

NELSON PAPAVERO

MARCELLO G. SIMÕES

JORGE LLORENTE-BOUSQUETS

LA DISTRIBUCION DE LOS SERES VIVOS Y LA HISTORIA DE LA TIERRA

(Deriva continental, tectónica de placas y biogeografía
por vicarianza)

1995

Lista de colaboradores

Llorente-Bousquets, Jorge. Museo de Zoología Alfonso L. Herrera,
Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad
Nacional Autónoma de México (Apdo. Postal 70-399), México,
04510, México. D.F.

Papavero, Nelson. Museu de Zoologia, Universidad de São Paulo,
Avenida Nazaré, 481. Caixa Postal 7172, 01069-970 São Paulo,
SP, Brasil. (Profesor Invitado e Investigador Visitante, Fac.
Ciencias, UNAM).

Simões, Marcello G. Departamento de Zoología, Instituto de
Bociências, Universidade Estadual Paulista, Caixa Postal 502. 18600-000
Botucatu, SP, Brasil.

ÍNDICE

1. La coincidencia de las costas atlánticas de Sudamérica y África.
2. La contribución de Eduard Suess
3. La hipótesis de Darwin-Fisher
4. La hipótesis de Wegener: La deriva continental
5. Críticas a la hipótesis de Wegener
6. Las contribuciones de Du Toit y Holmes
7. Evidencias en favor de la deriva continental
 - 7.1. Evidencia paleoclimática
 - 7.2. Evidencia paleontológica
 - 7.2.1. Teoría de los puentes intercontinentales
 - 7.2.2. ¿Son necesarios los puentes intercontinentales?
 - 7.3. Evidencia paleomagnética y migración de los polos
 - 7.4. Evidencia de las edades radiométricas precámbricas
 - 7.5. El 'ajuste de Bullard'
8. Nuevos datos sobre la corteza terrestre
 - 8.1. La expansión del fondo oceánico
 - 8.2. Anomalías magnéticas en las cuencas oceánicas
 - 8.3. Fallas de transformación
 - 8.4. Fosas oceánicas
 - 8.5. Arcos de islas
9. La tectónica de placas, o nueva tectónica global
 - 9.1. Mosaico y movimiento de placas

9.2. Mecanismo de la tectónica de placas

9.3. Terrenos exóticos o sospechosos

10. Geosinclinales y origen de las cadenas de montañas

11. La partición del supercontinente de Pangea

12. Tectónica, deriva y biología

12.1. Alteraciones en las condiciones del ambiente marino

12.2. Alteraciones en el ambiente terrestre

12.3. Islas dejadas para atrás: el caso espectacular de la
larga jornada de las tortugas-verdes (Chelonia mydas)

12.4. Biogeografía por vicarianza

REFERENCIAS

CAPÍTULO 1

LA COINCIDENCIA DE LAS COSTAS ATLÁNTICAS DE SUDÁMERICA Y ÁFRICA

Poco más de 120 años habían transcurrido desde que Colón descubriera América y las costas de ese continente ya estaban lo suficientemente mapeadas para que su contorno despertase la atención del célebre filósofo inglés Francis Bacon (1561-1626) (Figura 1). Bacon parece haber sido el primero en publicar que el perfil de la costa oriental de Sudamérica es extraordinariamente correspondiente con el de la costa occidental de África. Si se recortan de un mapa esos dos continentes y se juntan las figuras, como si se tratase de un rompecabezas, las líneas de costa atlántica de los dos se `encajan' casi de manera perfecta. Bacon encontró que esa coincidencia debería de atribuirse a algo más que al simple azar, pero no hizo ninguna conjetura sobre ese hecho.

Aparentemente fue el gran naturalista francés George Leclerc de Buffon (1707-1788) (Figura 2), en su artículo sobre la `Degeneración de los Animales' (Histoire naturelle, tomo XIV, 1766), al tratar del problema de la distribución geográfica de los mamíferos, quien propuso de modo claro la hipótesis de que Sudamérica y África, en el pasado, formaron un único continente, luego fragmentado en dos por las aguas del Atlántico:

"... es más razonable pensar que otrora los dos continentes (*Sudamérica y África*) estuvieron contiguos o continuos, y que las especies (*de mamíferos hoy endémicas, o exclusivas, de Sudamérica*) se hubieran refugiado en las regiones del Nuevo Mundo, por hallar la tierra y el cielo más convenientes a su naturaleza, y que ahí se hayan encerrado, quedando separadas de las otras por la irrupción de los mares que dividieron África de América"

Denis Diderot (1713-1784), en su Suplemento al Viaje de Bougainville, cuya primera versión fue escrita (pero no publicada) en 1772, tal vez inspirado por la hipótesis de Buffon, admitió que varias islas y continentes habían sido partes de masas terrestres más extendidas; como evidencia mencionó brevemente la concordancia de las líneas costeras hoy separadas por mares. Así se explicaría la presencia de animales en islas distantes del Pacífico, que por esa época estaban siendo descubiertas por Bougainville en su viaje de circumnavegación. De otra manera, ¿cómo habrían podido llegar a ellas animales que no pueden nadar?.

El pasaje de Diderot es el siguiente:

A. ¿Cómo explica él la existencia de ciertos animales en islas separadas de cualquier continente por intervalos de mar amedrentadores? ¿Quién transportó hacia allá el lobo, la raposa, el perro, el venado, la serpiente?

B. Él no explica nada; sólo atestigua el hecho.

A. Y Usted, ¿cómo lo explica Usted?

B. ¿Quién sabe la historia primitiva de nuestro globo? ¿Cuántos espacios de tierra, hoy aislados, eran continuos antiguamente?. El único fenómeno sobre el cual se podría hacer alguna conjetura es la dirección de la masa de aguas que los ha separado.

A. ¿Cómo es eso?

B. Por la dirección general de los arrancamientos. Algun día nos entretendremos con esa investigación, si te conviene... "(Diderot, 1972: 143-144).

El naturalista alemán Alexander von Humboldt (1769-1859), en 1801 también propuso que las tierras que ahora cercan el Atlántico habían estado unidas y que después fueron separadas por las aguas de ese océano.

En la primera mitad del siglo XIX muchos autores han especulado sobre la continuidad y posterior fragmentación de los continentes. Tales obras, sin embargo, quedaron casi completamente ignoradas, pues el pensamiento científico de la época era dominado por la teoría de la contracción de la Tierra: se admitía generalmente que la Tierra se estaba `encogendo' y enfriando, su corteza se estaba `arrugando' y se hendía bajo la compresión, pero los continentes y cuencas oceánicas mantenían una configuración permanente unos en relación con los otros.

Un trabajo famoso de esa época, con especulaciones de separación de un único continente primitivo, fue publicado en 1858, por Antonio Snider-Pellegrini, intitulado La Creación y sus misterios develados. El libro de Snider está lejos de representar una obra seria y científica, pero mereció la fama por traer, por primera vez, un mapa mostrando Sudamérica (ahí llamada `Atlántida') en contacto con África y Norteamérica. Los mapas de Snider están fuertemente distorsionados (Figura 3). Snider creyó que la separación de ese continente único, que originó los continentes actuales, fue causada por el Diluvio de Noé... Nótese también que, en la figura presentada por Snider, Australia no aparece más en la figura de Snider. ¿Habría ido a parar en el otro lado del planeta?. Es curioso que Snider, sin utilizar groseras deformaciones de los continentes, hubiera podido notar que, en el caso de la Península Arábiga, por ejemplo, su costa se `acopla' casi perfectamente con la costa del `cuerno' de África, o sea, ambos lados del Golfo de Adén se `encajan' perfectamente (Figura 4).

Figura 1. Francis Bacon (1561-1626)

Figura 2. Georges Leclerc de Buffon (1707-1788)

Figura 3. Las Américas antes y después de su separación de África y de Eurasia, según Snider (1858).

Figura 4. Imagen de satélite mostrando al norte la Península Arábiga, notar que su costa se `acopla' casi perfectamente con la costa de Somalia, si se elimina el Golfo de Adén.

CAPÍTULO 2

LA CONTRIBUCIÓN DE EDUARD SUESS

Entre 1885 y 1909, el geólogo austriaco Eduard Suess publicó su obra maestra Das Antlitz der Erde (La Faz de la Tierra) cuya traducción inglesa apareció en 1904-1909, ahí describió a nuestro planeta compuesto por tres capas concéntricas, formadas por rocas distintas; la capa más interna fue llamada nife (Ni-Fe, níquel-hierro), y constituye el núcleo de la Tierra; la capa intermedia la llamó sima (Si-Mg, silicio-magnesio), constituyendo el manto de la Tierra, la capa más externa fue bautizada por Suess como sal (Si-Al, silicio-aluminio) e integra la corteza terrestre; este último nombre fue enmendado posteriormente como sial por Alfred Wegener.

Al describir la distribución de las áreas de escudos (núcleos estables de continentes) de la faz de la tierra, y también las zonas orogénicas (zonas de construcción de montañas), Suess concluyó que hasta el final de la Era Paleozoica (para los nombres de las eras y períodos geológicos, veáse la figura 5), había grandes masas continentales -dos en el Hemisferio Norte y una (o tal vez dos) en el Hemisferio Sur, separadas por un brazo de mar dirigido de este hacia oeste, llamado Mar de Tétis (Tethys). Suess creía que grandes segmentos de esas inmensas placas continentales se hundieron durante la Era Mesozoica, formando las cuencas oceánicas actuales, y que el Mar de Tétis fue cerrado por compresión durante el Período Terciario, produciéndose entonces cadenas de montañas desde Marruecos hasta China. Los fragmentos que no se hundieron son los continentes actuales.

Los continentes meridionales de Suess incluían un continente que fue llamado Gondwana (etimológicamente: la tierra de los Gond, una tribu dravídica de la India) -esa denominación se debió al hecho de estar ubicada la localidad-tipo de una secuencia bien distinguida de sedimentos del Paleozoico Superior en la India. Suess imaginaba Gondwana como una gigantesca placa sílica que abarcaba cerca de 150° de longitud, y que ocupaba el área comprendida desde Sudamérica (inclusive) hasta la India peninsular. Suess no llegó a decidir si Australia y la Antártida estaban incluidas en Gondwana, pero sus seguidores allí las incluyeron. Según el geólogo austriaco, la continuidad primitiva de la enorme placa de Gondwana fue destruida por fallamentos, y al hundirse varios grandes segmentos se originaron el Atlántico Sur y el Océano Índico, durante la Era Mesozoica.

Figura 5. La Escala del Tiempo Geológico.

Era	Período	Época	Millones de años del comienzo al presente	Eventos principales
	Cuaternario	Reciente (Holoceno) Pleistoceno	0,01 2,0	Glaciaciones repetidas; extinción de mamíferos grandes; evolución del <i>Homo</i> ; surgimiento de las civilizaciones.
	Terciario	Plioceno Mioceno Oligoceno Eoceno Paleoceno	5,1 24,6 38,0 54,9 65,0	Diversificación de los mamíferos, aves, angiospermas, insectos polinizadores. Continentes ocupan posiciones próximas a las actuales. Tendencia a la aridez en el Terciario Medio.
	Cretácico		144	Mayoría de los continentes ampliamente separados. Angiospermas y mamíferos inician su diversificación, extinción masiva en el final del período.
	Jurásico		213	Dinosaurios diversificados; primeras aves; mamíferos arcaicos; gimnospermas dominantes; diversificación de los amonites. Deriva continental.
	Triásico		248	Primeros dinosaurios; primeros mamíferos; gimnospermas se vuelven dominantes; diversificación de los invertebrados marinos.

				Continentes inician la deriva. Extinción masiva al final del período.
	Pérmico		286	Diversificación de los reptiles incluyendo formas semejantes a mamíferos; declinamiento de los anfibios; diversificación de los órdenes de insectos. Continentes agregados en Pangea; glaciaciones. Extinción masiva principal, especialmente de formas marinas al final del período.
	Carbonífero		360	Extensos bosques de plantas vasculares generalizadas, especialmente helechos. Anfibios diversificados; primeros reptiles. Diversificación de los primeros órdenes de insectos
	Devónico		408	Origen y diversificación de los peces cartilaginosos y óseos; trilobites diversificados; origen de los amonoides, anfibios e insectos. Extinción masiva próxima al final del período.
	Silúrico		438	Diversificación de los agnatos, origen de los placodermos; invasión de la tierra por traqueófitas y artrópodos.
	Ordovícico		505	Diversificación de los equinodermos, otros grupos de invertebrados, vertebrados agnatos. Extinción masiva al final del período.
	Cámbrico		570	Aparición de la mayoría de los phyla animales, algas diversificadas.
	Precámbrico			Origen de la vida; origen de los procariontes y más tarde de los eucariontes; muchos grupos

				animales en el fin del período.
--	--	--	--	---------------------------------

CAPÍTULO 3

En 1882, Osmond Fisher, un físico inglés, publicó un trabajo en que ampliaba una hipótesis propuesta tres años antes por Sir George Darwin (hijo de Charles Darwin); ésta decía que la Luna había sido arrancada de la Tierra luego del inicio de la historia de esta última.

Fisher propuso que la cuenca del Océano Pacífico era la `cicatriz' dejada por ese evento y que los otros océanos se formaron a partir de hendiduras que se originaron cuando el sial remaneiente (la corteza remaneiente) se partió y sus fragmentos empezaron a dispersarse. Los continentes terrestres serían, en consecuencia, fragmentos del resto de la corteza que quedó en la Tierra, después de la `arrancada' de la Luna.

Figura 6. Caricatura

CAPÍTULO 4

A pesar de que varios geólogos habían defendido desplazamientos en gran escala de los continentes, tal como Fisher, fue Alfred Wegener (Fig.7), un meteorólogo alemán, el primero en reunir amplia evidencia para justificar y sostener la idea de que las masas terrestres hoy disyuntas formaban en el pasado geológico una única inmensa masa continental, que denominó Pangea.

Alfred Wegener nació en Berlín, en 1880. Se graduó en astronomía y obtuvo su doctorado en 1905. Desde entonces se interesó por la meteorología y fue un ardiente adepto del balonismo. También se interesó por las expediciones polares y, en 1906 participó en la expedición danesa a Groenlandia; allí paso dos inviernos, haciendo observaciones meteorológicas. Al regresar a Alemania, en 1908, fue nombrado profesor de meteorología de la Universidad de Marburg.

En 1910 Wegener puso su atención en la idea de la deriva de los continentes, al quedar impresionado, como tantos otros, por la semejanza de las costas de los continentes situados de los dos lados del Atlántico Sur. Inicialmente rechazó la idea de los desplazamientos de los continentes como improbable. A partir de 1911, gracias a evidencia paleontológica, también empezó a buscar evidencia geológica que pudiera apoyar la idea de la deriva continental. Trabajó intensamente y, el 6 de enero de 1912, convencido de la deriva, presentó una conferencia sobre el asunto en la Geologisches Verein de Frankfurt-am-Mein (Unión Geológica de Frankfurt), intitulada 'Die Herausbildung der Grossformen der Erdrinde (Kontinente und Ozeane) auf physikalischer Grundlage' (la formación de las grandes formas (estructuras) de la corteza terrestre (continentes y océanos) sobre bases fisiográficas).

El 10 de enero de ese mismo año pronunció otra conferencia, esta vez para la Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaft zu Marburg (Sociedad para el fomento de la Historia Natural General de Marburg), intitulada 'Die Entstehung der Kontinente'.(El Origen de los Continentes). Con este mismo título publicó, durante ese mismo año de 1912, dos trabajos sobre el tema, (Wegener, 1912a, 1912b).

Después estuvo otra vez en Groenlandia (1912-1913) y enseguida tuvo que pasar a la vida militar activa, debido al inicio de la Primera Guerra Mundial. Fue herido dos veces durante la guerra y se dió de baja, en 1915. Utilizó su período de convalecencia para expandir ampliamente los dos artículos de 1912. De ahí resultó su libro Die Entstehung der Kontinente und Ozeane (El origen de los continentes y océanos), hoy un clásico de la literatura geológica. El libro fue publicado en 1915 y tuvo varias ediciones.

