

geología

paleontología, paleoecología y ecología marina

por

Frances Charlton de Rivero

INTRODUCCION

Una rama de las ciencias geológicas y biológicas, que no puede ser ignorada por ningún adepto moderno de la paleontología, es la Paleoecología, que ha sido definida (Cloud, 1959) como la ciencia "que aspira a lograr una visión de las relaciones entre los organismos del pasado y los medios ambientes habitados por ellos". La utilización de los fósiles para determinar la antigüedad relativa de los estratos es, por supuesto, tan antigua como la geología misma. La paleogeografía, en el sentido algo simplista de determinar las relaciones de los mares y las tierras en las edades geológicas pasadas, también ha recibido mucha atención en el pasado; en este siglo casi se ha identificado, podemos decir, con el nombre del norteamericano Carlos Schuchert. Pero la idea de una reconstrucción realmente fiel y detallada del medio ambiente habitado por los organismos representados por un conjunto cualquiera de fósiles, y de ahí, de una verdadera biogeografía del

pasado, en tres dimensiones y con el máximo posible de detalle, es algo que se ha impuesto muy modernamente y que muchos geólogos todavía no conciben en toda su potencialidad. El motivo de tal desidia es, quizás, la renuencia muy natural que puede sentir un profesional para emprender el estudio de otra rama de las ciencias cuya aplicación a su propio campo de actividad él concibe como limitada o nula. Cuando se le representa al paleontólogo que para poder interpretar la paleoecología es necesario, en primer término, familiarizarse con los conceptos básicos de la **Ecología** moderna, su primera reacción podría ser: "¿Yo? ¿Por qué?" "Tales reconstrucciones geográficas pueden ser muy interesantes desde el punto de vista de la ciencia pura, pero no veo la aplicación inmediata".

No obstante, es difícil hojear una revista geológica hoy en día, sin hallar al menos un artículo que alude a las relaciones entre las diferentes

facies de las rocas sedimentarias, y la geología aplicada. La ubicación de las líneas de playa antiguas, o la interpretación del complejo de un arrecife madrepórico y los sedimentos que lo rodean, se revelan como temas de actualidad palpitante. Inclusive, la terminología biológica invade la geología; un simposio importante sobre la geología del petróleo se tituló "**Habitat of Oil**". Además, se hace cada vez más patente que la misma paleontología estratigráfica, la utilización de los fósiles para determinar las secuencias geológicas y las correlaciones entre una región y otra, no puede realizarse satisfactoriamente sin la ayuda de la paleoecología. La presencia o ausencia de cierto fósil o grupo de fósiles, es cierto que depende en gran parte de la edad geológica, pero también en parte del medio ambiente en que se depositaron los estratos, y de las potencialidades de diferentes especies por vivir bajo tales condiciones.

El distinguido geólogo y paleontólogo norteamericano T. W. Vaughan, promovió en 1940 el establecimiento de una comisión permanente de Ecología Marina, en la división de Geología del Consejo Nacional de Investigación Científica (National Research Council) de los Estados Unidos. De las actividades de esta comisión resultó eventualmente la preparación y publicación de un monumental tratado en dos tomos, que versa sobre la ecología marina, especialmente en su relación con la paleoecología, más una serie de trabajos detallados sobre temas paleoecológicos. Este tratado apareció como la Memoria 67 de la "Geological Society of America" en 1957. El doctor J. W. Hedgpeth, del Instituto Oceanográfico de la Universidad de California, sirvió como el editor general del primer tomo, el de Ecología, en cuya preparación colaboraron más

de veinte especialistas de varios países; el doctor H. S. Ladd, del Servicio Geológico de los Estados Unidos, fue el editor del segundo tomo, de Paleoecología. En 1959, apareció un artículo muy interesante sobre el tema de la Paleoecología como ciencia, por el doctor P. E. Cloud, jr., del U. S. G. S., que fue reseñada por Rivero en **Acta Científica Venezolana** (vol. 11, Nº 1, 1960).

Aunque la Memoria 67 de la G.S.A. constituye por sí sola una verdadera biblioteca de la Ecología y la Paleoecología, hay que reconocer que todos los artículos han sido redactados por especialistas para especialistas, y que el neófito, especialmente si no domina perfectamente el idioma inglés, puede tener considerable dificultad en sacar y asimilar algunos conceptos generales. Hace falta, en breve, alguna introducción al tema de la Ecología marina. Afortunadamente, en 1958 se publicó una traducción al español, por el doctor Miguel Fusté, de un texto notable del doctor George L. Clarke, de la Universidad de Harvard y del Instituto Oceanográfico de Woods Hole, titulado **Elementos de Ecología**. Este tratado de Clarke es excepcionalmente valioso en que, a diferencia de muchos textos que se titulan de ecología, no se restringe a la ecología de los vegetales o de los animales terrestres, sino que considera también la ecología marina. El estudio de este admirable trabajo, se recomienda encarecidamente a todos los adeptos de la paleontología.

En 1958 apareció también un libro de texto con el sugestivo título de **Marine Ecology**, por el doctor H. B. Moore, profesor de Ecología Marina en la Universidad de Miami, director asistente del Laboratorio marino de la misma e investigador asociado al Instituto Oceanográfico de Woods Hole, Massachusetts, uno de

los más afamados del mundo. Habíamos aspirado a que este texto nos solucionara los problemas de una presentación elemental de la materia, pero con todos sus méritos indudables, el libro de Moore no es, sinceramente, una **introducción** a la ecología marina. El autor ha incluido un volumen impresionante de datos reunidos de investigaciones detalladas sobre temas ecológicos, los que en su totalidad demuestran que la ecología no es simplemente la "historia natural" sino una ciencia **cuantitativa**; pero, por otra parte, en materia de conceptos generales interesantes al paleontólogo, este libro es menos atrayente que el **Treatise** (como llamaremos para mayor brevedad a la Memoria 67 o **Treatise on Marine Ecology and Paleocology**).

El interesante tratado de P. H. Kuenen (1950) sobre la "Geología Marina" contiene muchos datos y conceptos interesantes que hemos utilizado en la preparación de estos apuntes. Una hojeada a este libro revelará cuán estrechas son las relaciones entre la oceanografía, la ecología marina, la sedimentología y la geología.

Hay otros muchos libros y trabajos que se podrían citar como importantes, y más aún, esenciales, si quisiéramos compilar una lista de citas bibliográficas importantes; pero tal lista podría ser compilada, de las copiosas bibliografías incluidas en las obras ya citadas. Queremos hacer constar que aspiramos a que estas notas sirvan tan sólo de prolegómenos al tema de la ecología marina en relación con la paleoecología, no de un texto condensado de la materia.

Algunas definiciones y conceptos generales

La palabra "oecología" fue empleada por primera vez en 1869 por el

zoólogo alemán Haeckel, aunque por cierto la mayoría de los conceptos fundamentales son más antiguos. La historia de la ecología en general ha sido discutida por Allee y otros (1949), la de la ecología marina en especial por Hedgpeth y por Ladd en el **Treatise** y por H. B. Moore. Aunque los estudios fundamentales de la ecología marina moderna datan de las primeras décadas del siglo pasado, p. ej., d'Orbigny (1820), Audoin y Milne-Edwards (1832), Forbes (1844) y Forbes y Godwin-Austen (1859), la ecología como un enfoque particular de las ciencias naturales, podemos decir que data del final del siglo, con la publicación en 1895 de una memoria sobre la "geografía vegetal ecológica" por el botánico danés Warming. (Fide Clarke). Durante el siglo actual, la ecología vegetal y animal se desarrollaron más o menos independientemente, hasta el punto que a veces parecía como si fuese un monopolio de los botánicos. Afortunadamente, la síntesis de Clarke demuestra que no existe tal antítesis.

La esencia de la ecología es el concepto de las **relaciones mutuas y recíprocas entre los organismos y su ambiente**. Puesto que este campo es tan vasto y complejo, a veces se consideran varias subdivisiones; por ejemplo, si se concentran los estudios en una especie individual, sus necesidades y sus reacciones frente al medio ambiente, se habla de **autoecología**; ésta se ha contrastado con la **sinecología**, la ecología de las comunidades o asociaciones naturales de especies. Algunos autores casi restringirían la ecología como ciencia a esta última, al definirla como la ciencia que estudia los **ecosistemas** o complejos ecológicos de las reacciones no sólo de los organismos entre sí, sino también con las condiciones físicas del ambiente. Sin dejarnos confundir por los nombres, vamos a tener presente que la

ecología abarca los tres tipos de relaciones:

medio ambiente → organismos (relación descrita por Clements como "acción");

organismo → organismo ("co-acción");

organismo → factores físicos ("re-acción").

El concepto de medio ambiente (frecuentemente apocopado a "medio" como en la traducción de Clarke por Fusté, o a "ambiente" solo), se refiere en el sentido más amplio a todo el complejo inorgánico-orgánico con que se relaciona una especie; en un sentido menos extenso, a veces se limita a lo inorgánico. Clarke (capítulo III) establecería una distinción entre **medio**, definido como "el material que rodea al organismo de manera inmediata", en cuyo sentido los medios fundamentales son dos, el aire y el agua; y el **substrato** (en inglés, "substrate"), definido como "las superficies o los materiales sólidos del ambiente sobre o dentro de las cuales vive el organismo" (Clarke, p. 80).

Como discutido ampliamente por Clarke en su segundo capítulo titulado "El Medio", el **agua** es muy diferente del otro medio fundamental, el **aire**. Una de sus características que más nos interesa, es su **densidad**, gracias a la cual sostiene una enorme cantidad y variedad de organismos que pasan toda la vida o parte de ella nadando o flotando entre dos aguas. Los organismos, vegetales o animales, que viven flotando o nadando débilmente (sin fuerza suficiente para oponerse a los movimientos de las corrientes) se denominan colectivamente, el **plankton**; su tamaño es por regla general microscópico, aunque algunos celentéreos (medusas) alcanzan varios centímetros. Los vegetales planktónicos, colectivamente, son el **fitoplankton**. Los animales, el **zooplankton**. Entre los organismos del

zooplankton siempre hay un elemento más o menos grande constituido por huevos y formas larvales o juveniles de animales que al estado adulto viven en los fondos: este plankton transitorio se llama a veces el **meroplankton**. Los animales que nadan activamente, tales como los peces, las ballenas y los cefalópodos, se denominan colectivamente el **nécton**. Los animales y/o las plantas que viven en o sobre los fondos, se llaman colectivamente el **bentos**. Este a su vez podría ser dividido en el bentos **sésil** o fijado, que abarca el bentos vegetal (algas y unas pocas plantas superiores, como *Zostera*) y las especies del bentos animal como p. ej., los corales, las esponjas, los equinodermos fijos, etc., que viven fijados o adheridas al substrato; y el bentos **libre** o **vagante**, que comprende los animales capaces de desplazarse, como los cangrejos, gasterópodos, etc. Por supuesto, la divisoria entre los animales sésiles y vagantes a veces es algo tenue y arbitraria; por ejemplo, los erizos marinos, las estrellas y los pelecípodos, se desplazan muy torpe y lentamente; sin embargo, se consideran como organismos del bentos "vagante". Otra subdivisión del bentos animal, discutida más adelante, distinguiría entre los animales que viven habitualmente más o menos enterrados en el substrato marino, la "**infauna**", y los que viven, por ejemplo, sobre la superficie de algas marinas, rocas, otros organismos, etc., la "**epifauna**". (Thorson, 1957).

A grandes rasgos, todo el ambiente marino y los organismos que lo habitan, pueden considerarse como constituyendo un **ecosistema** o ciclo ecológico autosuficiente, según el concepto general de tal ecosistema, como indicado por Clarke en su figura que hemos reproducido como Fig. 1. Los vegetales y animales que dependen sucesivamente unos de otros, en tal

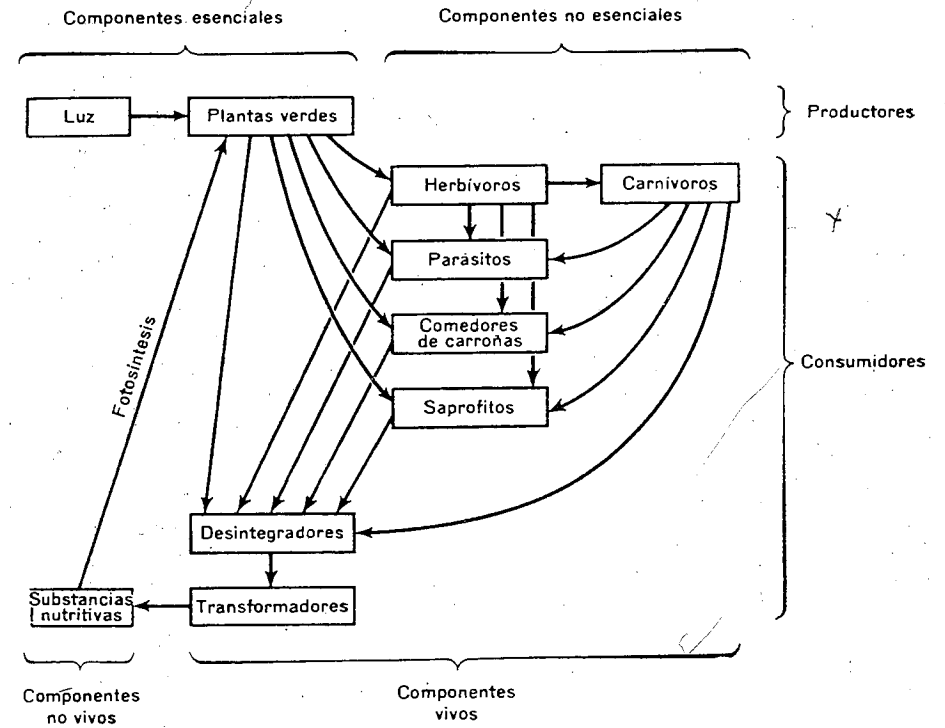


Fig. 1. Los principales pasos y miembros de un sistema ecológico (ecosistema) autosuficiente. (Según G. L. Clarke, Elementos de Ecología).

sistema, constituyen los eslabones en una **cadena de alimentación**. Algunas cadenas de alimentación en el mar son largas y complejas, otras más cortas. Como el eslabón fundamental de cualquiera de ellas figuran las **plantas verdes** del mar, que en su gran mayoría son **algas microscópicas**, principalmente diatomeas. (Las algas macroscópicas, visibles; de las costas, juegan un papel relativamente insignificante, en cuanto a la producción de material orgánico). Los animales **herbívoros** marinos comprenden principalmente formas microscópicas o diminutas; protozoarios (p. ej., foraminíferos y radiolarios), pequeños crus-

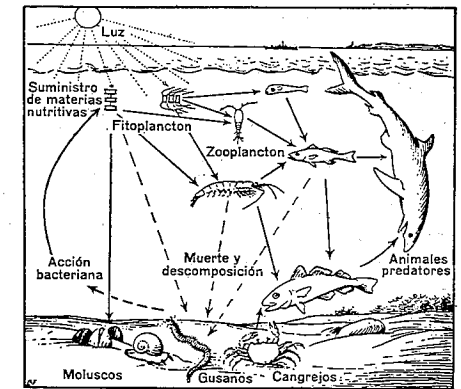


Fig. 2. Representación simplificada del principal ciclo ecológico en el mar. (Según Clarke).

táceos y muchos moluscos; los **carnívoros** varían desde los que se alimentan de material principalmente microscópico (p. ej., los pólipos de coral), hasta los peces, las focas, etc. La cadena de alimentación de una especie de pez es muchas veces muy larga y compleja. En el caso de las ballenas, al contrario, es muy corta: éstas se alimentan exclusivamente de pequeños crustáceos eufásidos (Orden **Euphausiácea** de la serie **Eumalacostraca**), que a su vez se alimentan de las diatomeas. La cadena de alimentación aquí consiste de sólo tres eslabones: diatomeas-eufásidos-ballenas.

Muchos animales marinos, que se sepa, se alimentan indiferentemente de fito, o de zooplankton, o hasta de partículas de material orgánico en desintegración, filtrando este alimento microscópico del agua mediante diversos dispositivos. Tales animales se llaman en inglés "filter-feeders". Otro grupo numeroso se alimenta de material semejante, pero lo separa de la superficie del fondo o de las partículas inorgánicas de éste, haciendo circular el barro o la arena a través de su intestino para extraer las materias nutritivas contenidas: éstos son los **limófagos**, los "comedores de fango" (**limnívoros** de los autores franceses), tales como gusanos marinos, los holotúridos y otros muchos. Probablemente la mayoría de los trilobites paleozoicos eran limófagos.

Los "desintegradores" y "transformadores" del esquema de Clarke son bacterias; hay numerosos trabajos sobre el papel de las bacterias en el mar, y en el ciclo de varios elementos, pero no podemos detenernos aquí a analizar sus actividades.

Factores importantes del medio ambiente inorgánico

Hay diversos factores o aspectos del medio ambiente marino cuyos

efectos sobre los organismos marinos deben ser considerados, a título de la **ecología del hábitat**. H. B. Moore los divide entre **físicos** y **químicos**, mencionando bajo el primer grupo: temperatura, salinidad, presión, iluminación, olas, corrientes, abrasión, substrato y mareas. Bajo factores **químicos**: oxígeno, anhídrido carbónico, sulfuro de hidrógeno, concentración de los iones del hidrógeno, sales inorgánicas y compuestos orgánicos. Una consideración adecuada de estos factores equivaldría materialmente a un tratado de la **oceanografía física**. Afortunadamente, para una introducción a la ecología marina podemos omitir o combinar algunos de estos temas. Las olas, corrientes y marea se podrían considerar bajo el tema de la **circulación** de las aguas, aunque por otra parte es casi imposible tratar las relaciones de temperatura, salinidad, oxígeno, etc., sin introducir algunas consideraciones sobre la circulación.

Los factores inorgánicos considerados dignos de capítulos separados en el **Treatise** son los siguientes: luz, salinidad, temperatura, oxígeno, carbonatos y anhídrido carbónico, elementos nutritivos, y los metales raros. Hay otro capítulo importante sobre la distribución del detritus inorgánico presente en el mar en forma coloidal o de partículas.

Presión. Puede sorprender el que en la lista anterior no haya un capítulo sobre el efecto de la presión en el mar. La diferencia de presión es por supuesto, una de las diferencias más llamativas entre el agua y el aire. La presión en el agua aumenta una atmósfera por cada 10 metros de descenso, de modo que a la profundidad media de los océanos (3.700 m.), es de 370 atmósferas, y en la máxima profundidad de 10.860 m. en la fosa de las Marianas, es más de mil atmósferas. En los albores de las investiga-

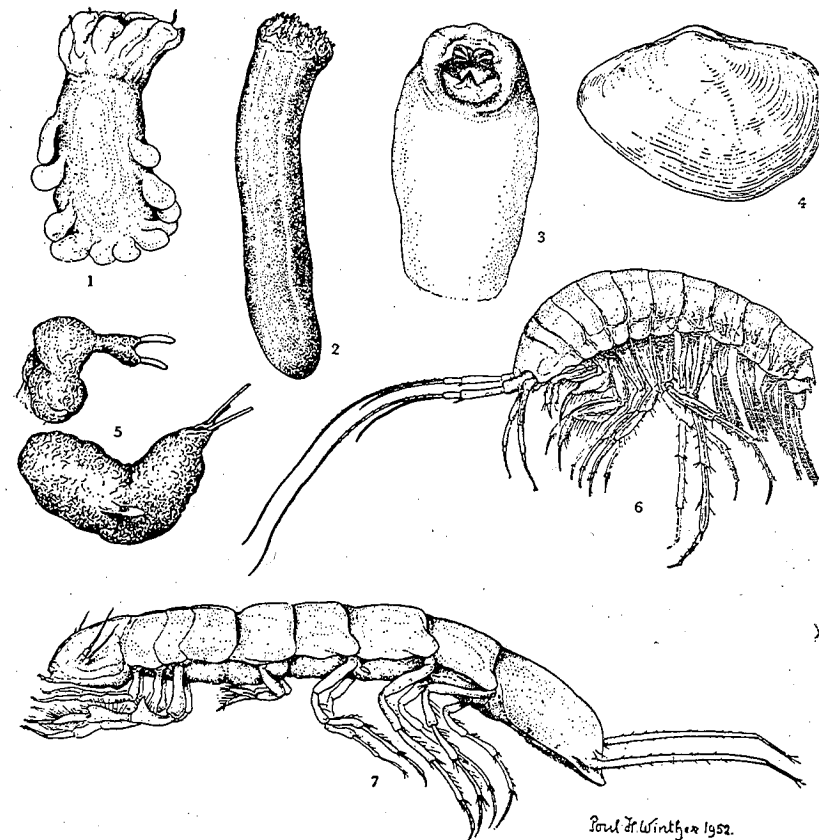


Fig. 3. Especies de la fauna de los grandes abismos oceánicos (fauna hadal): fosa de las Marianas, en 10.860 metros de profundidad. (Según Bruun, 1957).

1) un holotúrido (Scotoplanes), 17 mm. de longitud. 2) otro holotúrido (Myriotrochus), long. 7 mm. 3) faringe de un gusano poliqueto de los Macellicephalo, 7 mm. 4) un pelecípodo (Glomus), 7 mm. 5) fragmentos de un equiúrido, unos 5 mm. 6) un antípodo (Crustáceos), 3 mm. 7) un isópodo (Crustáceos), género Macrostylis, 6 mm. No representada en esta figura; una anémona marina, género Galatheanthemum, que representa una familia nueva de Actinarios (Celentereos), vea Bruun, fig. 5 (1957, Treat. Marine Ecology).

ciones oceanográficas se creía que las presiones tan elevadas serían incompatibles con la vida de los organismos; pero al contrario, con las dragas modernas se han extraído organismos en cantidades apreciables, hasta de los grandes abismos. Es cierto que los animales llegan a la superficie muertos o moribundos, pero no hay evidencia de que la muerte se haya producido por el cambio de presión, ni que "estallen" por el cambio, como a veces se ha indicado. Los peces que viven en los abismos, en su mayoría carecen de una vejiga natatoria, que es el único órgano que concebiblemente podría sufrir tal explosión. Los efectos mortales parecen ser producidos más bien por los cambios de temperatura.

No obstante, es indudable, por estudios experimentales de varios fisiólogos, que la presión debe ser un factor importante, probablemente el factor único, en la evolución de las faunas abisales. La ausencia de luz y la baja temperatura (cerca de 0°C) podrían duplicarse en muchas regiones de los océanos. Bruun (1957, p. 646) da citas de varios trabajos sobre los efectos de grandes aumentos de la presión en animales que viven normalmente en las aguas someras, pero considera que la fisiología de los organismos abisales casi se ignora.

Luz.* La radiación solar es la fuente primaria de energía para la fotosíntesis de las plantas marinas, las que, especialmente las algas microscópicas, forman la base del complejo vital de la vida marina. Aunque la capa de agua afectada por la radiación solar es insignificante en contraste con el volumen de los océanos, tiene una importancia que no lleva proporción a su espesor.

La energía solar disponible a las plantas marinas depende: a) de la cantidad y calidad de la luz que llega a incidir en la superficie de los océa-

nos; y b) de la penetración del agua por la luz. Varios autores (p. ej., Sverdrup, 1942; R. W. Holmes, 1957, tabla 1) han hecho compilaciones sobre la cantidad de radiación solar expresada en gramos-calorías por cm² por minuto) que llegan a la superficie oceánica durante los meses del año. En estas tablas se observa, desde luego, la variación con la latitud y con la estación. Naturalmente también, en cualquier sitio varía con la hora del día, factor que al igual de los anteriores afectará el ángulo de incidencia de los rayos. Por otra parte, antes de llegar a la superficie, una parte apreciable de la luz puede ser absorbida o reflejada por nubes, gases, vapor de agua o (raramente) polvo (p. ej., de una explosión volcánica). En términos muy generales se considera que un 65% de la radiación incidente llega a la superficie, cifra que puede subir a 80% o más con un cielo completamente despejado y el aire limpio, o bajar a 20% en días oscuros.

Parte de la luz que incide en la superficie oceánica está reflejada. La proporción de luz reflejada depende de:

1) La altura del sol; Johnson (1957, p. 114) da la tabla siguiente, tomada de Schmidt (1915), que expresa el porcentaje de la luz reflejada, a diversas alturas del sol:

Altura del sol en grados	10	20	30	40	50	60-90
% luz reflejada	28	14	8	6	5	4

2) La presencia de nubes; en días nublados, la reflectividad de la superficie es, aproximadamente, 10% cualquiera que sea la altura solar.

* Sobre este tema conviene estudiar el Capítulo VI del texto de Clarke, que considera en detalle los efectos biológicos de la luz.

3) Agitación de la superficie oceánica; en un mar encrespado, la capacidad de reflexión aumenta a 31%.

El rayo de luz al pasar por el agua va perdiendo intensidad por: a) absorción, y b) dispersión por las moléculas. (Se considera por el momento el caso del agua de mar perfectamente clara, sin sustancias extrañas, en solución o suspensión). Holmes (1957, p. 114) da la fórmula para calcular el coeficiente de extinción con la profundidad, pero aquí nos limitaremos a relaciones generales cualitativas. Es bien sabido que la luz hacia el extremo rojo del espectro penetra mucho menos que la azul-violeta, pero puede ser sorprendente que el agua del mar es aún más transparente a estas ondas que el agua doble destilada (véase Holmes, *loc. cit.*, tabla 3). La penetración de la luz disminuye rápidamente con la profundidad al principio y luego disminuye a razón casi constante. Fotómetros sensibles o placas fotográficas especiales pueden detectar alguna penetración de la luz hasta 1.000 m. o más; pero para la ecología, lo que importa es la profundidad hasta donde haya suficiente energía solar para que las algas efectúen la fotosíntesis. Clarke ha resumido en forma gráfica algunos datos sobre la penetración de la luz en el mar (Fig. 4).

Las aguas marinas costeras absorben mucho mayor proporción de luz, especialmente de las ondas más cortas (azules). Esto se debe en parte al material terrígeno u orgánico en suspensión, pero también a la presencia de un pigmento amarillo soluble identificado primero por Kalle (1937), cuya naturaleza no se entiende bien (en inglés se llama simplemente "yellow substance"). Una cantidad considerable de esta "sustancia amarilla" es aportada por los ríos, aunque no todos la tienen en cantidad apreciable; los ríos tropicales en general, p. ej.,

el Nilo, son pobres en ella en comparación con los ríos escandinavos, pero el Amazonas está casi al nivel de éstos.

Un organismo suspendido en la zona iluminada o fótica recibe luz no sólo desde arriba sino desde todos los lados, debido a la dispersión molecular.

Como ya se ha dicho, aunque la transición desde la zona iluminada a la oscura es completamente gradual, y además la extinción es diferencial para luz de diferentes colores, conviene hacer una zonación ecológica un poco arbitraria del mar, en una **zona fótica** (o **diáfana**), en la que hay luz suficiente para la fotosíntesis, y una **zona afótica**, enormemente mayor en extensión vertical.

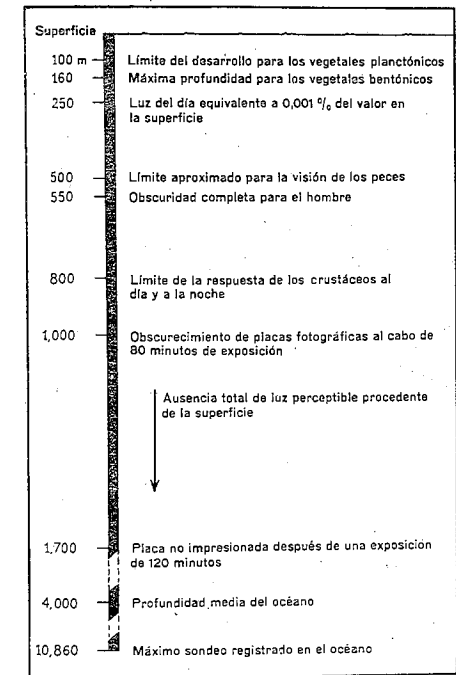


Fig. 4. La penetración de la luz en el mar. (Según Clarke)

Clarke (p. 286) usa una terminología ligeramente diferente, reconociendo una zona intermedia, a saber:

Zona eufótica: Suficiente luz para la fotosíntesis.

Zona disfótica: Insuficiente luz para fotosíntesis pero suficiente para la respuesta de los animales.

Zona afótica: Desprovista de luz biológicamente importante procedente de la superficie.

Holmes (1957) rehusa intentar siquiera una estimación del nivel batimétrico en que yace la base de la zona fótica, por ser tan diversos y variables los factores que concurren a determinarlo. Algunos otros autores consideran que, en términos muy generales, puede llegar a 70, quizás a 100-200 m. en ciertas regiones (150 m. según Riley *et. al.*, 1949, *fide* Johnson, 1957, p. 446).

Un concepto ligeramente distinto es el del **nivel de compensación**, definido como el nivel en que la producción de oxígeno por las actividades de las plantas está exactamente en equilibrio con el consumo del elemento por los organismos.

Aunque definida en términos del oxígeno, la relación con la luz es obvia; pero hay diversos factores biológicos que deben ser considerados, porque las diversas especies de la flora marina tienen exigencias diferentes en materia de la iluminación. Al considerar esta flora, conviene diferenciar entre la sésil de los fondos, principalmente algas verdes, pardas y rojas; en orden descendente según las profundidades a las que se adaptan preferentemente; y el **fitoplankton** o plantas flotantes microscópicas, mas algunas algas pardas flotantes. El fitoplankton consiste principalmente de diatomeas, dinoflagelados, coccolitofó-

ridos y algunos flagelados desnudos muy pequeños ("mu" **flagellates**). Todos tienen exigencias distintas, aun dentro de un mismo grupo: p. ej., un estudio hecho por Hasle (1950) de 4 especies de dinoflagelados del fiordo de Oslo, reveló que dos de ellos, **Ceratium tripos** y **C. fusus**, abandonan la superficie del océano de día, subiendo a ella de noche, mientras que dos otras especies, **Gonyaulax polyedra** y **Prorocentrum micans**, suben de día y bajan de noche. Las diatomeas, por regla general, son "plantas de sombra", encontrando las condiciones óptimas de luz a cierta distancia debajo de la superficie.

Steemann Nielsen, 1937, 1951 (*fide* Johnson), en aguas cerca de Dinamarca, encuentra que la iluminación óptima para el pláncton es 7.000 lux, mientras que a 2.000 lux la producción es la mitad. Más de 20.000 lux ya es netamente excesivo. En esa misma región, el promedio de la intensidad solar a las 12 m. es de 45.000 lux en julio, contra 6.000 en enero. Pero en regiones tropicales hay estudios que indican que la iluminación óptima es de 30.000 lux, o sea que el fitoplankton de estas regiones más intensamente iluminadas está adaptado para vivir con éxito bajo tales condiciones. Sin embargo, es notable que las diatomeas predominan en el pláncton principalmente en latitudes altas, mientras que en las aguas más cálidas son más importantes los coccolitofóridos. Aun así, los estudios de Nielsen (1952) y de Riley (1939) indican que las mejores condiciones en las regiones tropicales se hallan de 10 a 15 m. debajo de la superficie.

