), que es necesario disolver y después concentrar, ya que no son tan abundantes como otros microfósiles.

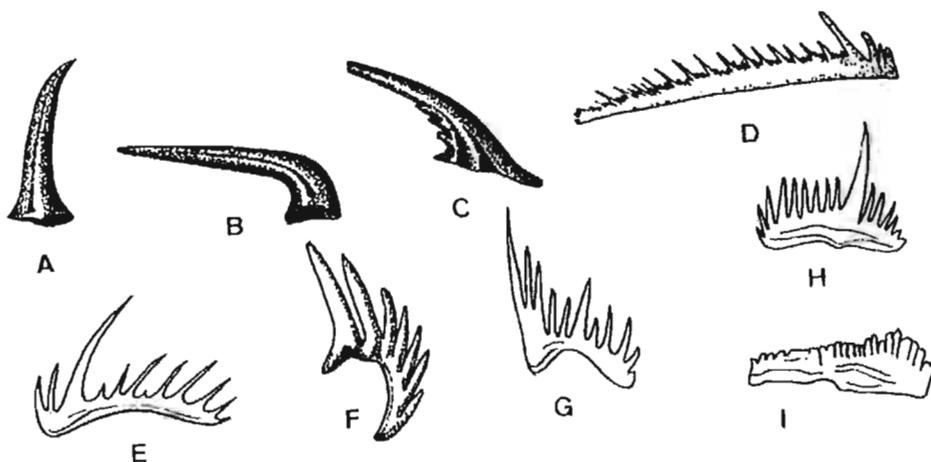


Fig. 10.16. Principales tipos de *Conodontos*, que se diferencian por el número de cúspides y por su disposición relativa: A, *Distacodus* y B, *Scolopodus*, que pertenecen al tipo "Distacódidos", C, *Belodus*, prototipo de los "Belodóntidos", D, *Hindeodella* y E, *Metaproniodus*, correspondientes al tipo "Coleodóntidos"; F, *Metalonchodina*, característico del tipo "Prioniodinidos"; G, *Prioniodus*; H, *Bryantodus*, que pertenecen al tipo "Prioniodóntidos", e I, *Gnathodus*, en forma dentada, que corresponde al tipo "Polygnátidos". (todos aprox. x20). (Según diversos autores en W. H. Hass).

Microfósiles de invertebrados

Existen otros grupos de invertebrados de pequeño tamaño tales como los *Pterópodos*, *Briozoos*, *Conconstráceos*, etc., que son objeto de estudio de la Micropaleontología, por las mismas razones que lo son los *Ostrácodos*. Además, existen restos microscópicos de otros grupos de mayor tamaño que se suelen encontrar con cierta frecuencia en las preparaciones micropaleontológicas. Entre estos, los más característicos son las espículas de *Poríferos* y *Octocoralarios*, los escleritos de *Holotúridos* (fig. 10.17), los dientes y demás restos de *Escolecodontos* y otros «gusanos».

Todos estos microfósiles tienen una importancia muy desigual y en general menor que los grupos anteriormente citados, y su utilidad bioestratigráfica o paleontológica varía según el carácter planctónico o bentónico de los organismos a los que pertenecen.

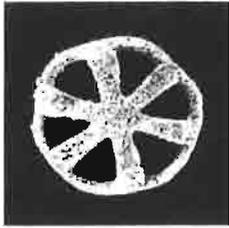


Fig. 10.17



Fig. 10.18

Fig. 10.17. *Theelia koeveskalensis*. Esclerito de Holotúrido del Triásico (x150). (Según GAZDZICKI *et al.*, 1978) .

Fig.10.18. *Morone aequalis*. Otolito de pez del Mioceno Inferior (x10). (Según MALZ, 1978).

Microfósiles de vertebrados

En principio debido al grado de evolución y complejidad de los *Vertebrados*, podría parecer fuera de lugar considerarlos aquí. Sin embargo, ciertos *ictiolitos* (dientes, otolitos, escamas, etc.) son de tamaño muy pequeño, y en consecuencia, frecuentemente estudiados con las técnicas micropaleontológicas, ya que además se encuentran en los levigados asociados a otros microfósiles marinos.

De igual modo que estos restos microscópicos de *Peces* (fig. 10.18), podría parecer lógico considerar los restos de *Micromamíferos*, que no han sido históricamente incluidos dentro de la Micropaleontología, pues sólo algunos trabajos se han editado (de forma marginal), en publicaciones micropaleontológicas. Ahora bien, las técnicas utilizadas para la obtención y estudio de los restos de *Micromamíferos* (principalmente, dientes de *Insectívoros* y *Roedores*), son generalmente el levigado, triado y estudio con microscopio. Además, son abundantes y el interés aplicado a la resolución de problemas geológicos, es considerable para las formaciones continentales. De tal manera, cumplen casi todos los requisitos que han sido utilizados para definir la Micropaleontología y su objeto de estudio, pero por razones de afinidad taxonómica con el resto de los Mamíferos, métodos de estudio y tradición histórica se estudian normalmente en la Paleontología de Vertebrados.

Particularidades Tafonómicas

Los microfósiles deben ser interpretados teniendo muy presentes las condiciones en que han sido producidos y las modificaciones que han experimentado en sus correspondientes ambientes geológicos.

En líneas generales los *microfósiles* sufren una serie de procesos, que no se diferencian mucho de los que afectan a los *macrofósiles*, expuestos en el capítulo de *Tafonomía y fosilización*; pero los microfósiles presentan una serie de particularidades que merecen destacarse y que han sido tradicionalmente olvidadas en los textos de Micropaleontología, con excepción de BIGNOT (1982). Quizás ello se deba a que los procesos tafonómicos, generalmente no son bien conocidos, salvo en los microorganismos planctónicos (MOLINA, 1996). La abundancia de microorganismos en casi todos los medios sedimentarios y la resistencia de algunos a cierto grado de metamorfismo, son las causas principales de que el número encontrado en los yacimientos sea tan elevado. Sin embargo, otros procesos como la *disolución* y la *reelaboración* pueden causar problemas de interpretación al tratar de utilizarlos en la solución de problemas geológicos y paleobiológicos. Por tanto, la interpretación rigurosa de los microfósiles, requiere el estudio de los procesos que han sufrido, desde su producción biogénica o tafogénica hasta la actualidad.