Figura 7. Alfred Wegener (1880-1930)

En esa época era opinión corriente que el planeta Tierra se había originado de una masa en fusión; al solidificarse la Tierra, los materiales más leves, en gran parte

graníticos, se habían reunido en la superficie del planeta, dejando las rocas basálticas, más duras y pesadas enseguida, con un núcleo metálico todavía más denso en el centro. Al solidificarse la corteza, se formaron las cadenas montañosas, por arrugamiento de la corteza siálica, tal y como se forman arrugas en la cáscara de una manzana que se está secando y marchitando.

En su libro, Wegener examinó esa idea. Propuso que inicialmente existía en la superficie de la Tierra un supercontinente continuo, Pangea. Pangea se habría partido durante la Era Mesozoica y sus fragmentos empezaron a moverse y a dispersarse. Llamó a este movimiento de 'horizontale Verschiebung der Kontinente' (desplazamiento horizontal de los continentes). Sólo más tarde es que ese proceso fue denominado deriva continental.

Adoptando con convicción el concepto de isostacia postulado por el astrónomo inglés G. B. Airy, Wegener admitió que los fragmentos de Pangea, constituidos por materiales graníticos leves (densidad: 2.8), 'fluctuarían' por arriba de materiales basálticos subyacentes, más densos y fluidos (densidad: 3.3), que forma el piso oceánico. Así, como icebergs en el agua, los fragmentos de Pangea, constituidos por síal, estarían en equilibrio sobre el sima (Figura 8).

Ese equilibrio isostático permite a esos bloques realizar movimientos verticales, resultantes de la aplicación del principio de Arquímedes. Cuando la erosión desgasta una camada superficial de un continente, éste tiende a subir, tal como una barca que está siendo descargada. Otro ejemplo de ese fenómeno se relaciona con el aligeramiento brindado por el derretimiento de grandes masa de hielo, como se observa en la península de Escandinavia, donde se constata un surgimiento de cerca de un metro por siglo.

Wegener argumentó que si esos bloques continentales siálicos fluctuando en el sima pueden realizar movimientos verticales, también podrían realizar movimientos horizontales deslizantes, tan solo que una fuerza suficientemente fuerte causase esos movimientos.

Para apoyar su hipótesis, Wegener reunió impresionante cantidad de evidencia, extraída de diversas ramas de las ciencias naturales, incluyendo a la Geofísica, la Geología, la Paleontología y las Ciencias Biológicas. Discutiremos esa evidencia un poco más adelante.

Figura 8. El principio de la isostasia. Un bloque siálico flotando sobre el sima.

Wegener también utilizó como evidencia de la deriva continental la coincidencia fisiográfica de las costas de los continentes que cercan el Atlántico. Demostró que las estructuras geológicas de los continentes, en lados opuestos del Atlántico, presentan similitudes, como piezas de un rompecabezas cuando se acoplan, si los continentes son yuxtapuestos (veáse así, la Figura 9A). Por ejemplo, la sucesión vertical de rocas

sedimentarias y lavas basálticas que componen, respectivamente, la secuencia del Paleozoico Superior y del Mesozoico de la Cuenca del Paraná en Brasil, es semejante a la que se encuentra en la Cuenca del Karoo, en Sudáfrica. Wegener mostró igualmente que, al reconstruirse el supercontinente Pangea, los depósitos de carbón y de evaporitas yacen próximas al ecuador de esa época, mientras los tilitos de India, Australia, Sudamérica y sur de África estarían próximos del antiguo polo (Figura 9B). Entonces era evidente, que la posición de las masas terrestres había cambiado no sólo en relación unas con otras, sino que también en relación con el polo. En general, según Wegener, el movimiento había sucedido de modo que los fragmentos de Pangea se alejasen de los polos -por esa razón denominó a ese movimiento de 'Polflucht' (fuga de los polos).

Para Wegener, al final del Carbonífero, o sea, cerca de 290 M. A. (millones de años), sólo existía un único continente, Pangea (Figura 10A). Esa inmensa masa continental se habría fragmentado posteriormente en distintas direcciones, de tal manera que, en el Eoceno, según Wegener, ya se podrían distinguir con claridad dos continentes: el eurasiático, que se comunicaba, vía Escandinavia, con Norteamérica, individualizando un supercontinente septentrional llamado Laurasia, y, al sur, una serie de bloques continentales (hoy separados), comprendiendo a Sudamérica, Antártida, Australia y África, que constituía el supercontinente de Gondwana (Figura 10B).

Según Wegener, la deriva de las 'balsas' continentales se manifestó geológicamente por lo que él llamo 'juegos de popa y juegos de proa'. En el frente de los continentes (o en la 'proa de la balsa') en movimiento se formaron gigantescas arrugas: las cadenas de montañas; así, el contacto de América, que deriva hacia el occidente, con el sima del Pacífico, originó la Cordillera de los Andes y las Montañas Rocosas; Australia, que deriva hacia el oriente, indujo la formación de sus cadenas costeras orientales. Esos 'arrugamientos' de la 'proa' también tienen importantes repercusiones internas que originan la actividades volcánicas y mágmaticas intensas de esas regiones.

Figura 9. A: Continuidad de los terrenos cristalinos que afloran en África occidental y Sudamérica, eliminándose el Atlántico Sur y juntándose los continentes (veáse también la figura 13). B: Distribución de los sedimentos glaciales permocarboníferos (a la izquierda); al juntar los continentes se reconstituye una calota glacial. Adaptados de dibujos de Wegener.

Figura 10. Mapas paleogeográficos elaborados por Wegener. A: El Supercontinente de Pangea durante el Carbonífero. B: Situación durante el Eoceno. C: Durante el Cuaternario Inferior. El continente africano se mantiene fijo por convención

Del lado de la popa, los fenómenos no son menos espectaculares. Los continentes en deriva abandonan, en su rastro, algunos fragmentos de su margen posterior (la 'popa de la balsa'), generando islas, grandes o pequeñas. América por ejemplo, en su deriva hacia el oeste, habría abandonado por detrás de sí el arco de las

islas de las Antillas. Más espectacular todavía fue la deriva de Asia hacia el noroeste, que dejó en su huella la guirnalda de las islas del Archipiélago de Sonda, el Japón, las Kuriles y otros.

Finalmente, Wegener propuso un mecanismo para explicar el 'Polflucht' y la deriva: argumentó que las fuerzas gravitacionales resultantes de la forma de la Tierra, un elipsoide en revolución, causaban el 'Polflucht' y que la deriva de los continentes hacia el oeste resultaba del 'empuje' producido sobre las masas continentales debido a las mareas inducidas por la atracción gravitacional del Sol y de la Luna. Wegener presentó tales ideas sólo como tentativas de explicación; afirmó que 'la cuestión de cuales fuerzas habrían podido causar esos desplazamientos, pliegues y hendiduras, aún no puede responderse conclusivamente'.

CAPÍTULO 5

Además de la resistencia natural que encuentra toda gran teoría nueva, la hipótesis de la deriva continental de Wegener paso por críticas severas, basadas en dos aspectos principales.

1. Wegener enlistó como evidencia geológica de la deriva algunos argumentos falaces al lado de argumentos muy buenos. Así, cuando los primeros fueron cuestionados o cuando se documentó su validez dudosa los otros también fueron rechazados como si hubieran sido equivalentes;

2. La ausencia de un mecanismo que explicase convincentemente la deriva constituía el principal obstáculo a la hipótesis de Wegener.

Una de las críticas más fundamentadas, dirigida en contra de la hipótesis Wegeneriana, partió del geofísico Sir Harold Jeffreys, al publicar, en 1924, la primera edición de su libro The Earth. Jeffreys criticó la hipótesis de la deriva, ponderando el siguiente argumento: la fuerza de la gravedad es mucho más fuerte que cualquier otra fuerza tangencial conocida que actúe en la corteza terrestre; como las capas continentales y oceánicas son suficientemente fuertes para mantener aspectos topográficos como el Everest y profundas cuencas oceánicas sin deshacerse lentamente bajo la acción de la gravedad, ellas son claramente demasiado fuertes como para permitir una deriva horizontal de bloques siálicos a lo largo del sima. Jeffrey se rebeló especialmente en contra de una aparente inconsistencia de la hipótesis wegeneriana: si los continentes se desplazan mecánicamente en el sima subyacente, ¿por que razón en la `proa' de los continentes, ese mismo sima opone tal resistencia que en el frente del continente ocurren arrugamientos, ocasionando el surgimiento de montañas? El sima, concluía Jeffreys, o es lo suficientemente blando como para permitir la deriva de bloques continentales, o no lo es, y la evidencia sísmica, añadió, muestra que no es.

Ésta y otras críticas consiguieron debilitar profundamente a Wegener, quién encontró dificultades hasta en obtener una posición académica en Alemania; finalmente obtuvo una junto a la Universidad de Graz, en Austria. Al morir, en 1930, en los hielos de Groenlandia, era acusado de estar tan ciego por su propia teoría que no podía vislumbrar más la verdad ...

CAPÍTULO 6

LAS CONTRIBUCIONES DE DU TOIT Y HOLMES

En defensa de la hipótesis de Wegener, después de la muerte del autor del 'Origen de los Continentes y Océanos', surgieron dos grandes científicos: Alexander Du Toit y Arthur Holmes.

Du Toit se preocupó principalmente en mostrar que la evidencia geológica parecía sostener de manera espectacular la hipótesis de la deriva. Dueño de un profundo conocimiento de geología de su Sudáfrica natal y de otros continentes meridionales, en particular de Sudamérica, característica de la que carecían sus colegas europeos y norteamericanos, Du Toit vino vigorosamente en defensa de Wegener, con su libro publicado en 1937, intitulado Our wandering Continents (Nuestros continentes errantes). En éste dió gran número de evidencias geológicas factuales para apoyar la hipótesis de la deriva. Demostró, por primera vez, que el 'acoplamiento' de los continentes debería hacerse no por la línea costera actual, sino por la de la plataforma continental -existía de esa manera una concordancia mucho más perfecta entre las márgenes de los continentes hoy opuestos a los dos lados de una cuenca oceánica. Una de las grandes contribuciones de Du Toit fue el reagrupamiento de Gondwana basado en su conocimiento de la geología de los continentes meridionales y, más particularmente, utilizando como evidencia mayor un geosinclinal del Paleozoico, que denomino como 'geosinclinal de Samfrau' (un acrónimo de 'South America, África y Australia') -ese geosinclinal afectó el 'cono sur' de Sudamérica, el sur de África y la Australia oriental; al juntar esos continentes en el supercontinente de Gondwana, el geosinclinal 'surge a partir de un solo trazo' (Figura 11).

Arthur Holmes, a su vez, intentó ofrecer una explicación causal para la deriva continental, proponiendo un mecanismo que explicase de manera más convincente como podrían haberse dispersado los continentes resultantes, a partir de un único supercontinente hipotético primitivo. Esa hipótesis causal surgió en su clásico trabajo de 1931. Esa misma idea, algunos años después, la publicó en el último capítulo de su libro Principles of Physical Geology (1944). Después de haber revisado críticamente la evidencia geológica presentada por Wegener, Du Toit y otros, Holmes llegó a la conclusión que era bastante fuerte, pero insistió que faltaba un mecanismo que explicase la deriva:

Figura 11. El geosinclinal de Samfrau ('Sudamérica, África y Australia').

"El único argumento serio propuesto contra la solución anterior [de que había ocurrido deriva de continentes] es la dificultad de explicar como la deriva continental, en escala tan extraordinaria, pudo resistir" (p. 504).

Holmes propuso entonces el siguiente mecanismo para el transporte de bloques siálicos generados a partir de Pangea: corrientes de convección del interior del manto de

la Tierra, según él generadas a consecuencia de la transferencia de calor del núcleo de la Tierra hacia el magma, hacen que la placa continental se rompa, los fragmentos resultantes son transportados uno lejos del otro. Así (Figura 12A), el magma, calentado por el calor del núcleo terrestre, forma corrientes centrífugas ascendentes. Tales corrientes ascendentes, al chocar con la placa continental en la superficie del planeta, se `bifurcan', por así decir, y vuelven a zambullirse hacia el centro del planeta. El encuentro con otras corrientes de sentido opuesto, en la región en la cual las corrientes se `bifurcan', origina `zonas de tensión'. Por otro lado, en regiones en las que las corrientes de direcciones opuestas se `encuentran' y sumergen otra vez hacia el interior de la Tierra, surgen `zonas de compresión'. Con el paso del tiempo, la región de tensión termina por adelgazarse, y, finalmente, surge una hendidura en la placa continental. Entonces los dos fragmentos resultantes ahora son transportados por las corrientes de convección. En el área nueva surgida entre los dos fragmentos surgirá un fondo oceánico nuevo (Figura 12B). Con el tiempo, las regiones de compresión se hacen profundas, haciendo que la capa basáltica de la corteza se sumerja en el magma, causando pliegues en los márgenes de las placas, que generan cadenas de montañas y cuencas oceánicas (Figura 12B). Holmes tuvo una intuición absolutamente brillante del mecanismo que posteriormente se utilizaría para explicar la `tectónica de placas'.

Figura 12. El rompimiento de un bloque continental y el desplazamiento lateral de los fragmentos, causados por corrientes de convección, tal como lo imaginó A.Holmes (1931).

CAPÍTULO 7

EVIDENCIA EN FAVOR DE LA DERIVA CONTINENTAL

Varias evidencias paleoclimáticas, paleontológicas, además de ajustes geométricos y correlaciones estratigráficas estrechas entre los continentes del Hemisferio Sur, mantienen la idea de que estuvieron unidos en el pasado. Algunas de esas evidencias serán brevemente discutidas en seguida.

7.1. EVIDENCIA PALEOCLIMÁTICA

Una de las evidencias litológicas más impresionantes en favor de la deriva continental se refiere a la distribución de depósitos de tilitos permo-carboníferos encontrados en Sudamérica, África, Australia e India peninsular, que indican que en esas áreas ocurrió glaciación (Figura 14). Por otro lado, depósitos permo-carboníferos generados en condiciones de clima caluroso (por ejemplo, carbón) se encuentran en varias partes de Norteamérica, Europa y Asia.

Wegener ya había notado que, reuniendo a los continentes en una sola masa, se podría poner un polo en Sudáfrica, y entonces las regiones que habían pasado por la glaciación permo-carbonífera se ubicarían alrededor de ese polo (Figura 9B).

De acuerdo con Clarke Jr. (1973): "la distribución de climas pretéritos no puede compararse con la actual a no ser que supongamos un movimiento relativo de los continentes; doquiera pongamos los polos pretéritos siempre tendremos una región que estuvo sujeta a la glaciación situada en bajas latitudes".

Figura 13. Reconstrucción de Gondwana en el Permo-Triásico mostrando áreas afectadas por la glaciación (Windley, 1978)

7.2. EVIDENCIAS PALEONTOLÓGICAS

7.2.1. TEORÍA DE LOS PUENTES CONTINENTALES

Como se mencionó anteriormente, la Teoría de la Deriva Continental inicialmente fue fundamentada en las semejanzas fisiográficas entre las líneas costeras de América del Sur y África. No obstante, la evidencia paleontológica la que dió sentido a la teoría propuesta por Wegener.

El exámen de la distribución geográfica de los fósiles y de la fauna y la flora actuales, muestra que determinadas especies están distribuidas en regiones específicas, limitadas por barreras de dispersión. Sólo para ejemplificar, en los tiempos de Wegener, una especie de gasterópodo terrestre (Helix pomatia) tenía su distribución restringida a la porción occidental de Europa y la parte oriental de América del Norte, teniendo al océano como un obstáculo insuperable a su dispersión. Antes de la elaboración de la Teoría de

la Deriva Continental la evidencia biológica y la paleontológica de la antigua conexión entre los continentes eran explicadas por la llamada Teoría de los Puentes Intercontinentales. De acuerdo con esa teoría, en el pasado los océanos eran divididos por masas de tierra emergidas que facilitaban la dispersión de los organismos y que posteriormente se sumergían.