Algunas mediciones del nivel de compensación dan las cifras aproximadas siguientes:

Aguas costeras turbias: 1 - 12 m.
Aguas costeras limpias
y oceánicas turbias: 25 - 45 m.

Aguas oceánicas limpias: no hay cifras exactas, pero probablemente desde 150 m. en el agua extremadamente transparente del mar de los Sargazos, hasta 50 m. en latitudes medianas.

No se debe suponer que a mayor profundidad del nivel de compensación, mayor productividad del pláncton en la columna de agua correspondiente: al contrario, si se piensa un momento será evidente que donde hay gran abundancia de pláncton la penetración de la luz será menor, lo que tenderá a subir el nivel de compensación.

Se mencionó anteriormente los movimientos verticales de algunos dinoflagelados, pero es de notar que también muchos de los organismos del zoopláncton efectúan movimientos diurnos, casi todos en el sentido de una bajada de día y una subida hacia la superficie de noche. Esta migración diurna puede afectar niveles hasta de 88 m. de profundidad (Waterman *et. al.*, 1939, *fide* Johnson, 1957, p. 453). Durante el día, gran parte del zoopláncton parece estar más o menos concentrada en una o más capas en niveles hasta de 400 m. de profundidad. Este fenómeno se notó por primera vez en 1942, por reflejos del sonido emitido por los aparatos sónicos para medir la profundidad. La explicación no se veía al principio y se hablaba del "nivel profundo dispersor (del sonido)" o "deep scattering layer", abreviado a D.S.L. Investigaciones posteriores a 1945, cuando se descubrió el origen biológico del fenómeno, han identificado muchos de los organismos implicados, que incluyen crustáceos plánctonicos, quetognatos y varios grupos de peces.

Con referencia a las plantas sésiles marinas, Johnson (1957) calcula que tan sólo un 2% del fondo marino recibe una cantidad de luz suficiente

para el crecimiento de tales algas. La producción de material vegetal en esta zona es relativamente insignificante en comparación con el fitopláncton. Algunos animales de la zona sublitoral se alimentan de dichas plantas, pero numerosos grupos se alimentan exclusivamente del zoo- y fitopláncton microscópicos; entre tales animales filtradores, mencionemos los briozoarios, braquiópodos, pelecípodos, cirrópodos y tunicados. Por lo tanto, la prosperidad de éstos depende del pláncton, para cuya abundancia, como hemos visto, uno de los principales factores es la luz.

El desarrollo de un colorido brillante en las conchas es un fenómeno que parece estar restringido a las formadas en aguas someras bien iluminadas, y en ellas, si viven habitualmente con un lado de la concha o caparazón hacia arriba, se restringe a dicho lado. (Forbes, 1843). Ladd (1957) señala que estas relaciones pueden dar información sobre los hábitos de animales fósiles, en cuyas conchas no pocas veces se conservan vestigios del colorido original.

Salinidad. El agua del mar lleva en solución una cantidad de sales, de las que las más importantes son de **Na, Mg, Ca, K** y **Sr**. Estas sales están presentes en proporciones tan constantes que con determinar la **clorinidad** o cantidad de cloruro presente (expresada en partes por mil, escrito como ‰), se puede derivar fácilmente la **salinidad**, según la fórmula:

Salinidad = 0,03 + 1.805 x clorinidad

La clorinidad del agua marina normal es del orden de 19‰ y la salinidad alrededor de 35‰, pero varía ligeramente en los diferentes océanos; es baja en los polos, más alta en las latitudes medianas y baja otra vez sobre el ecuador, así:

Océano Artico	= 33 %
Océano Antártico	= 34 %
Pacífico central	= 35,5 %
N. Atlántico central	= 37 %
Atlántico ecuatorial	= 35 %
Pacífico e Indico, región ecuatorial	= 34(-) %
Mar Rojo	= 40 %

Estas diferencias están claramente relacionadas con la afluencia de agua fresca derivada del derretimiento del hielo polar más la poca evaporación en los polos; en las regiones subtropicales la evaporación está al máximo, ayudada por los vientos, pero cerca del ecuador hay una faja con pocos vientos, alta precipitación pluvial y cielos frecuentemente anublados, donde la evaporación disminuye. El Mediterráneo, el Mar Rojo y el Golfo Pérsico tienen salinidad elevada por la activa evaporación y poca afluencia de aguas frescas; en contraste, en el Mar Báltico y en los mares de Indonesia, la alta precipitación pluvial reduce la salinidad.

Pearse y Gunter (1957) dan las cifras siguientes de los porcentajes de los iones, según Rubey (1951) y Sverdrup et al (1942). Posiblemente las diferencias se deben a diferencias en la salinidad del agua. Kuenen, quien reproduce esencialmente las figuras de Sverdrup, expresa que se refieren a agua de salinidad de 34,3%.

Cerca de las desembocaduras de grandes ríos y en bahías y golfos, las proporciones de sales en solución son ligeramente diferentes, pero en grado muy poco considerable. Donde sí son notablemente diferentes las proporciones de sales es en el agua de ríos que desembocan en los mares, en las que predominan el carbonato cálcico en vez del cloruro de sodio.

Iones	Rubey, 1951	Sverdrup, 1942
Cl ⁻	19,630	18,9799
Br ⁻	0,066	0,0646
SO ₄ ⁼	2,701	2,6486
HCO ₃ ⁻	0,116	0,1397
Mg ⁺⁺	1,298	1,2720
Ca ⁺⁺	0,408	0,4001
K ⁺	0,387	0,3800
Na ⁺	10,770	10,5561
Sr ⁺⁺	0,014	0,0133

Los mares interiores como el Báltico y el Mar Negro, tienen sales en proporciones semejantes al agua marina, pero en menor concentración. En contraste, los mares Caspio y Aral tienen proporciones bastante diferentes, distinguiéndose principalmente por su contenido elevado de SO₄.

Mapas indicando las variaciones de salinidad en la superficie de los océanos se encuentran en varios atlas, p. ej., el "Oxford (Bartholomew Advanced)" (1942). Fleming (1957, figura 2) da una tabla basada en una de Wuest y otros (1954) que expresa más precisamente que lo indicado arriba, la variación de la salinidad promedial con la latitud geográfica.

Debido a la salinidad las propiedades físicas del agua del mar son apreciablemente diferentes de las del agua destilada. Kuenen (1950) señala los siguientes aspectos importantes en que el agua del mar se distingue:

a) Su mayor densidad - aproximadamente 1,025, dependiendo de la temperatura, salinidad y presión. Los cambios de densidad del agua del mar relacionados con la dilución

Autores	Salinidad, ‰			
	30	20	10	02
Kolbe	Aguas euhalobianas	Aguas mesohalobianas	Aguas oligohalobianas	
Redeke	Agua de mar	Aguas salobres		
		polihalina	mesohalinas	oligohalinas
		β	α	
Brockmann	Alta mar	Agua marina	Agua salobre	
		Agua marina litoral salobre ("black-fish marine littoral")	superior	inferior
Remane	Dominio marino		Aguas marino-salobres	Aguas salobres típicas
				Aguas salobres límnicas
Hiltermann	Agua de mar	Agua marina braquihalina		Aguas salobres
				Aguas pliohalinas
				Aguas mesohalinas
				microhalinas
				oligohalinas

Fig. 5. Clasificación de las aguas de salinidad reducida, según diversos especialistas europeos. (Según Hedgpeth).

A g u a d u l c e

o concentración de las sales son de la mayor importancia para la circulación de los océanos.

b) A diferencia del agua dulce, el agua de mar de salinidad normal continúa reduciendo su volumen hasta el punto de congelación, que está aproximadamente 2° bajo cero; o sea que la máxima densidad se desarrolla a -2° en vez de a 4° C como en el agua dulce. Por lo tanto, la temperatura de los mares profundos es más baja de lo posible en los cuerpos de agua dulce, y temperaturas por debajo de 0° no son raras en las regiones polares y en los abismos.

Los efectos fisiológicos de las sales en solución sobre los organismos acuáticos son tan grandes, que éstos son notablemente distintos según las aguas que habitan, siendo muy contados los que pueden vivir indiferentemente en aguas dulces y marinas. Muchos, sin embargo, toleran ciertas variaciones en la salinidad. Los organismos que toleran considerables variaciones de salinidad se describen como **eurihalinos**; los que toleran muy poca variación, se llaman **estenohalinos**.

Las aguas de salinidad reducida y sus biotas han recibido considerable atención de los investigadores europeos. Varios de ellos han propuesto términos para designar aguas de determinados grados de salinidad subnormal, sin que se haya llegado a un acuerdo en la terminología, como se ve por la tabla de Hedgpeth (Fig. 5). Se notará que no hay unanimidad de criterio ni siquiera en cuanto al límite entre agua "marina" y "salobre", ya que algunos biólogos, acostumbrados a la baja salinidad del Mar Báltico, consideran aguas de salinidad tan baja como 18 o 20% como todavía "marinas".

Hedgpeth considera interesante distinguir entre aguas **salobres** y aguas **estuarinas**. El término "brackish" (sa-

lobre) sugiere cierta estabilidad en las condiciones, al menos una estabilidad durante una estación climatológica, mientras que las aguas "estuarinas" están sujetas a variaciones no solamente estacionales sino también diurnas relacionadas con las mareas. Por esto Emery y otros (1957) consideran que los términos propuestos para clasificar las aguas salobres carecen de valor para los estuarios, porque en cualquier punto el agua pasa por toda la gama de salinidades en el curso de un día. En tales estuarios, el dato de significancia ecológica no es la salinidad promedial sino la gama de su **fluctuación** diaria y estacional, así como también la rapidez del cambio durante el ciclo de la marea. Un cambio repetido diariamente de la salinidad puede tener un efecto acumulativo sobre un organismo marino, p. ej., puede obligarlo a retirarse hacia una parte del estuario donde la salinidad es menos reducida de la que podría tolerar bajo condiciones constantes (Emery, p. 685).

Al otro extremo de la gama de salinidad marina están las condiciones halladas en varias partes del mundo, en lagunas someras comunicadas con el mar, pero expuestas a una evaporación excesiva que en combinación con una deficiencia en la afluencia de aguas de lluvia o de ríos, produce salinidades por encima de la normal (aguas **hipersalinas**, "sursalées" en francés, a veces llamadas en inglés "ultrahaline" o "metahaline").

Con respecto a la distribución de los organismos marinos, Pearse y Gunter (1957) hacen las siguientes observaciones: la mayoría de las especies acuáticas son estenohalinas y tan sólo una minoría puede tolerar cambios considerables de salinidad. La mayor parte de tales especies son animales, notablemente peces, aunque algunas diatomeas neríticas y algas estuarinas pueden tolerar cam-

bios considerables. Los invertebrados completamente eurihalinos son muy raros, destacándose como tal el copépodo **Pseudodiaptomus euryhalinus**, que tolera una gama de salinidad desde 1,8 hasta 68,4% y más aún, se reproduce bajo tales extremos. Pearse y Gunter (p. 147) mencionan también que las especies habitantes de aguas **hipersaladas** generalmente se derivan de las de aguas de salinidad **reducida** (aguas meso- o polihalinas), lo que sugiere que en la evolución hacia la condición eurihalina "es el primer paso lo que cuenta".

Para la gran mayoría de los invertebrados, una salinidad normal evidentemente es la óptima, ya que el número de especies baja notablemente con la reducción de la salinidad. Entre los invertebrados restringidos a aguas marinas de salinidad normal están los radiolarios, corales, sifonóforos, braquiópodos (a excepción de **Lingula**), los equinodermos y las esponjas, excepto una sola familia de agua dulce. Los celentéreos no tienen sino unas pocas formas (hidroideos y anémonas) en aguas salobres y dos medusas de los hidroideos en aguas dulces.

Los crustáceos decápodos y algunos moluscos son los invertebrados más característicos de aguas estuarinas y dulces.

Pearse y Gunter han reunido observaciones interesantes sobre las relaciones entre salinidad y la estructura y/o el tamaño de los animales. En muchas especies se ha observado una disminución del tamaño con la reducción de la salinidad, en los organismos sésiles; en el caso de los animales nectónicos, esta relación parece deberse a la predilección de las formas juveniles por las aguas de salinidad reducida, las que al paso que van creciendo prefieren aguas de salinidad progresivamente más normal.

Se ha sugerido que tales relaciones deben ser registradas en poblaciones fósiles, permitiendo hacer deducciones paleoecológicas y paleogeográficas.

Temperatura. La temperatura del agua es quizás el factor individual más importante en la ecología marina. Hay mucha menos variación de temperatura, tanto diurna como anual, sobre la superficie del mar que sobre los continentes. Fleming (1957, Fig. 1), da un diagrama de la temperatura promedia anual en los océanos, como función de la latitud, con la escala ajustada de modo que se puede calcular directamente las áreas oceánicas afectadas. El promedio de la temperatura sobre toda la superficie oceánica es 17,54° C (en el hemisferio Norte es 19°, en el hemisferio Sur 16°). Aproximadamente, una cuarta parte de la superficie tiene una cifra promedio por encima de 25° C, y una mitad la tiene por encima de 20°. En los trópicos la temperatura en la superficie es casi 30°, en las regiones polares, de 0° o aún menos, debido a que el agua de mar empieza a congelarse a -2° C.

Las fluctuaciones anuales de la temperatura en una misma región son relativamente insignificantes, con máximas de 9° en el hemisferio Norte y 6° en el Sur. En los trópicos es menos de 2° y en las regiones polares menos de 1°.

En escala vertical, en los primeros 25-50 m. por debajo de la superficie el descenso de temperatura generalmente es poco, debido a la mezcla continua de estas aguas superficiales por las olas y las corrientes. Luego baja rápidamente hasta 150-200 m. de profundidad, debajo de cuyo nivel el descenso es otra vez muy lento, viniendo a ser casi constante. A 400 m. de profundidad en los océanos las máximas temperaturas registradas son alrededor de 15°, en zo-

nas al Norte y al Sur del ecuador, mientras que en el ecuador mismo las temperaturas son de 8° a 10°. A los 1.000 m. de profundidad las temperaturas por encima de 10° son excepcionales y en las zonas aún más profundas las temperaturas pueden ser desde 5° hasta -1°. Schott (1935, 1942) y Sverdrup (1954) han dado mapas de las cotas isotermales a 200, 400 y 1.000 m. de profundidad.

Los cambios de temperatura en el sentido vertical son considerados por Bruun (1957) como el factor más significativo para la zonación de las aguas oceánicas pelágicas (e incluyendo las del fondo) (Véase Fig. 6). A este respecto considera que la isoterma de 10° C es la más significativa, y que se puede establecer una división entre una zona tibia encima de este nivel -la "termósfera" (= tropósfera de algunos autores); y la zona de aguas frías, la "psicrófera" (psychrosphere) (= estratósfera de algunos oceanógrafos) por debajo de 10°. La profundidad de esta isoterma por supuesto que varía con la latitud, los caracteres locales de la circulación oceánica y otros factores, pero en las latitudes medianas suele hallarse entre 100 y 700 m. por debajo de la superficie. La termósfera comprende, pues, la zona iluminada o epipelágica con su abundante flora y fauna planktónica y nectónica, pero también una parte más superior de la zona afótica, habitada por animales que huyen de la luz, pero que necesitan temperaturas por encima de 10°. Esta parte oscura de la termósfera, Bruun la describe como la zona mesopelágica. Muchos habitantes de esta zona suben a la zona epipelágica durante la noche.

El límite superior de la psicrófera, pues, es la isoterma de 10°; allí empieza la zona batipelágica, según la interpretación de Bruun (quien señala que algunos autores han confundido

a la zona mesopelágica bajo esta denominación). El número de especies y de individuos disminuye considerablemente. Bruun da una lista de algunas especies y géneros característicos de esta zona, que incluye principalmente peces pero también algunos radiolarios (p. ej., *Tuscaretta*), pterópodos (*Peraclis bispinosa*, *Limacina helicoides*) y el holotúrido *Pelagothuria*. Algunos de los peces que viven en esta zona suben a la termósfera para reproducirse, y algunos pasan su vida larval en ella.

El límite inferior de la zona batipelágica y superior de la zona abisopelágica, Bruun lo pondría en la isoterma de 4° C; utilizaría el mismo criterio, en vez de la profundidad, para el límite entre la fauna bentónica batial y la abisal. Señala Bruun que en el Océano Atlántico esta isoterma yace alrededor de 2.000 m. en profundidad, mientras que en los océanos Índico y Pacífico puede hallarse a 1.500 o hasta 1.000 m., hecho que explica en parte los diferentes criterios sobre la división batimétrica. La disminución en el número de las especies y de individuos por debajo de los 4°, es aún más marcada que con la isoterma de 10°. Algunos animales abisopelágicos que menciona Bruun son: el radiolario *Procystis*, los crustáceos *Eucopia australis* y *Gnathophausia gigas*, más peces especializados de los Ceratoidea, como *Borophryne apagon* (Bruun, pl. 1, Fig. 2).

En estas grandes profundidades es difícil hacer una distinción entre especies pelágicas y bentónicas, ya que hay formas de vida intermedia que viven nadando cerca de los fondos. El límite inferior de la zona abisopelágica ha sido colocado provisionalmente al mismo nivel que para la zona bentónica abisal, o sea a 6.000 m. Aquí la temperatura no juega papel alguno. Debajo de este nivel se encuentran los grandes abismos o fosas

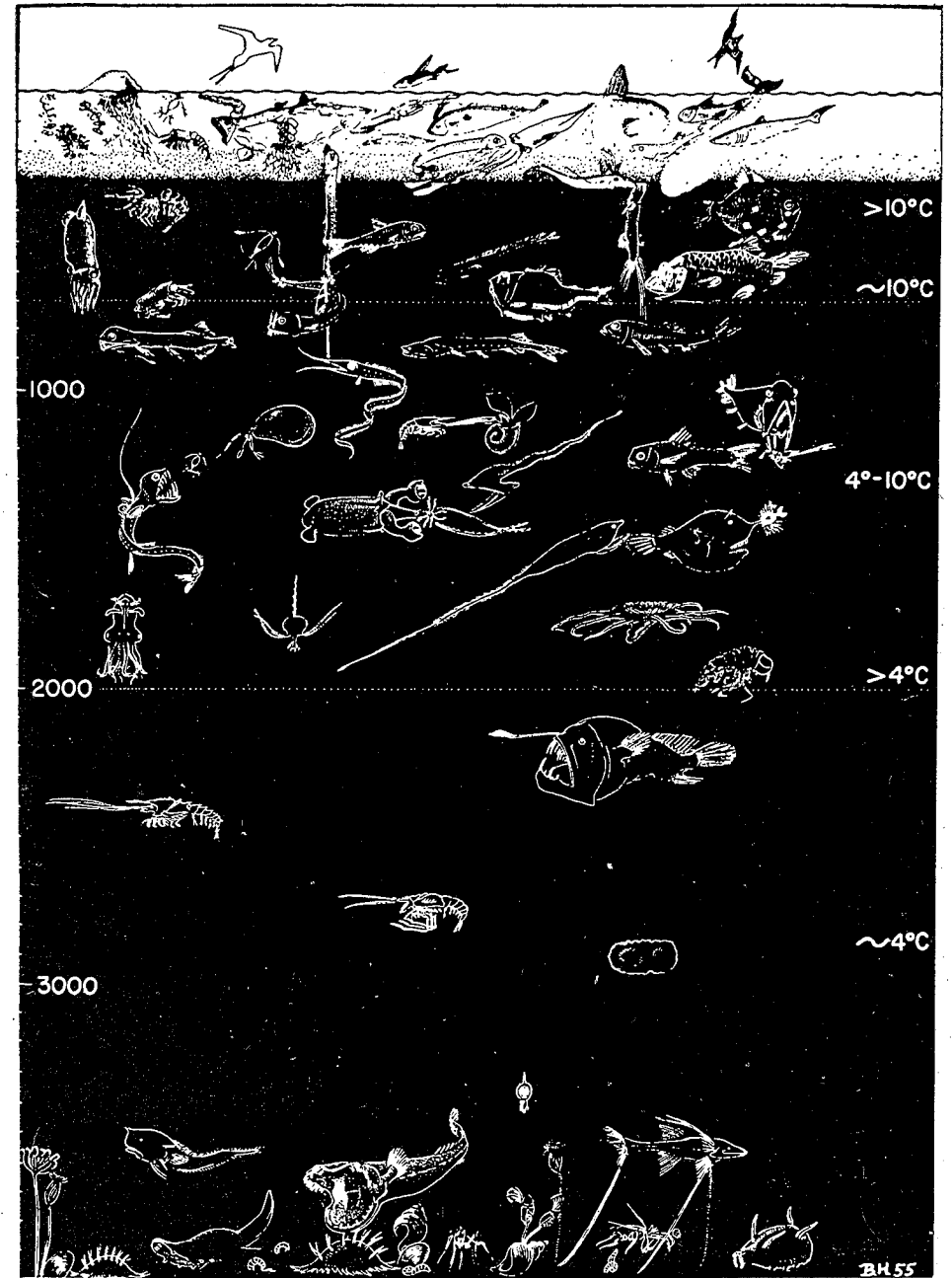


Fig. 6. La zonación ecológica de las aguas marinas pelágicas en las regiones tropicales y subtropicales. (Según Bruun, 1957).

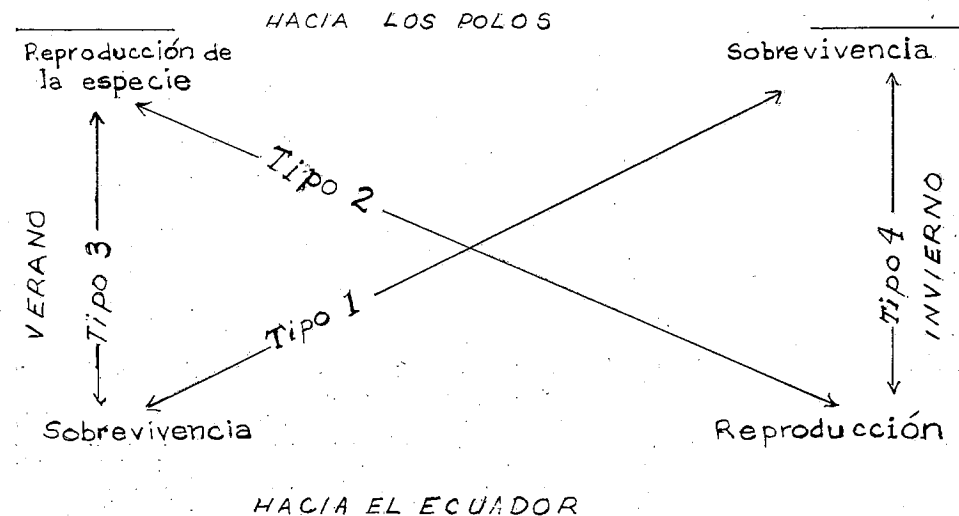
En orden descendente desde la superficie, estas zonas son: la termósfera, con temperaturas > 10° C, cuya parte superior es la zona epipelágica, definida por la penetración efectiva de los rayos solares y donde abunda el fitoplácton. Por una zona transicional de iluminación débil, se pasa a la parte inferior de la termósfera, la zona mesopelágica como definida por Bruun. Por debajo de la termósfera, yace la psicrófera, definida como las aguas con temperatura por debajo de 10° C. La parte superior, menos fría, con temperaturas por encima de 4° C, se puede definir como la zona batipelágica, y la inferior como la abisopelágica. Cerca del fondo marino, y en la base de la figura, el acúmulo

oceánicas que constituyen la zona **hadal**.

Bruun señala que de los 361 millones de kilómetros cuadrados de los fondos oceánicos, aproximadamente 84% yacen por debajo de los 2.000 m. Puesto que la isoterma de 4° puede hallarse a 2.000 m. en el Atlántico y a profundidades aún menores en el Pacífico, se desprende que el dominio oceánico se caracteriza en su mayor parte por su temperatura fría.

Hay una relación directa, naturalmente, entre la **temperatura** del agua del mar y la **densidad**. Las mayores densidades en aguas de mar abierto, 1,027 a 1,028, se encuentran en los mares polares. La densidad disminuye gradualmente hacia el ecuador, donde mide 1,022.

El factor temperatura, tan importante en la zonación batimétrica de la biota, lo es igualmente en el sentido horizontal. Se ha tratado de distinguir zonas biogeográficas basadas en la temperatura, como "boreal" o "polar", "subpolar", "templada", "templada-fría" (cold - temperate), "templada-cálida" (warm-temperate), etc., pero estas zonas no siempre coinciden como definidas por diferentes autores.



Los organismos que toleran grandes cambios de temperatura se describen como **euritérmicos**; los más exigentes, como **estenotérmicos** siendo los corales madrepóricos un buen ejemplo de éstos. Con respecto al comportamiento de una especie ante variaciones térmicas (no de los otros factores) se debe distinguir entre los **extremos** que puede tolerar un **individuo**, y los límites dentro de los que la **especie** puede reproducirse y persistir. Hutchins (1947, *fide* Hedgpeth, 1957) considera que hay cuatro aspectos que se han de tomar en cuenta, a saber:

- 1) La temperatura **mínima** que el individuo puede resistir;
- 2) La temperatura **mínima** a la que la especie se reproduce en número suficiente para mantener su población;
- 3) La temperatura **máxima** a la que la especie se mantiene;
- 4) La temperatura **máxima** que resiste el individuo de la especie.

En diferentes especies la distribución geográfica estará controlada por diferentes combinaciones de estos factores; Hutchins expresa esto por el diagrama siguiente. (Fig. 7):

Por ejemplo, en las especies del grupo 1, siendo el factor limitante la temperatura máxima y mínima que puede tolerar el organismo individual; su distribución hacia el ecuador está controlada por la temperatura máxima que resiste, hallando temperaturas aptas para la reproducción en la misma zona en el invierno, y viceversa, hacia la zona boreal logra sobrevivir en el invierno y se puede reproducir en verano. Con la especie 2, son las temperaturas que limitan la reproducción, las que controlan la distribución geográfica.

Hay numerosos estudios sobre las relaciones entre la temperatura y el crecimiento de los animales. Se ha expresado muchas veces que en términos generales

- Los invertebrados marinos no conchíferos alcanzan mayor tamaño hacia los polos;
- El número de **especies** en las faunas disminuye hacia los polos, pero
- El número de **individuos** de una especie aumenta en el mismo sentido;
- Los organismos en las aguas más frías crecen más lentamente, demorando más en llegar a la edad reproductiva, y tienen una vida más larga que los animales de tipo semejante en aguas cálidas.

Excepciones a la regla de mayor tamaño para los invertebrados de agua fría se hallan entre los invertebrados de concha **calcárea**, ya que en las aguas frías es difícil la precipitación de CaCO₃. Por ejemplo, en los foraminíferos algunas de las especies más grandes son de aguas frías, pero tienen concha arenácea aglutinada, no calcárea, mientras que las mayores especies de concha calcárea se encuentran en las aguas cá-

lidas del Pacífico (p. ej., **Cycloclypeus**, **Orbitolites**). El pelecípodo **Tridacna**, que en los arrecifes de Australia llega a un metro de largo, mide unos pocos centímetros en el extremo septentrional de su área de distribución.

Otro dato interesante, se relaciona con la **disminución de la viscosidad** del agua con la elevación de la temperatura. La viscosidad a 0° es casi el doble del valor a 25°. Esto se refleja en que los organismos planktónicos (foraminíferos, radiolarios, diatomeas), tienen espinas más largas en aguas cálidas, para impedir el hundimiento.

En los océanos abiertos el plankton es mucho más abundante en aguas frías. Hacia los polos se nota que su composición va cambiando, consiste principalmente de diatomeas y faltan casi por completo las formas pelágicas larvales de diversos animales, que son un componente tan importante en las latitudes más bajas.

Con referencia a la distribución de formas larvales en el plankton, Thorson (1950) (*fide* Gunter, 1957) ha demostrado que los gasterópodos Prosobranquios que habitan las aguas árticas y antárticas no tienen larvas planktónicas, pero que hacia el ecuador aumenta el porcentaje de especies con larvas planktónicas, pudiendo llegar a un 85% de las especies en algunas regiones. Las especies con larva bentónica tienen el huevo grande, la concha larval (protoconcha) tiende a ser grande y tosca; en contraste, la concha larval planktónica es más delicada, enrollada estrechamente y con frecuencia finamente esculpida (véase la figura de Gunter, reproducida aquí como la Fig. 7. Esta relación podría ser utilizada por los paleontólogos para deducir condiciones paleoclimáticas.

Los corales madrepóricos son netamente estenotermales, no pudiendo sobrevivir donde la temperatura mi-

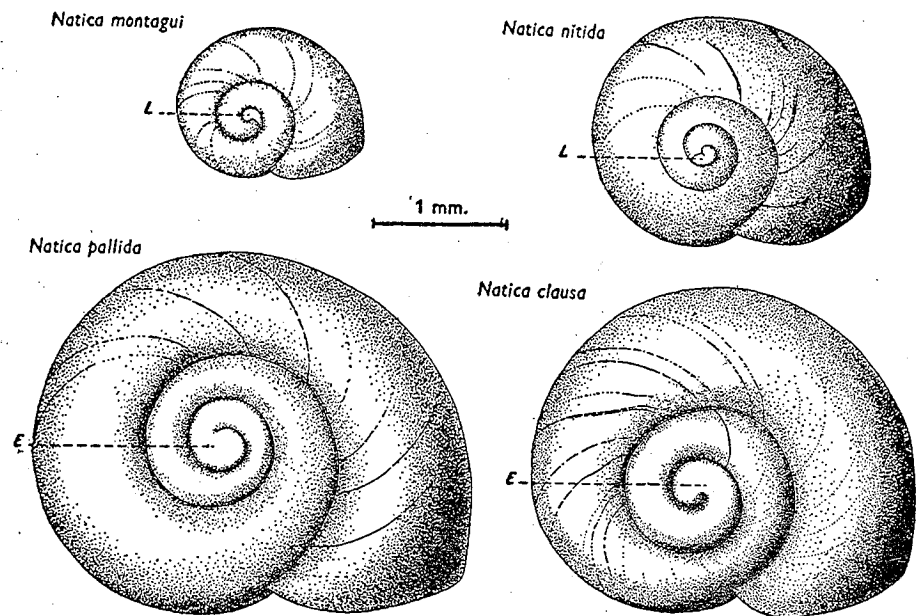


Fig. 8. Efectos de la temperatura sobre el tamaño de la protoconcha en especies de *Natica*. Abajo, especies de aguas frías con larva bentónica y protoconcha grande. (De Gunter, 1957, según figuras de Thorson, 1950).

nima llegue por debajo de 18-19° C. Según Pruvot (1896) la mayoría de las algas sésiles son estenotermales. Los cirrópodos son notablemente euritérmicos, como lo son muchos pelecípodos, especialmente las ostras. La especie europea *O. edulis*, tolera temperaturas de 0 a 20° y la americana, *Crassostrea virginica*, resiste temperaturas entre 4 y 34° en el golfo de México.