Procesos bioestratinómicos

En líneas generales estos son los procesos que experimentan las entidades conservadas, desde el momento de la producción hasta su enterramiento inicial.

Sin embargo, algunos casos de producción biogénica no requieren la muerte previa del organismo productor, como es el caso de las mudas de los *Ostrácodos*. Estos, durante su ontogenia, se desprenden varias veces de las dos valvas que constituyen su caparazón, y las van relevando por otras de mayor talla. Así, dichas mudas podrían iniciar los procesos tafonómicos antes de que el organismo productor perezca.

A partir de la muerte de los organismos las partes blandas formadas de compuestos orgánicos, sufren un proceso de *biodegradación y descomposición* que, en medios muy oxigenados, causa su rápida destrucción. Sin embargo, hay una resistencia diferencial entre los distintos restos, que permite la conservación de los *palinomorfos* de naturaleza orgánica, especialmente en medios reducidos.

Por otro lado, ciertos fenómenos de *encostramiento*, son frecuentes en los microorganismos. Así, algunas *Cianobacterias* producen *costras estromatolíticas* como resultado de su actividad. Igualmente, otras *Bacterias*, *Algas calcáreas*, *Briozoos* y *Foraminíferos*, etc., pueden producir *encostramiento* que, por lo general, contribuye a su mejor conservación.

En algunos microfósiles (principalmente en los caparazones de *Foraminíferos* y *Ostrácodos*), se han observado efectos de la bioerosión, en forma de microperforaciones, producidas principalmente por esponjas, gusanos, algas, hongos y bacterias microendolíticas. De todas formas, estas trazas de actividad orgánica, no son tan evidentes ni frecuentes, como en los fósiles de mayor tamaño y dependen de la naturaleza y estructura de las partes esqueléticas de los microorganismos, en las que se han producido.

Un mecanismo de alteración tafonómica que afecta de forma significativa a los microorganismos es la *necrocinesis*. En este sentido, los desplazamientos que sufren antes de su enterramiento suelen ser muy considerables, debido a su pequeño tamaño, lo cual permite que puedan ser arrastrados con facilidad por cualquier tipo de corriente. En el medio aéreo los *granos de polen* son arrastrados por el viento a muchos kilómetros de su lugar de origen, pudiendo depositarse en medios marinos. En el medio acuático las corrientes producen el mismo efecto; en la superficie de los océanos existe una velocidad de *deriva necroplanctónica* que se ha estimado en algunas regiones en 0,5-3,2 km/hora. Así las corrientes marinas arrastran los restos de microorganismos planctónicos a grandes distancias. En consecuencia, después de la muerte, los *Pterópodos*, *Foraminíferos* y *Radiolarios* tardan algunos días en caer al fondo del mar, mientras que las *Diatomeas*, *Silicoflagelados* y *Cocolitofóridos* pueden tardar incluso varios años, debido a su menor tamaño.

La *disolución* es una de las particularidades más a tener en cuenta por la importancia que puede tener en el resultado de cualquier estudio micropaleontológico. Este proceso depende de la estabilidad de los constituyentes minerales de los microfósiles, frente a los factores del medio ambiente y, en general, el menor tamaño favorece su disolución con mayor rapidez que los fósiles de mayor tamaño.

En ciertos ambientes, como las turberas, los manglares o los estuarios, en los que puede haber descenso del pH, los pequeños caparazones calcáreos pueden disolverse en un solo día.

En medios netamente marinos los caparazones aragoníticos de *Dasycladáceas*, *Pterópodos*, algunos *Foraminíferos*, etc., se disuelven rápidamente o se transforman en calcita, que es más estable. En estos medios la disolución depende fundamentalmente del contenido en CO₂ del agua, el cual aumenta con la presión y con el descenso de la temperatura. A partir de unas determinadas profundidades denominadas *lisoclina* y *nivel de compensación* de la Calcita, que varían en el tiempo y en el espacio, se disuelven los caparazones de los microorganismos calcáreos, especialmente los planctónicos, en su caída hacia el fondo del mar. En este sentido, las conchas de los *Pterópodos* se disuelven antes de los 3.000 metros. Los *Foraminíferos planctónicos*, por su composición calcítica más resistente, se disuelven a partir de entre 4.000 y 5.000 metros. Las bajas temperaturas contribuyen también a la disolución lo que implica que la *lisoclina* pueda estar situada en niveles muy superficiales a medida que nos acercamos a los polos, lo cual es la causa de que allí se acumulen principalmente *Radiolarios* y *Diatomeas*, de naturaleza silíceas.

Además, dentro de un mismo grupo, ciertas especies son más resistentes y soportan mejor la disolución, lo que se ha tenido en cuenta al establecer biozonaciones, especialmente en el Programa de Perforación de los Océanos, donde se suelen estudiar sedimentos de grandes profundidades. En los fondos abisales la disolución es muy intensa y con frecuencia sólo se encuentran algunos *Foraminíferos de caparazón aglutinado* y organismos de esqueleto silíceo, como *Radiolarios* y *Diatomeas*, que son menos solubles que en las aguas superficiales no saturadas de sílice, aunque a veces se pueden encontrar restos del nannoplancton calcáreo que se han conservado, al estar protegidos por una membrana orgánica propia, o bien dentro de ciertos coprolitos.

La *resedimentación* es otro mecanismo particularmente relevante, en los procesos bioestratigráficos que afectan a los microorganismos. Por su pequeño tamaño, los caparazones pueden ser rápidamente enterrados, siendo ésta una de las razones de su abundancia en el registro fósil. Sin embargo, antes de su enterramiento definitivo, ciertos restos de microorganismos, previamente acumulados, pueden ser arrastrados a áreas próximas, donde serán finalmente enterrados.