"Constituyendo una respuesta para la innegable evidencia paleontológica de las conexiones de la tierra, la idea de la existencia de puentes continentales es ingeniosa y estimula la imaginación" (Takeuchi et al., 1974). Además de no constituir el único medio que torna posible la conexión intercontinental, no existe evidencia geológica de la ocurrencia pretérita de puentes continentales en el suelo oceánico. Las cadenas meso-oceánicas que se elevan del suelo oceánico, por ejemplo, se distribuyen normalmente en dirección paralela a las costas y no transversalmente. También debe tomarse en cuenta que un puente intercontinental con millares de kilómetros no podría haber sido muy estrecho, no el tamaño de un continente (Takeuchi et al., 1974). Ya se mencionó que la naturaleza de la corteza junto a los continentes es distinta de la encontrada en el suelo oceánico. Mientras que en los continentes predominan las rocas graníticas, en océanos predominan las rocas basálticas. Curiosamente, hasta el momento, no se han encontrado remanentes de rocas graníticas continentales en el suelo oceánico. La Teoría de la Deriva Continental ofreció por otro lado, una solución nueva para el enigma de la distribución geográfica de determinados grupos de organismos.

7.2.2. ¿LOS PUENTES INTERCONTINENTALES SON NECESARIOS?

Según la Teoría de la Deriva Continental, los puentes no son necesarios pues en el pasado los mismos continentes estaban yuxtapuestos unos con los otros.

Una de las primeras evidencias paleontológicas utilizadas para una yuxtaposición pretérita entre el continente sudamericano y el africano y, por lo tanto, en favor de la teoría de la deriva continental, se refería a la ocurrencia de reptiles mesosauridos en los sedimentos pérmicos de las cuencas sedimentarias del Paraná (Formación Irati), en Brasil, y del Karoo (Formación Whitehill), en Sudáfrica. Los mesosauridos comprenden un grupo de pequeños reptiles acuáticos o semi-acuáticos, atribuidos al Orden Proganosauria, que hasta el presente no han sido encontrados en rocas de otras partes del mundo.

Según Oelofsen y Araújo (1987) y Oelofsen (1987), se encuentran en las cuencas del Paraná y del Karoo no sólo los mismos géneros de mesosauridos, o sea, Mesosaurus Gervais y Stereosternum Cope, sino que las mismas especies, incluyendo Mesosaurus tenuidens Gervais y Stereosternum tumidum Cope.

Estudios detallados de la anatomía funcional de esos reptiles, realizados por Oelofsen y Araújo (1983), sugieren que su distribución en el 'Mar Irati Whitehill' sería influenciada por la profundidad del agua y la distancia de las costas. Lo que indica que Stereosternum y Brazilosaurus, géneros registrados hasta ahora sólo en los sedimentos

de la Cuenca del Paraná, vivían en localidades de aguas poco profundas, mientras que Mesosaurus ocupaba aguas más profundas, alimentándose, por filtración, de organismos planctónicos (Figura 14).

Además de los mesosáuridos, la documentación paleontológica del Pérmico Superior de la Cuenca del Paraná también contiene una rica y diversificada fauna de moluscos bivalvos, que ocurren en los sedimentos de las llamadas formaciones Serra Alta, Teresina y Corumbatá. Esos fósiles, que a veces están excelentemente preservados, fueron estudiados por primera vez en 1918, por el paleontólogo austriaco Karl Holdhaus. Curiosamente hasta 1970, de los 24 géneros descritos de esa malacofauna, ninguno era conocido fuera de la Cuenca del Paraná. Así, la mayoría de los paleontólogos que estudiaron esa fauna, entre los cuales A. F. Leanza, J. C. Mendes y K. Beurlen, estaba de acuerdo en cuanto a su carácter altamente endémico. Pero, en 1984, Cooper y Kensley registraron la presencia de formas típicas de la llamada 'asamblea endémica' de bivalvos de la Cuenca del Paraná en rocas del Pérmico Superior (Formación Waterford) de la Cuenca del Karoo, Sudáfrica. Ese descubrimiento demostró no sólo que la distribución de esos fósiles era mucho más amplia de lo que se suponía anteriormente, sino también que ambas cuencas deberían estar próximas en las reconstrucciones pre-deriva (Figura 11 y 17).

Otra de las evidencias paleontológicas más citadas en la literatura, por los defensores de la deriva continental, se refiere a la presencia, en rocas pérmicas sedimentarias depositadas al final, o después de la glaciación del Paleozoico Superior en diversos continentes del Hemisferio Sur, de vegetales fósiles atribuidos a la denominada 'flora de Glossopteris'. Las Glossopteridales (Figura 17) incluyen gimnospermas arborescentes extintas, que dominaron la vegetación del continente gondwánico durante ciertos intervalos del Pérmico, y que no se encuentran en el Hemisferio Norte. Los defensores de la deriva continental sugieren que, durante el Pérmico, los continentes del Hemisferio Sur componían una paleoprovincia florística única, indicando que esas áreas estuvieron unidas en el pasado.

Figura 14. Distribución de las 'facies' Mesosaurus en aguas profundas (A) y Stereosternum/Brazilosaurus en aguas poco profundas (B) en las cuencas del Paraná (1), Brasil, y del Karoo (2), en Sudáfrica. AS: Sudamérica, AT: Antártica, AF: África.

Figura 15. Bivalvos comunes de la Cuenca del Paraná, encontrados en sedimentos pérmicos de la Cuenca del Karoo (con excepción de 'Unio' aletaensis, H-K). A-D: Jacquesia elongata; E-G: Leinzia cf. froezi; L-N: Casterella cf. gratiosa; O-P; Naiadopsis lamellosus.

Figura 16. Reconstitución paleogeográfica del Pérmico, mostrando un gran mar epicontinental que cubre parte de Sudamérica y África (apud Cooper y Kensley, 1984). CO: conexión oceánica.

Figura 17. Una reconstrucción de Glossopteris con sus órganos,

según Gould y Delevoryas (1977).

7.3. EVIDENCIA PALEOMAGNÉTICA Y MIGRACIÓN DE LOS POLOS

El globo terrestre puede verse como un imán gigante, con polos magnéticos norte y sur. Además, diversas evidencias sugieren que el campo magnético terrestre siempre fue aproximadamente análogo al de un campo bipolar.

Los geocientíficos saben, hace mucho, que pueden hacerse determinaciones paleomagnéticas en unidades litológicas (capas de rocas) de edad geológica definida, particularmente en aquellas constituidas por rocas ígneas basálticas!. Ciertos minerales constituyentes de esas rocas, mientras se enfrían, quedan magnetizados por el campo magnético terrestre y se alinean con los polos magnéticos norte y sur de la Tierra. Así, esas rocas retienen su dirección original de magnetización, aunque sean desplazadas y/o expuestas por centenas de millones de años a diferentes orientaciones del campo magnético de la Tierra (Clarke Jr., 1973; Weiner, 1988). Ese fenómeno de retención se llama estabilidad.

Las interpretaciones paleomagnéticas indican que la posición del eje magnético terrestre ha migrado con referencia a su eje de rotación. Runcorn (1967) subrayó que la concepción de migración de los polos, tomada aisladamente, no es congruente, pues si sólo los polos se hubieran desplazado, cada continente exhibiría una trayectoria idéntica de migración de los polos. Pero, cuando las inspecciones paleomagnéticas se combinan con las ideas de deriva continental, se obtiene un esquema satisfactorio (Loczy y Ladeira, 1981).

Hoy se sabe que cada continente posee una trayectoria diferente de migración polar aparente. Realmente, la principal evidencia paleomagnética que apoya la hipótesis de la deriva continental es la divergencia de las trayectorias de migración de los polos en relación con los polos geográficos, observable cuando aquellos son trazados sobre un globo actual (Figura 18).

Figura 18. Trayectorias de migración del polo sur magnético, desde el Carbonífero hasta el Triásico, para Sudamérica (▲), África (▼), Australia (◆), India (○) y Antártica (□), puestas sobre la reconstrucción paleogeográfica de Gondwana. B: polos-sur magnéticos obtenidos de rocas del Mesozoico y del Terciario.

Las curvas de migración polar de Eurasia y de Norteamérica son muy semejantes, sugiriendo que esos continentes no han sufrido grandes desplazamientos en los últimos 300 o 400 millones de años. A su vez, las curvas aparentes de migración de los polos de África y Sudamérica son análogas, en el curso del Paleozoico Superior (Carbonífero-Pérmico). Sin embargo, en los continentes del Hemisferio Sur ocurrieron grandes desplazamientos, moviéndose, en el inicio del Paleozoico, rumbo al polo sur, mientras en el Hemisferio Norte los continentes se desplazaron hacia el norte (Clarke Jr., 1973).

7.4 EVIDENCIA DE LAS EDADES RADIOMÉTRICAS PRECÁMBRICAS

Evidencia en favor de la expansión del piso oceánico y de la deriva continental también se obtuvo a partir de la datación radiométrica de rocas de ciertas áreas del Escudo Precámbrico Brasileño y Africano. Los geocientíficos europeos fueron los primeros en reconocer que el Escudo Precámbrico Oriental de África poseía dos provincias orogénicas con edades muy distintas. La primera de ellas, la llamada Provincia Ebúrnea, está ubicada al oeste de la Costa de Marfil y Ghana, con edad de 2 mil millones de años; la segunda, la Provincia Panafricana, está ubicada al este, con una edad de 600 millones de años (Figura). Si Sudamérica tuviera conexión física pretérita con el continente africano, esas provincias reconocidas en el Escudo oriental de África debería extenderse directamente hasta Brasil.

A partir de esas presuposiciones, a mediados de la década de 1960, un grupo de geólogos de los laboratorios de geocronología del Instituto de Geociencias de la Universidad de São Paulo y del Instituto de Tecnología de Massachusetts dataron una gran cantidad de rocas del Escudo Brasileño y de otras partes de Sudamérica. El grupo brasileño, que contó con la intensa participación del Dr. U. Cordani, efectuó dataciones empleando el método del Potasio-Argonio; el grupo americano, del que formaba parte el Dr. Patrick M. Hurley, se involucró en dataciones por medio del método del Rubidio-Estroncio.

Según el relato de Hurley (1976), el primer procedimiento era datar una amplia cinta de rocas del Escudo Brasileño, junto a la costa atlántica, particularmente en los alrededores de la ciudad de São Luis, en el Estado de Maranhão.

Figura 19. El límite entre la Provincia Ebúrnea (con 2 mil millones de años) (círculos negros) y la Provincia Panafricana (con 600 millones de años) (círculos blancos) parece extenderse de África Oriental directamente a una localidad prevista en Brasil, si África y Sudamérica son juntadas, según la reconstrucción de Bullard y colaboradores (1965).

Los resultados obtenidos fueron espectaculares. Demostraron que el Escudo Brasileño presentaba dos provincias de edades distintas, semejantes a las encontradas en el Escudo Oriental Africano, respectivamente con edades de 2 mil millones de años y 600 millones de años. Además, el límite que separa ambas provincias se encuentra próximo a São Luis, conforme preveía la teoría. Es lícito suponer, por lo tanto, que las dos áreas del escudo estuvieron unidas por lo menos en un pasado remoto.

7.5. EL 'AJUSTE DE BULLARD'

Además de las mencionadas, otra de las críticas de Jeffreys a Wegener era que, al poner juntas las márgenes de los continentes, éstas, en lugar de ajustarse bien, mostraban discordancias (sobreposiciones o hiatos) de hasta 1,600 km. de ancho.

Basándose en la observación de Du Toit, de que las concordancias entre los márgenes deberían establecerse por la línea de la plataforma continental, y no por aquella del litoral actual, primeramente Carey (1955) y luego Bullard, Everett y Smith (1965), enfrentaron el problema mucho más rigurosamente que antes. Bullard y sus colaboradores, empleando técnicas geométricas y computadoras, obtuvieron un ajuste de los continentes que cercan el Atlántico, el cual es verdaderamente notable (Figura 20). Las discordancias en los ajustes de las líneas de las plataformas continentales fueron reducidas hasta 50 km. Ese ajuste, que luego fué conocido como el 'ajuste de Bullard', redujo al silencio a los críticos que empleaban ese argumento en contra de la teoría de la deriva continental. Pero todavía quedaba por resolver el problema del mecanismo responsable de la deriva; es lo que vamos a ver en seguida.

Figura 20. El ajuste de los continentes en la isobata de 1000 metros. En negro superposición, en blanco vacíos. Apud Bullard *et al.*, 1965

CAPÍTULO 8

NUEVOS DATOS SOBRE LA CORTEZA TERRESTRE

A partir de la década de 1950, con los progresos considerables acaecidos en los estudios sismológicos y paleomagnéticos, se acumularon importantes conocimientos que permitieron interpretaciones globales sobre las diferentes partes de la corteza terrestre, posibilitando la comprensión de los fenómenos relacionados con el origen de los continentes, la génesis de los terremotos, la formación de cadenas de montañas y la historia paleobiogeográfica de la Tierra. Entre los principales hechos constatados, que posibilitaron tales interpretaciones destacan:

1. El descubrimiento y la confirmación de la expansión del suelo oceánico (Dietz, 1961; Hess, 1962; Sykes, 1967; Morgan, 1968; Heirtzler et al., 1968; Isacks et al., 1968, entre otros);
2. El reconocimiento de anomalías magnéticas en el fondo oceánico (Vine y Matthews, 1963, entre otros);
3. La definición de las fallas de transformación.
4. La elaboración del modelo de reconstrucción de Pangea, presentado por Dietz y Holden (1970) y perfeccionado posteriormente por varios investigadores.

Todos esos datos notables fueron relacionados con la evolución paleogeográfica de los continentes, apoyando la idea de la deriva continental y la expansión del piso oceánico, que evolucionó, más tarde, hacia el concepto de tectónica de placas o nueva tectónica global. Sin embargo, como toda teoría científica, la teoría de la tectónica de placas no debe aceptarse ciegamente y sin pensar, pues muchos son los hechos relevantes contrarios o todavía no explicables por esa teoría. Veamos ahora algunos de los hechos constatados.

8.1. LA EXPANSIÓN DEL FONDO OCEÁNICO

Curiosamente, algunos de los datos más importantes sobre la deriva de los continentes se obtuvieron a partir del estudio de la topografía, del paleomagnetismo y de la historia geológica del fondo oceánico, haciendo mucho más atrayente la sugerencia de Holmes (1931) de que los continentes eran transportados por corrientes de convección del manto, verdadera 'banda transportadora'.

Con el advenimiento de los sonares, en la década de 1920, las mediciones de profundidad y topografía del fondo oceánico se hicieron más precisas y rápidas (Figura 21). Sin embargo, una investigación sistemática del fondo oceánico, con utilización de sonares, sólo se efectuó muchos años después, en la década de 1940, incluso durante la Segunda Guerra Mundial.

A partir de 1945, muchos océanos (por ejemplo, el Atlántico, el Índico, el Ártico y el Pacífico) fueron intensamente estudiados. Los resultados de esas investigaciones demostraron que, a pesar de que grandes áreas del fondo oceánico son relativamente planas, también existen áreas extremadamente elevadas y largas, constituyendo las mayores `cadenas de montañas' del globo terrestre (Figura 22).

Harry Hess, geólogo de la Universidad de Princeton y comandante de un barco de transporte de tropas en el Pacífico durante la Segunda Guerra Mundial, fue uno de los primeros científicos en reconocer, con base en el análisis de mapas hechos por sonares y por el `fathometer' (equipo que funciona con los mismos principios del sonar) que el fondo del océano no era una región tranquila e inmóvil.

Al final de la década de 1940, un amigo de Harry Hess, Maurice Ewing, de la Universidad de Columbia, junto con científicos del Observatorio Geológico Lamont, en Palisades, Nueva York, hizo una expedición para mapear la Dorsal Meso-Atlántica o Valle Central del Atlántico Medio, como también es conocida. La Dorsal Meso-Atlántica es una extensa cadena de montañas situada exactamente en el centro del Océano Atlántico, que en su cresta presenta un cordón de volcanes activos y un valle estrecho y escarpado en el centro, a lo largo del cual se registran frecuentemente sismos submarinos.

Al inicio de la década de 1960, en Princeton, el Profesor H. Hess, meditando sobre el significado de esos nuevos descubrimientos en el campo de la oceanografía geológica, propuso en un artículo científico una nueva concepción de la Tierra, desechando las antiguas ideas del inmovilismo de los continentes y la de los océanos inmutables. Ese trabajo, intitulado `History of Ocean Basins' (Historia de las Cuencas Oceánicas), circuló ampliamente entre los especialistas, antes de ser publicado; así al aparecer, en 1962, la teoría de Hess ya era bastante conocida. En la introducción de su artículo Hess había declarado que "consideraría este trabajo como un ensayo de geopoética".