Los isótopos de oxígeno presentes en conchas calcáreas han sido utilizados para determinar temperaturas en épocas geológicas del pasado. Los métodos precisos para determinar las proporciones de O^{16}/O^{18} , fueron desarrollados por H. C. Urey y varios colaboradores (Epstein, Buchbaum, Lowenstam y Mackinney). Numerosos trabajos han aparecido ya: se pueden consultar en especial las explicaciones del método en *Geol. Soc. Amer.*

Bull., 62, pp. 417-426 y 64, pp. 315-326 (Epstein y otros, 1951, 1953).

La temperatura parece ser un factor importante en la distribución de magnesio en los esqueletos de organismos marinos. La proporción de magnesio, a su vez, está relacionada con las proporciones de aragonito y calcita presentes, ya que el primero raras veces contiene más de 1% de $MgCO_3$, mientras que la calcita generalmente contiene más, y a veces llega a tener 20 a 30% de $MgCO_3$. Algunas especies que en latitudes bajas segregan un esqueleto puramente aragonítico, incluyen un poco de calcita hacia latitudes más altas. (Véase Chave, 1954; Lowenstein, 1954 a, b). Hay una relación bastante estrecha entre temperatura alta y la presencia de magnesio (véase la sección sobre Carbonatos en el mar), aunque el aragonito es siempre bajo en Mg.

Oxígeno. Está presente en todas las aguas oceánicas, aún en las mayores profundidades, a diferencia de lo que se suponía antes de empezar los estudios oceanográficos en el siglo pasado. Se observó luego que lo había en todas las muestras de agua en todas las profundidades. La cantidad presente varía de un sitio a otro, pero no directamente en función de profundidad, sino que depende de la circulación oceánica y de otros factores.

En la superficie de los océanos las aguas normalmente están saturadas de oxígeno; la cantidad presente varía entre 4, 5 a 9 cm^3 /litro, la cifra más alta correspondiendo a las aguas más frías. La solubilidad del O en el agua marina disminuye con el aumento de la temperatura y también de la salinidad. A la salinidad usual, la solubilidad disminuye a razón de entre 0,1 a 0,2 m/lit. por 10° C.

Las aguas marinas están perdiendo oxígeno constantemente por las actividades respiratorias, químicas y enzimáticas de los organismos (incluyendo las bacterias) presentes en todos los niveles. Esta pérdida se puede compensar por **absorción** de oxígeno atmosférico en la zona superficial, y en la zona fótica, por la producción de nuevo O , por la **fotosíntesis** de las plantas marinas.

La distribución del oxígeno a través de los océanos se efectúa casi en su totalidad por el desplazamiento de masas de agua oxigenada desde un sitio a otro, ya que la difusión molecular es demasiado lenta para ser eficaz. En términos generales, hay una circulación lenta de agua oxigenada desde las regiones polares ("los pulmones de los océanos") hacia las regiones tropicales; este proceso ha sido llamado "**advección**" (Richards, 1957). (Véase la sección sobre "Circulación en los Océanos", más adelante).

En general, hay muy pocas regio-

nes del océano donde hay un equilibrio exacto de 100% de saturación con respecto al oxígeno; lo mismo hay zonas o regiones pobres en oxígeno, como las hay "sobresaturadas", por ejemplo, debajo de la superficie en la zona iluminada, puede ser producida mayor cantidad de oxígeno por fotosíntesis de lo que puede ser absorbido o difundido a otras aguas o a la atmósfera. En contraste, en partes de la zona afótica el oxígeno puede ser consumido más rápidamente de lo que se surte y el agua empobrece en O .

Nivel de compensación (compensation depth). Es un término aplicado a la profundidad a la que la producción del O por la fotosíntesis y el consumo por los organismos, están en equilibrio. Este nivel varía de una región a otra, no se puede predecir porque implica diversos factores. Algunas determinaciones de este nivel varían desde 0,8 m. en una bahía de Long Island fuera de Nueva York, a 100 m. en el Mar de Sargazos.

Aunque la profundidad por sí sola no trae como consecuencia necesaria una deficiencia de O , cualesquiera condiciones que interfieran con la circulación del agua sí producirán anomalías en el surtido de O en las aguas más profundas. Tales condiciones generalmente se presentan en mares circundados por tierras (mares mediterráneos) o en golfos, bahías y fiordos, donde el fondo de la entrada está notablemente más elevado que el de la cuenca. Kuenen describe tal umbral como un "sill" (Kuenen, Figura 2). Este autor, basándose en el trabajo de Fleming y Revelle (1939), distingue dos tipos de cuencas: a) de aguas completamente estancadas (figura superior), condición asociada con la presencia de un umbral o "sill" a poca profundidad, y largo; y b) cuencas no completamente estancadas (o

no estancadas), donde el umbral es más corto y más profundo y permite una renovación periódica o continua aunque limitada de las aguas. Los caracteres de estos tipos de cuenca se pueden enumerar así:

A * Cuencas estancadas:

Marcada estratificación del agua en la superficie, debido a la afluencia de aguas pluviales; las capas de densidad igual son delgadas; faunas planktónicas de aguas dulces, salobres y salinas pueden encontrarse en niveles poco distantes verticalmente.

Aguas de la cuenca: Condiciones uniformes en toda la cuenca debajo de los estratos ya mencionados; no hay circulación. Características de estas aguas:

- 1.—Temperatura y salinidad uniformes
- 2.—Temperatura anormalmente alta
- 3.—Falta de oxígeno
- 4.—Presencia de H_2S .
- 5.—Abundancia de sales nutritivas (pero, naturalmente, por la ausencia de oxígeno, éstas no pueden ser utilizadas por las plantas)
- 6.—Saturadas con respecto al $CaCO_3$.

Los caracteres de los sedimentos que se forman son:

- a) Grano fino
- b) Químicamente, fuertemente reductivos
- c) Contienen H_2S
- d) Altos en $CaCO_3$
- e) Laminados
- f) Sin organismos bentónicos
- g) Los fósiles serán una mezcla de formas planktónicas y nectónicas que habitaban las aguas superficiales.
- h) Alta proporción de material orgánico
- i) Fósiles presentes sólo en ciertos niveles. Esto se explica porque muy excepcionalmente tempestades, movi-

mientos sísmicos, etc., podrían causar un aporte de agua marina a través del umbral, lo que provocaría la mantanza de las faunas y floras necto-planktónicas muy especializadas de las aguas superficiales.

B — Cuencas con estancamiento menos completo: (se produce una renovación periódica o continua, en escala limitada, de las aguas). Hay estratificación de las aguas superficiales, lo mismo que en (A), pero los estratos son más amplios.

Condiciones uniformes y ausencia de circulación de las aguas de la cuenca debajo del nivel superficial, lo mismo que en (A).

Condiciones de estas aguas:

- 1.—Temperatura y salinidad uniformes.
- 2.—Temperatura anormalmente alta.
- 3.—Poco oxígeno.
- 4.—Sales nutritivas relativamente altas (en cantidad).
- 5.—Saturación respecto al $CaCO_3$.

Caracteres de los sedimentos:

- a) Grano fino.
- b) Químicamente reductores.
- c) Fauna bentónica presente pero anormal.
- d) Material orgánico relativamente alto.
- e) $CaCO_3$ elevado.

La formación La Luna de Venezuela se depositó bajo condiciones de aguas estancadas del fondo semejantes a las descritas en (A), excepto que la región no tiene necesariamente que haber estado circundada por tierras; más bien las aguas superficiales habrán sido marinas de salinidad normal, con abundancia de **Globigerina**.

Pero los otros caracteres concuerdan con lo indicado arriba.

Regiones actuales con condiciones anormales de oxigenación son, p. ej.:

La Fosa de Cariaco; es excepcional en que está en el mar abierto, pero carece de oxígeno por circulación deficiente.

El Mar Negro; los caracteres pertinentes son: Aguas superficiales bien oxigenadas hasta los 50 m. de profundidad, de allí hacia abajo el oxígeno disminuye rápidamente, debajo de los 150 m. ya falta y hay H_2S , que aumenta desde 4 cm^3 /litro a 500 m. hasta 6 cm^3 /litro en el fondo, 2.000 m.

Un ejemplo de una bahía con condiciones de ausencia de oxígeno y formación de H_2S en el fondo es la de Kaoe en la isla Halmahera de las islas Molucas (Kuenen, Fig. 5). Este ejemplo demuestra que el estancamiento se produce más fácilmente en regiones tropicales, donde las condiciones atmosféricas son más uniformes. Aunque esta bahía tiene una entrada bastante ancha y el umbral a 50 m. de profundidad, por debajo de los 350 m. las aguas carecen de oxígeno. Comenta Kuenen que un fiordo noruego de topografía semejante estaría bien oxigenado.

En términos generales, parece que los animales marinos no exigen una concentración determinada de O en el agua, sino que se adaptan fácilmente a todos los cambios, y con tal que no haya H_2S pueden funcionar, al menos por cierto tiempo, en aguas cuyo contenido de oxígeno es tan reducido que casi no se puede medir en las muestras oceanográficas (Richards, 1957, p. 212).

En todos los océanos se encuentra que algunos niveles batimétricos son pobres en oxígeno, pero no se ha notado que estos niveles sean pobres en necto-plankton. Richards concluye que en general el contenido de O no es

un factor primario que controle la presencia de organismos y su crecimiento, excepto en los casos extremos de condiciones aneróbicas con desarrollo de sulfuros. Dicho autor señala también que la abundancia de animales disminuye con la profundidad pero no paralelamente a los cambios del oxígeno; tampoco hay evidencia de que aumente debajo de aquellos niveles pobres en O . Por lo tanto, debe presumirse que otros factores limitantes, tales como la temperatura, presión o surtido de alimento, juegan un papel mucho más importante en el empobrecimiento de la fauna hacia los fondos, que no la escasez de oxígeno.

Richards (1957) considera con lujo de detalles el tema del oxígeno oceánico, incluyendo secciones sobre la distribución en los varios mares y océanos. A este respecto podemos citar sus notas sobre el Mar Caribe, éste está dividido en una serie de "cuencas" y separado del Océano Atlántico por umbrales submarinos que no permiten la entrada de agua oceánica debajo de los 1.000 m. En la cuenca venezolana, la concentración mínima de O se halla entre 400 y 600 m. de profundidad, donde hay menos de 3 ml/litro en la parte sur de la cuenca. Por debajo de 1.500 m., el contenido es más de 4,8 ml/lit. y continúa aumentando hasta más de 5 ml/lit. en el fondo (3.600-3.800 m.). (Estos datos por supuesto que no rigen para la fosa de Cariaco).

Carbonato y CO_2 en los océanos.

La discusión siguiente está basada casi exclusivamente en el admirable artículo por Revelle y Fairbridge (1951) en el **Treatise**.

El calcio y el dióxido carbónico son esenciales en el metabolismo de los seres vivientes; son también de gran interés al geólogo, sedimentólogo y paleontólogo porque gran proporción de los sedimentos formándose actual-

mente en los ambientes marinos o presentes en la columna geológica, son carbonatos. Puesto que los elementos magnesio y estroncio frecuentemente están asociados con el calcio en los sedimentos que se están formando ahora, y en los del pasado, conviene incluir su biogeoquímica en esta discusión. Hay que notar que en la actualidad el $MgCO_3$ no se presenta como magnesita o dolomita en los esqueletos de organismos marinos, sino en solución sólida; lo mismo rige para el $SrCO_3$.

Revelle y Fairbridge (en su tabla 1, p. 241) dan cálculos de las cantidades de C y de CO_2 presentes en las rocas sedimentarias y en la atmósfera, la hidrósfera y la biósfera. Concluyen que, aproximadamente, un 73% del C está en los carbonatos sedimentarios, casi un 27% como carbón orgánico en sedimentos* y solamente 0,16% en la hidrósfera, atmósfera y biósfera combinadas. La cantidad de CO_2 en el océano es 25 veces mayor que la de la atmósfera (60×10^{12} toneladas contra $2,2 \times 10^{12}$ toneladas, *fide* Kuenen). Además se calcula que la cantidad gastada por la fotosíntesis de las plantas marinas es solamente 1/280 del total presente, contra 1/32 del CO_2 atmosférico usado por la vegetación terrestre. Si las aguas del océano no estuvieran en moción en gran escala, existiría un flujo de CO_2 desde el océano a la atmósfera, pero las corrientes oceánicas introducen complicaciones de modo que Revelle y Fairbridge consideran que el balance neto del movimiento es dudoso. En las corrientes que fluyen desde el Sur hacia el Norte (como la corriente del Golfo), las aguas se van enfriando, de ahí que pueden contener más CO_2 , la fotosíntesis es más activa, total que el movimiento de CO_2 es más bien desde el aire al agua. En contraste, las corrientes en los lados occidentales

de los continentes llevan aguas hacia el ecuador, éstas al calentarse tienden a perder CO_2 a la atmósfera; pero luego cerca de los continentes se produce el fenómeno de "upwelling" o subida de aguas frías ricas en nutrientes, por cuyo motivo el fitoplankton es más abundante, hay mayor gasto de CO_2 en la fotosíntesis, total que el balance neto de las dos tendencias no se conoce.

En términos generales, los océanos están esencialmente saturados en cuanto al $CaCO_3$ y la razón a que éste se retira del agua en la forma de depósitos calcáreos, en su gran mayoría de origen orgánico, debe de ser casi exactamente igual a la proporción en que se introduce el carbonato por los ríos, que se calcula en 0,29 mg. por cm^2 por año. Se calcula la razón de depósito de $CaCO_3$ en los fondos oceánicos en 0,66 gm. por cm^2 por 1.000 años, que concuerda con los cálculos de Arrhenius (1952) sobre el acumulo de los depósitos calcáreos oceánicos. Hay dos regiones contrastadas de los fondos oceánicos donde se está acumulando $CaCO_3$:

1) los fondos oceánicos, en profundidades generalmente de más de 1.000 m. y menos de 4.700 m., donde se están depositando los barros calcáreos de Globigerinas (y en menor grado, de pterópodos) (véase Fig. 9); y

2) las regiones de aguas someras y cálidas, donde se forman calizas coralinas, sedimentos calcáreos periarrecifales, etc.

Probablemente la mayor parte del acumulo anual de $CaCO_3$ tiene lugar en la región (1). La vasta amplitud geográfica de estos fondos, calcula-

* Estas cifras contradicen la afirmación hecha por algunos autores (p. ej., Kuenen, p. 8) de que, en comparación con los carbonatos sedimentarios, la cantidad de C en todos los demás sedimentos es insignificante.

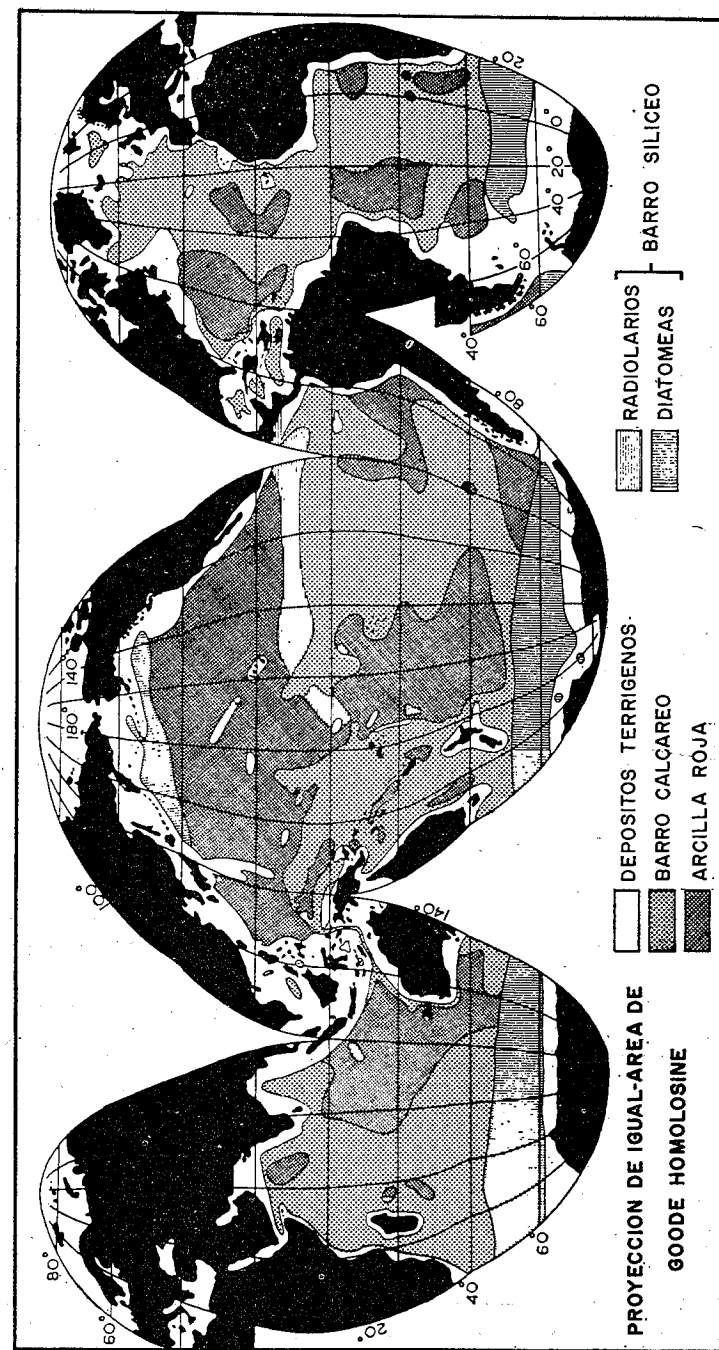


Fig. 9. La distribución de los varios tipos de sedimentos en los fondos oceánicos. (Según Kuenen, 1950).

dos en 128 millones de km², compensa la lentitud de la sedimentación. Esta puede ser mucho más rápida por unidad areal en las zonas someras del segundo tipo, pero el área es muchísimo menor. Ignoramos si se han hecho estimaciones, pero el área ocupada por todos los tipos de sedimentos de las plataformas continentales es de sólo 30 millones de km², contra 128 millones cubiertos por los barros oceánicos calcáreos.

La mayor parte del CaCO₃ que afluye al mar, en la actualidad está derivada de la destrucción de calizas que afloran. Kuenen ha hecho unas consideraciones interesantes sobre lo que podemos llamar la "fuga de divisas" de CaCO₃ a los fondos oceánicos, donde permanece encerrado y no vuelve a circular; esta fuga habrá principiado en el Cretáceo, cuando los foraminíferos, más exactamente los globigerínidos y familias afiliadas, se adaptaron a la vida planktónica. Kuenen prevé la posibilidad de un déficit en el futuro geológico, cuando todas las calizas de los continentes hayan sido rebasadas, y la única fuente de nuevo carbonato será por la meteorización de rocas no calcáreas.

Revelle y Fairbridge hacen unas consideraciones interesantes sobre los cambios en el sistema de equilibrio del CO₂ y CaCO₃ que pueden haber tenido lugar en pasadas edades del Cenozoico, cuando el clima era más cálido o más frío que el actual. Emiliani (1954) calcula por estudios de paleotemperaturas que durante el Oligoceno la temperatura promedial del agua oceánica profunda era aproximadamente 10,5°, y que hubo una bajada de unos 8° para fines del Plioceno.

Estudios de testigos largos de sedimentos calcáreos en los océanos, en el Pacífico por Arrhenius (1952) y en

el Atlántico por Schott (1939) han tratado de interpretar la alternancia de capas respectivamente bajas y altas en CaCO₃, fenómeno relacionado sin duda con las glaciaciones pleistocenas. En el Océano Atlántico las etapas glaciales parecen haber estado caracterizadas por sedimentos **bajos** en CaCO₃, pero en el Pacífico es al contrario. Para la discusión de estos fenómenos, véase Revelle y Fairbridge, ps. 283-284. Parecen depender del balance de un complejo de factores como la circulación atmosférica y oceánica y la producción acelerada del plankton calcáreo **versus** su solución en aguas frías más ricas en CO₂.

La solubilidad del CaCO₃ aumenta con la clorinidad, de ahí con la salinidad. Bajo temperaturas y presiones normales la calcita es menos soluble que el aragonito. En experimentos hechos por Murray e Irvine (1891), bajo evaporación, el aragonito se precipitaba a temperaturas por encima de 26°, y la calcita por debajo de esa temperatura. En la naturaleza, el aragonito se precipita en cantidad relativamente significativa en aguas tropicales someras, en bahías, lagunas, etc., donde hay surtido constante de agua saturada de CaCO₃ y recalentada por el sol. El ejemplo por excelencia de estas condiciones se halla en las Islas Bahamas, en el bajo fondo, del que las islas constituyen una pequeña parte emergida. Sobre la mayor parte de este banco, el agua tiene menos de 5 m. de profundidad. La parte interna del banco está cubierta por un barro blanco calcáreo muy fino, llamado **drewita**, compuesto de cristales microscópicos de aragonito. Drew (1911), el primero en estudiarlo, atribuyó su origen a actividad bacteriana, pero la mayoría de los autores modernos consideran que es un precipitado inorgánico. Una tercera interpretación compara los cristales con los que se forman en los te-

jididos de ciertas especies comunes de algas verdes, pardas y rojas.

En contraste, la precipitación inorgánica de calcita parece ser casi nula, si bien no de un todo imposible, puesto que Chapman (1941) halló cristales de ella en un sedimento al SE de Australia.

En general se considera que la casi totalidad del CaCO₃ que se está acumulando en el mar es de origen orgánico. Revelle y Fairbridge expresan que los granos mayores en los sedimentos neríticos calcáreos son en general fácilmente reconocibles como fragmentos de organismos. La fracción más fina parece resultar de la desmenuzación de ellos, lo que está confirmado porque las razones de CaCO₃ a MgCO₃, y de calcita a aragonito, no varían con la granularidad de la muestra. Si la calcita precipitada inorgánicamente fuera un componente importante de la fracción fina, el contenido de MgCO₃ de esta fracción debería ser menos de 2%, lo que no es el caso. Cantidades apreciables de Mg nunca se forman en calcita precipitada directamente del mar; toda la cantidad que se observa en los sedimentos se deriva del carbonato segregado por plantas o animales.

A propósito del carbonato de Mg, es interesante señalar que hay tres factores que influyen en su abundancia:

1) La **mineralogía** de la concha o caparazón animal; hay más MgCO₃ en calcita, menos en aragonito. Como se expondrá en detalle más adelante, las relaciones de calcita/aragonito a su vez dependen de:

a) la filogenia, o digamos la clasificación sistemática, de los organismos implicados. Diferentes grupos de animales pueden segregar calcita o aragonito exclusivamente, o una mezcla de ambos. A este respecto se ha notado que:

b) el aragonito se forma principalmente en los esqueletos de organismos de aguas cálidas, la calcita en los de aguas más frescas. En este sentido, pues, el contenido de Mg tendería a disminuir hacia el ecuador. Pero por otra parte se ha observado una relación contraria; véase (2) a continuación.

2) **temperatura.**— Los estudios de las conchas indican, sin embargo, que la cantidad de Mg aumenta con la temperatura, y además, que el aumento es más marcado en los grupos más primitivos, como se ve por la comparación siguiente:

	Temperatura	
	0°	30°
Foraminíferos	1	16
Cirrópodos (percebes)	1	5
	% de Mg CO ₃	

Con referencia a las relaciones entre la filogenia y la segregación calcárea, vamos a considerar las relaciones en los diversos grupos de plantas y animales que contribuyen a la sedimentación calcárea en aguas someras, empezando con las plantas.

Bacterias. Si se les niega participación en la formación de la *drewita*, parece que la única región importante donde las bacterias pueden jugar un papel importante es en el fondo del Mar Negro. En este mar, donde existen condiciones anaeróbicas por debajo de unos 150-200 m., hay ausencia total de animales bentónicos, y el plankton de las aguas superficiales, que comprende diatomeas, dinoflagelados y otras algas microscópicas, no incluye microorganismos calcáreos. Sin embargo, un 60% del fondo está cubierto por un barro calcáreo blanco, finamente interlamado con material carbonoso. El origen de este barro es debatible. Shvetsov (1948) lo atribuye a la precipita-

ción de calcita debida a liberación de amoníaco por bacterias denitrificantes, pero Straknov (1947) niega la participación de bacterias en la precipitación.

Algas. El CaCO_3 es precipitado por 5 grupos de algas; a saber: 2 familias (Dasycladáceas y Codiáceas) de un orden de algas verdes; 1 sólo género (**Padina**) de las algas pardas; de las algas rojas, 2 Ordenes de las subclase **Florideae**, a saber: los **Nemaliones**, poco importantes, y los **Cryptonemiales**, mejor conocidos como las algas coralinas, incluyendo géneros como **Coralina**, **Lithothamnium**, **Melobesia**, etc. Los botánicos incluyen en las algas pardoamarillas (Crisofíceas) a los microscópicos **Co-colitofóridos**, a veces referidos a los protozoarios o a un Reino **Protistas**. Aunque las algas verde-azules pueden segregar CaCO_3 , tales formas generalmente habitan lagos, ríos y fuentes termales; las especies marinas contribuyen más bien a la destrucción de las calizas, al perforarlas con sus filamentos. Géneros marinos que depositan el CaCO_3 son **Rivularia**, **Calothrix** y **Oscillatoria**.

En las algas verdes y pardas y en el orden **Nemaliones** de las rojas, el CaCO_3 es aragonito, mientras que en las algas coralinas es calcita. En estas últimas, considerable MgCO_3 (7-30%) puede estar asociado con la calcita en solución sólida; la proporción parece aumentar con la temperatura y también con la profundidad. El contenido de SrCO_3 es bajo, alrededor de 0,3%. Estas algas coralinas rojas, aunque alcanzan su máximo desarrollo en aguas cálidas, también pueden formar bancos extensos en latitudes más altas, p. ej., la costa de Irlanda, donde las calizas formadas por **Lithothamnium** se utilizan para enriquecer los suelos.

Las algas aragoníticas verdes y rojas (**Nemaliones**) se encuentran prin-

cialmente en aguas cálidas, tropicales y subtropicales o en sitios localmente favorables en zonas templadas. **Halimeda**, un alga verde, tiene, aproximadamente, 1,3% de SrCO_3 ; otras algas verdes analizadas por Lowenstam dan valores de hasta 2,3%.

Invertebrados marinos.—Foraminíferos. La mayoría de las especies de estos protozoarios segregan una concha calcárea, aunque una proporción apreciable forman la concha de partículas recogidas del fondo y cementadas por sustancias tectinosas ("quitinosas"), calcáreas o ferruginosas, según la especie; en estas formas aglutinadas la composición puede variar desde silíceo a calcáreo, dependiendo de los materiales disponibles y de la composición del material cementante. Muchas especies que incluyen formas de varios milímetros de largo, se hallan en aguas frías y profundas, y se indican otras muchas de las aguas frías polares.

En los foraminíferos que segregan una concha calcárea, en la gran mayoría ésta es de calcita. De unas 1.700 a 2.000 especies recientes y fósiles estudiadas por Bandy (1954) solamente 9 contenían aragonito; de éstas, 2 son especies recientes de aguas frías en profundidades entre 30 brazas a unos centenares; 4 eocenas y 4 cretáceas, lo que indica que el aragonito es más estable en estas conchas que en algunos otros organismos. En una de estas especies aragoníticas, el aragonito constituye las partículas de una concha aglutinada (**Bigerina irregularis** Phleger y Parker).

El contenido de MgCO_3 en las conchas de foraminíferos tiene un amplio espectro de variación, desde 0,33% hasta 15,9%. Chave encuentra cierta correlación entre el contenido y la temperatura (véase arriba). El promedio de SrCO_3 es bajo, menos de 0,4%.

Poríferos. En una de las 3 clases de espongiarios (las esponjas cal-

cáreas), las espículas son de calcita. En las pocas especies analizadas el MgCO_3 varía desde 5,5% a 14,1%, más alto en las aguas cálidas.

Celentéreos. En este phylum, los grupos que contribuyen a la formación de depósitos calcáreos modernos son, además de los hexacorarios o **Scleractinia**, los llamados hidrocoralinos (órdenes **Milleporida** y **Stylasterida** de la clase **Hidrozoarios**), y los miembros de la subclase **Octocoralia** (= Alcionarios) de la clase Antozoos. Los hidrocoralinos forman masas ramificadas o irregularmente laminares, frecuentemente confundidos con los auténticos corales. Los alcionarios segregan espículas microscópicas de calcita en los tejidos, que generalmente se disgregan al morir los animales, pero que pueden así contribuir a los sedimentos de grano fino en aguas someras. Expresa Bayer (Treat. Invert. Paleo., pág. F-176) que su producción de CaCO_3 es bastante importante; en las Islas Tortugas Secas, cerca de Florida, se calcula en una tonelada por "acre" por año. **Heliopora**, el llamado "coral azul" del Océano Pacífico, puede ser localmente importante como formador de arrecifes; este género es único entre los alcionarios en que es aragonítico al igual de las madreporas y los hidrocoralinos.

El contenido de MgCO_3 en las madreporas va desde 0,12 a 0,76%, aumentando en general con la temperatura; su contenido de SrCO_3 es desde 0,5 a 1,5%. En los alcionarios calcíficos, el MgCO_3 va desde 6,05 a 14,9%, con los valores más altos en temperaturas por encima de 25° y los más bajos por debajo de 5° C. El SrCO_3 es bajo en este grupo, 0,5% o menos.

Anélidos. Una familia de poliquetos, las **Serpulidae**, forman tubos de calcita, aragonito o una mezcla de ambos, en forma de cristales en una base de mucina. La proporción

de aragonito varía desde 0 a 20% a temperaturas de 5°, hasta 60 a 100% por encima de 22° C; el contenido de MgCO_3 varía inversamente al del aragonito. **Serpula** puede localmente formar masas calcáreas considerables.

Equinodermos. El esqueleto parece estar invariablemente formado por calcita. En el phylum, en general, el MgCO_3 varía entre 4,5 a 15,7%, generalmente en relación directa con la temperatura, especialmente en las estrellas (asteroides y ofiuroideos). Las proporciones de MgCO_3 en diferentes grupos son: 8,6 - 12,6% en asteroides; 9,2 - 16,6% en ofiuroideos, y 7,3 - 12,8% en crinoideos. Los valores de SrCO_3 son excepcionalmente bajos en todos, menos de 0,35%.

Briozoarios. Las partes duras consisten en calcita, aragonito o una mezcla de los dos. Investigaciones preliminares de la parte calcárea dan cifras de más de 4% de MgCO_3 , y de SrCO_3 , 0,4 a 0,5%.