Así, los caparazones de ciertos *Foraminíferos bentónicos* han sido arrastrados por corrientes a medios más profundos; este fenómeno se produce con más frecuencia en los microorganismos de menor tamaño, pero es más evidente en los *macroforaminíferos* (*Nummulites*, *Assilina*, *Operculina*, *Discocyclina*, etc.) y *algas calcáreas*, que viven en la zona fótica de la plataforma continental. Estos son a veces arrastrados por corrientes de turbidez, pudiendo encontrarse intercalados en sedimentos hemipelágicos más profundos. Cuando dichas corrientes tienen un gran efecto erosivo pueden dismantelar o remover materiales del fondo oceánico, desenterrando y arrastrando microfósiles de épocas geológicas anteriores a la de los que están sedimentando. Este proceso de *resedimentación alocrónica*, denominado *reelaboración tafonómica*, se estudia con los *procesos fosildiagenéticos*.

Procesos fosildiagenéticos

Los procesos fosildiagenéticos, son los que afectan a los restos producidos, desde su enterramiento inicial hasta que son encontrados en los yacimientos. Por consiguiente, el mecanismo de reelaboración tafonómica que afecta a ciertos microfósiles previamente enterrados es un proceso fosildiagenético. Un resto de un organismo previamente enterrado y fosilizado, con el transcurso del tiempo generalmente ha sufrido una serie de transformaciones, que lo diferencian de los demás cuando se desentierra y se vuelve a iniciar todo el proceso.

A veces resulta difícil identificar los elementos reelaborados y distinguirlos de los resedimentados. En los sedimentos turbidíticos anteriormente citados se suelen mezclar restos de organismos contemporáneos y otros de épocas muy anteriores. La reelaboración es frecuente en los microfósiles debido al pequeño tamaño. En consecuencia, los nannofósiles son los que más posibilidades tienen de encontrarse reelaborados, ya que al ser los más pequeños, fácilmente se mantienen en suspensión durante mucho tiempo. Así, cuando en una cuenca existe un área afectada por la erosión, las corrientes pueden poner en circulación gran cantidad de cocolitos, que se vuelven a depositar asociados a sedimentos más modernos.

Las transformaciones que se producen durante la diagénesis, por efecto de la presión y temperatura, son diversas y se acrecientan con el paso del tiempo. Inicialmente tienen lugar mecanismos de inversión que sólo cambian la estructura cristalina; así los restos silíceos opalinos (*Radiolarios*, *Diatomeas* y *espículas de Esponjas*) suelen transformarse en calcedonia y los organismos calcáreos aragoníticos (*Pterópodos*, *Algas* y algunos *Foraminíferos*), en calcita.

Posteriormente se suelen dar mecanismos de reemplazamiento, sustituyendo un mineral por otro de distinta composición; así los restos de microorganismos silíceos anteriormente citados pueden estar epigenizados por calcita o incluso por cuarzo microcristalino. Eventualmente pueden actuar mecanismos como la *disolución fosildiagenética* o un fuerte *metamorfismo* que provoque finalmente su destrucción total.

Ciertos microfósiles de naturaleza orgánica (*palinomorfos*), o fostática (*Conodontos*), presentan una particular resistencia a los procesos anteriormente expuestos. En consecuencia, se suelen encontrar en rocas sometidas a condiciones que han destruido parcial o totalmente otros fósiles. Los microfósiles orgánicos conservados (*Polen*, *Esporas*, *Dinoflagelados*, *Quitinozoos*, *Acrítarcos*, etc.) suelen estar alterados por haber sufrido un proceso de carbonización, que produce cambio de color debido al enriquecimiento de carbono.

Este fenómeno es muy conocido en los *Conodontos* habiéndose establecido índices de alteración que se manifiestan por cambios de color: *amarillo*, *marrón negro*, *pardo*, *blanco opaco* y *transparente*. Estos cambios progresivos se deben a la carbonización y posterior desaparición del carbono. Este fenómeno se ha cuantificado en el laboratorio y permite estimar las condiciones de temperatura y/o presión que han soportado las rocas que los contienen.

Importancia litogenética

Aparentemente resulta una paradoja que los organismos más pequeños sean los que contribuyen de una forma más importante a la formación de rocas sedimentarias, siendo las formaciones arrecifales una de las pocas excepciones. Sin embargo, antes de la expansión de los *Corales* y *Rudistas* las formaciones similares eran los *stromatolitos* (construcciones producidas por la actividad de las *Cianobacterias*), que alcanzaron gran desarrollo durante el Precámbrico.

Las formaciones más considerables se han generado por acumulación bioclástica (fig. 10.19). En las plataformas continentales se han desarrollado ciertos Foraminíferos que han dado lugar a los ejemplos más evidentes; en este sentido, los *Nummulites* suelen formar bancos y acabaron generando potentes formaciones, hasta el punto de que el Paleógeno fue inicialmente denominado «Nummulítico». Sin embargo, son los microorganismos de modo de vida planctónico los que con su abundancia y caída constante sobre los fondos oceánicos, a pesar de su menor tamaño, dan lugar al mayor volumen de sedimentos, especialmente en zonas con corrientes ascendentes en donde proliferan dichos microorganismos. En los fondos oceánicos, por encima de la lisoclina, se depositan sedimentos en los que predominan microorganismos calcáreos (*Pterópodos*, *Foraminíferos*, *Cocolitofóridos*, etc.), mientras que por debajo de la lisoclina se concentran los organismos silíceos (*Radiolarios*, *Diatomeas*, etc.). El nombre dado a ciertas rocas (*Diatomitas*, *Radiolaritas*, *Nanoagoritas*), da idea de la altísima proporción que con frecuencia alcanzan en ellas los microfósiles.



Fig. 10.19. Acumulación bioclástica de *Nummulites*, *Assilina*, *Discocyclina*, etc. del Eoceno Inferior de Caravaca (Murcia).

Además, el cemento de muchas rocas puede estar formado por la concentración de sustancias procedentes de microorganismos. Éstos suelen concentrar determinados minerales y elementos químicos, que pueden disolverse en el medio una vez muerto el organismo y posteriormente, precipitar formando el cemento. En éstos y otros procesos habrían actuado *Bacterias*, cuyo papel se considera determinante, aunque de momento no sea bien conocido.