Figura 21. Métodos para la determinación de la topografía del fondo oceánico. Antes de la década de 1920 sólo se utilizaba un cabo tendido (a), posteriormente se emplearon sonares (b) y otros equipos sofisticados para mapear el fondo del mar (Eicher y McAlester, 1980) .

Figura 22. Mapa que muestra la topografía del fondo oceánico, destacando la distribución de las dorsales meso-oceánicas.

La Tierra, tal como era entendida por Hess, se representa diagramáticamente en la Figura 24. Grandes hendiduras surgen, en la corteza terrestre, en el fondo de los océanos. Por esas hendiduras, a través de corrientes de convección, anteriormente sugeridas por Holmes (1931), se derrama el magma fluido, que, gradualmente, se

solidifica en las márgenes de esas hendiduras, generando crestas montañosas. Precisamente es por la irrupción constante del magma, y por su solidificación en los bordes de una hendidura, que surge suelo oceánico nuevo. Pero el magma en fusión sigue derramándose continuamente, 'empujando' los fragmentos de la antigua placa. El frente de la placa, a su vez, baja nuevamente hacia el manto, en las fosas oceánicas, siendo destruída por el magma en fusión, realimentando las corrientes de convección; tal proceso será mejor explicado un poco más adelante.

En 1961, Robert Dietz había publicado una hipótesis semejante a la de Hess, bautizada como 'expansión del piso marino' (sea-floor spreading). A pesar de haberlo publicado un año antes que el de Hess, éste ya era conocido como el autor de la hipótesis por la comunidad geológica. El propio Dietz admitió que Hess tenía prioridad, de manera muy elegante. Lo importante es que ambos científicos llegaron a formular esa idea brillante independientemente.

Dietz (1961) denominó la capa superficial de la Tierra, con una profundidad de 70 km, como litósfera -son placas semi-rígidas, que consideró como una unidad dinámica, moviéndose sobre una capa menos rígida, la astenosfera, en función de la expansión del fondo oceánico.

La hipótesis de expansión del piso oceánico formulada por Hess, en 1962, contenía, en embrión, la idea central de lo que se llamaría, cinco años más tarde, la Tectónica de Placas, un concepto propuesto independientemente y casi de modo simultáneo por McKenzie y Parker (1967); Le Pichon (1968); Morgan (1968); e Isacks et al. (1968).

J. Tuzo Wilson, geofísico canadiense, desde entonces empezó a proponer la teoría de las corrientes de convección del manto podría explicar muchos fenómenos, incluso el de la deriva continental. Como evidencia presentó lo siguiente: como existe una gigantesca hendidura longitudinal en el Atlántico (Figura 21) y como los centros de actividad volcánica se sitúan en el centro o cerca del centro de esa hendidura, las edades de las islas diseminadas por el Atlántico, todas de origen volcánico, deben aumentar a medida que esas islas están más alejadas de la Dorsal Meso-Atlántica. Efectivamente, habiendo computado todos los datos posibles, Wilson concluyó que esa presuposición era correcta, pues, cuanto mayor es la distancia de una isla de la Dorsal Meso-Atlántica, mayor es su edad.

Figura 23. Corte diagramático del globo terrestre, mostrando la teoría de expansión del fondo oceánico de Hess (1962).

Así, por ejemplo, la isla de Ascención, próxima a la Dorsal, tiene aproximadamente 1 M.A., mientras la isla de Santa Helena, más alejada, no tiene más que 20 M.A. Ya las islas más cercanas al continente africano, tales como Fernando Po y Príncipe, tienen cerca de 120 M.A.

Ese patrón coincide con la presuposición, basada en la expansión del piso oceánico, de que el Atlántico empezó a abrirse a aproximadamente 200 M.A.. Un examen de las cadenas de islas volcánicas del Pacífico muestra que ellas también obedecen a un patrón semejante. Posteriormente se realizaron perforaciones en diversos puntos del fondo oceánico, confirmando que las rocas más antiguas están más alejadas de la Dorsal Meso Atlántica.

8.2 ANOMALÍAS MAGNÉTICAS EN LAS CUENCAS OCEÁNICAS

El descubrimiento de las dorsales meso-oceánicas y sus sismos asociados brindó evidencia fuerte a la hipótesis de que el piso oceánico podía moverse 'horizontalmente', siendo corroborada posteriormente por estudios paleomagnéticos del fondo oceánico.

El primer estudio magnetométrico sistemático del fondo oceánico tuvo lugar en 1955, a lo largo de la costa de California. Posteriormente, estudios semejantes se realizaron, a través de aviones, al sur de Islandia y en toda la extensión de la Dorsal del Atlántico Medio. Tales estudios demostraron que el fondo oceánico presenta un patrón magnético más regular que lo observado en rocas de áreas emergidas de la corteza terrestre.

Se trata de un patrón muy particular, representado por rayas largas, estrechas, de centenas de kilómetros, de anomalías positivas y negativas (Figura 24), que se orientan paralelamente a las dorsales del Atlántico Medio y del Pacífico Oriental.

Al inicio de 1960, en Cambridge, Inglaterra, los geocientíficos Fred Vine (entonces estudiante de posgrado del Departamento de Geofísica) y Drummond Matthews también constataron un fenómeno semejante en la Dorsal Carlsberg, en la parte noroeste del Océano Índico (Figura 25).

Drummond Matthews había pasado una buena parte del año de 1961 a bordo del crucero 'H.M.S. Owen', barco que realizaría en 1962, estudios magnométricos en el Océano Pacífico.

Figura 24. Anomalías magnéticas en la Dorsal Meso-Atlántica. Las áreas oscuras representan anomalías positivas, las áreas negativas están en blanco (Clarke Jr., 1973).

Figura 25. Aspecto de la Dorsal de Carlsberg, en el noroeste del Océano Índico, estudiada por Fred Vine y Drummond Matthews (Weiner, 1988).

En 1963, en el mundo científico aún existía gran controversia respecto a la expansión del fondo oceánico y escepticismo en cuanto a las inversiones magnéticas de los polos terrestres. En ese año, Vine y Matthews publicaron un trabajo clásico, donde propusieron la audaz hipótesis de que las anomalías magnéticas observadas en el fondo

oceánico estaban relacionadas con la magnetización termorremanescente en las rocas basálticas, debido a la hidratación de la olivina del manto peridotítico en serpentina y magnetita. Según ellos, si corteza nueva frecuentemente se genera, por intermedio de las corrientes de convección del manto, abajo de la dorsal meso-atlántica, ésta, al enfriarse abajo de la temperatura Curie, se magnetiza en el sentido del campo magnético de la Tierra, lo intensifica y produce una anomalía magnética positiva. Por otro lado, las anomalías magnéticas negativas resultarían de la magnetización de las rocas en sentido opuesto y oponiéndose al campo. Para explicar esa magnetización inversa, Vine y Matthew recurrieron a la hipótesis de reversión del campo magnético de la Tierra, que había postulado Cox y colaboradores, en 1964.

Alrededor de 1965, un grupo de investigadores del Observatorio Geológico Lamont, de la Universidad de Columbia, del que formaba parte Neil Opdyke, un amigo de Fred Vine, descubrió, a partir de perfiles magnéticos obtenidos en las montañas submarinas del Imperador, en el fondo del Pacífico Sur, durante la 19ª expedición del navío de investigaciones Eltanin, una inversión magnética ocurrida hacía 900,000 años. Curiosamente, poco tiempo después del primer encuentro de Brent Dalrymple y Fred Vine durante la reunión de la Sociedad Geológica de América, realizada en Kansas City. En ese encuentro, Dalrymple confidenció a Vine el descubrimiento, en rocas de la región de Jamarillo Creek, en Nuevo México, de una inversión del polo magnético ocurrida hace aproximadamente 900,000 años, la más reciente entonces conocida. Fue un descubrimiento ocasional; sin saber de los trabajos uno del otro, los dos equipos habían descubierto la misma inversión de los polos, uno en el fondo oceánico y otro en tierra firme. Según comenta Weiner (1988), el perfil magnético encontrado por el Eltanin se ajustaba a las inversiones del campo magnético terrestre reconocidas por Cox et al.(1964), incluyendo el hasta entonces no divulgado acaecimiento de hace 900,000 años, reforzando la idea de un globo dinámico y con sus continentes a la deriva. Esos descubrimientos fueron muy importantes porque, en aquel momento, la hipótesis de la expansión del piso oceánico pasaba por críticas fuertes.

8.3 FALLAS DE TRANSFORMACIÓN

Como ya se vió la estabilidad y rigidez de la superficie terrestre sólo son aparentes, una vez que los materiales constituyentes de la Tierra están sometidos a una dinámica continua, relacionado con los fenómenos geológicos endógenos (p. ej., fenómenos tectónicos, sísmicos, volcánicos) o exógenos (p.ej., intemperismo, erosión). En las diversas porciones de la superficie terrestre los efectos de la acción de las fuerzas internas de la Tierra pueden observarse, al mostrar que la corteza está sometida a esfuerzos, que vienen actuando a lo largo de su historia geológica. Por ejemplo, movimientos verticales y horizontales provenientes de la energía interna de la Tierra provocan levantamientos y compresiones de las rocas, generando los fallamentos y doblamientos.

Cuando las fuerzas que actúan sobre la corteza son predominantemente verticales, excediendo el límite de resistencia de sus materiales, surgen las fracturas en la forma de desprendimientos, llamadas fallas. No obstante, no es el propósito de este

libro, la descripción pormenorizada de los diferentes tipos de fallas. Sin embargo, un tipo especial de falla, esto es las 'fallas de transformación', están directamente asociadas al proceso de expansión del suelo oceánico, siendo detalladamente descritas más adelante.

Ya se dijo que la Teoría de la Deriva Continental supone el desprendimiento de la corteza terrestre por millares de kilómetros, lo que se muestra por la existencia de grandes fallas en diversos puntos del planeta. De éstas, la Falla de San Andrés, en la costa oeste de América del Norte es la más espectacular (Takeuchi et al., 1974). Sin embargo, a partir de los levantamientos magnetométricos fue posible reconocer también grandes desprendimientos de la corteza junto al suelo oceánico. En la Elevación del Pacífico del este, por ejemplo, a lo largo de la línea situada al este-oeste en la latitud de 34°N, se verifica un considerable desprendimiento en el patrón de anomalías geomagnéticas (Figura 26). Ese patrón puede superponerse transponiendo la parte sur 135 km en dirección al este, indicando que después de la formación del patrón de la anomalía geomagnética, un movimiento de la falla a lo largo de esta línea, produjo un desprendimiento de 135 Km en la dirección al este-oeste (Takeuchi et al., 1974).

Para explicar esos desprendimientos Wilson (1965), con base en la teoría de la expansión del suelo oceánico, estableció el concepto de 'fallas de transformación'. Esos desprendimientos están asociados a extensas zonas de cizallamiento, importantes en el proceso de expansión del suelo oceánico, donde nuevas rocas se originan en la superficie, en función de la inyección de materiales ígneos. Tales fallas se asemejan a fallas transcurrentes, sin embargo tienen en común con ellas sólo el movimiento relativo horizontal. La figura 27 exhibe una comparación entre ambas fallas. Conforme lo explican Takeuchi et al.(1974), 'en la falla transcurrente común, la parte norte de la falla FF', es desprendida hacia la derecha el (oeste) relativamente a la parte sur. Cualquier formación preexistente sobre la falla, como es el caso de AB o B' C, se transpone conforme lo indicado. En el caso de la falla de transformación la situación es bien diferente. Aquí las líneas ab e b'c representan las crestas de una cadena oceánica donde se origina la nueva corteza oceánica que se extiende sobre ambos lados, según indican las flechas. Un examen cuidadoso de los esquemas muestra que, aunque el desprendimiento aparente de las líneas BB' y bb' sea en los dos tipos de fallas, en la misma dirección, la naturaleza de ellas difiere esencialmente en los siguientes aspectos: (1) en la falla transcurrente (A) el desprendimiento relativo ocurre a lo largo de la extensión total de la falla, no obstante en la falla de transformación (B), el desprendimiento relativo sólo ocurre a lo largo de la porción bb', si la velocidad de expansión del suelo oceánico fuera la misma a los dos lados de la falla. (2) Mientras que el desprendimiento aparente de la cresta de la cadena se dá en la misma dirección en (A) y en (B), la dirección del movimiento real es exactamente opuesta'.

Figura 26. Mapa de la anomalía de intensidad total del campo geomagnético en la Elevación del Pacífico del este. La unidad es 10-5 gauss. Las flechas indican los movimientos a lo largo de la falla. Las curvas sólidas de contorno indican anomalías positivas, las punteadas, anomalías negativas (Takeuchi et al., 1974)

Las fallas de transformación presentan (Figura 28) extensión longitudinal de algunos millares de kilómetros, sin embargo gran parte de los desprendimientos se interrumpe bruscamente, restringiéndose a pequeñas porciones de las crestas de las dorsales. Los sismos asociados a las fallas de transformación ocurren en segmentos cortos de la zona de fractura entre las crestas de las dorsales (Loczy y Ladeira, 1981), mientras que en la falla transcurrente no debe haber esa limitación (Clarke Jr., 1973).

8.4 FOSAS OCEÁNICAS

Cuando se observa la localización geográfica de las grandes cadenas de montañas, volcanes y terremotos (Figura 29), se nota que están distribuidos en la superficie terrestre dentro de zonas bien delimitadas (Dewey, 1976), caracterizadas por intensa actividad sísmica. Esas zonas están asociadas, en gran parte, a las dorsales meso-oceánicas, a fosas oceánicas y a los arcos de islas.

La hipótesis de expansión del piso oceánico, elaborada por Hess (1962), explica satisfactoriamente ese fenómeno.

Figura 27. Esquema que muestra los movimientos relativos de los bloques en dos tipos de fallas. A- Falla transcurrente; B- Falla de transformación (Takeuchi et al., 1974)

Figura 28. Modelo de tectónica de placas asociado a las dorsales meso-oceánicas y fallas de transformación (Heather, 1992).

Figura 29. Distribución geográfica de los terremotos (puntos negros) acaecidos entre 1961 y 1967 (Clarke Jr., 1973)

Al admitirse que la expansión del suelo oceánico sucedió a lo largo de la historia geológica de la Tierra, también será necesario suponer algún mecanismo de destrucción de la corteza. Ese mecanismo actuaría en los márgenes convergentes de las placas, donde hay colisión entre las placas litosféricas y reintegración de los materiales de la corteza oceánica junto al manto. Tales áreas se denominan zonas de subducción (Figura 30).

El crecimiento del piso oceánico en las dorsales meso-oceánicas ocurre simultáneamente con el alejamiento de las placas litosféricas, pudiendo, en los márgenes opuestos, suceder colisión con la placa adyacente. Cuando se presenta una colisión entre dos placas de naturaleza distintas (continentales versus oceánicas), debido al hecho de que las placas oceánicas son más densas que las continentales, tienden a zambullirse bajo la corteza continental; ésta, por ser menos densa, tiende a 'cabalgar' (Figura 31). Por otro lado, si hay un choque entre dos placas continentales, la colisión

puede generar grandes cadenas de montañas (Loczy y Ladeira, 1981), por ejemplo, los Himalayas surgieron de la colisión y compresión de las placas Euroasiática e India.

Las zonas de subducción son regiones de gran actividad sísmica, muy importantes porque están asociadas a la génesis de las fosas oceánicas, de los arcos de islas y de los geosinclinales.

Las fosas oceánicas corresponden a zonas largas, estrechas y deprimidas del fondo oceánico, más frecuentes en el Océano Pacífico, que pueden alcanzar hasta 11,022 m de profundidad, p. ej., la fosa de las Marianas (Heather, 1992).

Estudios sismológicos del fondo oceánico han demostrado que los epicentros o focos sísmicos rasos se distribuyen bajo las fosas oceánicas o cerca de éstas, mientras que los hipocentros o focos más profundos existen más alejados, o sea, bajo los arcos insulares o debajo de los continentes (Clarke Jr., 1973).