Braquiópodos. En las especies vivientes calcáreas, el CaCO_3 es calcita con menos de 4% de MgCO_3 , con SrCO_3 excepcionalmente bajo, menos de 0,25%.

Moluscos. En los gasterópodos y pelecípodos, lo mismo que en los serpulidos y los briozoarios, la calcita y el aragonito a veces se forman en una misma concha. Algunas especies segregan solamente calcita o aragonito, pero en la mayoría hay una mezcla, cuyas proporciones pueden variar dentro de una misma especie o aun en el mismo individuo, según la estación (es decir, según la **temperatura**).

La proporción de MgCO_3 varía con el contenido de calcita, siendo muy baja en conchas aragoníticas, 0,09 a 0,25%. En los que tienen calcita sola, la proporción fue de 1,30 a 2,80% en los pelecípodos, 0,71 - 2,40% en gasterópodos, estudiados por Chave.

La proporción de $MgCO_3$ es, por lo tanto, mucho más baja que en otros **phyla**. El $SrCO_3$, como determinado por Thompson y Chow (1955) es menos de 0,2% en las familias **Pectinidae**, **Ostreidae** y **Anomiidae**. Otros pelecípodos, los gasterópodos y los escafópodos contienen entre 0,15 y 0,4% de $SrCO_3$, mientras que los Anfineuros contienen 1% o más (quizás por habitar la zona litoral y estar más expuestos a la atmósfera).

En los mares actuales los cefalópodos con concha son tan raros que no se consideran (el solo género **Nautilus** en el Océano Pacífico), pero en el pasado geológico fueron más importantes; la concha en ellos es aragonítica.

Artrópodos. El carapacho quitinoso en muchos de los crustáceos más avanzados está fortificado por depósitos de sales de calcio, principalmente carbonato y fosfato. Parece que gran parte, si no la totalidad de estas sales, son reabsorbidas de la concha antes de la muda, para facilitar la rápida recalcificación del nuevo carapacho.

En todos los crustáceos analizados por Chave (1954 a), el $CaCO_3$ era calcita, aunque algunos investigadores han indicado también vaterita, a base de la refracción de los rayos X. Todos están de acuerdo en que no hay aragonito. En los cirrópodos (percebes) a diferencia de otros crustáceos, hay muy pocos fosfatos o material orgánico. El contenido de $MgCO_3$ en varios grupos se indica como: decápodos, 5,2 - 11,2%; ostrácodos, 2 - 10,2%; cirrópodos, 1,35 - 4,6%. El $SrCO_3$ es relativamente alto, 0,5 - 0,8% en cirrópodos y decápodos.

Lowenstam (1954) resume las relaciones ecológicas del aragonito en una tabla (véase G. S. A., Mem. 67, vol. 1, fig. 7, p. 272), que presenta en forma gráfica la correlación entre

este mineral y temperaturas altas. Dicho autor establece 4 grupos de organismos con respecto a la formación de aragonito y/o calcita:

1) Los que segregan solamente aragonito (como las madreporas), donde el número de especies es mucho mayor en aguas tropicales;

2) organismos, como las algas rojas y los alcionarios, en los que algunas subdivisiones segregan calcita o aragonito exclusivamente; los que segregan aragonito se restringen a los mares más cálidos, los que segregan calcita tienen una repartición geográfica más amplia;

3) organismos que segregan aragonito exclusivamente, excepto en la parte más extrema de su **habitat** geográfico hacia la temperatura mínima; algunas especies del pelecípodo **Braichydontes** y del gasterópodo **Littorina** conforman a esta condición;

4) organismos que segregan aragonito y calcita en la misma concha, la proporción de aragonito aumentando con la temperatura.

Hay ciertas indicaciones de que pueda haber una relación entre la salinidad y el contenido de aragonito. Poblaciones de **Mytilus** del Mar Báltico, en regiones de salinidad tan baja como 3 - 10%, tienen un contenido más elevado de aragonito que otras poblaciones que crecieron bajo la misma temperatura pero con salinidad de 18 a 34% (Revelle y Fairbridge, p. 273).

El aragonito en las conchas es mucho menos estable que la calcita, siendo muy propenso a la recristalización en la forma de calcita; pero en los ambientes arrecifales y periarrecifales la calcita también se recristaliza con mucha frecuencia (Emery, Tracy y Ladd, 1954). Estos fenómenos han sido estudiados en testigos de sedimentos calcáreos recientes del atolón de Bikini. En orden descendiente de su propensión a la recrista-

lización, figuran: las madreporas, los moluscos, el alga verde **Halimeda**, las conchas de pared delgada de los foraminíferos planktónicos, las de pared gruesa de los foraminíferos bentónicos de aguas someras, las de los macroforaminíferos (p. ej., **Cyclodypeus**) y, finalmente, los equinodermos y el alga **Lithothamnion**, los que raramente se recristalizan. Se observó en muchos casos que dentro de un año más de la mitad del aragonito se había transformado en calcita. La razón Sr/Ca se reduce notablemente con la recristalización.

Las observaciones anteriores son aplicables principalmente a los sedimentos calcáreos formados en aguas someras, que son los tipos de caliza más representados en la columna geológica, de ahí que son más interesantes para interpretaciones paleoecológicas. Como señalado arriba, sin embargo, la sedimentación calcárea pelágica es probablemente mucho mayor en cantidad. Los organismos que contribuyen en grado notable a estos barros calcáreos son:

1) los **Cocolitofóridos**, organismos microscópicos flagelados, muy diminutos, clasificados ya en un reino Protistas, ya en las algas crisofíceas, ya en protozoarios. Tienen la forma esférica con una envoltura formada por discos o plaquitas de diferentes formas, llamados **cocolitos**. Gran parte de los barros calcáreos de globigerinas está formada por estos restos, que por sus dimensiones tan pequeñas han sido poco investigados hasta últimamente. Los **discoastéridos**, restos de forma estrellada e igualmente diminutos, pueden ser relacionados con cocolitos, aunque hay ciertas dudas.

2) Los **foraminíferos planktónicos**, que comprenden especies de los géneros **Globigerina**, **Globorotalia**, **Has-**

tigerina, **Pulleniatina**, **Orbulina** y unos pocos más.

3) Los **pterópodos**, diminutos gasterópodos pelágicos con una concha delicada de unos milímetros de largo, arrollada sinistralmente o recta, con forma de probeta, cono largo, vaina de sable, etc. Un barro con un 10 o 25% de estas conchas generalmente se describe como un **barro de pterópodos**, porque sus conchas son muy llamativas por su tamaño más grande entre las de los foraminíferos que constituyen la mayor parte del depósito.

En cuanto a la interpretación paleoecológica de barros de globigerinas fósiles, Kuenen (1950, p. 315) enuncia un principio muy importante; dice que: "la mayoría de los rasgos característicos de los depósitos descritos como de mares profundos se deben a la magnitud de la **distancia** de las costas del sitio en que se acumularon, no a la magnitud de la **profundidad** de éste... Por ejemplo, el barro de globigerinas se puede formar a cualquier profundidad, hasta en la zona nerítica; pero es muy escaso cercano a la costa". Refiriéndose a los sedimentos de los mares de Indonesia, este autor escribe (p. 203) que "la naturaleza pelágica de los depósitos oceánicos se considera, con demasiada ligereza, como indicio de grandes profundidades, y se pasa por alto que es en realidad la gran distancia de la tierra lo que ha producido los rasgos típicos de los barros". Pero también él señala que es posible cometer el error contrario, de subestimar la profundidad. "Los barros que se están formando actualmente en las fosas submarinas de Indonesia en profundidades de 5.000 a 10.000 m. son idénticos a algunos que se hallan a 1.000 m. o menos. Al estado fósil sería fácil clasificar éstos como sedimentos batiales o hasta neríticos (0 - 200 m.) que hubieran

sido depositados a considerable distancia de la costa". (Kuenen, *loc. cit.*, p. 203).

El barro de pterópodos, según Kuenen, se puede formar solamente a considerable distancia de las tierras, lo que se sabe por la distribución actual de los sedimentos. Esto quizás se explica, porque al menos algunos pterópodos viven en la zona **batipelágica**, cuyo límite superior está a 100 - 700 m. por debajo de la superficie y cuyo límite inferior yace de 1.000 a 2.000 m.

Los factores que limitan la formación de estos sedimentos calcáreos del océano abierto son, entre otros:

a) la proximidad de las costas, debido al aporte de sedimentos terrígenos, y b) las profundidades demasiado grandes, más de 4.000 m., donde las conchitas calcáreas que pueden caer desde la superficie o las zonas pelágicas más altas, se disuelven. Cerca de las costas hay fuerzas que tienden a causar la destrucción de los sedimentos calcáreos: la erosión de las olas y la acción destructora de organismos presentes en varios "microambientes". Varias algas verdes microscópicas perforan las calizas; solución activa de ellas se efectúa debajo de masas densas de algas que tapizan partes de arrecifes; ciertas esponjas, p. ej., **Cliona**, perforan conchas de moluscos. Varios tipos de animales, especialmente los holotúridos, que viven en la vecindad de arrecifes, probablemente disuelven material calcáreo al pasarlo por el sistema digestivo, o al menos lo desmenuzan. El ambiente de los manglares produce rápida corrosión de las calizas, aunque el mecanismo está imperfectamente entendido; probablemente el ácido principal es el carbónico producido por la descomposición de material orgánico, más el tánico y quizás ciertos ácidos húmicos. En sedimentos recién enterrados el

CO₂ producido por la acción bacteriana tiende a destruir las conchas; la concentración del material orgánico y la porosidad del sedimento son factores importantes. Si el sedimento es un barro sin material orgánico, conchas limpias enterradas no presentan evidencia de solución después de meses; en contraste, las enterradas con el animal muerto adentro, pueden quedar completamente destruidas. Hecht (1933) demostró que tales conchas perdieron 10 - 24% de su CaCO₃ en uno o dos meses, en un caso, 25% en dos semanas.

Elementos nutritivos. Bajo este título los oceanógrafos y ecólogos se refieren a ciertos elementos esenciales en la nutrición del fitoplankton, los que, a diferencia de los elementos e iones mencionados a título de la salinidad, **no siempre** están presentes en las mismas proporciones. Los más importantes de ellos son el fósforo, el nitrógeno y el silicio; este último es esencial para la formación del esqueleto en las diatomeas y también los radiolarios. Los otros elementos necesarios en la nutrición, o están presentes en cantidades relativamente grandes como componentes constantes del agua del mar, o se utilizan en cantidades tan pequeñas que son necesarios análisis delicados para verificar su presencia (los llamados "trace elements").

Cada uno de los tres elementos (P, N y Si) pasa por un ciclo complejo en el mar, que por ser bastante diferente en sus detalles entre los tres, han sido investigados por separado. A grandes rasgos este ciclo puede representarse así:

Fosfatos, nitratos o silicatos → plantas → herbívoros → carnívoros (1 - 2 - 3 - etc),

o sea que, empezando con la forma sencilla del fosfato, etc., el elemento

entra progresivamente en compuestos orgánicos más complejos, pudiendo, en el caso más complejo, pasar sucesivamente por el cuerpo de diversos animales carnívoros antes de ser devuelto al mar por la muerte del último, para empezar la parte regenerativa del ciclo. O puede ser devuelto al fondo en diversas etapas de esta cadena, por la excreción o por la muerte del organismo. El material orgánico soluble, coloidal, o finalmente dividido, luego pasa por la parte regenerativa del ciclo, donde la actividad bacteriana o autóctica reduce los compuestos orgánicos complejos otra vez a fosfatos, nitratos o silicatos. Para los detalles del ciclo en cada caso, véase el trabajo de Barnes en el **Treatise**.

En aguas relativamente someras, mayor o menor parte de esta descomposición bacteriana puede tener lugar en el fondo, pero en aguas más profundas todo el ciclo se verificará dentro del agua.

El ciclo del fósforo y las proporciones del fosfato en diferentes aguas han sido más estudiadas; el ciclo del nitrógeno es más complejo. El ciclo del silicio es el que menos se entiende y presenta algunas anomalías. Este elemento, como se ha mencionado, no es necesario para la nutrición en el sentido estricto, pero sí para la formación de los esqueletos en las diatomeas y los radiolarios. La anomalía estriba en que estas estructuras silíceas, especialmente las frústulas de las diatomeas, parecen ser extremadamente resistentes a la solución bajo condiciones experimentales; además, las delicadas grabaduras de las frústulas se conservan intactas en los ejemplares hallados en los barros de diatomeas en los fondos. Pero, por otra parte, estudios hechos por Cooper (1933, 1952, *vide* Barnes), basados en cálculos sobre la producción anual del plankton, sugie-

ren que el ciclo del silicio es tanto más rápido que el del P o N, que el Si utilizado en una población de diatomeas nacidas en una estación puede ser utilizado varias veces dentro del mismo año.

Cooper sugiere que quizás la insolubilidad de las frústulas bajo condiciones experimentales pueda deberse a una capa protectora de moléculas orgánicas que al saturar las valencias residuales de los tetraedros de SiO₄, forman una barrera protectora. Esto no se ha podido verificar experimentalmente, pero podría ser cierto. Se presume que al pasar por el sistema digestivo de los abundantes crustáceos planktónicos que se alimentan de diatomeas, las frústulas pierden tal capa y posiblemente también sufren fractura, lo que facilitaría aún más la solución. Tal hipótesis encuentra apoyo en que en estudios del contenido del estómago en **Euphasia superba**, el "krill" de los cazadores de ballenas, pudieron identificarse tan sólo unas especies muy fuertemente silificadas de diatomeas.

Los ciclos indicados tienden a producir el acumulo de los elementos nutritivos en niveles más o menos profundos del mar. La redistribución de los elementos a la zona fótica tiene que efectuarse por movimientos verticales de las aguas del mar. En ciertas regiones del océano abierto, las aguas superficiales fluyen hacia afuera, por lo tanto, el agua profunda tiende a subir a la superficie para compensar el desnivel así producido; tales regiones se llaman en la oceanografía, **regiones de divergencia**.

Además de estas zonas de divergencia, relacionadas con las corrientes oceánicas, se produce intermitentemente en la vecindad de ciertas costas, especialmente las del oeste de los continentes, un fenómeno que se ha llamado en inglés "**upwelling**", o sea, la subida de una masa aprecia-

ble de agua profunda. Este fenómeno se ha observado especialmente en la costa de California, y a veces también en la costa occidental de Suráfrica. Parece que se produce cuando, durante un intervalo prolongado, sopla el viento casi paralelo a la costa pero con un componente hacia el mar, por cuyo motivo la superficie del océano en la vecindad de la costa viene a ser deprimida con referencia al mar abierto. La subida de estas grandes masas de agua fría, rica en elementos nutritivos, produce generalmente una reproducción explosiva o "floreamiento" de las diatomeas, frecuentemente con efectos nocivos sobre los peces de la región.

No podemos intentar resumir aquí los estudios detallados sobre la distribución de los elementos nutritivos en los varios océanos, que se encontrarán reseñados en Barnes (1957); pero daremos algunas conclusiones generales. Dicho autor expresa que hay cierta estratificación en la distribución, a saber:

1) Un estrato superficial en que las concentraciones localmente son bajas, y son relativamente uniformes dentro de la extensión vertical del estrato;

2) Un estrato en que la concentración aumenta rápidamente con la profundidad;

3) Un estrato de máxima concentración, generalmente en alguna parte del intervalo entre 500 y 1.600 m. de profundidad;

4) Un estrato más inferior, dentro del cual hay poca variación en el contenido de fosfato y nitrato con el aumento de la profundidad, pero donde por debajo de 2.000 m., puede haber un aumento considerable de silicato.

La capa (1) es más potente en las latitudes medianas en ambos hemisferios. Hacia el ecuador, en regiones de divergencia, es delgada y el gra-

diente infrayacente es abrupto. En latitudes altas esta capa puede faltar, apareciendo concentraciones altas en la superficie.

En el Océano Atlántico el contenido máximo de fosfato se encuentra en una capa cuya profundidad media yace a aproximadamente 1.000 m., extendiéndose hacia el N. desde el Antártico; debajo de este nivel hay una disminución paulatina del fosfato, desde S. hacia N. En el Océano Pacífico la distribución de fosfato en la región antártica es semejante a la del Atlántico en la misma región, pero el máximo de fosfato se halla al norte del ecuador. Las cantidades de PO_4 en el Océano Indico son intermedias entre las del Pacífico (más rico) y del Atlántico, con un máximo intermedio en latitudes australes correspondiente al del Atlántico, y un máximo en regiones ecuatoriales correspondiente al del Pacífico.

Estas distribuciones de los elementos nutritivos (tipificados por el PO_4 que ha sido el más estudiado) se deben a las diferencias en la circulación de aguas profundas. Un intercambio de aguas profundas a través de la región ecuatorial se efectúa solamente en el Océano Atlántico. El agua que entra al Atlántico septentrional es pobre en fosfato.

En cuanto a la distribución de silicato, la concentración aumenta en proporción directa con la profundidad. En el Atlántico, es mucho menor la cantidad de SiO_4 en latitudes bajas que en el extremo sur, pero en el Océano Indico el contraste no es tan grande. Las aguas del Pacífico norte son extremadamente ricas en silicato, comparables con las aguas antárticas.

El Océano Artico recibe las aguas de muchos ríos que drenan regiones de tundra; hay considerable evidencia de que tales aguas llevan mucha sílice en solución. Desde ese océa-

no la corriente que pasa por el este de Groenlandia puede llevar estas aguas ricas en silicatos al sur de Groenlandia, desde donde empiezan a descender hacia las partes profundas del Norte-Atlántico. Es notable que en estas aguas profundas el contenido de sílice se duplica entre 2.000 y 4.000 metros.

Elementos raros. Un número impresionante de elementos están presentes en las aguas del mar en forma de trazas; más interesante aún es la propiedad de diversos organismos marinos de concentrar ciertos elementos raros en sus tejidos. Una reseña ampliamente documentada sobre este tema es la de E. D. Goldberg en el *Treatise* (Capítulo 12). Dicho autor da una tabla de la abundancia de todos los elementos en el agua del mar, aunque señala que puede no ser enteramente representativa, por la escasez de estudios sobre las aguas por debajo de los 1.000 m. Otro defecto en los estudios hasta la fecha, es que pocos investigadores han distinguido si un elemento cualquiera está presente en solución o al estado sólido en partículas más finas.

Diversos autores han estudiado la concentración de algunos elementos por organismos marinos particulares, p. ej., la concentración de **Sr** por algas pardas, y de **Y** por ciertas algas rojas (Spooner, 1949), de **V** por especies de tunicados (Goldberg et al. 1951), de Sr^{90} por el mejillón *Mytilus edulis*. En algunos casos estudiados, un organismo utiliza un elemento en la forma de partículas sólidas, no de iones, p. ej., la diatomea *Asterionella japonica* utiliza **Fe** en partículas muy finas o en el estado coloidal. Es posible que el **Ti** identificado en cenizas de diatomeas del golfo de Puget en el Pacífico fuese absorbido de la misma manera. **Ti** y **Z** aparecieron en una muestra de agua con abundantes dinoflagelados (Collier, 1953);

aunque el investigador no determinó si los elementos correspondían al agua o a los microorganismos, no pudo identificar los mismos elementos en aguas marinas de otro sitio sin dinoflagelados.

Noddack y Noddack (1939) hicieron estudios espectroscópicos de las cenizas de 9 especies de animales marinos; Goldberg (*loc. cit.*, tabla 2) da una tabla de sus resultados, expresados en forma de un factor de enriquecimiento en el elemento comparado con su abundancia en agua marina normal. Es notable que el vanadio sobrepasa a todos los demás elementos en el factor de enriquecimiento (> 280.000); siguen a él, aunque en un orden inferior de magnitud, **Fe** (86.000); **Ni** y **Mn** con 41.000, **Zn** (32.000), **Ag** (22.000), **Co** (21.000) y **Ti** (10.000). De los 21 elementos identificados, el que tiene el factor más bajo es el antimonio.

Se notó que los invertebrados parecen acumular estos metales raros en mayor grado que los vertebrados. Diferencias en el factor de concentración existen no solamente entre familias sino entre especies de un mismo género biológico, p. ej., en las esponjas, una especie de *Dysidea* acumula **Ti**, otra no; 2 especies de *Terpios* acumulan **Ti** solamente, otra acumula **Mn** y **Sn** en adición.

Las algas pardas acumulan **Zn** en cantidad apreciable (con un factor > 1.000); ningún otro metal excepto **Ti** tiene una concentración tan elevada en ellas. También acumulan **Sr** por un factor pequeño (10 a 40) pero las otras algas no.

Puesto que el estroncio puede acumularse en conchas, tiene mucho interés paleoecológico. Odum (1951) cultivó moluscos de concha aragonítica en agua con **Sr**, y encontró que la proporción de **Sr/Ca** en las conchas era proporcional a la del agua; por lo que concluye que la razón en

las conchas fósiles no alteradas debe indicar la relación **Sr/Ca** en las aguas de su época. Kulp, Turekian y Boyd (1952) encuentran que la forma cristalina del carbonato cálcico también es importante, porque la estructura cristalina del aragonito acepta los átomos de **Sr** con mayor facilidad que la calcita. La razón **Sr/Ca** es más alta en el agua de mar que en la mayoría de los organismos que forman aragonito. La proporción baja marcadamente cuando ha habido recristalización de la concha. Turekian (1955) señala que la salinidad del agua es también un factor en la relación **Sr/Ca** (véase G. S. A. Bull. 66; ps. 155-158). Lowenstam (1954) notó una reducción, desde 8 átomos de **Sr** por 1.000 de **Ca** en aguas frías, a 7/1.000 en aguas de arrecifes tropicales (fide Revelle y Fairbridge, página 273).

Partículas de detritus orgánico. (Véase Fox, D. L., Geol. Soc. Amer., Mem. 67, vol. 1, pp. 383-390). Es importante tener presente que el agua de mar no es simplemente una solución de sales en la cual flotan animales y plantas, sino que, debido a las actividades vitales de estos organismos, contiene una cantidad más o menos grande de material orgánico en partículas cuyo tamaño puede variar desde dimensiones visibles hasta coloidales. Fox, en el trabajo citado, aplica el término propuesto por Fox et al, 1952, de "**leptopel**", para abarcar el conjunto de sustancias orgánicas e inorgánicas presentes en las aguas naturales, en estado de suspensión. Según esta definición se puede hablar de **leptopel inorgánico** (silicatos, carbonatos insolubles, fosfatos, etc.) u **orgánico** (proteínas, polisacáridos, etc.); las proporciones entre los dos tipos varían grandemente. En las secciones anteriores, los componentes del leptopel inorgá-

nico han sido considerados someramente.

Los colores que vemos en el mar, desde el azul profundo del océano abierto hasta los diversos matices de azul verdoso, verde-azul y hasta rojizo o pardoso en algunas aguas costeras, depende no sólo de la cantidad y tipo del plankton y material terrígeno, sino del leptopel. La concentración del leptopel puede variar desde fracciones de una parte por millón en aguas profundas o pelágicas en el medio del océano, hasta varios miligramos por litro cerca de la superficie en los mares neríticos, pudiendo subir aún más localmente.

Un dato muy importante es que mientras las concentraciones en las propias aguas se miden en partes por millón, la cantidad de material orgánico puede subir por un factor de 10.000 cuando se trata de **superficies** aptas para su absorción, p. ej., la arena de playa, que puede contener 1% de material orgánico; o por un factor de hasta 100.000, tratándose limos o barros, que ofrecen una totalidad de superficie mucho más extensa.

El leptopel orgánico en verdadera solución no excederá la fracción de una parte por millón en la mayor parte de las aguas marinas, siendo, por lo tanto, no aprovechable para los animales marinos y con toda posibilidad utilizado tan sólo lenta e incompletamente por las bacterias, hongos u otras plantas. Pero en el estado de finas partículas, o absorbido por la superficie del barro, puede ser utilizado por muchos organismos micrófagos, que, en la metáfora de Fox, pueden separar un "puré" orgánico de otros componentes inorgánicos, pero no asimilan un "consomé" de verdaderas soluciones.

Entre los organismos marinos micrófagos conviene distinguir tres tipos, a saber:

1) Los organismos como los pelecípodos, tunicados, esponjas, etc., que se alimentan de las partículas suspendidas en el agua, que separan de ella por algún dispositivo filtrante; en el caso de los pelecípodos son las branquias las que hacen este papel. Estos son los "filter-feeders" o "suspension-feeders" de los autores de habla inglesa.

2) Los anélidos marinos poliquetos y los holotúridos, que ingieren los sedimentos del fondo, pasándolos por su trayecto digestivo, rechazando todo excepto la fracción orgánica. Estos son los "mud-feeders", digamos los **limófagos**.

3) Una tercera clase, probablemente mucho menos importante, está representada por los gasterópodos como **Littorina**, tan común en las playas rocosas, que se alimentan de materiales orgánicos adheridos a la superficie de las rocas, que raspan de esa superficie con la ayuda de la **râdula** bucal, una especie de lengüita con dentículos microscópicos que funciona como una lija.

Por supuesto, con cualquiera de estos tipos, el material ingerido puede consistir también de plantas y animales microscópicos del plankton que caen dentro de su alcance.

Fox da algunos cálculos cualitativos sobre el papel de estos animales micrófagos en la bioeconomía marina. Una comunidad de un millón de **Mytilus**, que es la cantidad que se halla en una región limitada de costa rocosa, durante el segundo año de su vida, asimilan el leptopel de por lo menos 22.000.000 de toneladas de agua con un promedio de 5 mg. de leptopel orgánico por litro. De este volumen de agua, los animales pueden filtrar unas 121 **toneladas** de material potencialmente nutritivo; durante el año aumentan su peso total en aproximadamente 4,1 toneladas. Una parte considerable del material

ingerido, sin embargo, pasa por sus cuerpos sin ser digerido, p. ej., hay muchos dinoflagelados que no son digeridos debido a sus envolturas celulósicas resistentes.

Como ejemplo de los limófagos, el gusano poliqueto **Thoracophila mucronata** de la costa occidental de los Estados Unidos, sirve como ejemplo. Estos gusanos viven en la arena húmeda a lo largo de la costa, en una zona de unos 3 m. de ancho y que se extiende a lo largo de aquélla por distancias limitadas solamente por los cambios a playas rocosas. Se calcula que una capa de arena de tal anchura (10 pies) por 500 millas de largo y 1 pie de espesor vertical, contenga $2,64 \times 10^7$ pies cúbicos de arena húmeda o $1,41 \times 10^6$ toneladas al estado seco. La población promedial de poliquetos es de 3.000 por pie cúbico, o sea del orden de 8×10^{10} gusanos con un peso total de 3.500 toneladas, en la zona bajo consideración. Cada gusano es capaz de pasar por su cuerpo en el transcurso del año una cantidad de arena húmeda 2.100 veces su propio peso, o sea que en total, $7,3 \times 10^6$ toneladas de arena pasarán por los sistemas digestivos de los animales. De los 7×10^4 toneladas de material orgánico presente en la arena, más de 700 toneladas corresponderán a la producción de tejido orgánico.

Los caracoles litorales del género **Littorina**, al raspar las superficies rocosas en busca de alimento, juegan un papel importante en la destrucción de las rocas que afloran en las costas, principalmente las limolitas. Se ha calculado que una población de 100 individuos de **Littorina planaxis** (cuya longitud promedial de la concha es sólo 8 mm.) son capaces de excavar un volumen de limolita igual al de un litro de agua en 11,5 años (North; 1953). El efecto de la erosión por estos animales es muy aprecia-

ble en partes de la costa de California donde afloran tales rocas, puesto que el desgaste no es uniforme sino que forma numerosísimas pequeñas depresiones en la roca. La erosión por año en una milla cuadrada cuya población de *Littorina* se calcula en $8,6 \times 10^8$ individuos, es, aproximadamente, de 2.200 toneladas.

Con referencia al material orgánico detrítico, conviene considerar la relación entre éste y los organismos de las grandes profundidades oceánicas. La idea expresada frecuentemente de que éstos se alimentan por una "lluvia" constante de cadáveres de organismos planktónicos, se considera hoy en día como demasiado simplista; durante su largo descenso al fondo, tal material pasará por los cuerpos de animales micrófagos en las profundidades intermedias, quizás varias veces; las únicas excepciones considera Bruun (1957) que serían cuerpos demasiado grandes para ser atacados, como los cadáveres de ballenas, tiburones o peces muy grandes. Se supone ahora que la fuente principal de alimento de los animales en las grandes profundidades, la constituyen las **bacterias** (ZoBell, 1954; Fage, 1955; Ekman, 1955). Los organismos limófagos, como los holotúridos, podrían utilizar directamente el detritus orgánico. Según ZoBell las bacterias convierten, aproximadamente, el 60-70% del carbón orgánico en CO_2 , pero el 30-40% restante lo convierten al protoplasma de sus propias células. Muchos animales ingieren y digieren bacterias, y algunos pueden sostenerse por tiempo indefinido con tal dieta exclusivamente.

Bruun refuta también el concepto general de que el surtido de detritus orgánico tenga una relación directa inversa con la profundidad, o sea, que a mayor profundidad, menos alimento. Este sería el caso, afirma, solamente si la "cadena de alimenta-

ción", es decir, de las diversas especies carnívoras que se alimentan respectivamente de los animales del eslabón antecedente, fuese más larga, a 6.000 m. de profundidad que a 2.000. Pero probablemente debajo de la zona batipelágica, la población es tan escasa que hay muy poca competencia por el detritus. Hasta la descomposición bacteriana probablemente se inhibe, debido a que la presión está aumentando constantemente al paso que los restos se hunden, normalizándose solamente cuando éstos llegan al fondo.

Es notable que hasta en las fosas oceánicas más profundas, por debajo de 6.000 m. en la llamada zona batimétrica **hadal**, hay evidentemente una cantidad de material orgánico suficiente para sostener una fauna que si bien abarca pocas especies, posiblemente sea bastante numerosa en ejemplares. Bruun informa que 3.000 ejemplares de una especie de holotúrido fueron cogidos en un solo dragado de la fosa de Sunda, aunque admite que esta cantidad corresponde a varias horas de pesca y que posiblemente la cantidad por unidad areal no sea tan grande. Pero un dragado de 9.000 m. de profundidad sacó **5.700** ejemplares repartidos entre 17 - 18 especies. Fotografías submarinas a diversas profundidades están revelando a cada rato que las poblaciones bentónicas en las zonas profundas son más ricas y variadas de lo que se hubiera sospechado por los dragados. Es evidente, pues, que así como el surtido de oxígeno y la presión no representan factores limitantes para los moradores de los abismos, el surtido de material orgánico aprovechable para su alimentación tampoco será un factor limitante significativo.

La circulación oceánica

Las grandes corrientes oceánicas,

desde luego que son muy importantes en la vida del mar en numerosos aspectos. Sus efectos sobre el clima y la temperatura de las aguas costeras, se notan en la distribución de las especies de las aguas costeras, como se verá más adelante en la sección sobre las provincias faunales. Las corrientes juegan un papel importante en la repartición geográfica de las especies, porque transportan las formas larvales planktónicas de los organismos sésiles. Por supuesto, a veces el efecto es contraproducente, es decir las corrientes pueden llevar el plankton a una región donde no puede sobrevivir.