Aplicaciones Paleobiológicas

La Micropaleontología puede y debe aplicarse también a la solución de problemas biológicos, pues aporta datos muy interesantes en relación con el paradigma evolutivo, aunque tradicionalmente se ha utilizado más en el campo de la Geología. El registro fósil puede considerarse como el documento fáctico de la evolución y en este sentido los microfósiles resultan de gran interés por diversas razones, tales como: su excelente registro fósil, la posibilidad de estudios ontogenéticos, y otras que exponemos a continuación.

Poblaciones y especie en Micropaleontología

La abundancia y buena conservación que suele caracterizar al registro fósil de los microfósiles, permite contar con restos generalmente bastante representativos, que aportan una serie de datos sobre la estructura y la variabilidad de las poblaciones del pasado.

En los microfósiles se aprecia con bastante frecuencia una particular variabilidad. Así encontramos distintas mudas de Ostrácodos, formas macroesféricas y microesféricas (4), dextrógiras y levógiras en los *Foraminíferos*, etc. Los procesos de fosilización ejercen una acción selectiva sobre la variabilidad, eliminando algunas formas y favoreciendo la conservación de otras. Sin embargo, el registro fósil suelen ser más completo y continuo que el de los fósiles de gran tamaño y podemos tener una mejor idea de la dinámica y estrategia de las poblaciones. En el registro de los *Foraminíferos planctónicos* se reconocen muy bien etapas con predominio de comunidades de poblaciones oportunistas (*estrategia r*) que colonizaron los mares del Jurásico-Cretácico Inferior, Paleoceno Inferior y Oligoceno Inferior, así como otras de equilibrio (*estrategia K*) que proliferaron en el Cretácico Superior, Eoceno, etc.

La especie biológica se define como un conjunto de poblaciones, real o potencialmente interfecundas entre sí, y aisladas reproductivamente de otros conjuntos parecidos en condiciones normales. Esta concepción utiliza el criterio reproductor, como elemento objetivo discriminador de poblaciones caracterizadas por un determinado acervo genético. En Paleontología no se puede utilizar este criterio, con excepción de aquellas especies que tienen representantes vivos en la actualidad. En consecuencia, los criterios diferenciadores utilizados son de tipo morfológico, ecológico, geográfico y bioestratigráfico. Al tratar de aplicar este último ha surgido el polémico concepto de *cronoespecie* (5).

Con frecuencia se ha acusado a los micropaleontólogos de utilizar especies artificiales, que poco tienen que ver con la realidad natural, pero esto ocurre en un grado similar al de otras disciplinas paleontológicas. Es cierto que en la etapa de aplicación a la industria petrolera, se determinaban los microfósiles de una forma poco rigurosa, utilizando una serie de *morfotipos*, útiles estratigráficamente, como si se tratara de verdaderas especies. Algo similar ocurre actualmente en algunos grupos, en los que se trabaja con *parataxones*. El ejemplo más evidente, lo constituyen los *Conodontos*, que son elementos con diferente morfología que en ocasiones pueden corresponder a una misma especie biológica, y se suelen denominar con nombres específicos distintos. Pero actualmente los micropaleontólogos son conscientes del problema y buscan soluciones (estudios cuantitativos, neontológicos, etc), procurando que las especies consideradas se aproximen en lo posible a realidades naturales, dentro de las limitaciones que impone el registro fósil. En la práctica se utiliza la nomenclatura binominal, pero se admite que estas «especies» pudieron en realidad ser *subespecies* o simplemente *morfotipos*. La explicación de la naturaleza de las especies consideradas en el «Atlas of Late Cretaceous Globotruncanids» (*Revue de Micropaléontologie* 1983-84) de ROBASZYNSKI *et al.* (Grupo Europeo de Trabajo en Foraminíferos Planctónicos), representa bastante bien el concepto actualmente seguido por la mayoría de los investigadores.

Evolución y procesos de extinción

El registro fósil permite conocer una serie de datos sobre los orígenes, filogenia, modelos, tendencias y pautas de evolución y extinción. En este sentido, el estudio de los microfósiles del Precámbrico aporta datos muy esclarecedores sobre el problema del origen de los seres vivos.

Este es un aspecto de gran interés cultural y social que tradicionalmente ha tenido respuestas de tipo filosófico y religioso. Posteriormente, conocidos bioquímicos han experimentado en laboratorio la síntesis de moléculas orgánicas que podrían haber dado lugar a los primeros microorganismos. Finalmente, el hallazgo en los sedimentos del Precámbrico de *Bacterias*, *Cianobacterias*, *Acrítarcos* y otros microfósiles ha supuesto el documento fáctico que está permitiendo avanzar en el conocimiento del

(4) Las formas *macroesféricas* y *microesféricas*, reciben estos nombres, referidos al tamaño relativo de la cámara inicial (la primera que se forma), del caparazón de los *Foraminíferos* que corresponden a *gamontes* y *esquizontes*, en los grupos que tienen generaciones alternantes (sexual y mediante esporas) por ejemplo, en los *Nummulites*.

(5) Véase el capítulo 5.

origen y evolución de los primeros grupos biológicos. En consecuencia, éste es un campo de investigación multidisciplinar en el que la Micropaleontología desempeña un papel muy destacado.

En muchos grupos de microfósiles se tienen los registros más completos conocidos, que permiten observar las formas intermedias y la distribución temporal de las especies, lo cual hace posible establecer las filogenias. Estas aportan datos muy interesantes sobre los modelos de especiación y modelos de evolución.

En el reciente debate sobre los modelos de evolución del *Equilibrio interrumpido* o *puntuado* y del *cambio filético*, se han buscado argumentos en los microfósiles, ya que se requieren registros muy buenos para comprobar si se cumplen. Concretamente, en los *Foraminíferos planctónicos* existen varios ejemplos que parecen confirmar ambos modelos. Así la evolución de *Praeorbulina glomerosa* podría apoyar el modelo de *cambio filético*, mientras que la de *Orbulina universa* apoyaría el de *equilibrios interrumpidos* (fig. 10.20).

Las líneas filogenéticas conocidas, permiten deducir una serie de tendencias morfológicas, que tienen un significado adaptativo.