Tales focos se distribuyen a lo largo de una cinta inclinada de cerca de 45°, denominada Zona de Benioff, nombre dado en homenaje a su descubridor, el geofísico Hugo Benioff. En las zonas de Benioff, el piso oceánico se desliza hacia el manto, donde eventualmente se destruirá o reabsorberá. El arrastre del material descendiente produce las fosas oceánicas.

Figura 30. Ruptura y separación de una masa continental, que muestra el proceso de subducción de la corteza oceánica (Eicher y McAlester, 1980)

Figura 31. Esquema de la tectónica de placas y de la formación de costas de colisión y de margen posterior; representa el perfil desde la dorsal del Pacífico Oriental hasta Sudamérica, en la latitud de 35° (Loczy y Ladeira, 1981)

8.5 ARCOS DE ISLAS

Entre los aspectos morfotectónicos más conspicuos del globo terrestre destacan los arcos de islas (Figura 32-33). Un arco de isla corresponde a un cinturón tectónico de alta sismicidad caracterizado por un arco externo de islas originadas por sedimentos plegados, un arco interno de volcanes activos bordeados por una trinchera oceánica (Windley, 1978). Tales arcos se forman en los lugares donde la placa oceánica colisiona con otra placa oceánica o continental, sufriendo subducción a lo largo de la Zona de Benioff.

Actualmente, los arcos de islas activos preferencialmente están distribuidos en la parte oeste del océano Pacífico, aunque arcos importantes se verifiquen en el océano Atlántico. Muchos de los arcos actualmente activos son, por ejemplo, representados por más de 200 volcanes cuaternarios en el Japón; el análisis de la distribución mundial de los focos de terremotos muestra que éstos en gran parte están confinados a esas áreas.

Figura 32. Diagrama que muestra la distribución de arcos de islas en relación con los límites de la placa. A: astenósfera. AI: arcos de islas. CO: continente. F: falla transcurrente. FT: falla de transformación. LI: litósfera (Eicher y McAlester, 1980)

Figura 33. Aspectos principales del piso oceánico. C: continente. P: plataforma continental. TC: talud continental. EC: elevación continental. CS: cañon submarino. PA: planicie abisal. AI: arcos de islas. V: volcán. TO: fosa oceánica. G: guyot. MS: montes submarinos. IV: isla volcánica. FT: falla de transformación. CO: cadena oceánica. CC: cresta de la cadena oceánica. (Loczy y Ladeira, 1981).

CAPITULO 9

LA TECTÓNICA DE PLACAS, O NUEVA TECTÓNICA GLOBAL

Según Loczy y Ladeira (1981), la teoría de la tectónica de placas, o nueva tectónica global, es un grupo de conceptos que tratan con las complejidades de la corteza terrestre a través de las interacciones de placas litosféricas más o menos rígidas. La teoría está fundamentada en ciertos hechos posibles de las teorías de la deriva continental y de la expansión del piso oceánico.

Las placas litosféricas constituyen tanto la corteza continental como la oceánica, limitadas por las dorsales meso-oceánicas, las fallas de transformación, las fosas oceánicas y enormes fracturas de orden continental. Las placas litosféricas son rígidas y comprenden la corteza y la parte superior del manto, y se mueven, como ya vimos, sobre la astenósfera, que presenta alta viscosidad y baja rigidez estructural. La astenósfera, a su vez, está sobre la mesósfera, que incluye la mayor parte del manto, siendo posiblemente inerte desde el punto de vista tectónico (Figura 34).

Un esquema general involucraría, grosso modo, el siguiente mecanismo de movimiento de las placas (Figura 34-35): las corrientes de convección presentes en la astenósfera transportan material litosférico en fusión hacia las crestas de las dorsales meso-oceánicas, causando a consecuencia del acomodamiento de ese material, la expansión del piso oceánico, alejándolo de las crestas de las dorsales en los dos sentidos. En muchos casos, la placa oceánica es empujada en contra de la placa adyacente, continental. Junto a la línea de contacto del margen continental, ciertas fuerzas inducen a la placa oceánica a zambullirse bajo la placa continental.

El lector interesado podrá encontrar en la obra de Kearey y Vine (1990) una revisión crítica acerca de la Tectónica Global.

9.1. MOSAICO Y MOVIMIENTO DE LAS PLACAS

Cuando dos placas se mueven, ocurre un movimiento de rotación en direcciones opuestas a lo largo de un eje de rotación. Conforme se ilustra en la Figura 35, la geometría de este movimiento se asemeja a aquella de un bloque alrededor de una esfera (Heather, 1992).

Figura 34. Diagrama tridimensional que muestra la generación y destrucción de corteza, según la teoría de la tectónica de placas.

Figura 35. Movimiento de la placa litosférica sobre una esfera. CC: corteza continental. COA: corteza oceánica antigua. CON: corteza oceánica nueva. D: dirección del movimiento de la placa. E: ecuador de expansión. DMO: dorsal meso-oceánica. FT: falla de transformación. ZS: zona de subducción. LF: línea de fractura. DE: distancia

de alejamiento. (Heather, 1992).

Las placas litosféricas se encuentran distribuidas en dos sistemas uno que mueve en el sentido norte, y otro que se mueve en sentido oeste (Figura 36). Por convención, se deja fija la placa africana. El anexo 1 presenta una síntesis del movimiento de las placas litosféricas durante el Fanerozoico.

Parece haber un consenso entre los geocientíficos en admitir la existencia de las siguientes grandes placas: Africana, Sudamericana, Norteamericana. Eurasiática, Índica, Pacífica y Antártica (Figura 36). Sin embargo, estas placas litosféricas poseen dimensiones variadas. Las placas de Cocos, Nazca, Caribe y Árabe sólo poseen tamaño subcontinental (Clarke, Jr. 1973)

Mediciones precisas efectuadas con instrumentos de rayos láser y satélites artificiales (Figura 37) sugieren que la placa del Océano Atlántico Norte se mueve a una tasa de 2 centímetros por año, mientras que la placa del Océano Atlántico Sur se mueve a una velocidad de 4 centímetros por año. La placa del Pacífico, por otro lado, se mueve cerca de 5 cm por año (Eicher y McAlester, 1980).

9.2. MECANISMOS DE LA TECTÓNICA DE PLACAS

Aunque la teoría de la tectónica de placas explique las complejidades estructurales y tectónicas del globo terrestre, todavía quedan dos puntos principales que son poco conocidos, a saber:

a) El mecanismo propulsor del sistema de placas y de mantenimiento del movimiento.

b) La fuente de energía para el sistema (Loczy y Ladeira, 1981).

La corteza terrestre es una capa de cerca de 25 a 70 km de espesor; menos densa bajo los continentes, y más delgada y densa sobre los océanos (Figura 38). La mayor parte de las placas continentales están constituidas tanto de corteza continental como de corteza oceánica, siendo que las placas oceánicas están formadas, en su mayor parte o enteramente, por corteza oceánica.

Figura 36. El mosaico de las placas tectónicas (Dewey, 1972).

Figura 37. Medición de la distancia de alejamiento entre dos placas tectónicas. C: continente. D: distancia de alejamiento. RL: rayo láser. S: satélite artificial con reflector. (Eicher y McAlester, 1980)

Figura 38. Diagrama que muestra el interior del globo terrestre. CC: corteza continental. CO: corteza oceánica. ME: manto externo. MI: manto interno. NE: núcleo

externo. NI: núcleo interno (Heather, 1992)

La composición, el espesor y la densidad de las placas oceánicas las hacen menor rígidas y fluctuantes que las placas continentales. Tales características hacen que la corteza continental 'resista' a la subducción y eventualmente a su destrucción en el manto. Por otro lado, las placas oceánicas son más inclinables fácilmente y reabsorbidas por el manto.

Las fuerzas para el movimiento de las placas litosféricas todavía son hoy poco conocidas. Diversas teorías han sido propuestas para explicarlas; además es posible que no sólo un mecanismo, sino que varios, intervengan en el movimiento de las placas. La Figura 39 sintetiza los principales modelos elaborados para explicar las fuerzas responsables de esos mecanismos.

Inicialmente se imaginaba que una gran célula de convección del manto era la responsable del mecanismo del movimiento de la corteza. Pero cuando la estructura interna del globo terrestre se hizo más conocida, se verificó que células de ese tipo no era posible que existieran (Heather, 1992). También se propuso que las placas litosféricas podrían ser transportadas por una serie de pequeñas células de convección; éstas, sin embargo, no son suficientes para explicar la complejidad de los movimientos de las placas litosféricas (Heather, 1992). Otros autores han sugerido que el magma, al derramarse a través de las dorsales meso-oceánicas, se hidrata, expandiéndose, lo que daría impulso a las placas. Las teorías más recientes sugieren que las placas "simplemente son la superficie superior de los movimientos del flujo convectivo del manto. Esos movimientos no son simples células, sino un patrón más irregular del flujo. Conforme el material de la astenósfera asciende en las dorsales meso-oceánicas, se enfría y se solidifica" (Heather, 1992). Como uno de los bordes de la placa se hace más espeso a medida que se enfría (véase la Figura 39), su peso contribuye a que se hunda y reabsorba en el manto, promoviendo un mecanismo adicional de movimiento.

Pero, ¿de dónde se generaría la energía para los agentes propulsores, responsables de los fenómenos sísmicos, volcánicos, plutónicos y metamórficos?. Posiblemente "la fuente primaria de energía sea la radioactividad producida por la desintegración de U, Th, K y de otros elementos" (Loczy y Ladeira, 1981), asociados a algún fenómeno de convección para convertirla en energía calorífica.

Figura 39. Modelos propuestos para explicar los mecanismos de movimientos de las placas litosféricas. D: dorsal. F: fosa. CC: célula de convección. M: manto. CT: capa turbulenta. P: placa que se hace más espesa con el enfriamiento. TC: tope del flujo convectivo que se enfría para formar una nueva placa. MP: inmersión de la placa en el manto. FC: flujo convectivo. (Heather, 1992)

9.3. TERRENOS EXÓTICOS O SOSPECHOSOS

Como se mencionó antes, los continentes no se mantuvieron unidos a lo largo de toda la

historia geológica de la Tierra, sino que se separaron y unieron a través del movimiento de las placas litosféricas. Hoy se sabe que porciones y fragmentos con historias geológicas distintas fueron adicionados e integrados a los bordes de ciertos continentes; éstos se conocen como 'terrenos exóticos' y también como 'terrenos sospechosos' o 'terrenos alóctonos'.

J. Tuzo Wilson había sugerido que el continente norteamericano está constituido por una serie de fragmentos provenientes de otras áreas. Sólo para ejemplificar, durante los últimos años, gracias a estudios paleontológicos y paleomagnéticos, entre otros, los geólogos han identificado varios terrenos exóticos en varias partes de la costa del Pacífico, desde Baja California hasta Alaska. Tales bloques llegaron entre hace 200 y 100 millones de años atrás, añadiendo un 25%, o sea, 500 kilómetros, a la costa oeste del continente norteamericano (Weiner, 1988).

En realidad, no sólo el 'continente' norteamericano, sino también Sudamérica, Asia, Australia y Antártica, entre otros, son, en parte, formados por la adición de terrenos exóticos. Una de las teorías más interesantes a ese respecto fue elaborada por Nur y Ben-Avraham (1978), para explicar la compleja historia biogeográfica de algunos grupos de organismos que presentan una distribución transpacífica o circumpacífica. Esa teoría fue denominada como Teoría Pacífica. De acuerdo con ellos, el océano Pacífico es relativamente joven, con un origen contemporáneo con la apertura de los océanos Atlántico e Índico. La teoría de Nur y Ben-Avraham (1981) postula la existencia de un continente austral (Pacífica) (Fig. 40a) que se fragmentó en varias porciones en respuesta al inicio de la expansión del suelo oceánico en el Pacífico (Fig. 40b). Tales fragmentos se desprendieron siguiendo trayectorias distintas (Figura 40c) y eventualmente colisionaron con los bordes de los continentes que hoy componen la margen pacífica (Figura 40d). Ellos estarían representados por terrenos exóticos adicionados al margen circumpacífica de Asia, América del Norte y del Sur. Esos fragmentos posiblemente sostenían faunas y floras que contribuyeron a la composición de la biota de los continentes, en cuyo borde los bloques colisionaron. De ese modo, algunos continentes serían regiones biogeográficas complejas o híbridas (Nelson & Platnick, 1984). Lamentablemente la teoría de Nur y Ben-Avraham (1981) reclama datos geológicos y geofísicos más detallados, pues la historia geológica del océano Pacífico es muy compleja, sin embargo "la biología puede contribuir a la resolución de la historia del Pacífico, lo que parece ser la última frontera de la investigación global -el último gran misterio de la distribución biológica-" (Nelson & Platnick, 1984).

Figura 40. Modelo hipotético del continente Pacífica, mostrando: A- un continente en el Pacífico Sur, B- su ruptura y fragmentación, C- desprendimiento de los bloques hacia el margen pacífica, y D- colisión de los fragmentos con los continentes alrededor del Pacífico (Nelson & Platnick, 1984).

CAPÍTULO 10

GEOSINCLINALES Y ORIGEN DE LAS CADENAS DE MONTAÑAS

Como ya hemos dicho, los materiales de la corteza terrestre están sometidos a la acción de agentes geológicos endógenos, responsables de los movimientos tectónicos orogénicos y epirogenéticos. Cuando se manifiesta, el movimiento orogénico es relativamente rápido, causando deformaciones, pliegues y fallamientos en la secuencia de rocas. Pero el movimiento epirogenético es lento y no tiene capacidad para deformar las capas de rocas.

De manera general, se puede decir que los movimientos orogénicos son característicos de áreas inestables de la corteza, mientras que los movimientos epirogenéticos son típicos de áreas estables.

El origen de las grandes cadenas de montañas está relacionado con las fuerzas orogénicas, cuya estructura montañosa corresponde a un geosinclinal. Por lo tanto, las 'verdaderas' cadenas de montañas son aquellas que surgen a partir de ese proceso, presentando una relación entre la estructura de las rocas y su origen.

Las bases de la teoría geosinclinal fueron establecidas en la segunda mitad del siglo XIX por el geólogo neoyorquino James Hall, en un trabajo famoso sobre las formaciones paleozoicas de los Apalaches. Según él, los geosinclinales corresponderían a extensas zonas de sedimentación marina de poca profundidad, en las que ocurriría subsidencia lenta y cuya profundidad máxima corresponde a una línea central que es el eje de la depresión.

Posteriormente se notó que la historia geológica de los geosinclinales era bastante más complicada, involucrando diversas fases distintas, condicionadas a la actividad tectónica. Como subraya Clarke Jr. (1973), "la tectónica de placas permite explicar los geosinclinales y la complejidad de los procesos que los transforman en cadenas montañosas".

Los geosinclinales se forman en áreas de inestabilidad de la corteza terrestre, junto a los márgenes continentales, y, según los antiguos modelos, se compondrían de dos cuencas subsidentes, en las que se acumularían considerables espesores de sedimentos marinos, y de dos arcos que incluirían las siguientes zonas tectometamórficas (en el sentido continente (ante-país) - océano) : a) cuenca miogeosinclinal; b) arco miogeoanticlinal; c) cuenca eugeosinclinal; y d) arco eugeoanticlinal (ariso-país) (Aubouin, 1965). (Figura 41)

Pero ¿cuál es la relación de ese modelo con el modelo actual de la tectónica de placas? Como se mencionó anteriormente, los márgenes continentales pueden subdividirse en márgenes destructivos (convergentes), en donde los materiales de la corteza son consumidos en la zona de encuentro entre dos placas (zona de subducción),

y márgenes divergentes (pasivos), dónde no hay consumo de material litosférico.

Si imaginamos un margen continental activo que se mueve en sentido contrario al de una placa oceánica, se tiene que en la corteza oceánica ocurrirá inmersión bajo el margen continental activo a lo largo de la fosa oceánica. Gracias a las fuerzas de convergencia, los sedimentos de aguas profundas del fondo oceánico se agregarán a los sedimentos depositados en las fosas, llamados turbiditos, generando el prisma de sedimentos tectónico-acrecionario. En esta fase, el eugeosinclinal englobaría el prisma acrecionario, los depósitos de aguas profundas de la placa oceánica y los depósitos de la base del margen continental, que están siendo arrastrados por ella (veáse la Figura 33 para los principales aspectos del piso oceánico). A su vez, el miogeosinclinal estaría representado por los depósitos de talud y de plataforma de ese continente. Con el proseguimiento del proceso de convergencia, el margen inactivo termina por colisionar con el prisma acrecionario generando en el margen activo (Figura 42). La colisión produce la deformación de ambos márgenes, seguida de movimientos verticales (orogénesis). Este modelo sería responsable, por ejemplo, del origen de los Alpes Occidentales.