Un análisis de las causas de las corrientes oceánicas, así como una descripción detallada de éstas, queda fuera del alcance de estas líneas, pero se pueden consultar en los manuales de oceanografía. Kuenen

(1950, pp. 28-56) tiene una buena discusión del tema, que incluye un mapamundi con la representación de las corrientes. Una versión simplificada, quizás más satisfactoria, se encuentra en Clarke (véase nuestra Figura 10).

Estas corrientes, debido a su importancia para la navegación, han sido muy estudiadas, pero no se conocen tan bien las corrientes **verticales** del océano, que son quizás de aún mayor importancia en la ecología, por sus efectos en la redistribución de sustancias tan esenciales como el oxígeno, el fósforo, etc. En varios de los capítulos del **Treatise** se alude a estas corrientes, pero la discusión más clara que hemos encontrado es la de Kuenen. La figura 11 acompañante, tomada de dicho autor, representa la circulación en el Océano Atlántico, en una sección

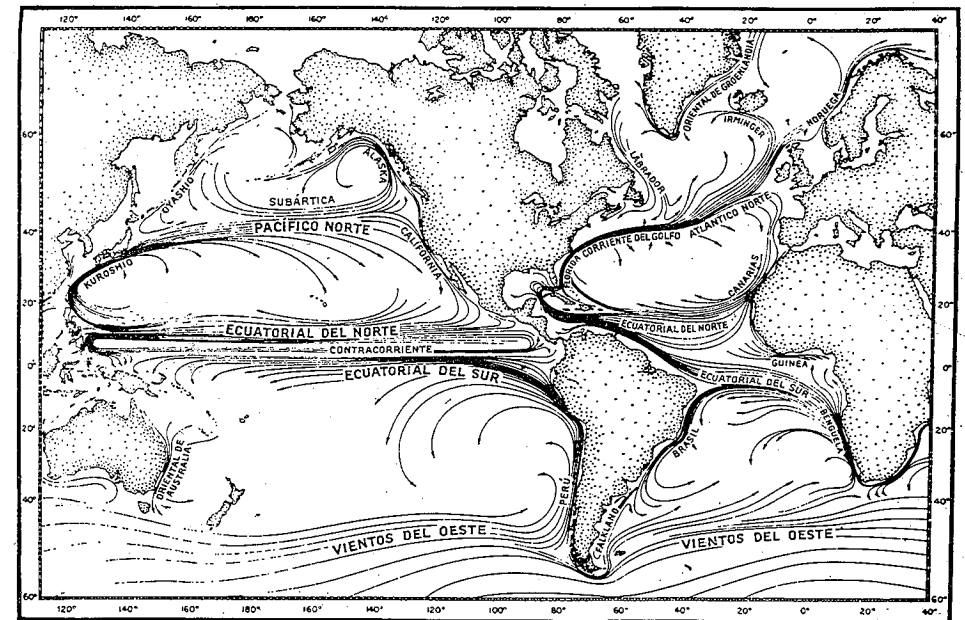


Fig. 10. Principales corrientes oceánicas. (Según Clarke). La mayor proximidad de las líneas indica mayor fuerza de la corriente.

desde Sur a Norte. La enorme exageración vertical de, aproximadamente, 100:1, que produce tanta distorsión de la topografía del fondo, es necesario para poder reproducir en una misma figura las variaciones verticales y horizontales de temperatura y/o salinidad, muy paulatinas en el sentido horizontal, pero en el vertical, muy grandes sobre cortas distancias. En el Océano Pacífico, los gradientes verticales son, aproximadamente, 6.000 veces mayores que los horizontales. Se comprenderá también que las elevaciones del fondo que figuran en el corte, no interfieren con la circulación de las aguas profundas, ya que éstas se desvían por alrededor de aquéllas (véase también la próxima figura).

En esta sección del Atlántico, la corriente más llamativa es la marcada "D" (por "deep", inglés, = profundo) que viene desde la zona ártica. El enfriamiento excesivo de las aguas en el otoño e invierno produce un aumento en la densidad, ya de suyo bastante elevada; estas aguas

frías se hunden en la vecindad de Groenlandia, para formar una corriente profunda que se puede seguir hacia el sur, hasta 60° lat. S, donde finalmente pierde su identidad. Las aguas invernales del Antártico, en esa región, son más densas y frías, y se hunden por debajo de la "corriente profunda" D, formando una corriente que avanza por los fondos hacia el norte, corriente B (por "bottom") de la figura.

Esta agua fría antártica se introduce en todas las cuencas oceánicas, siguiendo las grandes profundidades, según se indica en la Fig. 11 (tomada de la Fig. 14 de Kuenen). Puesto que su densidad la obliga a quedar a tan gran profundidad, estas aguas tienen que seguir unas rutas muy largas e indirectas para doblar, p. ej., la elevación submarina que divide el océano Atlántico en dos. La velocidad de estas corrientes profundas no se sabe a ciencia cierta, pero se estima que pasan varias decenas de años en el desplazamiento desde el Antártico hasta el ecuador. Wüst estimó la ve-

locidad de esta corriente del fondo, en el Pacífico; en 2 - 3 cm./sec., o sea, 1,7 a 2,6 km. por día.

En un nivel menos profundo en el Océano Atlántico, por encima de 1.000 m. de profundidad, se ha identificado una corriente intermedia (I de la Figura 10), que se origina en la región llamada de la convergencia antártica, entre lat. 50° y 60° S. (Se llaman **zonas de convergencia** o de **divergencia**, respectivamente, regiones

donde las corrientes de la superficie tienden a converger o a diverger). Esta corriente intermedia tiene una velocidad entre 5 y 10 cm. por segundo, y se puede identificar hasta unos 30° al N. del ecuador. Una corriente semejante que se origina en la vecindad de Groenlandia y fluye hacia el Sur, es mucho menos claramente distinguida. También hay corrientes menos profundas no indicadas en la sección; aproximadamente, a 30° lat.

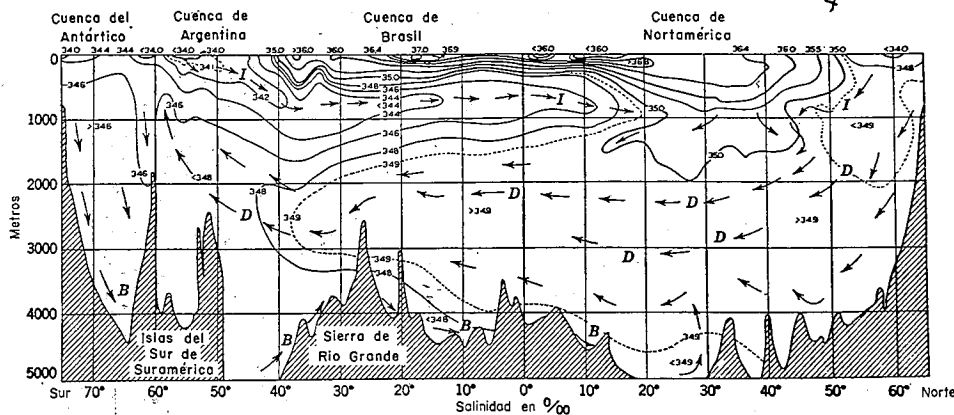


Fig. 11. La circulación vertical de las aguas en el Océano Atlántico; una sección norte-sur, con la escala vertical exagerada aproximadamente 100:1 en comparación con la horizontal. (Según Kuenen, 1950).



Fig. 12. La circulación de las aguas frías antárticas en los abismos oceánicos. (Según Kuenen, 1950).

N. y S., hay corrientes descendientes que fluyen hacia el ecuador, donde suben lentamente formando una zona de temperatura reducida.

Naturalmente, tiene que haber movimientos ascendentes para compensar estas corrientes descendientes, pero éstos son menos claramente definidos, porque se produce mucha mezcla con las aguas de las capas superiores.

El Océano Indico está completamente aislado de la influencia directa de las corrientes frías profundas del Artico, y el Pacífico casi lo está, de modo que las corrientes profundas de estos océanos se deben a las aguas antárticas. Sverdrup et al. (1942) han tratado esta circulación en detalle. Kuenen (1950) reproduce en

su Fig. 15, un esquema de la circulación profunda alrededor de las tierras antárticas (Fig. 12). Barnes (1957, Fig. 16 y pp. 324-325) también trata la circulación en esta región. Lo más notable de esta circulación es la subida de aguas profundas a la superficie, las que traen materiales nutrientes, por cuyo motivo el fitoplankton de esas aguas es excepcionalmente rico. Esto se refleja en los sedimentos pelágicos por la extensa zona de barro de diatomeas.

Kuenen (pág. 42 y siguientes) ha tratado también en considerable detalle el tema de la circulación vertical de las aguas en mares o cuencas más o menos aisladas. Los caracteres de las cuencas estancadas o casi estancadas, se han discutido en relación

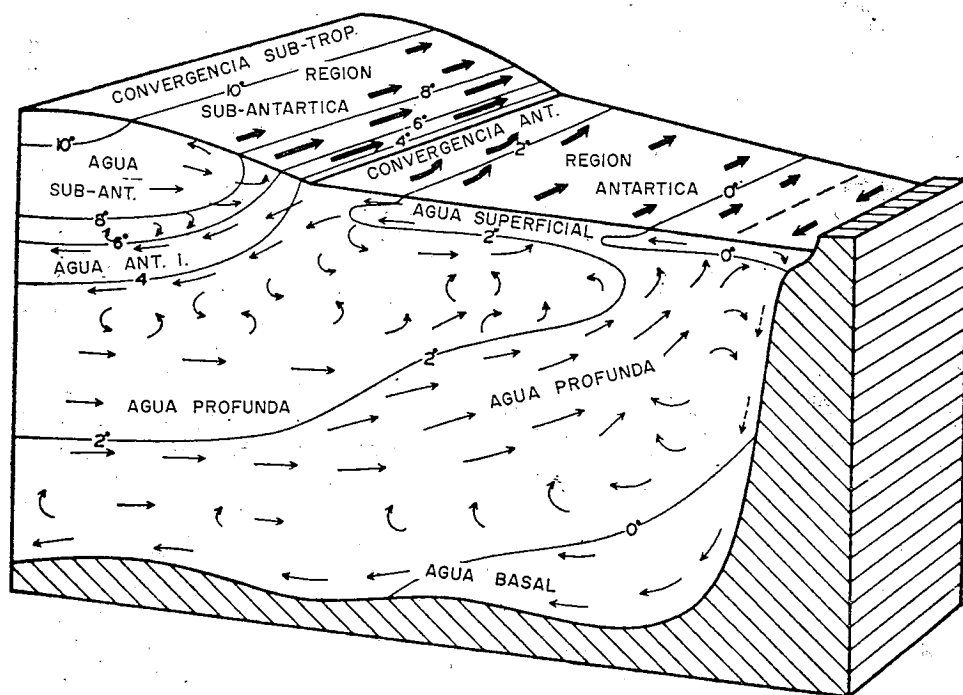


Fig. 13. Esquema de las corrientes y masas de agua de diferentes temperaturas, alrededor de Antártica. (Según Kuenen, 1950).

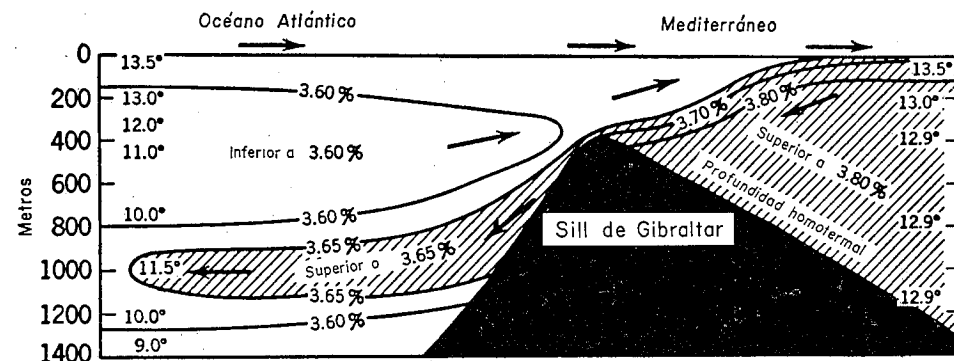


Fig. 14. La circulación de las aguas entre el Mediterráneo y el Océano Atlántico. (Según Kuenen, 1950).

con la oxigenación; pero en esta sección citada, Kuenen trata el tema de la circulación en cuencas que sí tienen una circulación constante, o sea, intercambio de su agua con el océano. El Mar Mediterráneo (Fig. 14) es un caso muy conocido de una cuenca con un umbral o "sill" lo suficientemente elevado para modificar los caracteres del agua de la cuenca, pero no tan alta como para impedir la circulación. En este mar, el exceso de evaporación sobre el aporte de agua dulce por los ríos produce un déficit de casi 3.000 kilómetros cuadrados por año, o en otros términos, la superficie yace a un nivel entre 10 y 30 cm. más bajo que el Océano Atlántico. El agua del Mediterráneo, aunque relativamente cálida (13° C) es densa por su salinidad elevada (38%) y se hunde, de modo que toda la cuenca, materialmente, está llena de agua homogénea de dicha temperatura y salinidad. Por el estrecho de Gibraltar entra una corriente con una velocidad de 4 km./hora, pero en un nivel más profundo, a unos 300 m., fluye en el sentido contrario una corriente de agua que es considerablemente más densa que la del mismo nivel en el Atlántico, a pesar de tener una temperatura más elevada. A pesar de cierta mezcla con la corrien-

te entrante en el estrecho que reduce su salinidad de 38% a 37% y su temperatura de 13 a 11° C, esta masa de agua densa del Mediterráneo tiene que bajar por el declive exterior del umbral de Gibraltar, hasta un nivel alrededor de 1.000 m. de profundidad, hasta encontrar agua de su misma densidad. En este nivel, pues, se extiende hacia el Norte, Oeste y Sur, formando una capa que se puede identificar por la combinación de temperatura alta y salinidad alta.

En el mar Negro, al contrario del Mediterráneo, la salinidad es subnormal, debido a que la precipitación pluvial y el aporte de los ríos son elevados y la evaporación baja; por lo tanto, el agua más pesada fluye por el fondo de los Dardanelos —el Mar de Mármara— el Bósforo, desde el Mar Egeo al Mar Negro, y el agua más liviana de éste fluye hacia el Egeo por la superficie (véase A. Hoimes, **Geología Física**, Fig. 174). El intercambio de aguas con el Mar Negro, sin embargo, es relativamente insignificante para el Mediterráneo, en comparación con el intercambio con el Atlántico (véase Kuenen, tabla 4, pp. 44, para las cifras).

Kuenen ha discutido en detalle las corrientes profundas de la región de Indonesia, donde los mares entre las

istas llegan a profundidades sorprendentes, pero los umbrales en general son elevados, aunque, a excepción del mar de Zulú, entre Borneo y Mindanao, todos tienen al menos un umbral a más de 1.000 m. de profundidad. En todos estos mares, la entrada más profunda admite la capa de agua de mayor densidad; por lo tanto, esta agua de la máxima densidad posible, entra por encima del umbral, y llena la cuenca con agua de una misma densidad y también de una misma temperatura, de ahí que se hable de profundidades **homotermiales** (véase Kuenen, Fig. 25).

Mareas. Los efectos ecológicos de las mareas se tratan en la sección sobre la zonación de la región litoral, especialmente de las costas rocosas.

La clasificación de los ambientes marinos

Habiendo visto ya de manera muy somera los principales factores inorgánicos que se han de considerar en la ecología marina, nos daremos cuenta de la necesidad de establecer algún esquema de referencia, alguna **zonación** del medio ambiente marino en un número conveniente de tipos más restringidos. El padre de la ecología marina en Gran Bretaña, a mediados del siglo pasado, Eduardo Forbes, relacionó sus investigaciones de los organismos marinos con zonas **batimétricas**, y desde entonces, numerosos adeptos de la ecología marina, la oceanografía, la paleontología, etc., han intentado esquemas de zonación. La Comisión encargada de la preparación del **Treatise** se esforzó por preparar un esquema definitivo, y dio a conocer dos versiones preliminares antes de llegar a la versión que aparece en el segundo capítulo del primer tomo (el de Ecología) y el sexto del tomo de Paleocología, y cuya presentación le correspondió al

biólogo J. W. Hedgpeth (Fig. 15). Lamentablemente, dicho autor se dirige en su exposición a los especialistas ya muy conocedores de los antecedentes históricos y omite exponer los motivos que gobernaron la delimitación de algunas de las zonas, especialmente las de aguas más profundas. Como se observa en la Fig. 2 de Hedgpeth (1957a), los límites de las varias zonas batimétricas así como también los nombres aplicados a ellas, discrepan notablemente entre diferentes autores, p. ej., el esquema de Sverdrup, adoptado por Clarke-Fusté, que reproducimos aquí (Figura 16) es notablemente diferente del esquema del Tratado. H. B. Moore (1958) pasa por encima el tema de la zonación y describe los ambientes (o **habitats**): abismal, pelágico de profundidad media, oceánica superior, etc., sin una definición previa de lo que se entiende, p. ej., por "abismal" (o **abisal** como preferimos escribirla), una palabra que ha sido interpretada en sentidos tan diversos por varios autores, que podría referir a niveles batimétricos de 3.800 m. de diferencia. Ph. H. Kuenen (1950), en su tratado de la geología marina, es uno de los pocos autores que ha dado una reseña fácilmente asequible de varios esquemas (pp. 312-362).

Kuenen abarca la clasificación de los ambientes marinos desde el punto de vista de la **sedimentación** marina; pero no existe ninguna contradicción entre tal clasificación y una hecha por un ecólogo, más bien las dos vienen a ser complementarias, y es conveniente incorporar ambos puntos de vista en la zonación, para que ésta sea aprovechable por el paleoecólogo, quien encuentra los restos de los organismos y los sedimentos del fondo unidos en un solo complejo que tiene que interpretar.

Puesto que una reseña de siquiera algunas de las clasificaciones pro-

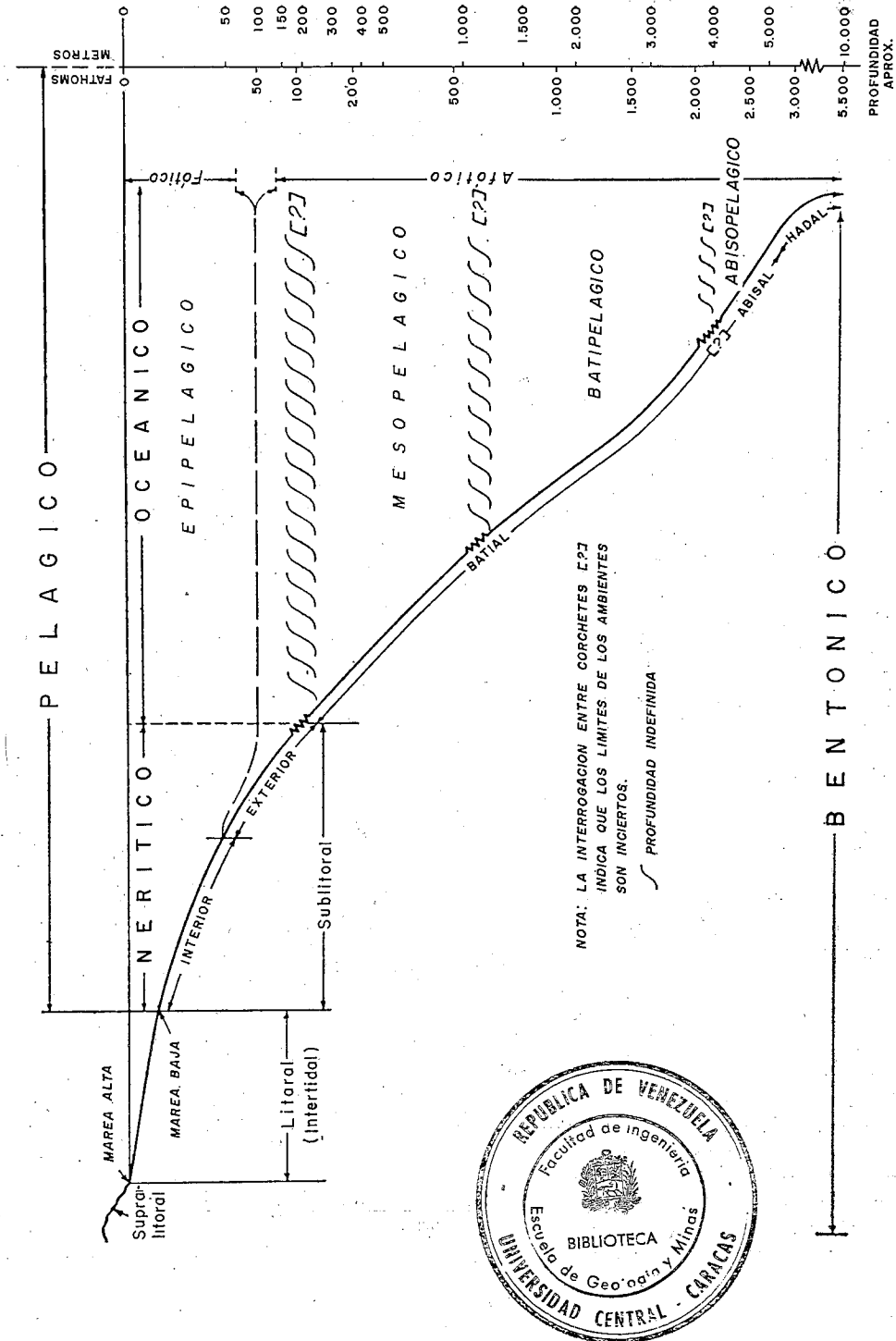


Fig. 15. La clasificación batimétrica de los ambientes marinos adoptada en el "Treatise on Marine Ecology". (Geol. Soc. Amer., Mem. 67).

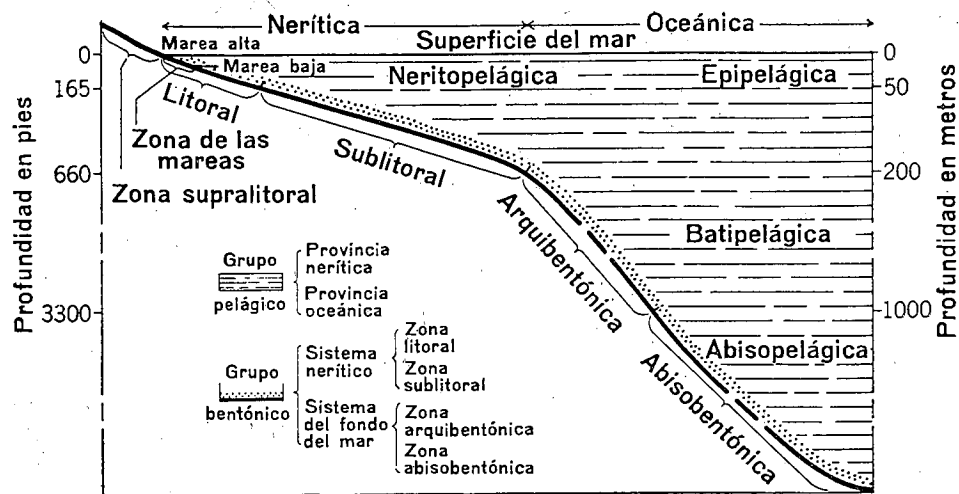


Fig. 16. Otro esquema de zonación del ambiente marino; la clasificación de Clarke, modificada de la de Sverdrup, 1942. (Según Clarke, "Elementos de Ecología").

puestas sería imposible dentro de los límites de este artículo, vamos a utilizar el esquema de Hedgpeth como base de unas aclaratorias sobre las definiciones de las zonas y de ciertas discrepancias que podrían propender a la confusión en la mente de los que quieren hacer lectura de investigaciones originales.

El ambiente de las costas entre las mareas, ha sido generalmente distinguido por los ecólogos como una zona especial, debido a los fuertes cambios diurnos de iluminación, temperatura y, sobre todo, entre la inundación y la emersión. Esta zona ha recibido nombres como "litoral" o en inglés: "intertidal" o "intercotidal". En el esquema del *Treatise* se ha denominado, **litoral**. Hay que notar que algunos autores han interpretado esta palabra en un sentido más amplio, como, por ejemplo, en el esquema de Clarke, que a su vez es una modificación del de Sverdrup *et al* (1942). Grabau (1923) aplicó el término litoral a toda la región desde la marea alta hasta el extremo de la platafor-

ma continental. Quizás hubiera sido preferible utilizar la palabra en inglés "intertidal", pero no se presta para una traducción al español. La extensión de la zona "litoral" a la parte superior de la plataforma continental (como en la figura de Clarke), tiene muchos argumentos en su favor, y quizás convendría más a los sedimentólogos, quienes encuentran que con frecuencia es imposible distinguir dónde estaba la línea de playa en un tiempo geológico determinado, por el estudio de los sedimentos y prefieren hablar de ambientes "mixtos" entre terrestre y marino, en la sedimentación (compárese Krumbain & Sloss, Tab. 12-6). No obstante, con tal que se reconozca que la delimitación de este ambiente litoral no es tajante, parece conveniente conservar la zona entre las mareas como una entidad particular. Para su descripción detallada habrá que buscar una subdivisión más refinada. H. B. Moore, por ejemplo, considera las subdivisiones siguientes: 1) las costas rocosas; 2) las de roca fragmen-

tada, que pueden variar desde playas de arena con peñones sueltos, hasta las de guijarros; 3) las playas de arena; 4) las costas de barro. En el *Treatise* hay capítulos individuales sobre tres de estos tipos 1), 3) y 4) y Moore mismo admite que su segundo tipo es poco importante, porque en esencia es una combinación de 1) y 3).

Los fondos marinos de las plataformas continentales: zona sublitoral.

El extremo externo de las plataformas continentales, en todos los esquemas de clasificación, ha sido considerado como una divisoria muy importante, desde los albores de la ecología. Esta coincide de manera aproximada con la isóbata de 100 brazas ("fathoms") en las cartas hidrográficas de los países de habla inglesa. Murray y Renard (1891) consideraron esta cota submarina la más significativa de todas, por coincidir aproximadamente con: 1) el límite de la plataforma; 2) el límite inferior de la penetración efectiva de la luz, bajo condiciones favorables, y 3) el límite para el asentamiento del material terrígeno más fino. Por este último, los autores ingleses a veces mencionan esta isóbata de 100 brazas como "Murray's mud-line" (Davies, 1934).

Aunque la penetración de la luz llega a 200 metros tan sólo bajo condiciones excepcionalmente favorables, y se sabe que barros de origen terrestre llegan a mayor profundidad, el límite de las plataformas continentales sí parece ser una cota natural y conveniente para marcar el límite entre las aguas marinas costeras y las del océano abierto. Haeckel, en el siglo pasado, aplicó el término de **nerítica** a las aguas sobre la plataforma, en distinción a las propiamente "oceánicas" afuera. En años recientes, los paleontólogos, y especialmente los micropaleontólogos, han aplicado el término a los fondos debajo de las aguas "neríticas". Inclusive,

en la versión preliminar de la zonación circulada en copia mimeografiada entre los interesados en la preparación del *Treatise*, se sugirió extender el término "nerítico" para incluir la zona entre las mareas, que se llamaría "nerítica superior". Naturalmente, surgieron críticas de este esquema, y Hedgpeth (1957) hace hincapié en que el término **nerítico** debe conservarse para las aguas y su biota (plankton y nécton).

Para los fondos y sus organismos bentónicos, pues, la comisión redactora del *Treatise* adoptaron por fin la denominación **sublitoral** para denominar toda la región desde bajamar hasta, aproximadamente, la isóbata de 200 metros (100 brazas). Una ojeada a la Fig. 2 de Hedgpeth y a la figura de Clarke, demostrará que tal denominación no es enteramente feliz, ya que ha sido restringida por Sverdrup y otros varios autores a la parte más profunda de la plataforma.

Los ecólogos, en especial, han buscado una subdivisión más refinada de esta zona de la plataforma. Forbes (en Forbes y Hanley, 1853) propuso una zonación que ha sido muy citada (p. ej., por Davies, 1934), distinguiendo:

a) Una "zona laminaria", definida por el límite inferior de crecimiento del alga parda **Laminaria**, que en la zona templada es, aproximadamente, 15 brazas o sea 27 metros;

b) Una "zona coralina"; cuyo límite inferior se define por el límite inferior de crecimiento de las algas rojas llamadas **coralinas** (no tienen nada que ver con los corales) a, aproximadamente, 50 brazas (90 m.).

c) Por debajo de la anterior, ya "zona de los corales solitarios", con su límite inferior, aproximadamente, a 100 brazas.

Davies (1934, Fig. 1) señala que la distribución de las "comunidades"

de moluscos estudiadas por Petersen en las aguas danesas, definen zonas batimétricas someras para esa región, pero naturalmente no son de valor mundial. Otros autores han notado que las zonas de Forbes tampoco son de valor universal, porque los organismos utilizados no se hallan en todas las latitudes ni en todas las costas. No obstante, esta subdivisión del ambiente de la plataforma continental en dos o tres zonas, ha sido apoyada modernamente por Sverdrup *et al* (1942) en su tratado de oceanografía, y por Clarke (1958, p. 47). Kuenen, sin cita de autores, alude a este esquema (p. 315) como "una que asigna mayor importancia al fondo, que a las aguas que lo cubren". En la figura de Clarke, se notará que la zona entre las mareas no se separa como una zona distinta, pero que en contraste, los fondos marinos sobre la plataforma se dividen en una zona "litoral", definida como "la parte superior de la zona bentónica nerítica" y una zona "sublitoral" que corresponde a la parte más profunda de la plataforma. La zona "litoral" tiene su límite inferior "en las proximidades de los 40 a los 60 metros". Clarke no entra en detalles sobre la subdivisión, aunque alude a la "fuerte acción del oleaje y de las corrientes" en la zona superior, así como también a que recibe luz suficiente para el desarrollo de los vegetales.

En la tabla de Clarke, se encuentran algunos términos no bien aclarados, como los de "grupo" bentónico. Sin tener el tratado de Sverdrup y otros a la mano, no podemos averiguar si aquéllos usaron tal frase de "grupo"; presumimos que se refiere al conjunto de los organismos. Se observa que hay cierta confusión en esta tabla; porque el adjetivo "nerítico", que conviene restringirlo a las aguas, se aplica a la vez a éstas ("grupo pelágico, provincia nerítica")

como a los **fondos**, para los que ya se definen una zona "litoral" y "sublitoral" sobre la plataforma; entonces, ¿por qué los organismos del "grupo bentónico" se habrían de llamar un "sistema nerítico"? También debe ser evidente que, si "nerítica" se aplica a las aguas y su biota, el término de "neritopelágica" es superfluo.