Hay ejemplos de tendencias de tipo ortogenético que conducen generalmente a formas más grandes y complejas: *Fusulinidos* en el Carbonífero y Pérmico, *Orbitolnidos* en el Cretácico, *Alveolnidos* en el Eoceno. A veces las tendencias parecen tener un sentido opuesto al citado, como ocurre en los *Discoastéridos* del Terciario. Estas tendencias se suelen producir como resultado de la colonización y adaptación a determinados medios de una forma eficaz. Así el desarrollo de carena en ciertos *Foraminíferos planctónicos* parece ser el resultado de un repetido proceso de colonización de los medios más profundos, lo cual se realiza en periodos de mayor estabilidad, con desarrollo de formas especializadas de *estrategia K*, que se extinguen cuando cambian bruscamente las condiciones ambientales, apareciendo entonces formas más pequeñas y sin carena, que son oportunistas de *estrategia r*.

Estas tendencias conducen a una serie de cambios a lo largo de la filogenia que pueden quedar recapitulados en la ontogenia de los organismos más evolucionados.

Este principio de la ley biogenética, enunciada en el siglo XIX, ha sido muy criticado, pero ciertos microorganismos, que crecen por adición, parecen reflejar mejor la recapitulación de estadios ancestrales. Se ha tratado de aplicar este principio, con las debidas precauciones y limitaciones, pues aparte de la adición hay otros procesos y la recapitulación es de los estadios juveniles o embrionarios.

Observando los caracteres en la ontogenia directamente, o bien desmontando los ejemplares cámara a cámara con una aguja de disección, se han podido deducir algunas tendencias: adquisición de carena, aberturas secundarias, cambios de enrollamiento, etc. Éstas ayudan a construir la filogenia y responden a determinados modelos de *heterocronías*: *neotenia*, *progénesis*, *aceleración*, *hipermorfosis*, etc.

Las filogenias generales de los grupos de microorganismos, permiten reconocer claramente determinadas pautas o patrones de evolución, las cuales son fundamentalmente de dos tipos: *divergencia* y *convergencia*. Así se observan numerosos casos de diversificación, *radiación adaptativa*, *desplazamiento ecológico*, *convergencia evolutiva* y *paralelismo*.

Algunos ejemplos muy conocidos son: el desplazamiento de las *Calpionellas* por los *Foraminíferos planctónicos* en el Cretácico Inferior, las frecuentes convergencias morfológicas en los *Foraminíferos planctónicos* debidas a las características del medio pelágico, el reemplazamiento ecológico repetitivo (*evolución iterativa*) tan evidente en los *Alveolnidos*, etc.

Los *fenómenos de extinción* constituyen un factor de evolución que permite la supervivencia diferencial de las especies y la adaptación a niveles más altos. Estos fenómenos se observan en detalle, por las buenas características del registro fósil de los microfósiles. Así, se reconocen diferentes tipos de *extinción*: *pseudoextinción*, *extinción de fondo*, *extinción en masa* gradual y catastrófica (MOLINA, 1995b). Los casos más conocidos son las «crisis» episódicas que ocasionaron extinciones masivas en los *Foraminíferos* y otros organismos a final del Pérmico, del Cretácico y del Eoceno. Estas extinciones suelen suponer rupturas en cascada, cuyas causas han podido ser diversas: crisis del fitoplancton, epidemias bacterianas, anoxia, cambios climáticos o paleogeográficos, influencia extraterrestre, (caída de meteoritos), etc.

La crisis de finales del Pérmico que hizo desaparecer a los *Fusulínidos* y otros muchos grupos marinos, se piensa que podría deberse principalmente a una reducción en la salinidad del agua; sin embargo, a pesar de su magnitud, las causas de esta extinción masiva son aún poco conocidas. Por el contrario, la crisis del límite Cretácico/Paleógeno está siendo más detalladamente estudiada, habiéndose propuesto como causa el impacto de un gran meteorito o cometa. En la comprobación o rechazo de esta hipótesis están teniendo gran importancia los datos aportados por los *Foraminíferos planctónicos*. Éstos, por su pequeño tamaño, abundancia y amplia distribución, permiten muestreos con una resolución a escala centimétrica. Así se observa que desaparecen muy bruscamente las *Globotruncanas* muy especializadas, y que algunos *Heterohelicidos* más cosmopolitas sobrevivieron a las condiciones adversas. Esta crisis, que es la mayor extinción en la historia de los *Foraminíferos planctónicos* coincide con un nivel rojo con evidencias de impacto meteorítico (anomalía de iridio, microtectitas, cuarzo de impacto, espinelas de níquel, etc.). Por el contrario, la extinción del Eoceno Superior, que a veces se ha comparado en magnitud a la del Cretácico/Paleógeno, cuando se estudia en detalle resulta que es bastante gradual. Así se observa que las *Morozovellas* desaparecen a final del Eoceno Medio, las *Globigerinathecas* durante el Eoceno Superior y las *Turborotalias* y *Hantkeninas* lo hacen de forma escalonada en el límite Eoceno/Oligoceno. Esto probablemente fue debido a un descenso generalizado de la temperatura. Actualmente, las causas de evolución y extinción están siendo estudiados intensamente, ya que distan de estar resueltos, y quizás, la clave pueda estar en los microfósiles.

Aplicaciones geológicas

El hecho de que los paleontólogos, generalmente desarrollen su trabajo en el campo de la Geología se debe en gran parte a la Micropaleontología, ya que ésta tiene gran cantidad de aplicaciones que contribuyen a la resolución de numerosos problemas geológicos. Actualmente, los micropaleontólogos, que han sido normalmente formados en las Facultades de Ciencias Geológicas, tratan de solucionar (por lo general de forma multidisciplinar) problemas muy diversos, siendo los más importantes de tipo *bioestratigráfico* y *paleoecológico*.

Aplicaciones bioestratigráficas

El valor bioestratigráfico de los microfósiles viene dado por la abundancia, amplia distribución y rápida evolución, lo cual los hace muy útiles en la datación y correlación estratigráficas. Esto ya se puso de manifiesto en el siglo XIX, utilizándose inicialmente los *Foraminíferos bentónicos* (*Nummulites*, etc.) y después los *Ostrácodos*, el *polen* y algunos otros grupos de microfósiles. Pero la utilidad e importancia resultó definitivamente demostrada con el establecimiento de las primeras biozonaciones basadas en *Foraminíferos planctónicos*. Los primeros intentos serios fueron realizados a mediados de este siglo por SUBBOTINA (1947, 50 y 53) Y especialmente por BOLLI (1957, 66).