Otro modelo estaría relacionado con el geosinclinal de tipo andino, en el cual el tectonismo horizontal es relativamente pequeño, excepto en el prisma acrecionario, resultando en el levantamiento de la corteza y en la génesis de una raíz bajo las montañas del magmatismo asociado con el proceso de subducción.

Figura 41. Aspectos más importantes de un geosinclinal (Aubouin, 1965).

Figura 42. Esquema que muestra las fases asociadas con una sutura continental.

CAPÍTULO 11

LA PARTICION DEL SUPERCONTINENTE PANGEA

En 1970, Dietz y Holden publicaron una reconstrucción preliminar de la historia de la fragmentación de Pangea.

El supercontinente Pangea se muestra en la Figura 43A, cercado por el gran océano primitivo, la Panthalassa (del cual es remanesciente el océano Pacífico; el mar de Tétis (Tethys) está relacionado con el actual Mar Mediterráneo.

De manera bastante simplificada se puede decir que esa configuración duró posiblemente hasta el Jurásico Medio (hace cerca de 180 M.A.), cuando hubo la fragmentación de esa inmensa placa. Los dos fragmentos que se originaron recibieron los nombres de Laurasia (Norteamérica + Eurasia sin la península hindú) y Gondwana (Sudamérica + África + India + Australia + Antártida + Nueva Zelandia) (Figura 43B). Enseguida, según la reconstrucción de Dietz y Holden, a partir de una hendidura en forma de `Y' tuvo inicio la fragmentación de Gondwana, originando India, y separando también Sudamérica de Antártida (figura 43C). El paso siguiente fue la ruptura que separó Sudamérica de África, originando el Atlántico Sur. Finalmente, Australia se separó de Antártida (Figura 43D). La Figura 43E muestra la posición actual de los continentes y de las cuencas oceánicas. Nótese que la placa de India chocó con la placa de Eurasia, generando los Himalayas.

Esta reconstrucción fue pionera. Muchos detalles de ésta han cambiado, ciertas dataciones fueron más precisadas. Para el lector interesado en reconstrucciones paleogeográficas excelentes que involucre la fragmentación de Pangea y la deriva de los continentes, sugerimos las obras de Christopher Scotese, geólogo de la Universidad de Texas, en Austin, y miembro del Proyecto Atlas Paleogeográfico, de la Universidad de Chicago. Gracias a las computadoras, Scotese ha producido películas animadas de los últimos 500 M.A. de la historia geológica del globo terrestre (Figura 44). Según ese autor, "intentar el descubrimiento de la historia del movimiento de las placas es como intentar la resolución de un rompe-cabezas cuyas piezas continuamente cambian de tamaño y de forma".

Finalmente, la partición del supercontinente de Pangea puede representarse gráficamente, como lo hizo Rosen (1978) (Figura 45). En ese esquema tenemos que, hace 180 M.A., Pangea se dividió en Laurasia y Gondwana. Hace cerca de 90 M.A., Afroindia se separó del resto de Gondwana; India se separó de África hace 60 M.A., cuando empezó su larga `peregrinación' hacia el noreste, hasta chocar contra la placa de Laurasia. Lo que quedó de Gondwana se separó posteriormente en dos porciones, una que originó Nueva Zelandia y otra que se separó en Antártida, Australia y Sudamérica, tal como se muestra en el diagrama de la Figura 45.

Figura 43. Historia de la fragmentación de Pangea, según Dietz y Holden (1970). A: hace 200 millones de años. B: hace 180 millones de años. C: hace 135 millones de años. D: hace 65 millones de años. E: configuración actual.

Figura 44. A: Christopher Scotese mueve las `placas litosféricas'. B: aspecto de Pangea hace aproximadamente 200 millones de años. C: apertura del Atlántico Sur (90 millones de años). D: apertura del Atlántico Norte (165 millones de años) (Weiner, 1988).

Figura 45. Diagrama que representa la secuencia de fragmentaciones de Pangea (Rosen, 1978).

ANEXO I

Figura 46. Deriva continental desde el Cámbrico al Terciario, que ilustra la formación y el rompimiento de Pangea tomado de Windley (1978).

CAPÍTULO 12

TECTÓNICA, DERIVA Y BIOLOGÍA

La revolución moderna de la tectónica global ha contribuido, y mucho, al cambio de la visión de los biólogos respecto a la evolución y distribución geográfica de los organismos. Vimos hasta ahora que el proceso de tectónica de placas puede unir continentes en un único supercontinente (por ejemplo, Pangea); puede, al revés, fragmentar un supercontinente en diversos bloques continentales menores; puede generar grandes cadenas de montañas por la colisión de placas litosféricas. Las respuestas de la biota y sus organismos a esos procesos son, respectivamente, dispersión y creación de simpatria, esto es superposición de las áreas geográficas de distribución de distintas especies; especiación debido a la fragmentación de las poblaciones antecesoras en poblaciones descendientes que están incapacitadas para intercambiar información genética y a consecuencia de ello divergen, pues mantiene poblaciones aisladas por barreras físicas. Veamos algunos ejemplos de todos esos procesos.

12.1. ALTERACIONES EN LAS CONDICIONES DEL AMBIENTE MARINO

Según Valentine y Moores (1972), el proceso de tectónica afecta directamente a la distribución geográfica de los organismos marinos, a través del surgimiento de barreras, de alteraciones en el patrón de temperatura de las aguas, de modificaciones en las corrientes oceánicas y en la estabilidad vertical de las columnas de agua. Alteraciones en el nivel del mar (transgresiones/regresiones) también son un importante reflejo de los procesos de tectónica de placas, debido a modificaciones en la capacidad volumétrica de las cuencas oceánicas o al desplazamiento de los continentes hacia posiciones más polares. Normalmente, los eventos regresivos están asociados a la coalescencia de continentes, mientras que los eventos transgresivos están ligados a su fragmentación (Windley, 1978). Por ejemplo, durante los episodios de expansión acentuada del piso oceánico, el surgimiento de las dorsales meso-oceánicas, que poseen un volumen considerable, condujo a la formación de máximos topográficos. Como respuesta, las aguas oceánicas fueron desplazadas, causando transgresión en los continentes. Contrariamente, cuando el proceso de expansión cesa, las dorsales entran en subsidencia, aumentando el volumen de las cuencas oceánicas -hay entonces una 'ascensión' de los continentes por la regresión de las aguas. De acuerdo con Valentine y Moores (1970), el volumen actual de las dorsales meso-oceánicas es de aproximadamente $2.5 \times 10^8 \text{ km}^3$, suficiente para afectar el nivel del océano en casi 0.5 km alrededor de todos los continentes. Durante episodios de regresión habría eliminación de hábitats de aguas rasas, aumentando la competencia por espacio y nutrientes, disminuyendo la diversidad de formas y llevando, en algunos casos, a la extinción de muchos organismos marinos. Un patrón opuesto se verifica, ésta claro, en casos de episodios de transgresión. Es curioso señalar que la extinción en masa al final del Pérmico coincide con la coalescencia de los continentes en la Pangea (Figura 47). Por otro lado, la diversificación de las faunas marinas del Mesozoico y Cenozoico parece asociarse bien con la ruptura de ese supercontinente (Figura 47).

12.2. ALTERACIONES EN EL AMBIENTE TERRESTRE

En el ambiente terrestre, la unión de placas tectónicas permite un intercambio entre faunas que antes se hallaban aisladas. Un ejemplo clásico de ese fenómeno se encuentra en la ligación de Sudamérica y Norteamérica, al final del Plioceno, a través del establecimiento del istmo de Panamá, probablemente debido al desplazamiento de la placa de Cocos, en el Pacífico. Según la hipótesis tradicional, los mamíferos sudamericanos se habían mantenido aislados durante casi todo el Terciario, mientras que los de Norteamérica mantenían intercambio con los de Eurasia, a través del estrecho de Bering. Cuando se estableció la comunicación entre Norteamérica y Sudamérica, hubo un gran intercambio de especies, estableciéndose simpatria entre ellas en toda América, con la subsecuente competencia y eliminación de muchas de las formas. Muchas familias e igual órdenes enteros de ambas faunas se extinguieron, de tal manera que el número total de especies disminuyó extraordinariamente. Tales extinciones parecen relacionarse no sólo con la competencia, sino también con grandes cambios físicos que han ocurrido en el ambiente.

12.3. ISLAS DEJADAS ATRÁS: EL CASO ESPECTACULAR DE LA LARGA JORNADA DE LAS TORTUGAS-VERDES (*Chelonia mydas*)

Un caso espectacular de como la moderna teoría de tectónica de placas puede iluminar ciertos aspectos de la biología se refiere a la migración de ciertas tortugas marinas.

Normalmente, las tortugas continentales (lacustres o terrestres) ponen sus huevos en nidos situados en las áreas donde viven. Contrariamente, las áreas de alimentación y nidificación de las tortugas marinas se encuentran muy distantes de su domicilio habitual. Dicen Pough *et al.* (1993) que: "... la capacidad que tienen las tortugas de navegar por miles de kilómetros de océano y encontrar su camino hasta playas de nidificación, que pueden consistir en poco más que estrechas ensenadas de una pequeña isla, es un fenómeno extraordinario".

Figura 47. Correlación entre los índices de diversidad de la fauna con los patrones de coalescencia y fragmentación continental, durante el Fanerozoico (Valentine y Moores, 1970).

El ejemplo más notable de ese fenómeno es brindado por las tortugas verdes (*Chelonia mydas*), que nidifican en la isla de Ascensión. Esta isla es minúscula (cerca de 90 km²), perdida en medio del Atlántico, a 2,200 km al este de la costa de Brasil, próxima del ecuador (Figura 48). La población de tortugas de Ascensión se alimenta en la costa de Brasil, pero los mecanismos de orientación que utilizan para encontrar las áreas de nidificación, en gran parte son desconocidos; esto ocurre en los meses de diciembre a marzo, cruzando fuertes corrientes ecuatoriales, evitando los promontorios y escarpas rocosas que protegen la costa de la pequeña isla.

Una vez que, en la costa de Brasil, existen centenares de playas, ¿por qué esos

animales eligen las playas arenosas de isla de Ascención para nidificar? ¿Cómo pueden 'saber' que existe esa islita, situada a medio Atlántico de distancia? El hecho de que hayan elegido Ascención como lugar de nidificación es intrigante (Pough *et al.*, 1993) y ha sido, por más de 30 años, el objeto de investigación del geólogo Archie Carr, de la Universidad de Florida. Según Carr y Coleman (1974), las tortugas verdes de la isla de Ascención heredaron un comportamiento que ha evolucionado desde hace casi 70 millones de años, cuando el Atlántico Sur se originó, luego de la separación de las placas de Sudamérica y África. Posibles antecesores mesozoicos de la actual tortuga verde se encuentran en depósitos sedimentarios de Brasil. "Los continentes se han separado a una tasa de 2 cm por año y la cresta oceánica central, localizada entre ellos, ha generado una sucesión de islas volcánicas. Ascención, que tiene alrededor de 7 millones de años de edad, sólo es la más reciente de esas islas; una montaña marina, ubicada cerca de 15 km hacia el oeste de la isla de Ascención, que ahora se encuentra sumergida a una profundidad de 1,500 m, probablemente representa un remanente de la isla anterior. De acuerdo con la teoría de Carr, las tortugas-verdes habían empezado a nidificar en las primeras islas volcánicas desde 70 millones de años atrás, cuando ese comportamiento exigía una jornada de apenas unos 300 km a través del mar. A medida que la separación proseguía, (entre Sudamérica y África) las islas viejas se erosionaron y sumergieron en el mar, y nuevas islas se generaron a partir de la cresta oceánica. (...) Obviamente, cada isla nueva ha estado más distante de la costa brasileña que las islas anteriores, porque el Atlántico Sur se ha hecho más ancho; hoy día, las tortugas emprenden una jornada de más de 2,000 km, desde sus regiones de alimentación hasta las playas de nidificación" (Pough *et al.*, 1993). Si la hipótesis de Carr es correcta, el proceso de migración de esos animales es la confirmación viva de la expansión del piso oceánico (Eicher y Mc. Alester, 1980).

Figura 48. Movimientos migratorios de las tortugas-verdes marinas (*Chelonia mydas*) en el Caribe y en el Atlántico Sur. La población que nidifica en las playas del Caribe es atraída a regiones de alimentación del Caribe y del Golfo de México. Las tortugas que nidifican en la Isla de Ascención se alimentan a lo largo de la costa norte de Sudamérica. (Según Pough *et al.*, 1993)

12.4. LA BIOGEOGRAFÍA POR VICARIANZA

El postulado fundamental de la biogeografía por vicarianza es que tierra y vida evolucionan juntas. Veamos como eso se procesa teóricamente, examinando la Figura 49.

Supongamos que, en un horizonte de tiempo T_1 , existiera una cierta especie de organismos bisexuados, de fecundación cruzada, que nombraremos G, ocupando un cierto supercontinente S_{11} . Supongamos enseguida que ese supercontinente S_{11} se dividió, generando los continentes S_{10} y S_1 . La población de la especie G se divide simultáneamente en dos poblaciones descendientes, A (ocupando el continente S_1) y H (ocupando el continente S_{10}). Como A y H quedan aisladas por el surgimiento de una barrera física, que no les permite intercambiar información genética, cualquier mutación

que ocurra posteriormente en A (y que no sea eliminada por la selección natural) no podrá pasar para H y vice-versa. Con el tiempo, por acumulación de mutaciones, las dos especies A y H se diferenciarán morfológicamente. El continente S_1 , supongamos nunca más volvió a dividirse, llegando hasta el presente (horizonte de tiempo T_6); la especie A, en consecuencia, continúa como una sola entidad, pero, es claro que pueden continuar ocurriendo mutaciones y, así acentuarse la diferenciación morfológica. A su vez, la especie H, en un tiempo posterior T_2 , se dividió, junto con la partición del continente S_{10} en dos otros continentes, S_8 y S_9 ; H genera dos poblaciones descendientes, J (ocupando el continente S_8) e I (ocupando el continente S_9); con el tiempo, también pueden adquirir diferencias morfológicas, que las distingan una de otra. El proceso puede continuar indefinidamente -toda vez que se divida un continente, la población de organismos que lo ocupa se divide con él y se diferencia. Así, J, en el horizonte de tiempo T_4 , respondió a la partición de S_8 en dos continentes S_7 y S_4 , por especiación, se generaron las especies K y D. La especie I, en el horizonte de tiempo T_3 , se dividió junto con la partición del continente S_9 en los continentes S_3 y S_2 , resultando las especies descendientes C y B. C y B llegaron hasta el presente sin subdividirse, ya que sus respectivas áreas, S_3 y S_2 , permanecieron íntegras. En el horizonte de tiempo T_5 , finalmente, el continente S_7 , ocupado por la especie K, se dividió en otros dos, S_6 y S_5 ; K especió, originando las especies F y E.

La figura 50 representa la distribución de las especies A, B, C, D, E y F en el presente. Es obvio que, cuando miramos esa figura, sólo vemos el patrón de distribución geográfica actual, pero es el resultado final de un largo proceso evolutivo. ¿Cómo, a partir de ese resultado final, podemos recuperar la historia de la evolución de ese grupo y compararlo con la historia de la tierra?

Figura 49. Esquema teórico de la coevolución de la tierra y de la vida.

Figura 50. Distribución geográfica de las especies A, B, C, D, E y F.

Para eso, necesitamos de algunos otros conceptos y métodos.