En el esquema de Hedgpeth, se indica en la figura el adjetivo "**pelágico**" como aplicable a todas las **aguas** (en contraposición a los fondos). Esta palabra es una que nosotros personalmente quisiéramos ver suprimida, porque se ha prestado a confusiones, y sin lugar a dudas, las creará en el futuro mientras se siga usando. La misma explicación de Hedgpeth deja entrever la ambigüedad, cuando escribe que el término

"...pelágico - perteneciente al ambiente habitado por el plankton y el nécton, con frecuencia considerado como sinónimo del "alto mar" (o sea, **oceánico**), y en varios términos compuestos, - se entiende universalmente".

Como puede observarse, **no** son idénticas las interpretaciones de la palabra. El sentido puede ser: a) referente a las **aguas** de los océanos en contraposición a los **fondos**; o b) como sinónimo de las aguas "oceánicas" o sea, de esa parte de los océanos **fuera** de las plataformas, en cuya acepción sería el antónimo de "nerítico". Por más que varios autores, incluso los del **Tratado**, se empeñan en imponer la definición anterior, y distinguen una zona "neritopelágica" de una "oceanopelágica" (o "epipelágica"), el concepto de alguna relación entre **pelágico** y el océano abierto, de ahí de gran **profundidad**, queda muy enclavado en la literatura. Esto se nota especialmente en el valioso tratado de Kuenen, quien usa consistentemente el término con la implicación de **distancia**

de las costas. Dicho autor establece, con mucho acierto, que en la interpretación paleoecológica de sedimentos o de faunas marinas, con mucha frecuencia se ha atribuido a la **profundidad** en que se formaron, aspectos que en realidad dependen de la **distancia de la costa**. Para los fines de la sedimentología y de la geología marina, él distinguiría los ambientes siguientes: (pp. 316-317; hemos cambiado su orden para empezar con los de aguas más someras):

1) El ambiente de las costas o ambiente litoral ("littoral or beach environment"), la zona entre bajamar y el límite más alto alcanzado por las olas de las tempestades;

2) El ambiente de la plataforma continental ("shelf");

3) El ambiente **hemipelágico**, donde se acumulan los sedimentos terrígenos más finos (aproximadamente equivalente a la zona batial, a ser definida más adelante);

4) El ambiente **pelágico-abisal**, sin influencia terrígena en la sedimentación.

Esta clasificación, señala Kuenen, que por lo general es paralela a una clasificación batimétrica, debido al declive muy gradual de los fondos oceánicos, de modo que las zonas batimétricas más profundas yacen a gran distancia de las costas; pero que hay excepciones, como en partes de Indonesia (y podríamos agregar, de nuestras Antillas) donde hay grandes abismos a poca distancia de las costas, y donde sedimentos "hemipelágicos", normalmente hallados en profundidades muy inferiores, yacen a 7.000 metros. **Vice versa**, expresa que en zonas remotas de las tierras, hay sitios a relativamente poca profundidad (digamos, como la loma submarina del Atlántico central) que están recibiendo sedimentos "pelágicos".

Otro ejemplo de la ambigüedad del término "pelágico" se encuentra

en un autor de tanto prestigio como el paleontólogo inglés A. M. Davies, en su tratado de las faunas terciarias. Dicho autor define la fauna pelágica como constituida por el nécton y plankton, éstos a su vez definidos como formados de los animales y plantas que flotan en o cerca de la superficie del mar (una definición a la que hay que hacer ciertos reparos). Luego, al indicar los aspectos generales de la "fauna pelágica" (p. 24), Davies considera que el cefalópodo dibranquiado **Spirula** "no es pelágico en el sentido estricto, porque vive a considerable profundidad debajo de la superficie". Aquí tenemos un caso de cierta confusión entre **pelágico** y **planktónico** (y sobre todo, el plankton de las aguas superficiales) que ha inducido a Hedberg a sugerir la eliminación del término "pelágico" con referencia a los foraminíferos. No hay ambigüedad si se describen determinadas familias de éstos como "planktónicas", pero sí la hay si se emplea la palabra "pelágica".

Con la restricción propuesta por Hedgpeth, de llamar "neríticas" las aguas sobre la plataforma, en contraposición a una zona "sublitoral" de los fondos, una palabra como "neritopelágica" está de más.

También hay cierta falta de constancia en el uso de "pelágico" como indicado por Hedgpeth, porque si por una parte se indica como correspondiendo a todas las aguas, por otra parte, en combinación con varios **prefijos** (epi-, meso-, bati- y abiso-) se emplea para denominar zonas completamente **fuera** de las plataformas.

En resumidas cuentas, nos parece conveniente evitar en lo posible el uso de "pelágico", para evitar caer en ambigüedades como las arriba señaladas, y al consultar cualquier trabajo que utiliza el término, poner mucha atención en la aceptación que le

dé el autor particular. Se puede sustituir por mención del plankton y/o nécton o hablar de organismos que viven entre dos aguas. Hubiera sido conveniente, a nuestro parecer, redefinir la palabra en el **Treatise** como antónimo de "nerítico", en sustitución del término ambiguo de "oceánico" para las aguas fuera de las plataformas; pero ya es tarde para pensar en una redefinición.

Zona batial. Los paleontólogos, al menos los norteamericanos de la generación que estudió con los textos de Twenhofel o de Moore, están familiarizados con el término **batial** para describir los fondos oceánicos por debajo de los 200 metros, hasta un límite inferior nunca muy satisfactoriamente definido, pero considerado como separando fondos de profundidad intermedia de las grandes profundidades o zona "abisal" (o abismal, de los abismos). Con frecuencia se define esta región batial como la región del **talud continental**. Kuenen la describe, en términos de la sedimentología, como abarcando los fondos entre 200 y 1.000 metros, cuya distancia de la costa normalmente se mide en unas decenas hasta unos pocos centenares de kilómetros, y cuyo sedimento más típico es el **barro azul** y algunos otros barros afilados menos importantes. Este barro azul consiste de material terrígeno fino con cierta proporción de foraminíferos planktónicos, pero la proporción de CaCO_3 no debe pasar de 35%. El color es gris plomo a oscuro cuando húmedo. (Kuenen, p. 338). Otros tipos de barros hallados en esta zona son barros coralinos, derivados de erosión de los arrecifes; barros de ceniza volcánica, etc.

Los organismos que han sido citados de la "zona batial", son principalmente foraminíferos bentónicos; los ecólogos, por lo general, no nos proporcionan una idea clara de la na-

turalidad de los habitantes ni de criterios para separar tal zona de los fondos más profundos. Hedgpeth, por ejemplo, se limita al comentario siguiente:

(Los términos) "arquibentónico, arquibentónico, talud continental, batial, o arquibatial, se han aplicado con frecuencia al ambiente del talud continental hasta la profundidad de unos 1.000 a 2.000 metros, pero su uso casi no ha trascendido fuera de los diagramas en los libros de texto. Sospechamos que existe alguna diferencia entre el ambiente de los fondos de profundidad intermedia y los grandes abismos, pero ignoramos dónde se halla la transición".

Después de tal confesión, no podemos esperar que dicho autor nos ayude a determinar un límite inferior de la zona. En el diagrama, parece que se han acomodado los límites de las zonas bentónicas para que correspondan, aproximadamente, con los de las zonas pelágicas como definidas por A. F. Bruun en otro capítulo del **Treatise**, y que definiremos un poco más adelante. La zona batial, pues, se ha indicado como, aproximadamente, equivalente a las zonas meso- y batiipelágicas de Bruun, con su límite inferior definido más bien por la temperatura (la isoterma de 4°C) que por la profundidad. Pero mientras que Bruun indica la profundidad como, aproximadamente, entre 1.000 y 2.000 metros, Hedgpeth (p. 21) menciona el límite como "aproximadamente, entre 2.000 y 3.000 m." y en su Fig. 4, (reproducida aquí como Fig. 17) que es una curva hipsográfica de los fondos, lo indica alrededor de 4.000 metros; esto es, sin duda, porque hay una marcada inflexión de la curva a tal profundidad. Es bastante evidente, pues, que en realidad, no existen criterios firmes para definir el límite inferior de la zona batial, sino que un autor se basa en la

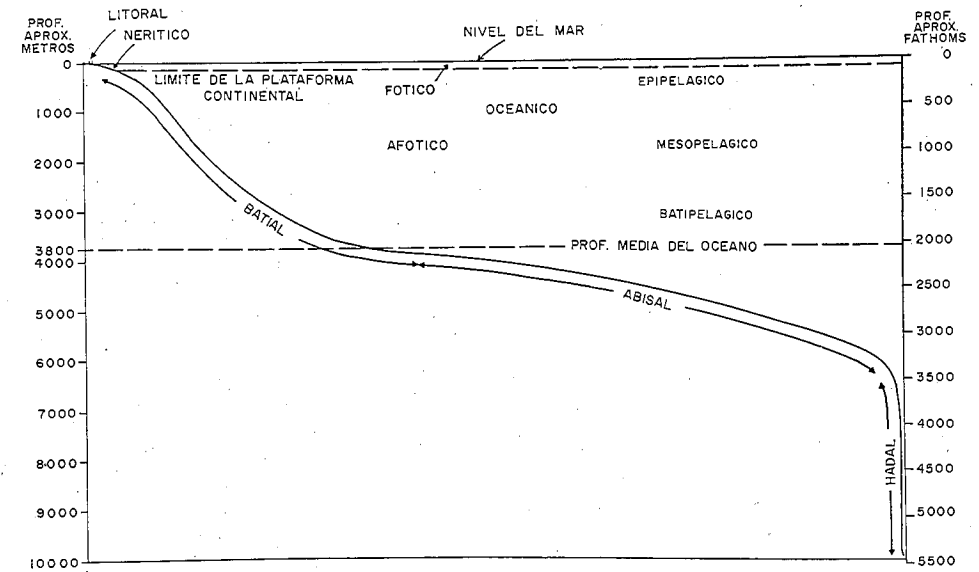


Fig. 17. Las zonas batimétricas de la Fig. 15, representadas en relación con la curva hipsográfica. (Según Hedgpeth, 1957 b, fig. 3).

sedimentología, otro en una relación matemática (la inflexión de una curva), y otro en un paralelismo con cambios en la fauna que vive entre dos aguas. Indudablemente, un estudio más detenido del problema está indicado. Mientras tanto, cabe notar que Kuenen y Bruun están de acuerdo en admitir más bien la cifra menor (2.000 metros máximo) para el límite inferior de la zona batial y superior de la abisal.

Zona abisal. Admitiendo la cifra que acabamos de indicar, como el límite superior de la zona abisal, la extensión areal de ésta es impresionante, según las cifras dadas por Bruun (p. 645); de los 361 millones de kilómetros cuadrados de los océanos y mares, aproximadamente, un 84% corresponde a dicha zona. Aun si se resta a la zona la región de los fondos entre 2.000 y 3.000 metros, se

rebajaría solamente 6,8%. Se ha convenido modernamente, viendo la distribución de los fondos por debajo de la cota de 6.000 metros, que esta cifra se puede considerar como el límite inferior de la zona abisal; pero al restar esta zona "hadal" de los 84% originalmente asignados a la abisal, la rebaja es de solamente 1,2%; en fin, la zona abisal cubre, aproximadamente, un 76% de los océanos, o sea 273 millones de km^2 . En comparación, el área de todos los continentes es de 149 millones. En otras palabras, más de la mitad del área de nuestro planeta está ocupada por los abismos, de cuyos habitantes tenemos tan poca información.

Esta región abisal está cubierta por los sedimentos que Kuenen describe como "pelágicos". Los barros calcáreos ocupan unos $128 \times 10^6 \text{ km}^2$, los barros silíceos 38, y la arcilla abismal (generalmente llamada el "barro ro-

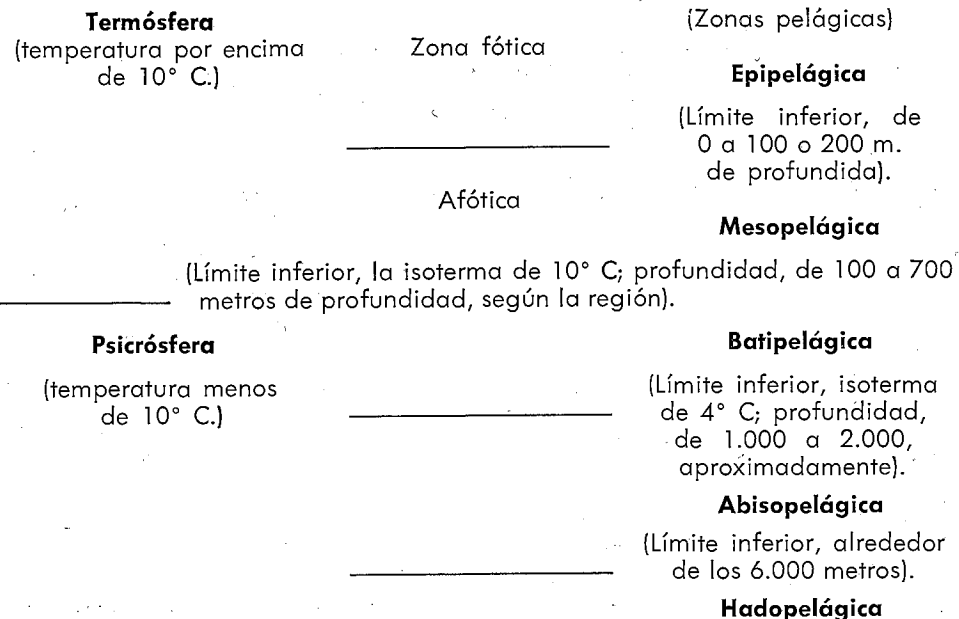


Fig. 17 bis. — La zonación de las aguas pelágicas, según Bruun.

jo") unos 102 x 10⁶ km. (Bruun, página 645).

La presión hidrostática en la zona, dada la amplitud vertical, varía desde 200 a 600 atmósferas. Hay que señalar que las observaciones no apoyan la opinión vulgar de que los animales procedentes de las grandes profundidades "se revientan" al ser izados a la superficie a consecuencia del cambio brusco de presión. No hay lugar a duda de que la adaptación a la vida bajo tan grandes presiones es el rasgo más característico de los organismos abisales, ya que la baja temperatura y la ausencia de luz no se restringen al abismo, pero la fisiología de estos animales todavía no está bien estudiada. (Para algunas consideraciones, véase Bruun, p. 646).

Las zonas pelágicas profundas. Hedgpeth considera que "la zonación de las aguas por encima de los fon-

dos, del gran dominio pelágico, está establecida de manera más satisfactoria" (entiéndase, que la de los fondos) "debido al mayor volumen de investigaciones sobre los organismos planktónicos y nectónicos". Este punto nos parece algo discutible; quizás lo que tiene en mente dicho autor es, que el capítulo sobre los aspectos de los océanos profundos y su zonación, redactado para el Tratado por A. F. Bruun, es uno de los más satisfactorios del simposio. No obstante, es un poco difícil saber, sin haber estudiado la bibliografía detallada de las investigaciones de estas grandes profundidades, hasta qué grado los organismos mencionados como característicos de determinados niveles son independientes de los fondos. El mismo Bruun reconoce que en las zonas profundas es difícil en muchos casos distinguir entre las especies pelágicas y bénticas y depende de a cuál distancia del fondo debe vivir un orga-

nismo para ser considerado como pelágico (Bruun, p. 643).

En los grandes abismos, por debajo de los 6.000 metros de profundidad, para los que Bruun ha propuesto el término de zona **hadal**, los animales recogidos, por cierto sorprendentemente numerosos y variados, son todos bentónicos (véase la Figura 3). Expresa Bruun, que "si existe una fauna hadopelágica, es probablemente pobre, puesto que la mayoría de sus especies se hubieran derivado del bentos hadal igualmente pobre".

Bruun se ocupa principalmente de las zonas de las aguas, pero opina que la isoterma de 4° C, que considera que marca el límite entre las faunas batipelágica y abisopelágica, probablemente marca también el límite entre las faunas bentónicas batial y abismal, respectivamente. En el océano Atlántico esta isoterma de 4° C se halla, aproximadamente, a 2.000 metros de profundidad, mientras que en los Océanos Pacífico e Índico, yace a 1.500 o hasta los 1.000 metros. Gran parte de las divergencias de criterio sobre los límites batimétricos de las zonas batial y abismal, sin duda que se deben a la ubicación diferente de la isoterma en las varias regiones.

La zonación usada por Bruun, de las aguas profundas, se ha mencionado ya, a propósito de la temperatura, pero se puede resumir aquí en la Fig. 17 (bis).

Las diferencias de criterio sobre la zonación de los fondos profundos, no afecta en mucho a los paleontólogos, quienes no tienen equivalentes fósiles de las faunas de esas aguas; pero sí interesa la advertencia de Hedgpeth, de que algunos investigadores han aplicado el término "abisal" a cualquier profundidad por debajo del borde de la plataforma continental, hasta el

extremo de indicar una fauna "meso-abisal" en 60-500 metros de profundidad. El autor de un texto francés moderno de ecología (Bodenheimer, 1955, *fide* Hedgpeth) describe los géneros **Lingula**, **Spirula** y **Chimaera**, como "fósiles vivientes" que se han refugiado en la zona "abisal" v. gr. por debajo de 200-500 metros, lo que por cierto es exacto tan sólo de **Spirula**, si se admitiera tal definición de "abisal", y ni siquiera de ella si se define la zona como la define Hedgpeth.

H. B. Moore, en su tratado de la ecología marina, empieza su descripción de los **habitats** o ambientes marinos, con el abisal, pero sin haberlo definido. El distingue, en su discusión de los ambientes y los organismos, las divisiones siguientes: los abisales; los pelágicos de profundidades medianas (mid-depth pelagic); los de la "zona oceánica superior" (upper oceanic zone) y los de las aguas costeras. Semejante agrupación de los datos, sin haber definido sus zonas, dificulta la utilización del libro.

La vida de los fondos someros sobre la plataforma continental (zona "nerítica" o "sublitoral" en el sentido de Treatise)

Vamos a empezar nuestra discusión más detallada, con esta zona, en vez de la litoral, como quizás parecería más lógico; en realidad, esta zona de los fondos someros es la más interesante al paleontólogo, y la que está representada por la mayoría de las formaciones fosilíferas. A la vez, las condiciones son más uniformes, digamos que más típicamente marinas, que en la zona entre las mareas, la que en cierto modo representa una transición al ambiente aéreo. Hemos visto ya que varios autores (p. ej., Clarke) no separan la zona entre las mareas de la de la parte superior de la plataforma, esto, porque muchas de las mismas especies de ésta lo-

gran adaptarse a la zona entre las mareas, principalmente por enterrarse en las arenas de la playa.

Desde principios de la Era Mesozoica, y especialmente en la Cenozoica, dos de los grupos predominantes entre los habitantes de estos fondos someros han sido los moluscos pelecípodos y gasterópodos. A la vez, son grupos que se prestan para la fosilización, a diferencia de algunos otros abundantemente representados en los fondos actuales, como, por ejemplo los gusanos poliquetos, los ofiúridos y otros. Cualquier información sobre los factores que gobiernan la distribución actual de los moluscos es, por lo tanto, interesante al paleontólogo.

En las zonas litoral y sublitoral, las variaciones de la **temperatura** con la latitud son importantes, como también lo son las variaciones del **substrato**. Hasta qué punto son importantes las variaciones menores de la profundidad de las aguas (excepto en cuanto a la penetración de la luz), no parece enteramente clara. En vez de tratar de establecer generalidades, es más interesante conocer lo que se sabe en concreto sobre la distribución de algunos organismos. Un trabajo moderno muy interesante al respecto es el de G. Thorson en el **Treatise** (Capítulo 17), sobre "las comunidades de los fondos planos" (entiéndase, de las plataformas).

Al tratar los ambientes bentónicos, especialmente los de las zonas litoral y sublitoral, conviene recordar algunos conceptos ya mencionados. Los paleontólogos están acostumbrados a distinguir un bentos **sésil**, que comprende todos los organismos, plantas y animales que están fijados en el substrato; las algas macroscópicas, las esponjas, las anémonas y los corales, los briozoarios, los percebes, los braquiópodos y los equinodermos fijos, y diversos otros animales que se

fijan al fondo por algún tipo de pedúnculo o se anclan por un biso (como si fuera un cable) como hacen ciertos bivalvos. Este bentos **sésil** se ha contrastado con el bentos **vagante** o móvil, o sea que comprende los animales capaces de trasladarse de un sitio a otro por sus propios movimientos. Por cierto, el grado de facilidad del desplazamiento, ha sido poco tomado en cuenta, siendo muy lento en algunos de ellos —los erizos, las estrellas, los pelecípodos, por ejemplo—, en comparación con otros más activos, como lo son los anélidos marinos. No obstante, algunos de estos organismos torpes son más activos de lo que parecen; se ha comentado que **Donax variabilis**, el "chipichipe", en algunas costas está frecuentemente enterrado bajo la arena por el oleaje, pero a poco rato llega a la superficie. Más que el grado absoluto de movilidad, tal facilidad de desenterrarse es el criterio más interesante, en la opinión de algunos ecólogos; pero aquí también el límite tendría que ser relativo, dependiendo de la magnitud del enterramiento catastrófico.

Mucho menos conocida de los geólogos y paleoecólogos, es una subdivisión del bentos introducida por el célebre biólogo danés C. G. J. Petersen (1931) y utilizada por su compatriota G. Thorson en el **Treatise**. Petersen consideró que la subdivisión más significativa del bentos en el sentido ecológico, es en dos grupos contrastados, que él llamó, respectivamente, la **epifauna** y la "**infauna**" (literalmente, la "fauna de adentro").

La **epifauna** comprende los animales que viven sobre algún substrato, sea fijados a él o desplazándose lentamente por la superficie. Tal substrato podría ser, p. ej., los peñones de la costa, los muelles con su población de percebes, mejillones, etc., la vegetación marina que en aguas so-

meras sostiene una población variada de foraminíferos, pequeños gasterópodos, etc., que se desplazan lentamente por sus fondos; o los mismos moluscos coloniales, como las ostras y/o **Mytilus**, pueden ellos mismos constituir el substrato a que se asocia una epifauna diversificada. Tal, por ejemplo, es la "Epifauna de **Modiola modiolus**" que Thorson ilustra como ejemplo (Fig. 18).

La "**infauna**" comprende todos los animales que cavan en el fondo arenoso o barroso, sea desplazándose

con frecuencia, sea viviendo enterrados casi permanentemente. En la Figura 19 se ilustra la "infauna" de un fondo arenoso a 10 metros de profundidad en el estrecho del Kattegat. Algunos miembros de la "infauna", como el erizo irregular de la figura, viven casi permanentemente enterrados; en contraste, el gasterópodo se desplaza con mucha más facilidad y subirá con frecuencia al fondo. La estrella y el camarón de la izquierda se refieren a la "infauna", según nos parece, principalmente porque no hay



Fig. 18. Una epifauna bentónica, la de *Modiola modiolus*, representada en el Océano Atlántico nororiental. (Según Thorson, 1957).

Ilustrada de una muestra recogida en el Kattegat, a unos 25 metros de profundidad. Sobre las valvas del ejemplar de *Modiolus* hacia la izquierda, se observan: un hidroideo, *Tubularia*; un octocoralario, *Alcyonium*, y el ofiúrido *Ophiopholis*; más abajo en la misma concha, tubos del poliqueto *Pomatoceros*, el ofiúrido *Ophiopholis*, y un cirrópodo, *Balanus* (que no se destaca claramente en la figura). Sobre el ejemplar a la derecha, se observa un holotúrido, *Psolus*, y un hidroideo *Hydrallmania*, con otro cirrópodo, *Scalpellum* a la extrema derecha. Sobre las piedras en primer plano, de izquierda a derecha, se observan: el hidroideo *Abietinaria*, un diminuto cangrejo del género *Eurynome*, el gasterópodo *Calliostoma*, dos algas rojas *Delesseria* y *Rhodomenia*, y un ascidio colonial, *Botryllus*.

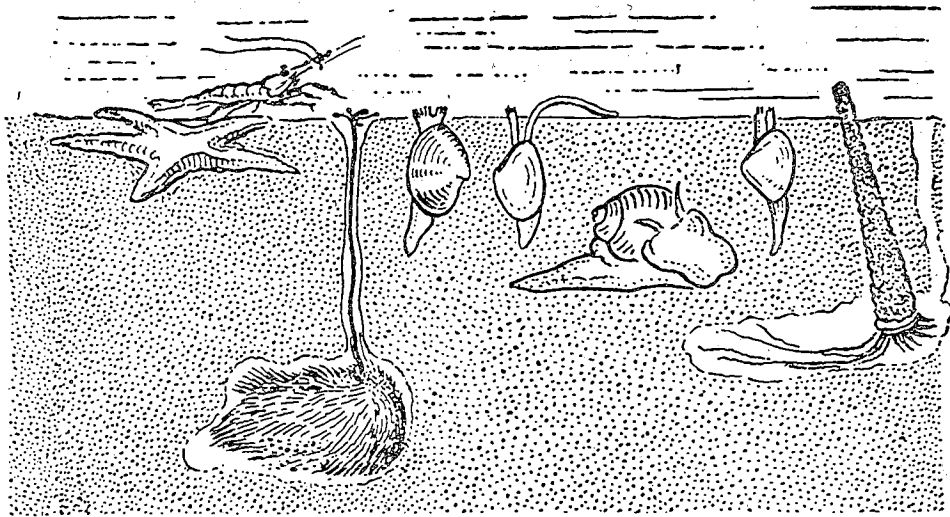


Fig. 19. La infauna llamada de Venus gallina, representada en un fondo arenoso en el Kattegat, a unos 10 metros de profundidad. De izquierda a derecha; el asteroide *Astropecten*, con el crustáceo *Leander* arriba; enterrado en la arena, el equinido *Echinocardium*; a poca profundidad, los pelecípodos *Venus*, *Tellina* y *Spisula*, con sus sifones respiratorios por encima de la superficie, mientras que el gasterópodo prosobranquiado *Polinices* se desplaza lentamente a través de la arena. A la extrema derecha, el poliqueto túbicola *Pectinaria*. (Según Thorson, 1957).

una epifauna con la que estén asociados (una estrella en un banco de ostras probablemente se referiría a la epifauna). Como se ve por estos ejemplos, la diferencia entre epi- e infauna no parece terminante, pero sin duda el concepto de estos grupos contrastados es de considerable interés para la ecología.

Petersen fue también el padre intelectual de un concepto que ha asumido una importancia cada vez mayor en la ecología, el de la **comunidad**. Antes de intentar una definición, veamos los antecedentes históricos. A raíz de una investigación para determinar la productividad anual de macroorganismos en los fondos de las aguas cerca de Dinamarca y que sirvieran como alimento a los peces, Petersen iba recogiendo muestras del fondo con la draga, y haciendo sus cálculos estadísticos. Notó que sobre extensas áreas del fondo había

unas pocas especies notables por su abundancia, aunque la lista total de las especies, incluyendo las escasas, podría variar considerablemente de una estación dragada a otra. En otras zonas, por razones no siempre aparentes, pero principalmente gobernadas por el tipo de fondo y la profundidad, se hallaban otras especies predominantes. Petersen distinguió por fin nueve diferentes asociaciones o "comunidades", que nombró por una o dos especies predominantes. (Una lista de las comunidades originales de Petersen se puede consultar en H. B. Moore, 1958, p. 305).

Aunque Petersen no atribuía una significación ecológica a sus comunidades, Thorson (1957) se inclina a creer que en realidad la tienen, es decir que la repartición observada de las especies no depende de la mera casualidad, sino que refleja adaptaciones de las especies al medio am-

biente, y entre sí mismas. A propósito de la distribución, Thorson manifiesta que la casualidad probablemente influye menos en la distribución de las especies bentónicas de lo que se había creído, porque las larvas planktónicas de dichas especies demuestran considerable selectividad en cuanto al fondo donde se asientan. En tal sentido, las comunidades de Petersen sí corresponderían con el concepto ideal de una **comunidad ecológica**, según la definición por Allee *et al.* (1949), quienes expresan que "las comunidades se componen, no de asociaciones casuales de especies, sino de poblaciones de especies ecológicamente compatibles y cuyas exigencias colectivas en materia de alimentación, abrigo y reproducción, se satisfacen por ciertas condiciones del ambiente".

Algunos ecólogos se han entusiasmado tanto con el concepto de la comunidad en este sentido, que definen la Ecología como "el estudio de las comunidades" (Shelford, 1929). Otros, sin ir tan lejos, consideran que al menos tal estudio comprende una división principal de la ciencia, que llaman **sinecología** ("synecology"), contrastada con el estudio ecológico de una especie individual o **autecología** (cf. H. B. Moore p. 7). Algunos otros han mantenido una posición más conservadora respecto a estas comunidades, p. ej., la definición de MacGinitie: "la comunidad es una asociación de animales con o sin plantas asociadas, que viven en una misma localidad bajo condiciones ambientales semejantes, y al **parecer**" (italicas nuestras) "con alguna asociación en cuanto a sus actividades y hábitos".

Clarke, en su excelente texto de ecología general, (trad. de Fusté, página 468) da la definición siguiente: "un grupo de vegetales y animales mutuamente acoplados y que pueblan una misma zona natural se de-

signa con el nombre de **comunidad**". A continuación, sin embargo, manifiesta que debido al empleo de la palabra en el lenguaje corriente en varios sentidos, puede resultar una considerable ambigüedad, de manera que muchos ecólogos prefieren el término **biocenosis**, propuesto por Moebius en 1880. Como ejemplo de lo que él quería expresar con este término, Moebius tomó como ejemplo un banco de ostras; Clarke resume la exposición de Moebius como sigue:

"Cada banco de ostras constituye, en cierto grado, una comunidad de seres vivientes, un conjunto de especies y una masa de individuos, que encuentran en él todo lo necesario para su desarrollo y perpetuación, tal como suelo conveniente, alimento suficiente, la concentración necesaria de sales y una temperatura apropiada para su desarrollo". Clarke opina que una biocenosis no necesita obligadamente ser autosuficiente; p. ej., las ostras de la biocenosis típica de Moebius necesitan partículas alimenticias transportadas por las corrientes de agua desde otras zonas. En contraste, Wells (1957) considera que la biocenosis de un arrecife madreporico es materialmente autosuficiente, y que los animales carnívoros de ella se alimentan casi exclusivamente de larvas planktónicas producidas en el mismo arrecife.