Aunque el uso generalizado de los microfósiles, haya comenzado a mediados de este siglo, su utilización realmente comenzó al tratar de controlar la edad de las rocas atravesadas en los sondeos, ya que, debido a su pequeño tamaño, era posible disponer de una cantidad suficiente de microfósiles, para poder datar y correlacionar las formaciones atravesadas. El nacimiento de la Micropaleontología ha estado ligado al desarrollo de la prospección de hidrocarburos y otros recursos naturales. Actualmente se realizan también sondeos con otras finalidades, tal como ocurre con el O.D.P. y antes con el D.S.D.P., que llevan a cabo proyectos de investigación básica, y estimulan muy considerablemente el desarrollo de la bioestratigrafía con distintos grupos de

microfósiles. En definitiva, la utilidad de los *microfósiles* en el control de todo tipo de sondeos, ha sido la aplicación más importante de la Micropaleontología, por lo que ello ha supuesto en el aspecto económico, al facilitar la prospección de todo tipo de recursos naturales y en especial los de tipo biogénico.

Ahora bien, los microfósiles generalmente presentan problemas de diacronía, que pueden distorsionar los resultados de las correlaciones, especialmente a grandes distancias. En este sentido, suelen estar condicionados por una serie de factores limitantes; incluso los más apreciados que son los de modo de vida planctónico están controlados por el factor temperatura y muestran una distribución de tipo latitudinal.

Algunas biozonaciones, calificadas como «standard» se han establecido con un valor pretendidamente mundial, pero aunque se hayan seleccionado las especies más cosmopolitas, siempre presentan problemas, ya que las especies tardan algún tiempo en expandirse, en algunas regiones no pueden vivir y la desaparición suele no ser sincrónica. En definitiva, la biozona nunca coincide totalmente con la cronozona. Esto puede ser un grave problema si no se toman las debidas precauciones, pero el grado de resolución todavía suele ser mayor que el de otros métodos cronológicos (dataciones absolutas, magnetoestratigrafía, etc.). Y además, la aplicación es bastante más rápida y menos costosa.

La tendencia actual en bioestratigrafía, consiste en establecer biozonaciones de valor regional que, con diversos métodos de correlación, permiten disponer de una cronología muy precisa. La duración media de estas biozonas oscila alrededor de un millón de años, y cuando se establecen en una misma serie varias biozonaciones con distintos grupos de fósiles (*bioestratigrafía integrada*), se logra una precisión mayor, de lo cual un buen ejemplo son las distintas biozonaciones establecidas con microfósiles para el tránsito Paleoceno-Eoceno. (fig. 10.21).

Por el contrario, es frecuente que las dataciones absolutas tengan un margen de error mayor, y su uso sólo es posible cuando se encuentran en un nivel que permite realizar dataciones radiométricas. Algo similar ocurre con la *magnetoestratigrafía*, la cual tiene que depender de otras dataciones para reconocer sus secuencias de cambios en la polaridad magnética. Éstas y otras metodologías como el *análisis secuencial*, *geofísico*, etc., pueden ser potencialmente, importantes, pero por el momento no permiten la precisión de la *bioestratigrafía integrada*, que puede ser la clave para descifrar la incógnita sobre la sincronía, a escala global, de los cambios de nivel del mar, para la correlación de las secuencias deposicionales, para la datación de los fenómenos tectónicos, etc.

Todas las metodologías tienen su utilidad y lo ideal es trabajar con un enfoque integrador, tratando de establecer en una misma serie las posibles escalas: *bioestratigráficas*, *conoestratigráficas*, *magnetoestratigráficas*, *quimioestratigráficas*, etc. Asimismo, grupos de trabajo multidisciplinarios, están estableciendo *estratotipos* de límite entre los pisos, tratando de caracterizarlos de una forma integrada. Generalmente las biozonas utilizadas están basadas en distintos grupos de microfósiles: *Foraminíferos planctónicos*, *Nannoplancton calcáreo*, *Radiolarios*, *Dinoflagelados*, *Nummulites* y *Alveolinas*, etc., lo cual da una idea de la aplicación e importancia actual de la bioestratigrafía integrada con microfósiles.

Aplicaciones paleoecológicas

Las aplicaciones paleoecológicas de la Micropaleontología, son menos conocidas, pero los resultados comienzan a ser considerables y pueden ser, potencialmente muy importantes.

El avance en este campo, está condicionado por una serie de avances previos en otros. Los estudios sobre la ecología de los organismos actuales, permite extrapolar una serie de datos a los fósiles. En este sentido, es fundamental la observación de los microorganismos actuales