Estudiemos inicialmente como se establece la genealogía de un grupo, o sea, las relaciones de parentesco entre especies. Examinemos entonces las Figuras 51 y 52. Supongamos una población P que, desde ha cierto tiempo (T), existe en un área S (Figura 51A); supongamos que un determinado carácter de los organismos pertenecientes a P cambie de estado, por mutación, y que pase al patrimonio genético de todos los organismos de P, por ejemplo, que pase de un estado c a un estado c'. Denominamos al estado c, que antecede a c' en el tiempo como estado plesiomórfico; al estado c', que sucede a c en el tiempo como estado apomórfico. Nótese que c' (el estado apomórfico) representa una novedad evolutiva para P; como pertenece sólo a P (y, supongamos, a ninguna otra especie), lo denominamos entonces como una autapomorfía de P. El estado c' caracteriza necesariamente a P, después de que se establece. Podemos representar la misma cosa a través de un diagrama, como en la Figura 52A. Ahí están representados tres caracteres, a, b y c'; c' es una autapomorfía de

P; a y b están en el estado plesiomórfico. Imaginemos ahora que el área S se modifique -puede partirse en dos, o puede surgir una 'novedad evolutiva', como, en el ejemplo de la Figura 51, una cadena de montañas. Sea por partición del área S en otras dos, sea por el surgimiento de cualquier otra barrera física (ocasionada por el magma o por razones meteorológicas), la nueva barrera física surgida hará que la población P se divida en dos poblaciones descendientes P_1 y P_2 . (ninguna de las cuales será más la población antecesora total P). Eso representa un evento de vicarianza. La nueva barrera impedirá el flujo génico entre las poblaciones P_1 y P_2 . c' fue heredado de P tanto por P_1 como por P_2 ; c' ahora se denomina como una sinapomorfía estricta de P_1 y P_2 , pues proviene del antecesor inmediato de P_1 y P_2 . Una sinapomorfía estricta indica que dos (o más) especies son estrictamente monofiléticas, o sea que provienen de un único antecesor común inmediato. La Figura 51B representa la partición de la población P en dos poblaciones descendientes P_1 y P_2 , separadas por el surgimiento de una montaña. La figura 52B muestra diagramáticamente la situación de las ramas y la sinapomorfía c' . Nótese que, desde el punto de vista morfológico, en esta fase, P_1 y P_2 son idénticas; sólo las diferenciamos por ocupar áreas disjuntas (respectivamente S_1 y S_2). Postulemos ahora que, en la población P_1 , un determinado carácter cambie de estado por ejemplo, que a pase al estado a' ; a, repitiendo, es el estado plesiomórfico (anterior en el tiempo) y a' el estado apomórfico; a' representa una autapomorfía para P_1 ; como existe una barrera física interpuesta entre P_1 y P_2 , esa mutación quedará restringida a P_1 , pues no puede pasar, debido a la barrera física hacia P_2 . Imaginemos que una cosa semejante ocurra con P_2 -un determinado carácter pasa del estado b al estado b' ; b' será una autapomorfía de P_2 , y será exclusivo de esa población, por no poder pasar a P_1 , aislada por la barrera (Figura 51C). Tenemos entonces que P_1 y P_2 , después de esos procesos, diferirán una de otra, desde el punto de vista morfológico. Ahora, la Figura 52C ilustra dos especies terminales, P_1 y P_2 , cada cual con su autapomorfía (respectivamente a' y b'), y ambas con la sinapomorfía c' .

Figura 51. Un caso simple de especiación por vicarianza, con subsecuente diferenciación morfológica de las especies resultantes.

Figura 52. Representación diagramática de un caso simple de especiación, con diferenciación morfológica.

A la oposición de por lo menos un par de autapomorfías se da el nombre de heterobotmia ('diferentes peldaños', en griego). La heterobotmia, es obvio, nos permite reconocer dos especies como morfológicamente distintas. Ya hemos visto que una sinapomorfía estricta de dos o más especies nos indica que son estrictamente monofiléticas, o sea, que descienden de un único antecesor inmediato. Si dos (o más) especies presentan heterobotmia y son estrictamente monofiléticas, las llamamos especies-hermanas. En el caso de la Figura 52C, P_1 y P_2 son claramente especies-hermanas. Éstos son, de manera muy general, los fundamentos de la teoría de la Sistemática Filogenética, propuesta por Willi Hennig (1968).

Supongamos ahora que P_1 ocupe, en la actualidad, el área S_1 , y P_2 el área S_2 , como está en la Figura 53B. Estudiando su morfología determinamos que presentan

heterobatmia y que son estrictamente monofiléticas (Figura 52C). Entonces podemos hipotetizar que sus áreas de distribución, hoy disyuntas, en el pasado fueron separadas por alguna barrera física. En consecuencia postulamos que su antecesora, P, ocupó un área que es la unión de S₁ y S₂, o sea, una única área antecesora S (Figura 53A), si es que el proceso de especiación fue por vicarianza (aislamiento geografico). Nótese que P₁ y P₂ reemplazan o substituyen P, así como S₁ y S₂ reemplazan o substituyen S (en el tiempo); por eso la teoría se llama 'vicarianza' -del latín vicarius = substituto.

Hagamos un ejercicio hipotético, con el caso de la Figura 50. Estudiamos las especies A, B, C, D, E y F, y determinamos sus apomorfías (caracteres derivados). Transformamos esas especies en conjuntos de apomorfías:

- A = { a', b', c' };
- B = { a', d', e', f' };
- C = { a', d', e', g' };
- D = { a', d', h', i', j' };
- E = { a', d', h', i', k', l' };
- F = { a', d', h', i', k', m' }.

A través de operaciones con esos conjuntos, podemos ahora recuperar la historia evolutiva de las especies correspondientes.

a' es una sinapomorfía de A, B, C, D, E y F. Era, pues, una autapomorfía del antecesor común hipotético de todas esas especies, o sea:

$$A \cap B \cap C \cap D \cap E \cap F = \{a'\}$$

Postulamos, pues, que, en el pasado, existió un antecesor hipotético, que denominaremos M, que poseía una autapomorfía (a') y todos los otros caracteres estaban en estado plesiomórfico, o sea los estados b, c, d, e, f, g, h, i, j, k, l, m que no son derivados (Figura 54).

Figura 53.

Figura 54. El antecesor hipotético M de las especies actuales A, B, C, D, E y F.

Como M, considerado como el conjunto unitario de a', está propiamente incluido en todas las especies terminales A, B, C, D, E y F, lo eliminamos de todos esos conjuntos, haciendo la diferencia

- A - M,
- B - M,
- C - M,
- D - M,

E - M,
F - M.

Y obtenemos así los nuevos conjuntos:

$A_1 = \{ b', c' \}$
 $B_1 = \{ d', e', f' \};$
 $C_1 = \{ d', e', g' \};$
 $D_1 = \{ d', h', i', j \geq \}$
 $E_1 = \{ d', h', i', k', l' \}$
 $F_1 = \{ d', h', i', k', m', \}$

La siguiente operación es hacer intersecciones de esos conjuntos, tomados dos a dos, para ver como están relacionados. Es obvio que A_1 es disyunto en relación con cualquiera de los otros y que $B_1 \cap C_1 \cap D_1 \cap E_1 \cap F_1 = \{ d' \}$. Gráficamente tenemos (Figura 55):

Figura 55

Interpretamos así el diagrama (Figura 55): el antecesor hipotético M, que poseía la autapomorfía a' , se dividió (especió), originando las especies descendientes A (que llegó hasta el presente) y N (hipotética). A y N son especies-hermanas, pues presentan heterobatmia (dada por las autapomorfías b' y c' de A, y d' de N) y son monofiléticas (estrictamente, en este caso), ya que presentan la sinapomorfía a' (de aquí en adelante, siempre sobreentiéndase que toda autapomorfía de un antecesor resulta en una sinapomorfía para sus descendientes).

Como el antecesor hipotético N, entendido como el conjunto unitario de d' , está propiamente incluido en B_1, C_1, D_1, E_1 y F_1 , lo eliminamos de esos conjuntos:

$$B_1 - N = \{ e', f' \} = B_2;$$

$$C_1 - N = \{ e', g' \} = C_2;$$

$$D_1 - N = \{ h', i', j' \} = D_2;$$

$$E_1 - N = \{ h', i', k', l' \} = E_2;$$

$$F_1 - N = \{ h', i', k', m' \} = F_2.$$

Salta a los ojos que $B_2 \cap C_2 = \{ e' \}$ y que $D_2 \cap E_2 \cap F_2 = \{ h', i' \}$. Llamemos esas intersecciones no-nulas (esto es con elementos), respectivamente como O y P ($O = \{ e' \}$; $P = \{ h', i' \}$). Gráficamente, tenemos (Figura 56):

Figura 56

Obtuvimos las especies hermanas (hipotéticas) O y P. Nótese que A es también especie-hermana de O y P (pues presenta heterobatmia con cualquiera de las otras dos) y es monofilética (pero no estrictamente) con O y P, pues las tres presentan la sinapomorfía a'.

Enseguida, eliminamos O de B₂ y C₂. Obtenemos así que B₂ y C₂ presentan heterobatmia -son especies-hermanas.

Eliminamos P de D₂, E₂, F₂. Vemos que D₂ es disyunta de E₂ y F₂. Estas dos últimas tienen intersección no-nula ($Q = \{k\}$) y presentan heterobatmia. Resulta entonces el diagrama de la Figura 56, y terminamos nuestro análisis filogenético. Tenemos la historia evolutiva de nuestro grupo:

Figura 56

Es la única historia verdadera, a la luz de los datos (conjuntos de apomorfías). Pero hay otras historias posibles. ¿Cuál es la probabilidad de que esa reconstrucción de la historia evolutiva de esos taxones sea verdadera? Consideremos lo siguiente: para dos especies terminales, tenemos una sola posibilidad (Figura 57):

Figura 57

Es equivalente poner A, B como B, A. En ambos casos tenemos que A y B son especies-hermanas (estrictamente).

Pero en el caso de tres especies terminales, tenemos tres posibilidades de representar su historia evolutiva, si el cladograma incluye secuencias dicotómicas (Figura 58):

Figura 58

Las tres historias son distintas, pues postulamos diferentes antecesores, según se consideren B y C, A y C o A y B como especies-hermanas estrictas (respectivamente X, Y y Z).

Si adicionamos una cuarta especie terminal D, y mantenemos secuencias dicotómicas, obtenemos quince posibilidades de hacer cladogramas (representación gráfica de las relaciones entre las `ramas' (clados). Así para la configuración A(B, C) arriba podemos poner una cuarta especie D en cinco posiciones distintas:

Figura 59

Como para cada una de las configuraciones de la Figura 58 que son tres, la adición de una cuarta especie genera cinco configuraciones, obtenemos así $3 \times 5 = 15$ configuraciones posibles para cladogramas de cuatro especies terminales, con secuencias dicotómicas.

El número de cladogramas posibles aumenta de manera extraordinaria a medida que se añaden especies terminales. La figura 60 nos da el número de cladogramas posibles para n especies terminales. (n varía de 2 a 22), los cladogramas siempre están representados por secuencias dicotómicas.

No. de especies terminales	No. de cladogramas dicotómicos posibles.
2	1
3	3
4	15
5	105
6	945
7	10.395
8	135.135
9	2.027.025
10	34.459.425
11	654.729.075
12	13.749.310.575
13	316.234.143.225
14	7.905.853.580.625
15	213.458.046.676.875
16	6.190.283.353.629.375
17	191.898.783.962.510.625
18	6.332.659.870.762.850.625
19	221.643.095.476.699.771.875
20	8.200.794.532.637.891.559.375
21	319.830.986.772.877.770.815.625

Figura 60. Número de cladogramas dicotómicos posibles para n especies terminales.

Por lo tanto, la probabilidad de que nuestro cladograma de la Figura 56 sea verdadero, es de $1/945$.

Ahora podemos reconstituir la historia biogeográfica de nuestro grupo. Hacemos esto reemplazando los nombres de las especies terminales del cladograma por sus áreas de distribución. Reconsideremos, pues, el mapa representado en la Figura 50. Substituyendo los nombres de las especies terminales por sus áreas de distribución, así obtenemos el cladograma de áreas de la Figura 61:

Figura 61. Cladograma de áreas

Hipotetizamos, ahora, que la historia del grupo se debió a vicarianza. Como áreas hoy disyuntas, ocupadas por especies-hermanas (en el sentido estricto), constituían sólo un área antecesora, ocupada por el antecesor único inmediato de las especies que han derivado a partir de ese antecesor; procedemos de la siguiente manera: unimos las áreas ocupadas por dos especies-hermanas en sólo un área, que atribuimos al antecesor inmediato de esas especies-hermanas, y bajo ese procedimiento, se llega hasta el área ocupada por el antecesor de todo el grupo monofilético. Para nuestro grupo de la Figura 50, tendríamos la siguiente historia, 'volviendo al pasado' (Figura 62):

Figura 62

Aquí termina el trabajo del biólogo. Pero quedan cuando menos dos problemas por resolver :

1. ¿Cómo podemos demostrar que la historia fue realmente ésa, y debida a vicarianza?. El patrón actualmente formado por las especies A, B, C, D, E y F puede deberse al puro azar.

2. Si la historia es debida a vicarianza, ¿cuáles fueron los cambios ocurridos en la Tierra que han causado los eventos de especiación biológica, y cuáles sus fechas?

Es tarea del biólogo responder a la primera pregunta. El geólogo responde a la segunda. Veamos como.

Ilustremos con otro ejemplo, semi-hipotético. Consideremos las aves (Ratitae) mostradas en la Figura 63. Supongamos, para facilitar nuestra tarea, que sólo existen estas especies terminales:

E: el ñandu, en Sudamérica;

F: el avestruz, en África;

B: el Aepyornis (extinto) en Madagascar;

A: el Dinornis (extinto) en Nueva Zelandia;

D: el casuar en Nueva Guinea;

C: el emú en Australia y Tasmania.

Lo primero que debemos hacer es la filogenia del grupo, como hemos visto antes. Supongamos que la filogenia resultó como en el diagrama de la Figura 64:

Figura 64

Figura 63. Diferentes especies de Ratitae

Lo segundo, es transformar el cladograma de especies en un cladograma de áreas. En nuestro ejemplo, obtenemos el diagrama de la Figura 65:

Figura 65

Hipotetizamos entonces que Y, el antecesor inmediato de A y E, habitaba un área única, formada por la unión de los bloques actuales llamados Sudamérica y Nueva Zelandia. Que X, el antecesor inmediato de D y C, habitaba un área formada por la unión de Australia y Tasmania y Nueva Guinea. Que W, el antecesor inmediato de X e Y habitaba un supercontinente formado por la unión de los actuales bloques de Nueva Guinea, Australia, Tasmania, Nueva Zelandia y Sudamérica. Y finalmente que U, el antecesor inmediato de V y W habitaba un supercontinente formado por la unión de África y Madagascar (en dónde vivía V, el antecesor inmediato de F y B) con el continente en dónde vivía W.

¿Cómo poner a prueba esta hipótesis?

Acordémos que, en un mismo lugar de la tierra, hay numerosísimos grupos de animales y de vegetales que están en simpatria. Los grandes eventos de vicarianza deben haber afectado, de igual manera, a muchos de esos grupos. Entonces podemos someter a prueba, nuestra hipótesis buscando otros grupos monofiléticos que ocupen las mismas áreas actuales que las especies de nuestro grupo y que tengan la misma historia evolutiva. Pueden ocurrir varias cosas en este sentido:

A. Nuestro grupo constituye un patrón único de distribución geográfica; mapeando otros grupos distintos, sus respectivas especies nunca estarán en simpatria con las

primeras. En este caso, abandonamos la hipótesis de vicarianza, y adoptamos el azar (dispersión) para explicar el patrón de distribución de nuestro grupo.

B. Supongamos que existen otros grupos monofiléticos que mapeados, muestran que existe simpatría con las especies del grupo que queremos probar. Por ejemplo, tomamos, para poner a prueba nuestro grupo A, B, C, D, E, F, otros dos grupos: M, N, O, P, Q, R y U, V, W, X, Y, Z. Mapeamos cada uno de ellos separadamente y sobreponemos los tres mapas, constatando que hay simpatría entre las especies. Obtenemos así un patrón generalizado (Figura 66):

Figura 66

Podemos continuar nuestro análisis, haciendo la filogenia de los tres grupos. Pueden resultar dos cosas distintas:

a. Los tres cladogramas tienen el mismo dibujo (como, por ejemplo, en la Figura 67):

Figura 67

b. Los tres cladogramas tienen diferentes dibujos (como, por ejemplo, en la Figura 68):

Figura 68

En el caso (a) proseguimos con nuestro análisis (ver C, en el párrafo siguiente). En el caso (b) queda claro que los tres grupos monofiléticos tienen distintas historias evolutivas, y, obviamente, distintas historias biogeográficas. El hecho de que sus especies estén en simpatría se debe, por lo tanto, al azar, y no a vicarianza.