Otro concepto importante relacionado con el de comunidad o biocenosis, es el de **biotopo**. Un biotopo con frecuencia se define en los textos como el área habitada por una comunidad o biocenosis, pero puesto que tal definición exige una definición antecedente de lo que se entiende por "comunidad", veamos si se puede definir de manera más directa, acudiendo otra vez a Clarke. Dicho autor aclara, en primer término, que las diferencias entre dos comunidades pueden ser muy acusadas, o pueden al

contrario existir graduaciones lentas o irregulares entre ellas. "Allí donde varía definitivamente la composición específica... ha acaecido algún cambio importante en el ambiente". De manera que desde el punto de vista descriptivo, una comunidad puede reconocerse: 1) basándose en el hábitat que ocupa; o 2) basándose en las especies animales o vegetales que la componen. Recibe el nombre de **biotopo** "una unidad ambiental fácilmente distinguible cuyas principales condiciones de hábitat son uniformes. Este término puede emplearse tanto para describir un área en particular como para determinado tipo de área. Un fondo de barro, una playa de arena, un desierto arenoso, un arroyo de montaña y una parte del océano, son ejemplos de biotopos, cada uno de los cuales es asiento de un tipo determinado de comunidad. Estos biotopos se caracterizan principalmente por sus rasgos físicos. Otros biotopos se distinguen, ante todo, por sus elementos vivientes, como por ejemplo, un bosque de falsos abetos"... (que en unión de) "los organismos que en él viven, comprenden una biocenosis, y al propio tiempo, el bosque sirve de biotopo para las plantas y animales subordinados presentes en él". (Clarke-Fuste, p. 471).

Si el biotopo se define por las condiciones físicas de ambiente, p. ej., el biotopo de las costas rocosas, las especies que componen la biocenosis correspondiente, pueden variar considerablemente, según las condiciones geográficas y climatológicas. Una playa rocosa en la costa de Venezuela, no va a tener las mismas especies como una playa semejante en Inglaterra, y ninguna de ellas tendrán mucho en común con el mismo biotopo en la costa del Perú. Por otra parte, un biotopo con frecuencia se define en términos de las especies que

le habitan, y hace constar Thorson, que las poblaciones son probablemente el mejor criterio para definir biotopos, porque las especies son susceptibles a pequeñas modificaciones del ambiente que el científico puede ser incapaz de medir. Tales biotopos necesariamente tendrán una distribución areal limitada por la repartición geográfica de las especies características. Esto es especialmente cierto de los biotopos de las zonas litoral y sublitoral y/o nerítica; en las grandes profundidades del mar, las condiciones son muy uniformes en todas partes, y las especies pueden tener una distribución muy cosmopolita.

Por lo tanto, tenemos que considerar como un aspecto esencial de la ecología, la **biogeografía**, tema al que Hedgpeth ha hecho una contribución importante con otro capítulo (13avo) del **Treatise**. Uno de los conceptos que facilita la organización y la presentación de los datos sobre la distribución geográfica de los organismos, es el de **provincias faunales**. Estas "provincias" constituyen una forma conveniente de expresar, en forma generalizada, datos que dependen no solamente de la zonación climática, sino también de la historia geológica anterior. Por ejemplo, desde la península de Florida por el Golfo de Méjico y las costas del Mar Caribe, siguiendo por la costa oriental del continente hasta más al sur de Río de Janeiro, las especies, en un mismo tipo de biotopo físico, son muy semejantes; tal región se puede definir como una provincia faunal. Por el otro lado del Océano Atlántico, en la costa occidental de África, así como también por el otro lado del istmo de Panamá, tenemos aguas oceánicas de la misma latitud geográfica, pero con faunas algo distintas aun en un mismo biotopo físico. En otra sección, describiremos más

detalladamente los aspectos de la distribución de los animales invertebrados (principalmente moluscos) que permiten separar las provincias faunales generalmente aceptadas. Por el momento, conviene tener presente, que un biotopo definido por sus rasgos físicos, se repetirá sobre la mayor parte del globo, pero con diferentes biocenosis en distintas provincias; mientras que un biotopo definido por las especies, probablemente estará restringida a una provincia, o cuando más con cierta extensión dentro de las provincias vecinas.

Los ecólogos europeos y especialmente los daneses, parecen haber puesto mucho empeño en estudiar y describir las comunidades de la zona sublitoral; en contraste, Thorson cita muy pocos estudios por este lado del Atlántico. Cabe mencionar, sin embargo, que hay muchos estudios ecológicos efectuados especialmente en relación con la paleoecología y la geología, en los que se alude a comunidades, biocenosis o biotopos, a título de **facies (o biofacies)**. Por ejemplo, en el segundo tomo del **Treatise** (que versa sobre paleoecología) hay un estudio por Ladd, Hedgpeth y Post (capítulo 23) sobre "Ambientes y facies de las bahías actuales de la costa central de Tejas", en el que los varios biotopos (incluyendo uno de bancos de ostras) se describen como "facies". Es muy natural que los adeptos de la paleoecología apliquen esta palabra a las biocenosis o los biotopos actuales, porque las diferencias en el aspecto inorgánico o paleontológico de las formaciones geológicas a que se alude por el término de **facies**, tienen estrecha relación con los ambientes del pasado y sus habitantes.

Después de estos conceptos generales, vamos a considerar la aplicación concreta de ellos, en la descripción de unas comunidades princi-

palmente de aguas frías, como reseñadas por Thorson (p. 504-521). Aunque parecería, a primera vista, que tales comunidades de aguas frías tendría poca importancia para los científicos de las regiones tropicales, Thorson considera que tales comunidades, sobre todo cuando se basan en especies de la **infauna**, pueden tener una repartición geográfica bastante amplia, o cuando menos, estar representadas en otras regiones por "iso-comunidades" o sea, comunidades dominadas por especies afiladas. Estas comunidades de Thorson son:

1) **Las comunidades de Macoma**; en el sentido biológico, éstas se caracterizan por la abundancia de alguna especie de este género de pelecípodos, más especies de **Mya**, **Cardium**, a veces también **Scrobicularia**, con o sin el gusano poliqueto **Arenicola**. Habitan fondos de sedimentos mezclados (arena, limo y barro), principalmente en regiones asociadas con estuarios, y en profundidades desde la zona litoral hasta 10,61 metros de profundidad o algo más. En todos los tipos de fondo, un aumento en la cantidad de limo o barro conducirá al predominio de **Macoma** y **Arenicola**, un aumento en la proporción de arena favorece el predominio de **Cardium**. Thorson hace consideraciones sobre el crecimiento de las especies, la duración de la vida, la productividad anual de material orgánico, que tenemos que suprimir aquí.

Bajo esta agrupación general de "comunidades con **Macoma**", Thorson distingue 4 comunidades más restringidas; y describe para cada cual las especies, profundidad, distribución geográfica, transiciones a otras comunidades. Por ser demasiado extensos los datos, mencionaremos simplemente las especies y la distribución, a saber:

a) La comunidad de **Macoma cai-**

cárea o "la comunidad ártica con *Macoma*", en la región circumpolar ártica;

b) La de *Macoma baltica*, en el Mar Báltico, también en partes del Zuidersee de Holanda;

c) La de *M. nasuta* - *M. secta*, en la costa occidental de Norteamérica, en fondos mezclados, desde el archipiélago de San Juan en la frontera canadiense, hasta el sur del Estado de California;

d) La de *M. incongrua* en el noroeste del Japón.

Además, manifiesta Thorson que con cambios locales de condiciones o distancias de las regiones típicas, pueden presentarse comunidades afiliadas pero en las que falten algunas de las especies características. La comunidad de *M. baltica*, p. ej., en forma típica no parece hallarse al sur del Canal de la Mancha. *Mya arenaria* no llega al sur del Mar Cantábrico; *Macoma baltica* y *Arenicola* llegan al Mediterráneo pero son raras, en contraste *Cardium edule* persiste en considerable frecuencia. Se podría hablar de tal comunidad dominada por *Cardium edule* como una "comunidad fuertemente reducida de *Macoma baltica*". Inclusive, a veces *M. baltica* misma está reemplazada por la especie *Scrobicularia plana*, como en algunos sitios en la costa de Portugal y en el Mar Adriático.

Con las siguientes familias de comunidades, no indicaremos las varias comunidades, ya que el ejemplo anterior sirve para ilustrar el principio; nos limitaremos a una enumeración somera;

2) Comunidades con *Tellina*, asociado con los lamelibranquios *Donax* y *Dosinia*, el equinodermo asteroide *Astropecten*, y, en regiones tropicales, los gasterópodos *Terebra* y *Ancilla*. En fondos de arena pura, frecuentemente muy firme, principalmente en playas abiertas, desde la zona litoral

hasta 5 - 10 metros, raras veces más profundos. Cuatro comunidades de diferentes regiones en aguas templadas, ninguna en aguas árticas.

3) Comunidades con *Venus*; caracterizadas por especies de los pelecípodos *Venus*, *Spisula* (o de *Macra*), *Tellina*, *Thracia*, el gasterópodo *Natica* o *Polinices*, la estrella *Astropecten*, y el poliqueto *Ophelia*, con o sin el erizo irregular *Echinocardium* y *Spatangus*. Condiciones de mar abierto, en fondos arenosos de 7 a 10 m. hasta 30-40 m. En arena floja *Spisula* puede dominar, en fondos progresivamente más firmes, hay aumento de *Tellina* hasta con transición a una comunidad "pura" de *Tellina*. Si la arena es basta con mayor o menor proporción de grava formada por fragmentos de conchas, *Spisula* y *Tellina* estarán representadas por especies de concha más grande y sólida, y aparecerán *Branchiostoma* (un protocordado), y una microfaua característica con el gusano *Polygordius*, el gasterópodo *Caecum* y pequeños gasterópodos sin concha (nudibranchios). Thorson describe cuatro comunidades, que en combinación tienen una distribución desde el Artico al Mediterráneo y menciona dos "isocomunidades", una del Golfo Pérsico.

4) La comunidad de *Syndosmya* (antes llamada *Abra*); en la comunidad típica (y única) la especie es *S. alba*, con otros lamelibranquios, *Cultellus*, *Corbula* y *Nucula*, los poliquetos *Pectinaria* y *Nephtys*, con o sin *Echinocardium*; H. B. Moore menciona también los lamelibranquios del género *Astarte*, *A. banksii*, *borealis* y *elliptica*. Esta comunidad habita regiones abrigadas, muchas veces estuarinas, de salinidad frecuentemente subnormal, en fondos de arena mezclada con limo o de barro puro, ricos en material orgánico; en profundidades desde 5 - 10 m. hasta unos

20 m. en aguas boreales, en el Mediterráneo y el Mar Negro hasta unos 75 m.

5) Comunidades con *Amphiura*; se caracterizan por el predominio de este pequeño poliqueto, frecuentemente al número de 400-500 ejemplares por metro cuadrado, con los moluscos *Turritella*, *Thyasira* y *Nucula*, los poliquetos *Nephtys*, *Terebellides*, *Lumbriconereis*, el escafópodo *Dentalium*, el alcionario *Pennatula* (o *Virgularia*) y uno cualquiera de los géneros *Echinocardium*, *Brissopsis* o *Schizaster* (erizos irregulares). Viven en fondos blandos de limo o barro, en profundidades desde unos 15-20 metros hasta 100 metros, a veces algo más profundos. Un pequeño aumento de arena conducirá frecuentemente a una preponderancia de *Echinocardium* o sobre todo, de *Turritella*, mientras que un cambio a un fondo más blando, lo que con frecuencia va paralelo a un aumento de profundidad, dará una preponderancia de *Brissopsis*, *Thyasira* y los poliquetos sedentarios, con transición eventual a una comunidad con *Maldane* (véase más adelante). En la Figura 14, p. 512, de Thorson se ilustra el conjunto de una de las comunidades típicas, que él llama "la comunidad boreo-mediterránea con *Amphiura filiformis*-*Amphiura chiajei*". Esta es la que Petersen llamó la "comunidad de *Echinocardium filiformis*", es decir, caracterizada por *Echinocardium cordatum* más *Amphiura filiformis*; su sistema de nomenclatura, combinando el nombre genérico de una de las especies dominantes, con el específico de otra, ha sido rechazado por los ecólogos más modernos. Thorson incluye con esta comunidad, la de "*Brissopsis-Chiajei*" de Petersen, por considerar que las dos son perfectamente transicionales. Indica otras tres comunidades con *Amphiura*, una del Mar

Negro, otra de Japón y la tercera de Nueva Zelandia.

6) Comunidades con *Amphipodia*-*Amphioplus*. Estas se pueden describir como "isocomunidades" de las anteriores, puesto que se hallan en varias regiones de fondos blandos en el Océano Pacífico, y se caracterizan por dos géneros de poliquetos estrechamente relacionados, *Amphipodia* y *Amphioplus*, que tienen estrecha semejanza morfológica y ecológica con *Amphiura*. Otros géneros característicos son *Turritella*, *Schizaster*, *Nucula*, y los poliqueros *Sclerocheilus*, *Nephtys*, *Terebellides*, *Sternaspis* y *Ammotrypane*. Hay cuatro comunidades, una todavía sin describir, hallada en fondos blandos fuera de la costa de Chile en latitudes templadas.

7) Comunidades con *Turritella* o *Cerithium*. Se ha señalado ya que en ciertas regiones las comunidades de *Amphiura filiformis* pueden tener una preponderancia de *Turritella communis*, combinada con una disminución tan grande de *Amphiura* que se hubiera podido describir como un tipo especial, si no fuera por las transiciones. Pero las dos comunidades que Thorson denomina por *Turritella* han sido descritas de dos regiones del Océano Pacífico, donde no existen datos sobre sus relaciones con otras comunidades. Ellas son: a) La comunidad con *Maoricolpus roseus* de Nueva Zelandia (género relacionado con *Turritella*); y b) La con *Cerithium pfefferi*, del Japón. Esta última se describió de 4-17 metros de profundidad, en fondos fangosos, y se caracteriza por la enorme abundancia de la especie nombrada (500 a 1.000 individuos por m²), más *Terebellides stroemi*, *Echinocardium cordatum*, *Nucula mirifica*, *Paphia undulata*, *Theora lubrica* (género afiliado con *Syndosmya*), *Pectinaria bocki*, *Sternaspis scutata* y *Glycera* sp. En vista

de que *Cerithium* a veces se indica como un género de aguas salobres, su abundancia aquí en unión de especies típicamente marinas como las mencionadas, es digno de nota.

Las comunidades que se describen a continuación (8-10) son de aguas frías:

8) La de *Maldane sarsi* - *Ophiura sarsi*. (La comunidad de *Brissopsis sarsi* de Petersen es una variante). Una sola comunidad, que habita mares circumpolares (con una variante en el estrecho del Skagerak), en fondos someros de barro fino y profundo en estuarios, y a mayor profundidad (aproximadamente 100 a 300 metros) en mares abiertos. Caracterizada por los poliquetos *Maldane* y *Terebellides*, por *Ophiura sarsi*, los pequeños lamelibranquios *Nucula*, *Syndosmya*, *Theora*, *Thyasira*, los gasterópodos *Philine* y *Cylichna*, y una diversidad de poliquetos, con o sin equinodermos de los géneros *Ctenodiscus*, *Brissopsis* o *Echinocardium*. De 4 a 18 m. en fiordos del Japón, a 80 - 220 m. en los mares árticos-subárticos y el Skagerak. En los mares árticos, con disminución de la profundidad puede haber transición a una comunidad de *Macoma calcarea*.

9) **Comunidades de foraminíferos ártico-boreales.** Muy pobres en productividad de material orgánico (la "cosecha" en un momento dado o "standing crop", es de unos pocos gramos por metro cuadrado). Se caracterizan por algunas especies de foraminíferos (principalmente de tipos aglutinados) más los pequeños bivalvos *Thyasira* y *Axinopsis*, y el poliqueto *Asychis*. Estas comunidades fueron descritas por ecólogos, no micropaleontólogos; la casi ausencia de otras especies (véase Fig. 17 de Thorson, p. 516) sirve para ilustrar el predominio de estos foraminíferos en las aguas frías. Thorson distingue dos comunidades:

a) La **ártica**, en fondos de barro con un poco de arena y guijarros, entre 50 y 700 m. en fiordos del NE. de Groenlandia. Caracterizada por *Rhabdammina cornuta*, "*Miliolina*" *bucculenta*, *Asychis biceps* y *Axinopsis orbiculata*.

b) La **boreal**, de la parte más profunda del Mar del Norte, en fondos blandos un poco por debajo de 100 metros. Especies: *Astrorhiza arenaria*, *Saccamina sphaerica*, *Psammosphaera fusca*, el lamelibranquio *Thyasira flexuosa* y unos pocos *Amphiura*. Unas áreas restringidas en el sur del mismo mar, fuera de Heligoland y en agua somera, 5 m. o menos, están habitadas por una comunidad afiliada dominada por otra especie de *Astrorhiza*, *A. limicola* (Thorson, fig. 17, a la izquierda).

10) **Comunidades dominadas por anfípodos** (Crustáceos). En fondos relativamente blandos, aguas generalmente estuarinas o salobres. 3 comunidades de este tipo, una de ellas la de *Haplöops tubicula* descrita por Petersen (Fig. 18 de Thorson, p. 517).

11) Varias comunidades aisladas, conocidas solamente de aguas árticas o antárticas, a saber:

A — De aguas árticas; una comunidad con *Portlandia artica*, Groenlandia, en sitios periglaciares. b) Una con *Arca glacialis* - *Astarte crenulata*, acompañados por *Thyasira flexuosa*, *Pecten groenlandicus*, *Ophiopleura borealis*, con o sin *Ctenodiscus crispatus*. Todas las especies de esta comunidad tienen un desarrollo no-pelágico, es decir, pasan toda la vida en la comunidad, por lo que la composición de ésta es muy estable.

B — De aguas subárticas; comunidad con *Yoldia hyperborea*, 10 - 70 metros en fondos fangosos, en el Mar Blanco, Islandia y el archipiélago de San Juan, cerca de Vancouver.

En contraste, las comunidades si-

guientes parecen ser características de aguas **cálidas**;

12) Comunidades dominadas por **cangrejos**; hay que notar que se trata aquí de comunidades de la zona **sub-litoral**, porque cangrejos son comunes en muchas partes de la zona entre las mareas. Dos comunidades caracterizadas por cangrejos han sido descritas, una del Japón, otra del Golfo Pérsico. Se caracterizan por pequeñas especies que aparentemente se alimentan exclusivamente de plankton filtrado del agua. Fondos de arena floja, en 10 - 30 m. de fondo.

13) Aquí Thorson menciona varias comunidades que considera imperfectamente descritas o cuyas relaciones con otros tipos se ignoran, por ejemplo, la comunidad con *Amphilepis norvegica*, *Pecten vitreus*, *Thyasira flexuosa* y varios poliquetos pequeños, descrita por Petersen de aguas relativamente profundas (300 - 400 metros y más). Thorson opina que posiblemente tenga una repartición extensa en aguas profundas, pero ha habido muy pocos estudios cuantitativos en la zona batial. Hay otras 8 comunidades locales de diversas regiones (Thorson, p. 519-520).

Thorson da una tabla que indica la distribución geográfica de las comunidades descritas y expresa las siguientes conclusiones generales: el "fondo plano del mar" o "level bottom" (aparentemente la parte más somera de la plataforma continental) tiene una **infauna** dominada por relativamente pocos géneros, que probablemente serán los "fósiles característicos de los sedimentos actuales, en un futuro geológico lejano": Hay evidencia de que hay una serie de "comunidades paralelas", caracterizadas por especies diferentes de un mismo género, y las que varían según la región geográfica. Se conocen cuatro comunidades de **Macro-**

ma, y hay indicios de dos más; cuatro de **Tellina**; tres de **Venus**; etc. Estudios más pormenorizados de la biología y ecología de esos pocos géneros, deben ser de gran interés. Nos parece que hay grandes posibilidades en la identificación y descripción de comunidades fósiles. Por ejemplo, la capa de Mare en Cabo Blanco, tienen como la especie dominante el bivalvo **Macrocallista maculata**, de la familia **Veneridae**, lo que sugiere de inmediato la posibilidad de comparación con una de las comunidades modernas con **Venus**. Estudios modernos de ecología marina podrían dar a conocer si en la actualidad hay comunidades en las costas de Venezuela, dominadas por la misma especie, o si está reemplazada por otro venéreo (quizás especies de **Chione**), lo que parece plausible por la rareza de las conchas de **Macrocallistas** en las playas. Tales diferencias a su vez, podrían quizás ser relacionadas con diferencias de edad geológica, tan difíciles de resolver por especies características, debido a la larga duración de vida de las especies individuales de bivalvos en el Terciario, desde el Mioceno en adelante.

PROVINCIAS FAUNALES

Este estudio de Thorson que acabamos de reseñar, es notable por tratar la distribución geográfica de las comunidades, en cuyo respecto es un trabajo realmente pionero, en la opinión de Hedgpeth (1957c). Pero existe un amplio caudal de conocimientos sobre la distribución de entidades sistemáticas (taxonómicas), tales como especies, familias, etc., si bien no siempre estudiadas desde el punto de vista de sus relaciones ecológicas, y las que se consideran generalmente a título de la **biogeografía marina**. Un capítulo del **Treatise** por Hedgpeth, lleva este título, y

aclara unos conceptos importantes al estudiante de paleontología, especialmente el de una **provincia faunal**.

La noción de que diferentes regiones del mar, en el sentido horizontal o geográfico (a diferencia de la zonación vertical o batimétrica que hemos considerado hasta ahora), se distinguen por diferentes agrupaciones de especies, por supuesto que no es nada novedosa. Según nos informa Hedgpeth, el concepto de provincias faunales fue esbozado por J. D. Dana en 1848, a propósito de sus estudios de los corales madreporicos. S. P. Woodward, en su manual de los moluscos, aparecido en 1856, precisó más el concepto, al definir una provincia malacológica como una región donde al menos un 50% de las especies son endémicas o indígenas. En 1859, Forbes y Godwin-Austen, en su **Historia Natural de los Mares Europeos**, que se considera como el trabajo fundamental de la ecología marina, dieron mayor difusión al concepto de las provincias faunales marinas, el que constituye hoy en día un elemento imprescindible de la paleontología y de la geología histórica, como ejemplificado, por ejemplo, en la **Historia de la Biósfera** por los Termier. Importantes obras modernas relacionadas con la biogeografía marina, son las de Clements y Shelford (1939) y de Ekman (1953).

Hedgpeth (1957c) reseña algunos intentos modernos de definir las provincias por criterios puramente objetivos estadísticos p. ej. Schenck y Keen (1936). Pero estos mismos terminaron por definir una provincia subjetivamente: "una provincia marina malacológica es una subdivisión de una región, subregión o dominio, poblado por un conjunto distinto de especies". En realidad, Hedgpeth considera que la opinión inteligente de los especialistas es el mejor criterio por la definición de las provincias, y que el

acuerdo general sobre sus límites, indica que corresponden a hechos reales, no a meras construcciones imaginarias.

Antes de delimitar estas provincias y de indicar algunos de sus géneros característicos, pensemos un momento en los factores que influyen en la distribución geográfica de las especies. Al hablar de **provincias faunales**, casi siempre se sobreentiende (o se hace constar) que se trata de las especies de las zonas litoral y sublitoral. Hay cierta zonación en la repartición geográfica de los organismos del plankton, pero es mucho más regular y casi paralela a la latitud geográfica. En contraste, se nota que la distribución geográfica de los organismos litoral-sublitorales es más irregular. Si hay relaciones con la **latitud**, pero puesto que las **corrientes oceánicas** modifican notablemente las **temperaturas** de las aguas oceánicas, los límites de las provincias tienen mayor relación con éstas que con los círculos de latitud.

Otro factor importante, quizás el primario, es la facilidad de **dispersión** de las especies. La dispersión geográfica de las especies marinas, especialmente las especies bentónicas, se logra gracias a que éstas por regla general tienen larvas **planktonicas**, que flotan por un intervalo más o menos largo, que varía entre unos días y unas semanas, terminando por caer al fondo y, de encontrar condiciones favorables, continuar la vida allí. Obviamente, la **temperatura** es una de las condiciones que pueden influir en la dispersión, pero pueden existir otros impedimentos o **barreras** a la dispersión de una especie. Puede ser la presencia de **tierras**; un istmo, como los de Panamá o de Suez; o al extremo contrario, el **océano abierto**, que puede representar una distancia demasiado grande para ser atravesado en el curso de la

vida larval flotante, aun suponiendo que las corrientes oceánicas sean favorables. Por ejemplo, a pesar de la corriente del Golfo, hay casi ninguna especie, común a la costa oriental de Norteamérica y las Islas Británicas.

Otro factor importante es la **historia geológica antecedente** de las regiones. Hay diferencias faunales entre, p. ej., la región del Mar Caribe-Golfo de Méjico y la al sur del istmo de Panamá, o entre el Mar Mediterráneo y el Rojo, las que encuentran su explicación en la historia anterior de la región, las facilidades para la migración en el pasado, o en la fecha en que se aislaron las provincias actuales.

A continuación describiremos las provincias faunales como distinguidas por DAVIES (1934) en su importante estudio de las faunas terciarias y de la paleontología sistemática de los grupos importantes (foraminíferos, moluscos, equinodermos). Los límites de las provincias se indican en el mapa acompañante (Fig. 20) tomado de Davies:

Provincia Céltica. — Este término ha sido aplicado a la región de las Islas Británicas, y las costas del otro lado del Mar del Norte y considerable parte de la costa norte de Francia. En una forma empobrecida, se puede considerar el Mar Báltico como perteneciente a la misma provincia; tan sólo un 12% de las especies típicas de la provincia céltica penetran en el Báltico, debido a la reducción en salinidad. Davies (pp. 11-12) ha dado una lista de los moluscos conchíferos (pelecípodos y gasterópodos), braquiópodos y equinidos de esta provincia, como representados en las costas de Gran Bretaña; en vez de reproducir su lista, mencionaremos aquí los caracteres **negativos** de la fauna, especialmente llamativos si los contrastamos con la de nuestras costas: la ausencia de las siguientes

familias de gasterópodos: **Turbiniidae**, **Architectonicidae**, **Vermetidae**, **Strombidae**, **Cassidae**, **Tonnidae**, **Cymatiidae**, **Columbellidae**, **Xancidae**, **Marginellidae**, **Volutidae**, **Mitridae**, **Harpidae**, **Olividae**, **Cancellariidae**, **Terebridae** y **Conidae**; entre los lamelibranquios, la ausencia de **Carditacea**, **Corbidae**, **Tridacnidae**, **Crasatellidae** y **Spondylidae**. En contraste, señala Davies que muchos de estos grupos están bien representados en las faunas terciarias de la misma región. Para otros aspectos de la fauna reciente de esta misma región, se podría consultar la parte de Thorson (1957) referente a las comunidades de la región.

Provincia Lusitana. — Davies señala que, al cruzar el Canal de la Mancha aparecen ya en las islas inglesas de Jersey, etc., no solamente nuevas especies, sino varios nuevos géneros y subgéneros: **Haliotis**, **Cymatium**, **Thais**, y **Cerithium** entre los gasterópodos, **Coralliophaga** y **Cardium (Parvicardium)** entre los lamelibranquios, **Megathyris** (braquiópodo) y los equinidos **Strongylocentrotus** (también conocidos más al N.) y **Sphaerichinus**. En el Mar Cantábrico o Golfo de Vizcaya, aparecen también los gasterópodos **Bolma**, **Architectonica**, **Fossarus**, **Cassis**, **Cassidaria**, **Bursa**, **Ringicula** y los pelecípodos **Mesodema** y **Lithodomus**. En la costa de Portugal, aparecen: **Sinum**, **Mesalia**, **Cymbium**, **Columbella** y **Conus**; **Cardita**; los braquiópodos **Gryphus** y **Muehlfeldtia**; y el equinido **Arbacia**. Finalmente, en el Mediterráneo aparecen además: **Clanculus** (familia **Trochidae**), **Xenophora**, **Vermetus**, **Tenagodes**, **Euthria** (fam. **Neptuneidae**), **Pisania** (fam. **Buccinidae**), **Tonna**, **Fasciolaria**, **Typhis**, **Marginella** y los pelecípodos **Chama** y **Spondylus**. Se notará que con la transición a aguas más cálidas, vienen apareciendo muchos géneros conocidos de la provin-

cia Caribe. Paralelamente, varios de los géneros típicos de aguas más frías desaparecen de N. a S. en la provincia, principalmente en la bahía de Vizcaya; **Buccinum**, **Neptunea**, **Lacuna**, **Velutina**, **Thais** (*Nucella*), **Macoma**, **Astarte**, **Cyprina** y **Mya**, aunque algunos de éstos persisten en sitios fríos aun en el Mediterráneo. Toda la costa de Europa occidental al Sur de Bretaña, y la costa occidental del Africa, más las Islas Canarias, Madeira y las Azores, y todo el Mar Mediterráneo, se pueden incluir en esta provincia. En la costa occidental del Africa hay una transición con la provincia africana occidental más al Sur.

Pasando de las islas Británicas hacia el N., hay cambios que permiten definir una **provincia Boreal**, cuya fauna litoral se puede estudiar ya en las Islas Shetland. Desaparecen los géneros que sirven como eslabón entre las provincias céltica y lusitana; **Capulus**, **Erato**, **Trivia**, **Ocenebra**, **Ostrea**. En su lugar, aparecen nuevos: **Admete**, **Newtoniella**, **Spirotropis**; **Cadulus**; **Limopsis**, **Limaea** y los braquiópodos **Terebratalia**, **Macandrevia** y **Dallina**. Si bien no todos están restringidos a aguas frías (**Limopsis** se halla al Sur de la provincia céltica), la mayoría sí lo están, o al menos tienen allí mayor número de especies.

La **provincia Artica** tiene tantos géneros en común con la boreal, que Davies los trata en conjunto. El límite entre las dos provincias, es el límite septentrional hasta donde la corriente del Golfo hace sentir su influencia benigna. Davies enumera los géneros siguientes como los más típicos de las dos provincias, con los marcados con (*) siendo más bien de la provincia boreal:

Gasterópodos: **Acmaea**, **Eumargarita** s.s., **Euspira** (*Lunatia*), **Aporrhais**, **Trophon** (*Boreotrophon*), **Buccinofusus**, **Buccinum**, **Liomesus**, **Neptunea**,

Sipho, **Nucella**, **Admete**, **Volutomitra**, **Bela**.

Lamelibranchios: **Nuculana**, **Yoldia**, **Astarte**, **Thyasira**, **Cyprina**, **Ensis** (*), **Anomia** (*), **Mytilus** (*), **Crenellia**, **Lyonsia**, **Zirphaea** (*), **Saxicava**, **Panopaea** (*), **Mya**.

Braquiópodos: **Hemithyris** ("Rhynchonella"), **Dallina**, **Terebratalia**, **Macandrevia**.

Equínidos: **Strongylocentrotus** (un inmigrante desde el Océano Pacífico).