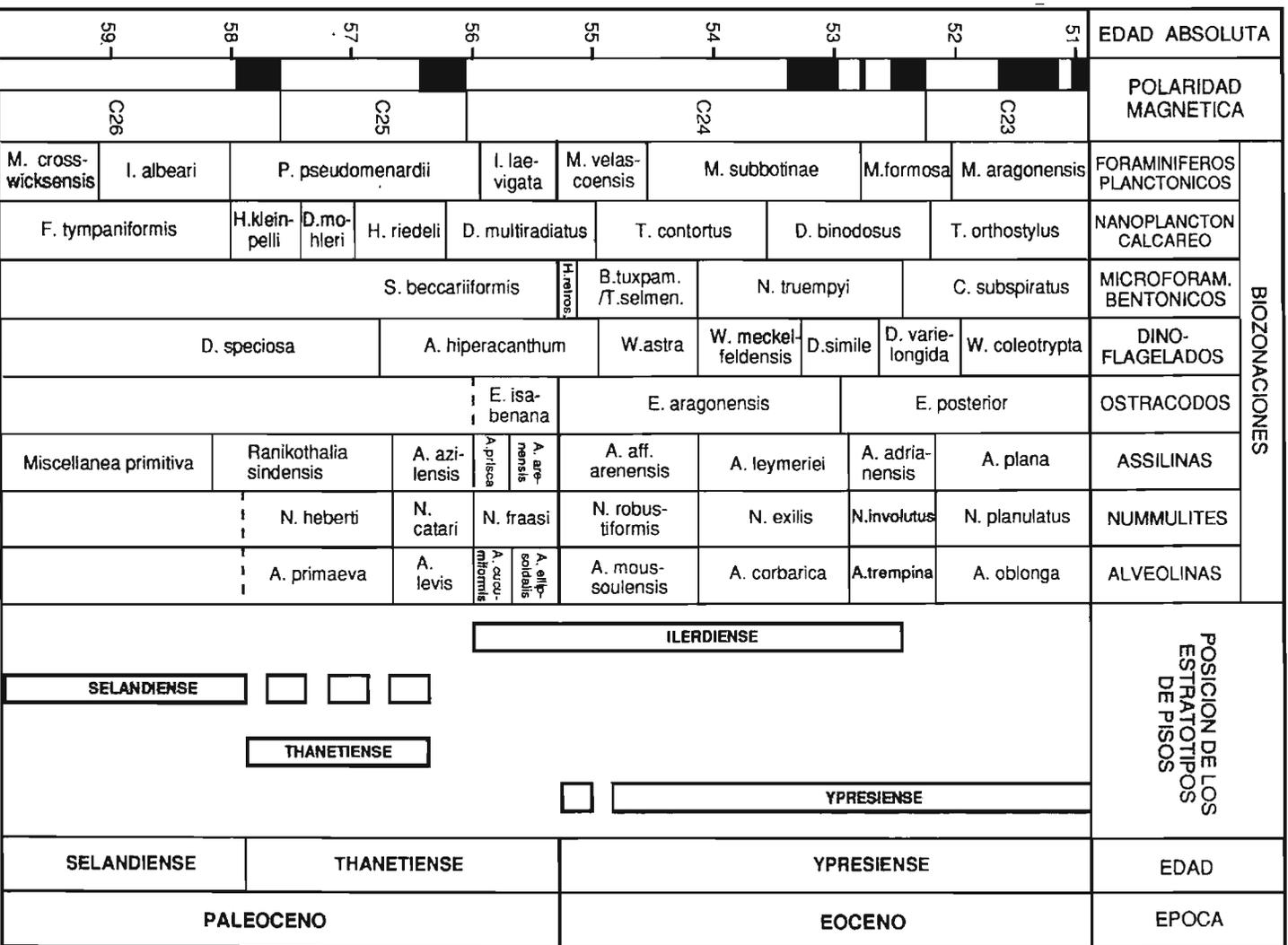


Fig. 10.21. Bioestratigrafía integrada con microfósiles del tránsito Paleoceno-Eoceno). (Según MOLINA 1994).

en su medio de vida, aunque el estudio en acuario también sea válido, y a veces necesario, para determinadas experiencias. El *análisis morfofuncional* permite suponer las condiciones de vida de organismos que no tiene representantes actuales, pero que tienen el mismo tipo de morfología que otros bien estudiados.

Los avances en el conocimiento de los procesos tafonómicos que han sufrido los microfósiles, están permitiendo interpretar más correctamente la *paleoecología*. Los análisis de los isótopos de Oxígeno 16 y 18 y de Carbono 13 y 12 en los carbonatos de la concha de los microfósiles, especialmente de los *Foraminíferos*, están aportando una serie de datos muy importantes sobre *paleotemperaturas* y productividad.

Ahora bien, algunas de estas metodologías no son propiamente micropaleontológicas tal como se entendía tradicionalmente. El estudio de las microfácies ha aportado bastantes datos paleoambientales, al poder observar secciones delgadas de microfósiles en su contexto geológico. Sin embargo, hoy la técnica más empleada es el *levigado* que permite una mejor determinación y manipulación de los microfósiles. Además, en este tipo de estudios es habitual el análisis cuantitativo que aporta un mayor rigor en las interpretaciones.

Los distintos grupos de microfósiles presentan una serie de particularidades ecológicas, que hacen posible la reconstrucción de los paleoambientes. El reconocimiento de taxones sensibles a determinadas condiciones, que no toleran grandes cambios (*estenobiontes*), permite estimar los factores limitantes: temperatura, salinidad, profundidad, etc. La identificación de ciertos *ecomorfos*: formas con morfologías inusuales, diferente tamaño, distinto sentido de enrollamiento, etc., dan idea de la sensibilidad y del valor de los microfósiles como indicadores. En general, los grupos que tienen menor valor bioestratigráfico suelen tener mayor valor paleoecológico: *Foraminíferos bentónicos*, *Ostrácodos*, *polen* y *esporas*, etc.

Los resultados más actuales suelen detallarse en revistas tales como *Marine Micropaleontology*, donde se publican valiosas aplicaciones paleobiogeográficas, paleoceanográficas, paleoclimáticas de los microfósiles. Gran parte de estos trabajos están basados directamente o indirectamente, en materiales extraídos en las perforaciones del D.S.D.P. (fig. 10.22). Un buen ejemplo de la aplicación de datos micropaleontológicos ha sido el proyecto CLIMAP, que basándose en la distribución del microplancton en los sondeos oceánicos y en función de su conocida preferencia medioambiental, ha permitido reconstruir el escenario global climático-oceanográfico de los episodios glaciares e interglaciares más recientes. Otras aplicaciones están dirigidas al reconocimiento de los cambios del nivel del mar, así como al establecimiento de unidades o secuencias deposicionales, proyectos que se abordan con un enfoque multidisciplinar. En este sentido, el más importante actualmente es el O.D.P. que está permitiendo reconstruir la historia de los océanos a través de la microbiota que en ellos evolucionó. Este proyecto en su fase anterior (D.S.D.P.), también contribuyó a la comprobación del paradigma geológico de la tectónica de placas, todo lo cual demuestra los buenos resultados y el gran potencial de la Micropaleontología aplicada a la reconstrucción de paleoambientes.



Fig. 10.22. El «Joides resolution» (Sedco/BP 471). Barco oceanográfico utilizado para sondeos en los fondos oceánicos en el programa O.D.P. Los excelentes microfósiles extraídos han permitido realizar importantes estudios de tipo geológico y paleobiológico.