C. En el caso en que todos los cladogramas de los grupos que estén involucrados en un patrón generalizado de distribución sean idénticos en su forma, continuamos el análisis transformando los cladogramas de especies en cladogramas de áreas. Pueden resultar dos cosas:

a. Los cladogramas resultan idénticos (por ejemplo, veáse la Figura 69; comparar con la Figura 66):

Figura 69

En el caso (b), está claro, los tres grupos tienen historias biogeográficas totalmente distintas. El patrón generalizado que forman (Figura 68) fue debido al azar.

En el caso (a), finalmente, tenemos una probabilidad de que el patrón formado por los tres grupos sea debido a vicarianza. Decimos probabilidad porque nunca podemos descartar el azar (la dispersión). Podemos calcular, por otro lado, cual es la probabilidad de que estos cladogramas de especies transformados en cladogramas de áreas resulten idénticos por azar. Utilicemos la fórmula

$$\frac{1}{X^{n-1}}$$

1/x es la probabilidad que tiene cada cladograma de ser verdadero (consúltese la Figura 60); n es el número de cladogramas de especies transformados en cladogramas de áreas que resultaron idénticos. En nuestro caso hipotético, pues, cada cladograma tiene la probabilidad de 1/945. Como estamos utilizando 3 cladogramas, la probabilidad de que hayan resultado idénticos los cladogramas de área única y exclusivamente debido al azar es de :

$$\frac{1}{945^2}$$

Podemos aumentar nuestra probabilidad aumentando el número de cladogramas (si transformamos en cladogramas de áreas resultan idénticos). Si utilizamos, por ejemplo, 10 cladogramas, la probabilidad de que resulten idénticos debido al azar (y no por vicarianza, por lo tanto), se elevará a

$$\frac{1}{945^9}$$

Cuanto más especies terminales haya en nuestros cladogramas, mayores las probabilidades de que su concordancia, una vez transformados en cladogramas de área, sea debida a vicarianza. Si trabajamos con tres cladogramas de 22 especies terminales que, transformados en cladogramas de áreas, resultan idénticos, la probabilidad de que el patrón generalizado no sea debido a vicarianza, y sí al azar (o sea, a la dispersión), es de exactamente

$$\frac{1}{13.113.070.457.587.988.603.440.625^2}$$

La debilidad de la hipótesis filogenética se transforma ahora en una fuerza extraordinaria de la hipótesis de vicarianza.

Llega entonces el momento en que el biólogo tiene que pedir a su colega geólogo

que le prepare un cladograma geológico del área con la cual trabajó. Si el geólogo puede hacer ese cladograma, pueden suceder tres cosas:

1. El cladograma del geólogo es más completo que el cladograma del biólogo. Supongamos que, para nuestro caso de las aves (Figura 64 a 66), hayamos obtenido muchos más cladogramas que, reducidos a cladogramas de áreas, resulten como el cladograma de la Figura 66; y que el geólogo nos da un cladograma tal como el de la Figura 45. El cladograma geológico es más completo que el cladograma obtenido por los biólogos; pero este último se `acopla' como un subconjunto propio del primero. Entonces ahora podemos interpretar la historia conjunta de la tierra y de la vida y completar la historia de esta última. Nótese que nuestro grupo de aves tenía su antecesor en Gondwana; por lo tanto, podemos decir que es necesario que haya habido una especie-hermana (estricta) en Laurasia. El ancestro de ambos grupos estaba en Pangea. Podemos hipotetizar entonces que nuestro grupo tiene por lo menos 180 millones de años; que por esa época, al dividirse Pangea en Laurasia y Gondwana, la especie antecesora de los Ratitae especió, dando una especie en Laurasia y otra en Gondwana; la primera aún no ha sido encontrada como fósil. El antecesor que ocupaba Gondwana también especió, cuando ese supercontinente se dividió en Afroindia y el resto hace unos 80 millones de años. Después, Madagascar se separó de África (ese hecho no está representado en el diagrama de la Figura 45), y la especie que ocupaba todo ese continente se separó, originando (en nuestro caso semi-hipotético), el avestruz de África y el Aepyornis de Madagascar, que son (en nuestro ejemplo) especies terminales (Aepyornis hoy es extinto). Pero vemos en el diagrama de la Figura 45 que India estaba unida a África en ese tiempo -debemos esperar encontrar también en India un representante (fósil) de ese grupo de aves. El resto de Gondwana era entonces ocupado (80 millones de años antes del presente) sólo por una especie, que se fragmentó posteriormente, con la división de ese supercontinente, generando una especie en Australia (que hipotetizamos ser el actual emú, y una especie-hermana que ocupaba, hace 70 millones de años, el bloque constituido por Nueva Zelanda, Antártida Occidental y Sudamérica. Con la partición de ese bloque en dos, la especie se separó, formando el casuario de Nueva Zelanda y su especie-hermana que debería estar en Antártida Occidental y Sudamérica. Finalmente, esta especie dió origen al ñandu en Sudamérica y su especie-hermana (desconocida) en Antártida Occidental (si no estaba congelada por ese tiempo). Esa última especiación ocurrió hace 40 millones de años antes del presente. Claro que todo esto es hipotético, pero necesario a la luz de la teoría de la vicarianza. Nótese que, gracias al cladograma geológico, podemos `completar' la historia de lo vivo. Por otro lado, nótese también que podemos `predecir' la existencia de especies fósiles (con todos sus caracteres apomórficos) antecesoras en todas las uniones de bloques continentales pasados. Gracias a la teoría de la vicarianza tenemos ahora, con muchos de sus detalles, la historia de la coevolución de la tierra y de la vida, las fechas de los eventos de especiación (de la tierra y de la vida), cuales fueron las barreras físicas que causaron los eventos; sabemos cuantas especies antecesoras han existido, con todos sus caracteres, donde vivían y durante cual período geológico. Y podemos igualmente saber el número mínimo de especies terminales que, o se extinguieron y todavía no fueron encontradas como fósiles, o que aún viven pero no han sido recolectadas u observadas.

2. El cladograma del geólogo es idéntico al cladograma de áreas obtenido por los biólogos. En este caso, sabemos que no hubo extinciones en los grupos de organismos y podemos poner fechas en todos los eventos de especiación y saber cuales han sido las barreras causantes de especiación.

3. El cladograma de áreas obtenido por los biólogos tiene una altísima probabilidad de ser verdadero (superposición de muchos cladogramas de áreas idénticos; pero el cladograma del geólogo está en total desacuerdo con el de los biólogos. En este caso, el geólogo es quien está equivocado y tiene que rehacer su cladograma, pues, estadísticamente, si distintos grupos, con distintas ecologías y biología, tuvieron la misma historia biogeográfica (tal como lo revela el cladograma de áreas), la probabilidad que esa identidad sea debida al azar (dispersión) es astronómicamente baja. Es el geólogo quien tiene que reexaminar sus datos -él trabaja con un solo sistema (la Tierra). Los biólogos podemos trabajar con muchísimos sistemas que están en simpatria.

Para terminar, queremos decir que la Vicarianza es la teoría central de la Biología, una nueva ciencia que engloba todas las ramas de la Biología, de morfología a ecología. Una síntesis revolucionaria -la mayor revolución surgida en la milenaria historia de la Biología. Sobresubyece el análisis de las relaciones históricas de sus distintas entidades.

La elegancia suprema de la teoría de la Vicarianza es que la historia de la Tierra se encuentra escrita en los cromosomas de los seres vivos.....

REFERENCIAS

AUBOUIN, J., 1965. Geosynclines, in Developments in Geotectonics 1. Elsevier, New York.

BACON, F., 1620. Instauratio Magna (Novum Organum). Billium, London.

BUFFON, G. L., 1766 La dégénération des animaux. Histoire naturelle XIV. Imprimerie Royale, Paris.

BULLARD, E. C., J. E. EVERETT y A. G. SMITH, 1965 The fit of the continents around the Atlantic. Philos. Trans. r. Soc. London A 258: 41-51.

CAREY, S. W., 1955. Wegener's South America-Africa assembly, fit or misfit? Geol. Mag. 92: 196-200.

CAREY, S. W., 1958 Continental drift. A symposium. Department of Geology, University of Tasmania.

CARR, A. y P. J. COLEMAN, 1974. Seafloor spreading and the odyssey of the green turtle. Nature, London 249: 128-130

CLARKE Jr., S.P., 1973. Estrutura de Terra. Edgard Blücher y Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.

COOPER, M. R. y B. KENSLEY, 1984. Endemic South American Permian bivalve molluscs from the Ecca of South Africa. J. Paleont. 58 (6): 1360-1363.

COX, A., G. B. DALRYMPLE y R. R. DOELL, 1964. Reveals of the Earth's magnetic field. Science 144 (3626): 1537-1543.

DEWEY, J. F., 1972. Plate tectonics. Scientific American 226: 56-65.

DEWEY, J. F., 1976. Tectónica de placas, pp. 180-193, in ESCORZA y URBANELL, q.v.

DIDEROT, D., 1772. Supplément au voyage de Bougainville. Pensées philosophiques. Lettre sur les aveugles. Flammarion, Paris.

DIETZ, R. S., 1961. Continent and ocean basin evolution by spreading of the sea floor. Nature, London 190: 854-857.

DIETZ, R. S. y J. C. Holden, 1970. Reconstruction of Pangaea: Breakup and dispersion of continents. J. geophys. Res. 75

(26): 4939-4956.

DU DOIT, A. L., 1937. Our wandering continents. Oliver & Boyd, Edinburgh.

EICHER, D. L., 1968. Tempo geológico. Edgard Blücher y Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.

EICHER, D. L. & A. L. MCALESTER, 1980. History of the Earth. Prentice-Hall Englewood Cliffs, New York.

ESCORZA, C. M. y A. G. URBANELL, eds. 1976. Deriva continental y tectónica de placas. Selecciones de "Scientific American" (2a. ed.) Madrid.

ESPINOSA O. y J. LLORENTE-BOUSQUETS, 1993. Fundamentos de biogeografías filogenéticas. Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

FISHER, O., 1882. Physics of the Earth's crust. Murray, London.

GOULD, R. E. y T. DELEVORYAS, 1977. The biology of Glossopteris: Evidence from petrified seed-bearing and pollen-bearing organs. Alcheringa 1: 387-399.

HEATHER, D. C., 1922. Plate tectonics. Hodder & Stoughton, London.

HEIRTZLER, J. R., G. O. DICKSON, E. J. HERRON, W. C. PITMAN & X. LE PICHON, 1968. Marine magnetic anomalies, geomagnetic field reversals, and motions of the oceans floor and continents. J. geophys. Res. 73(2): 2119-2136.

HESS, H. H., 1962. History of ocean basins, pp. 599-620, in ENGEL, A. E. J., H. L. JAMES y B. F. LEONARD, eds., Petrologic studies: A volume in honor of A. F. Buddington. Geological Society of America, Colorado.

HOLMES, A., 1931. Radioactivity and earth movements. Trans. geol. Soc. Glasgow 18: 559-606.

HOLMES, A., 1944. Principles of physical geology. Nelson, London.

HUMBOLDT, A. VON, 1801. Esquisse d'un tableau géologique de l'Amérique méridionale. J. Phys. Chem. Hist. nat. Arts, Paris 53: 130-160.

HURLEY, P. M., 1976. La confirmación de la deriva continental, pp. 180-193, in ESCORZA y URBANELL, q.v.

ISACKS, B., J. OLIVER & L.R. SYKES, 1968. Seismology and the new global tectonics. J. geophys. Res. 73 (78): 5855-5899.

JEFFREYS, H., 1924. The Earth, its origin, history and physical constitution. Cambridge University Press, Cambridge.

KEAREY, P. y F. J. VINE, 1990. Global tectonics, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

LE PICHON, X., 1968. Sea-floor spreading and continental drift. J. geophys. Res. 73 (12): 3611-3697.

LOCZY, L. DE y E. A. LADEIRA, 1981. Geologia estrutural e introdução à geotectônica. Edgard Blücher, São Paulo.

MC KENZIE, D. P. y R. L. PARKER, 1967. The North Pacific: An example of tectonic on a sphere. Nature, London 216: 1276--1280.

MORGAN, W. J., 1968. Rises, trenches, great faults and crustal blocks. J. geophys. Res. 73 (6): 1959-1982.

NELSON, G. & N. PLATNICK, 1984. Biogeography. Carolina Biology Readers Series (J. J. Head, ed.). Carolina Biological Supply Co., Burlington, North Carolina.

NUR, A. y Z. BEN-AVRAHAM, 1977. Lost Pacifica continent. Nature London 280: 41-43.

NUR, A. y Z. BEN-AVRAHAM, 1981. Lost Pacifica continent. A mobilitic speculation, pp. 341-366, in NELSON, G. & D.E. ROSEN, eds., Vicariance biogeography: A critique. Columbia University Press, New York.

OELOFSEN, B. W., 1987. The biostratigraphy and fossils of the Whitehill and Irati Shale Formation of the Karoo and Paraná basins, pp. 131-138, in MC KENZIE, G. D., ed., Gondwana Six: Stratigraphy, sedimentology and paleontology. Columbus, Ohio.

OELOFSEN, B. W. y D. C. ARAÚJO, 1983. Paleoeological implications of the distribution of mesosaurid reptiles in the Permian Irati Sea (Paraná Basin), South America. Revta bras. Geociências 13 (1): 1-6.

OELOFSEN, B. W. y D. C. ARAÚJO, 1987. Mesosaurus tenuidens and Stereosternum tumidum from the Permian Gondwana of both Southern Africa and South America. S. Afr. J. Sci. 83(6): 370-372.

POUGH, F. H., J. B. HEISTER y W.N. McFARLAND, 1993. A vida dos vertebrados. Atheneu Editora, São Paulo.

ROSEN, D. E., 1968. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. Syst. Zool. 27(2): 159-188.

RUNCORN, S. K., 1967. Mantles of the Earth and terrestrial planets. Wiley-Interscience, New York.

SCOTESE, C. R., R. K. BAMBACH, C. BARTON, R. VAN DER LOO y A. M. ZIEGLER, 1979. Paleozoic base maps. J. Geol. 87 (3): 217-277.

SNIDER-PELLEGRINI, A., La création et ses mystères dévoilés. Franck & Dentu, Paris.

SUESS, E., 1904-1909. The face of the Earth. Clarendon Press, Oxford.

SYKES, L.R., 1967. Mechanism of earthquakes and nature of faulting in the mid-ocean ridges. J. geophys. Res. 72(8): 2131-2153.

TAKEUCHI, H., S. UYEDA y H. KANAMORI, 1974. A terra, um planeta em debate: Introdução à geofísica pela análise da deriva continental. EDART-EDUSP, São Paulo.

VALENTINE, J. W. y E. M. MOORES, 1970. Plate tectonic regulation of faunal diversity and sea level: A model. Nature, London 228: 657-659.

VALENTINE, J. W. y E. M. MOORES, 1972. Global tectonics and the fossil record. J. Geol. 80: 167-184.

VINE, F. J. y D. H. MATTEWS, 1963. Magnetic anomalies over oceanic ridges. Nature, London 199: 947-949.

WEGENER, A., 1912a. Die Entstehung der Kontinente. Petermann's geogr. Mitt. 58: 185-195, 253-256, 305-309.

WEGENER, A., 1912b. Die Entstehung der Kontinente. Geol. Rundschau 3: 276-292.

WEGENER, A., 1915. Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. Vieweg, Braunschweig.

WEGENER, A., 1966. The origin of continents and oceans. Dover, New York.

WEINER, J., 1988. Planeta Terra. Martins Fontes, São Paulo.

WILSON, J. T., 1965. A new class of faults and their bearing on continental drift. Nature, London 207: 343-347.

WINDLEY, B. F., 1978. The evolving continents. John Wiley & Sons, New York.