Bibliografía

Manuales y Monografías

- Banner, F. T. & Lord, A. R. (eds.)** 1982. *Aspects of Micropaleontology*. Ed. George Allen & Unwin, London. 324 pp.
- Bignot, G.** 1982. *Los Microfósiles*. (traduc. 1988). Ed. Paraninfo, Madrid. 284 pp.
- Brasier, M. D.,** 1980. *Microfossils*. Ed. George Allen & Unwin, London. 193 pp.
- Caus, E. y Serra-Kiel, J.** 1992. *Macroforaminífers: estructura, paleoecologia i biostratigrafia*. Monografies Servei Geològic de Catalunya. **2**. 211 pp.
- Cita, M. B.** 1956. *Micropaleontologia*. (reedit. 1960, 1964). Ed. Cisalpino-Goliardica, Milano. 458 pp.
- Colom, G.** 1946. *Introducción al estudio de los microforaminíferos fósiles*. C.S.I.C Madrid. 376 pp.
- Cushman, J. A.,** 1940. *Foraminifera. Their classification and economic use*. (reedit, 1948, 1955). Harvard University Press. Massachusetts. 605 pp.
- Ehrenberg, C. G.** 1854. *Mikrogeologie*. Ed. L. Voss, Leipzig. 374 pp.

- Galloway, J. J.** 1933. *A Manual of Foraminifera*. Ed. Principia Press, Bloomington, E.E.U.U.: 483 pp.
- Glaessner, M. F.** 1945. *Principles of Micropaleontology*. (reedit. 1963). Ed. Hafner, New York: 297 pp.
- Gómez Llueca, F.**, 1929. *Los Nummulítidos de España*. C.S.I.C. Madrid.
- Haq, B. U. & Boersma, A.** (Eds.) 1978. *Introduction to Marine Micropaleontology*. Ed. Elsevier, New York. 376 pp.
- Jenkins, D. J.** (ed.). 1993. *Applied Micropaleontology*. Kluwer Academic Publishers. 269 pp.
- Jones, D. J.** 1956. *Introduction to microfossils*. Ed. Harper, New York. 406 pp.
- Kaminski, M.A., Geroch, S. & Kaminski, D.G.** (eds.) 1993. *The origins of applied Micropaleontology: the school of Józef Grzybowski*. Alden Press, Oxford. 336 pp.
- Lipps, J. H.** 1978. *Fossil Prokaryotes and Protists. Notes for a short course*. ed. T.W. Broadhead. University of Tennessee. 303 pp.
- Lipps, J. H.** (ed.) 1993. *Fossil Prokaryotes and Protists*. Ed. Blackwell. 342 pp.
- Pokorny, V.** 1954. *Principles of Zoological Micropaleontology*. (reedit. 1958, 1963). Ed. Pergamon Press, Oxford, **1**: 625 pp., **2**. 465 pp.
- Ramsay, A.T.S.** (ed.) 1977. *Oceanic Micropaleontology*. Ed. Academic Press, London, **2**. 473 pp.
- Rivero, F. Ch. y Bermúdez, P. J.** 1963. *Micropaleontología general*. Ed. Gea Venezuela. 808 pp.
- Tappan, H.** 1980. *The Paleobiology of Plant Protists*. Ed. W. H. Freeman, San Francisco. 1028 pp.

Artículos

- Adams, C. G.** 1978. Great Names in Micropaleontology: **Henry Bownam Brady** 1853-1891. In: *Foraminifera*. (Eds. R. H. HEDLEY & C. G. ADAMS). Academic Press, London, **3**: 275-280.
- Bronnimann, P.** 1965. La Micropaléontologie, son caractère et ses tendances actuelles. *Archives des Sciences*. **18** (2): 327-340.
- Civis, J., Sierro, F. J. y Flores, J. A.** 1989. Nuevas tendencias de la Micropaleontología In: *Paleontología. Nuevas tendencias* (Ed. E. AGUIRRE). C.S.I.C. Madrid: 341-358.
- Haq, B. U.** 1986. Quo marina Micropaleontologia?. *Marine Micropaleontology*; **10**: Editorial.
- Le Calvez, Y.** 1974. Great Names in Micropaleontology: Alcide d'Orbigny. In: *Foraminifera*. (Eds. R. H. HEDLEY & C. G. ADAMS). Academic Press, London, **1**: 261 -264.
- Lipps, J. H.** 1981. What, if anything, is Micropaleontology? *Paleobiology*. **7** (2): 167-199.
- Molina, E.** 1982. Introducción de la Micropaléontología en España. *Actas II Congr Soc. Esp. Hist Cienc.*, Jaca. **2**: 249-261.

- 1995a. Micropaleontología aplicada: historia de una fructífera colaboración. *Tierra y Tecnología*. **11**: 21-28.
 - 1995b. Modelos y causas de extinción masiva. *Interciencia*. **20 (2)**: 83-89.
 - 1996. El análisis tafonómico en Micropaleontología: particularidades tafonómicas de los microfósiles. In: *Tafonomía y fosilización* (Ed. G. MELÉNDEZ *et al.*). II Reunión de Tafonomía y Fosilización, Zaragoza: 241-246.
- Moore, T. C. & Echols, R. J.** 1979. Micropaleontology. In: *The Encyclopedia of Paleontology* (Eds. R. W. FAIRBRIDGE & D. JABLONSKI). Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg: 470-475.
- Todd, R.** 1976. Great Names in Micropaleontology: Joseph Augustine Cushman: 1881-1949, In: *Foraminifera*. (Eds. R. H. HEDLEY & C. G. ADAMS). Academic Press London, **2**: 237-244.

Revistas

- Micropaleontology Bulletin*. Stanford. E.E.U.U. (1926- 1933)
- The Micropaleontologist*. Nueva York (1947-54)
- Micropaleontology*. Nueva York (1955)
- Voprosy Mikropaleontologii*. Moscú (1956)
- Revue de Micropaléontologie*. París (1958)
- Cahiers de Micropaléontologie*. París (1965)
- Revista Española de Micropaleontología*. Madrid (1969)
- Utrecht Micropaleontological Bulletins*. Utrech, Holanda (1969)
- Marine Micropaleontology*. Amsterdam (1976)
- Journal of Micropaleontology*. Londres (1982)
- Acta Micropaleontologica Sinica*. Pekín (1984)