La costa oriental de Norteamérica, "provincia trasatlántica" de Davies, la podemos llamar del **Nor-Atlántico occidental**. Su límite norte con la provincia boreal (que incluye Terranova) es bastante abrupto, porque entre Terranova y Cabo Cod hay un cambio de temperatura tan grande, que Davies no encuentra en este lado del Atlántico ninguna provincia análoga con la céltica de Europa; para él, esta "provincia trasatlántica" es más comparable con la lusitana. El límite sur de la provincia es menos clara; en la figura de Davies se indica como llegando hasta el sur de la península de Florida, pero si se va a llevar hasta ésta, hay que notar un cambio muy marcado en la composición de la fauna, al sur de Cabo Hatteras, región donde la corriente del Golfo se aparta de las costas. Al sur de dicho cabo, hay muchos elementos faunales de la provincia caribe. Davies considera que los dos géneros más característicos de esta provincia noratlántica son: el bivalvo **Mercenaria** (un Venérido), y el gasterópodo **Busycon**, y en segundo término los gasterópodos **Astyris** y **Atilia**, de la familia Columbelidos*. Las especies de **Macoma**, **Mya** y **Mytilus**, se extienden más lejos hacia el Sur, que las especies correspondientes

* "Abbott, en su libro "American Seashells", clasifica *Astyris* como un subgénero de *Mitrella*; no menciona *Atilia*".

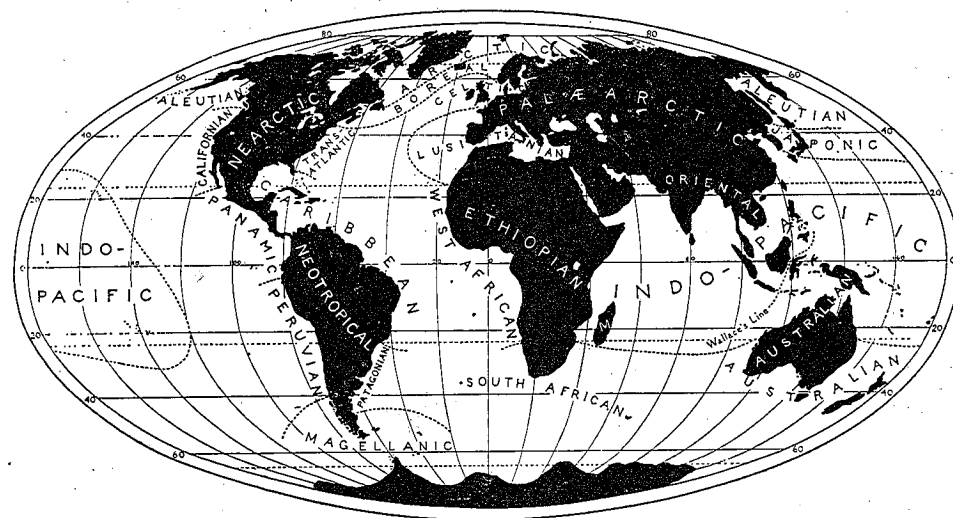


Fig. 20. Las provincias faunales de las regiones litoral-neríticas del dominio marino, y las grandes regiones zoogeográficas de las faunas terrestres de mamíferos. (Según Davies, 1934).

europas, pero **Nucella** se restringe aquí a la provincia boreal; Davies señala que tales datos constituyen otra ejemplificación de que la temperatura es solamente uno de los factores que determinan la repartición geográfica de los géneros biológicos. Las ostras americanas se refieren ahora al género **Crassostrea**, la especie es **C. virginica**. En común con la costa occidental de Norteamérica, la oriental tiene el erizo **Echinarachnius parma**, pero la ausencia del gasterópodo **Haliotis**, tan común en la costa occidental, es llamativa. Hacia el sur de la provincia se presentan los moluscos **Scaphella** y **Semele**, el braquiópodo **Glottidia** y el erizo **Melitta**, ninguno conocido de la provincia lusitana. Al sur de Hatteras, varios géneros tropicales se presentan, pero desaparecen completamente al N. de él por la desviación de la corriente del Golfo de Méjico fuera de la costa; ejemplos son **Conus**, **Cypraea**, **Strombus**, **Oliva**, etc.

Antes de continuar con las provin-

cias más australes de los dos lados del Océano Atlántico, Davies describe someramente las del **Pacífico septentrional**, las análogas de las provincias boreal y lusitana y la nordatlántica respectivamente. Estas son: la **Aleutiana** (paralela a la boreal), la **Japónica** y la **Californiana**. Las tres pueden tratarse juntas, puesto que tienen faunas bastante semejantes, modificadas localmente por formas árticas, indopacíficas o panameñas, respectivamente. **Ostrea** se halla en las tres, la **O. gigas** hasta en la más septentrional. **Crepidula** adquiere su mayor abundancia aquí. **Siphonalia** y **Placunanomia** se hallan en California y el Japón, pero no en las regiones intermedias. Otros gasterópodos que son indígenas aquí son: **Buccinum**, **Neptunea**, **Searlesia**, **Nucella** y el lamelibranchio **Acila**; estos géneros entraron en los mares de Gran Bretaña en el Plioceno.

La **provincia japónica** tiene mayor número de braquiópodos que cualquiera región de igual tamaño en el

mundo; 12 géneros con 30 especies. Las costas Oeste y Este de las islas tienen faunas de braquiópodos muy diferentes, con solamente 2 especies en común, y 4 géneros; uno de ellos, **Lingula**, representado por diferentes especies. Algunos moluscos japoneses típicos son: **Haliotis**, **Hemifusus**, **Rapana**, **Fusinus** y **Fulgoraria** (familia **Volutidae**). **Haliotis** es común en la costa de California también, de cuya región Davies menciona además **Amphissa**, **Volutharpa** y **Euthria**. Erizos aplanados de la familia **Scutellidae** se presentan en las tres provincias, p. ej., **Dendraster** en California. La costa de California tiene muchos géneros que se extienden hacia el Sur, hasta la misma región del Perú.

Los autores norteamericanos han hecho varios intentos de subdivisión y redefinición de las provincias en las costas del Pacífico, pero las limitaciones del espacio nos impiden desarrollar este tema. (Véase Schenck y Keen, 1936; Hedgpeth, G.S.A. Mem. 67, p. 364-367).

Las cuatro grandes provincias tropicales —la del **Africa occidental**, la **indo-pacífica**, la **panameña**, y la del **Caribe**— tienen tantos géneros en común que Davies los enumera primero para evitar repetición. Estos son:

Gasterópodos: **Trochus** s.s., **Nerita**, **Hipponyx** (no en Africa oc.), **Vermetus**, **Strombus**, **Cypraea**, **Ficus** (no en Africa oc.), **Cassis** (no panameño), **Bursa**, **Columbella**, **Tritonidea**, **Phos**, **Pisania** (los tres últimos no en Africa oc.), **Fusinus**, **Fasciolaria**, **Latirus**, **Murex**, **Melongena**; la mayoría de los géneros de **Volutidae**, **Harpa**, **Mitra**, **Oliva**, **Terebra** y **Conus**.

Lamelibranchios: **Codakia**, **Divaricella**, **Strigilla**, **Apolymetis**, **Semele**, **Tagelus**, **Crassatella**, **Chama**, muchos géneros de venéridos; **Basterofia**, **Anadara**, **Pinctata** (no en Africa), **Perana**, **Spondylus**.

Muchos de éstos géneros se extien-

den dentro del territorio de las provincias vecinas de la zona templada, en general con especies menos grandes y menor número de ellas. Otros géneros, con una repartición demasado cosmopolita para ser enumerados arriba, adquieren su mayor tamaño aquí en los trópicos, p. ej., **Turricula**.

Provincia Indo-Pacífica. Esta es la región más grande del mundo con una fauna tan uniforme, relativamente, a través de toda su extensión sobre 210 grados de longitud y 60 de latitud; desde el Golfo de Suez y Mozambique hasta el Mar Amarillo, e inclusive, según Dall, hasta la isla Ciarrion en long. 116° O. a 550 millas de la costa americana. Los siguientes géneros o se restringen a la provincia, o se extienden cuando más dentro de las provincias vecinas de temperatura moderada; es interesante notar que muchos de ellos fueron característicos de las faunas cenozoicas de Europa occidental.

Cefalópodos: **Nautilus** (esta es la única región del mundo donde persisten cefalópodos nautiloideos).

Gasterópodos: **Rimula**, **Scutus**, **Neritopsis**, **Delphinula**, **Pterocera**, **Rostellaria**, **Rimella**, **Terebellum**, **Latrunculus**, **Nassa** s.s., **Clavilithes**, **Hemifusus**, **Rapana**, **Drupa**, **Cryptospira**, **Ancillaria** (1 esp. en el Caribe), **Harpula**, **Melo**, **Aulicina**, **Aplustrum**, **Dolabella**.

Lamelibranchios: **Corbis**, **Sanguinolaria**, **Papyridea**, (también en el Caribe), **Tridacna**, **Hippopus**, **Meiocardia**, **Libitina**, **Coralliophaga**, **Trisodas**, **Cucullaea**, **Vulsella**, **Malleus**, **Placuna**, **Amussium**, **Myodora**, **Jouannetia**, **Brechites**.

Branquiópodos: **Lingula**.

Equinidos: **Temnopleurus**, **Amphiope**.

Foraminíferos: **Marginopora**, **Cycloclipeus** y **Alveolinella**, los únicos macroforaminíferos vivientes, comparables en tamaño y complejidad con

los Discocyclínidos, Numulítidos y Lepidocyclínidos del Terciario europeo y americano.

Los siguientes moluscos alcanzan su máximo tamaño aquí: **Trochus**, **Clanaculus**, **Cypraea**, **Bursa**, **Conus**, **Turris**, **Turricula**, **Drillia**, y los pelecípodos del orden Dysodonta, los que abundan especialmente en el Mar Rojo.

Según Davies, hay solamente 8 especies en común entre el Mediterráneo y el Mar Rojo, y en los 60 años de haberse abierto el canal de Suez, muy pocas especies han seguido esa ruta potencial de migración.

La provincia **africana occidental**, definida en la costa occidental del continente, parece ser deficiente en varios géneros tropicales, según se ha notado en la lista general; pero en contraste, contiene algunas formas peculiares, sobrevivientes del Mioceno o más antiguo de Europa; **Mesalia**, **Profoma**, **Dorsanum**, **Desmoulea**, **Genotia**; **Tugonia**, **Senilia**, **Voluta** s. s., **Cymbium**. Es la región donde se originó el gasterópodo **Marginella**, que tiene mayor variedad de subgéneros y especies allí que en otras regiones; de allí se extendió al Caribe. Hay dos equinidos muy especiales, **Heliophora** y **Rotula**.

La **provincia caribe** incluye no solamente el Mar Caribe y el Golfo de Méjico, sino la costa oriental de Suramérica hasta aproximadamente 27° S. Davies menciona como caracteres negativos de la fauna, la ausencia de **Cardita**, quizás será del subgénero **Cardita** s. s., porque hay una especie del subgénero **Carditamera** y otra de **Glans** (Abbott, p. 378); faltan **Strombidae**, a excepción de **Strombus**, pero de éste hay 6 especies al menos, incluyendo la enorme **S. gigas**. El gasterópodo más grande entre las especies vivientes, **Fasciolaria gigantea**, de unos 60 cm. de largo, vive aquí. Davies considera que hay pocos re-

presentantes de la familia **Cerithiidae**, pero Abbott indica un número considerable, si bien casi todos de tamaño pequeño. **Turritella** tiene una sola especie (**variegata**). Por el lado positivo, Davies menciona como típicos: **Sconsia**, **Voluta** s. s., **Gibberula**, **Miltha**, **Nemocardium**, **Echinochama** (también Pacífico), y los erizos **Mellita** y **Encope**. Como especialmente ricos en especies, Davies menciona: **Cymatium**, **Marginella**, **Epitonium** (no nos parece, compárese las listas en Abbott), **Melongena**, y **Littorina**. Formas que la región tiene en común con la Indo-Pacífica: **Xancus**, **Tudicla**, **Vasum**, **Distorsio**, **Lyria**, **Papyridea**, **Asaphis**; con la africana, **Glabella**, **Persicula** y **Lucina** s. s. Hay más de 50 especies comunes a la región caribe y la africana, especialmente la conocida **Voluta musica** (Linneo); probablemente esto se debe a las facilidades con que las larvas planktónicas pueden ser transportadas por la corriente ecuatorial.

La **provincia panameña** es notable por la pequeña proporción de especies que tiene en común con la caribe-antillana, sirviendo como ejemplo concreto del principio fundamental en la paleoecología y paleogeografía, de que las diferencias de faunas entre dos regiones dependen no solamente de la proximidad geográfica o sea de los factores climáticos, sino de las facilidades de intermigración entre dichas regiones. Davies considera que las diferencias entre las faunas actuales caribe y panameña, indican que desde la interrupción de las vías marinas por la edificación del istmo en el Mioceno terminal o Plioceno inferior, ha habido considerable extinción de especies e inmigración de otras nuevas, en ambas regiones, lo que ha acentuado las diferencias. Ambas, sin embargo, tienen muchos géneros en común, de aquellos tan ampliamente repartidos

en la zona tórrida, p. ej., **Conus**, **Terebra**, **Oliva** y los **Cancellariidae**. Algunos géneros típicos de esta provincia panameña son **Pseudoliva** (conocido también del sur de Africa), **Meta** y **Tellidora**. Los siguientes se extienden hacia el N. y el S. a la vez, dando color a la tesis de un condominio faunal que abarque todo el Pacífico oriental: **Trochus** (s. g. **Chlorostoma**), **Trochita**, **Crucibulum**, **Acanthina** y **Mulinia**. Davies encuentra poco en común con la provincia indopacífica, lo que subraya el efecto de las aguas profundas en impedir migraciones de las faunas litoral-neríticas; menciona una especie de **Pinctata**, y otras de **Venericardia**, **Ficus** y **Strombina**. **Strombina**, dicho sea de paso, es interesante en que durante el Mioceno tiene numerosas especies en la región Caribe, pero se suponía extinguido en esta provincia desde entonces, por cuyo motivo su frecuencia en los sedimentos de Cabo Blanco era un argumento para la edad miocena. Sin embargo, el género sí se ha encontrado vivo en el Caribe, aunque raro (comunicación personal de W. P. Woodring); otros aspectos de la fauna de Cabo Blanco sugieren una edad no más antigua que pliocena.

Los límites de la provincia panameña se determinan por la desviación de las corrientes frías que desde las regiones de latitudes altas se dirigen al ecuador, pero se apartan de las costas en las regiones de Punta Concepción de California, lat. 34 1/2 grados, N., y Punta Aguja en lat. 6 grados S., respectivamente. El límite norte de la provincia es menos netamente definido, de modo que la costa de Baja California a veces se considera como otra provincia transicional. En contraste, hay una bajada abrupta de temperatura en el S. que la separa marcadamente de la provincia peruana.

Esta provincia peruana se extiende

pues, desde Punta Aguja en el N., hasta la isla de Chiloé, aproximadamente 42 grados S., correspondiendo a la costa bañada por la corriente de Humboldt. En esta región se encuentra la máxima concentración de las familias siguientes, que probablemente se originaron aquí: **Purpuriidae**, **Calyptraeidae** y **Fissurellidae**. La primera está representada por **Thais**, **Acanthina** y **Concholepis**, la segunda por **Trigonostoma** y otros, la tercera por **Trochita** y **Crucibulum**. **Fissurella** alcanza un tamaño enorme, también algunos Patélidos como **Acmaea**. Los **Trochidae** están representados por **Chlorostoma** y **Tegula**. Los anfineuros de la familia **Chitonidae** tienen un gran desarrollo. Entre los lamelibranquios, **Mulinia** y **Chione** son característicos (aunque éste también tiene varias especies en el Caribe), acompañados por géneros característicos de aguas frías como **Malletia** (género principalmente antártico), **Nuculana** y **Mytilus**. Sin embargo, hay también una proporción de géneros considerados usualmente como típicos de aguas más cálidas, aunque representados por menos especies que en la provincia panameña: **Chama**, **Cardita**, **Semele**, **Cypraea**, **Bursa**, **Murex**, **Mitra** y **Oliva**. Entre los rasgos negativos, Davies señala la escasez o ausencia de las familias: **Turbinidae**, **Epitonidae**, **Turritellidae**, **Fusinidae**, **Margiellidae**, **Turridae**, **Conidae**; de los géneros más comunes de **Trochidae**; y de las familias de pelecípodos **Lucinidae**, **Tellinidae**, **Cardiidae**, **Pernidae**, **Pectinidae** y **Limidae**. Un fenómeno singular y al parecer no explicado, es el color predominantemente oscuro de los moluscos*. Estas observaciones de Davies se basan en un estudio por

* Hay varias explicaciones posibles, véase H. B. Moore; como un colorido protector contra depredadores; como efecto de la dieta, p. ej., una dieta de mejillones, **Mytilus edulis**, produce un color oscuro en el gasteró-

Dall (1909), lo que sugiere que la fauna ha sido poco estudiada. Por un comentario de Thorson nos consta que la Universidad escandinava de Lund mandó una expedición a la costa de Chile en 1948-49, pero al parecer no se han publicado los datos ecológicos. Thorson alude a una comunidad con **Amphipodia** sp. y **Schizaster** sp., en los fondos blandos de la costa (Thorson, p. 514).

Por el otro lado de Suramérica, se podría suponer que la provincia patagónica (argentina sería preferible) fuese análoga a la peruana, pero hay considerables diferencias. En primer término, el límite Sur de la provincia caribe-antillana (y el Norte de esta provincia argentina) se considera que se halla en la isla de Santa Catalina en la costa del Brasil, al sur del Trópico de Capricornio, a casi 27° S., o sea, unos 20° más al S. del límite Norte de la provincia peruana. Es notable que la fauna caribe no termina con la desembocadura del Amazonas, aunque naturalmente está interrumpida por ella; se sugiere que esto indica que el desarrollo de este enorme sistema hidrográfico tenga una edad geológica relativamente reciente. Por otra parte, parece que los organismos litorales encuentran el tránsito por el Cabo de Hornos, tan difícil como lo era para los barcos de vela, porque casi no hay especies comunes a la provincia peruana y la patagónica. Ambas carecen de algunos géneros frecuentes en otras regiones, y tienen en común los géneros **Trochus** y **Mulinia**, pero por lo demás son bastante diferentes. Faltan las mismas familias en la provincia argentina como en la peruana; y ade-

podo **Purpura**, una de balánidos, un color claro. Una correlación entre el oleaje y el color de **Purpura** se produce por la mayor abundancia de **Mytilus** en la costa más expuesta. (Moore, p. 374).

más, **Capulidae**, **Vermetidae**, **Terebridae**, **Crassatellidae**, **Psammobiidae**, y **Spondyliidae**; las **Arcidae** casi no llegan al S. del Río de La Plata. Familias de aguas tibias que llegan a esta provincia pero no más al S., son: **Veneridae**, representada por **Chione**, **Pitar** y **Amiantis**; **Corbulidae** con **Cuneocorbula**; y **Pholadidae** (**Barnea**). Hay algunos pocos géneros peculiares a la región, especialmente los Volútidós **Cymbiola** y **Zidona**. Los Naticidos están representados principalmente por **Polinices**, las **Calyptraeidae** por **Crepidula**, **Trochita** (también en el Pacífico oriental) y **Sigapatella**, conocido de Nueva Zelandia. Hay una especie de **Venericardia**. En común con la provincia surafricana, hay **Bullia**.

La provincia Magallánica, que abarca el extremo sur del continente y las islas y costas de la Antártida (al menos, hasta donde éstas han sido investigadas), tiene menos semejanza con la patagónica que con la peruana; hay afinidades también con las faunas de Australia y el sur del Africa. Hay mayor semejanza con la provincia ártica de lo que se podría esperar, dada la distancia; aquí reaparecen los géneros **Astarte**, **Saxicava**, **Buccinum**, **Liomesus**, **Admete** y **Trophon**. Un rasgo anómalo es la presencia de algunos géneros normalmente típicos de aguas cálidas, especialmente de Volútidós. **Venericardia** se halla aquí, también numerosas especies de la familia **Trochidae**, de cuya familia hay no solamente los géneros ampliamente repartidos **Calliostoma** y **Monodonta**, sino dos conocidos también en la parte oriental del Océano Pacífico: **Chlorostoma** y **Neomphalius**. **Diloma** y **Photinula**, de la misma familia, son restringidos aquí. Grupos que faltan son: **Turbinidae**, **Cardiidae**, **Tellinidae**, **Ostreidae**, **Pholadidae**, y **Corbulidae**, mas varias familias de gasterópodos de menor importancia. El género **Siphonaria** y la

familia **Mallettiidae**, se considera que son indígenas aquí. Cierta relación con Australia está indicada por los braquiópodos, con el Perú por **Mulinia**, **Trochita**, **Crepidula** (**Crepidatella**) y **Acanthina**, y con el sur del África por **Bullia** y **Argobuccinum**.

La **provincia surafricana**, según Davies tiene pocos géneros distintivos, aunque parece que a base de los estudios más modernos habría que rectificar y quizás dividir la región en varias subprovincias (véase Hedgpeth, Fig. 2, p. 362 del **Treatise**, Stephenson, 1947 y otros). Los comentarios de Davies, inclusive, sugieren considerable complejidad; él halla cierta semejanza con la provincia peruana, no tanto de géneros sino de la abundancia de unas mismas familias; los anfineuros, y gasterópodos como **Acmaea** y **Fissurella** (éstos sugieren una costa rocosa). **Trigonostoma** y **Pseudoliva** se conocen también de la provincia peruana. **Cominella**, **Argobuccinum** y **Baryspira**, quizás llegaron desde Nueva Zelandia vía la provincia magallánica. Hay pocos géneros en común con las provincias colindantes, según Davies, p. ej., **Desmoulea**, con el oeste del África, y **Drupa** (**Sistrum**) y **Nassarius** con la región indopacífica. Un braquiópodo peculiar a la provincia es **Kraussina**.

La costa norte de Australia está habitada por faunas típicamente indopacíficas, pero al sur de aproximadamente 30° lat. S., se ha considerado como otra provincia, la **australiana**. Notable aquí es la presencia de géneros (o al menos, de unos estrechamente afiliados) que en otras partes del mundo se extinguieron en el Cretáceo o en el Terciario antiguo, p. ej.; **Neotrigonia** (casi idéntico a **Trigonia**), **Campanile** y **Gisortia**. Podemos agregar que últimamente se describieron de esta región, dos géneros de pequeños crustáceos (Ostrácodos) pertenecientes a un grupo que se suponía

extinguido desde el fin de la era Paleozoica*. Varios géneros tropicales, no solamente se extienden más hacia el Sur en esta provincia que en otras, sino que están representadas por especies más grandes; algunos de los géneros que prosperan aquí son: Los Volútidos, especialmente **Aulica**; **Alcirohoe**, **Conus**, **Phasianella**, **Clanculus**, **Haliotis**, **Cardita**, **Crassatella** (**Eucras-satella**), **Libitina**, **Mesodesma**, y **Clavigella**. Dos lamelibranquios especializados, sésiles, son peculiares aquí: **Clidothaerus** (o "**Chamostrea**") y **Myochama**. **Struthiolaria** es de esta provincia, se conoce también de la isla de Kerguelen en lat. 50° S., longitud 70° O. de Greenwich, al sur del Océano Índico. Sería interesante tener datos más modernos. Probablemente listas faunales más modernas darían pocos indicios de relaciones con otras regiones, por la tendencia moderna hacia la subdivisión de los géneros; por ejemplo, la "comunidad de **Turritella**", mencionada por Thorson (1957, p. 514) se caracteriza por un turritélido que se llama ahora **Maoricolpus roseus**; la lista de las especies asociadas de la comunidad (**Tawera spissa**, **Notocorbula zelandica**, **Nucula nitidula**) indican la misma tendencia nomenclatural. Esta comunidad se describió de la costa de Nueva Zelandia, por lo tanto, corresponde más bien a

- la **provincia novozelandica**, que se distingue de la australiana principalmente por un componente indopacífico menor, y uno magallánico más importante, p. ej., **Malletia**, **Trochita**. El gasterópodo **Sigapatella** es una forma característica; **Cominella** se halla aquí, en Tasmania, y en la costa del sur de África.

La fauna litoral del **Mar Negro**, es

* Los géneros de **Beyrichiacea**, **Puncia** y **Mánawa**, descrito por N. B. de Hornibrook, 1947.

sumamente pobre, principalmente es una fauna de tipo mediterráneo muy reducida. Se calcula que de 400 especies de moluscos en el Mar Egeo, unos 250 llegan al Mar de Mármara, 150 al Bósforo, 90 al Mar Negro, y solamente 15 al Mar de Azof. Este último está incluido por Davies en una provincia **Aralo-cáspica** que incluye los Mares de Aral, el Caspio, el de Azof, y algunos lagos de Besarabia, inmediatamente al norte de la desembocadura del río Danubio. No obstante, por la historia geológica parece más natural incluir el Mar Negro con éstos, ya que todos son remanentes relativamente reducidos de un vasto mar que cubría la región en el Mioceno inferior y medio, y que han sido progresivamente reducidos en salinidad. Para una buena reseña de la historia, véase Caspers (1957) (G.S.A. Mem. 67, vol. I, pp. 802-808). La ecología del Mar Negro y el de Azof, está ampliamente discutida por Caspers; la del Caspio y la del Aral por Zenkevich, en el **Treatise**.

LA ZONA LITORAL

La **zona litoral**, en la clasificación moderna usada en el **Treatise**, se define como la zona influida por las mareas, si bien algunos autores (en especial Grabau) han extendido el término a las aguas sobre la plataforma continental. Para una visión sinóptica concisa de los caracteres de esta zona, conviene leer la sección pertinente en el texto de Clarke (páginas 127-134).

Fleming, en el **Treatise** (p. 100) nos recuerda que no existe una regla fija para predecir la amplitud de las mareas ni su frecuencia (es decir, si diurnas o semidiurnas), ya que no hay ninguna relación entre estos caracteres y la latitud. Afortunadamente, Doty, en el capítulo 18 del mismo tomo, ha dado un mapa que presenta

los caracteres y la máxima amplitud en metros, de la marea, en casi todas las costas del mundo, distinguiendo los tipos siguientes: mareas semi-diurnas, o sea, aproximadamente seis horas de pleamar y seis de bajamar; mareas semidiurnas irregulares; mareas regulares diurnas, y mareas irregulares diurnas.

Además de las variaciones diurnas, hay también las variaciones mensuales relacionadas con las fases lunares; durante el primero y el último cuarto lunar se presentan las llamadas **aguas muertas** (en inglés, **neap tides**), mientras que durante los períodos de luna nueva y luna llena, hay mareas mucho más amplias, denominadas **aguas vivas** (**spring tides**). La duración y profundidad de la inundación que sufrirá un organismo determinado, variará según el nivel en que vive; por ejemplo, un animal o una planta fija cerca del límite superior de la zona litoral, quedará recubierto por el agua sólo durante un breve período cada dos semanas aproximadamente, mientras que uno que vive próximo al límite inferior estará sumergido, excepto por intervalos breves durante las aguas muertas. Más adelante consideraremos los esquemas de una subdivisión de la zona litoral basada en estas diferencias en los niveles de las mareas.

Los organismos que habitan la zona litoral, tienen que estar adaptados a soportar cambios muy grandes; no solamente los extremos de emersión que los expone a condiciones aéreas y de inundación que exigen una respiración acuática, sino cambios, con frecuencia drásticos, de temperatura y de iluminación. A veces deben soportar una insolación excesiva con efectos directos sobre la temperatura, el contenido de agua del organismo, o la salinidad del agua por efectos de la evaporación. En algunos paraderos pueden tener que resistir el im-

pacto del oleaje. Muchos de los habitantes de la zona litoral son sésiles, como algas, percebes, mejillones y los gasterópodos sésiles de forma cónica baja que en inglés se describen como "limpets": géneros como **Patella**, **Acmaea**, **Fissurella**, etc.). Algunos de los organismos se defienden por su gran resistencia a tales cambios, o por medio de una concha que pueden cerrar, almacenando agua suficiente para la respiración. Otros se desplazan con mayor o menor facilidad, buscando condiciones más favorables, p. ej., los cangrejos. Ciertos gasterópodos cierran la boca de la concha con un opérculo impermeable, y son capaces de resistir largo rato fuera del agua; el género **Tegula** es notable al respecto, pudiendo sobrevivir varias semanas o meses fuera del agua. Otro grupo de animales, como muchos bivalvos y los gusanos poliquetos, se entierran en las arenas del fondo. Muchos de los bivalvos también efectúan migraciones diarias siguiendo las condiciones más propicias según las mareas.

En resumidas cuentas, aunque las condiciones de la vida son tan difíciles, hay también factores favorables; hay iluminación para las plantas o para los animales que llevan algas simbióticas en sus tejidos, buena circulación de oxígeno, y generalmente un buen surtido de detritus orgánico resultante de la destrucción de las algas y de la desintegración de animales muertos. Así que estas regiones están por lo general densamente pobladas.

Las condiciones en la zona entre las mareas varían notablemente con las condiciones locales, hasta tal punto que conviene establecer varios biotopos. H. B. Moore establece las divisiones siguientes: a) costas rocosas; b) costas de piedras sueltas, guijarros, etc.; c) playas arenosas; d) costas fan-

gosas. El considera los estuarios como una categoría aparte, algo distinta de la zona litoral; es plausible que éstos merezcan un tratamiento especial, lo mismo que los arrecifes madreporicos, porque con ambos parece artificial una separación entre la parte emergida y la permanentemente sumergida. Sin embargo, quizás los estuarios se consideran mejor como un caso especial de las costas fangosas. En el **Treatise**, hay capítulos especiales sobre los siguientes biotopos: a) las superficies rocosas entre las mareas (por M. S. Doty); b) las playas arenosas (por J. W. Hedgpeth); c) los estuarios y lagunas, por Emery, Stevenson y Hedgpeth; y d) los arrecifes madreporicos, por J. W. Wells. Estas divisiones son suficientes para dar una idea adecuada de la complejidad de la zona litoral. La playa de piedras sueltas, en la interpretación de Moore puede variar desde grandes peñones descansando en arena (de ahí, una combinación de los biotopos rocoso y arenoso) hasta grava, en cuyo caso, debido a la abrasión entre los fragmentos, la vida es casi imposible. Vamos a reseñar brevemente, pues, las condiciones ecológicas de los biotopos descritos en el Tratado.

Playas rocosas. Una discusión extensa de este ambiente es dada por M. S. Doty, quien expone criterios para una subdivisión muy refinada. No intentaremos reseñar este artículo en su totalidad, ya que el ambiente de las superficies rocosas, a pesar de que tiene gran importancia para los ecólogos marinos, no la ofrece en igual medida para los paleoecólogos. Las costas rocosas por estar expuestas a la erosión marina activa, tienen casi ninguna posibilidad de ser conservadas para el geólogo del futuro. Sin embargo, quizás sería factible interpretar la **proximidad** de determinados sedimentos fósiles a una

costa rocosa, por algunos de los rasgos que indicaremos.

Los organismos de las playas rocosas están expuestos a las fluctuaciones indicadas arriba para la zona litoral en general, las que en algunos casos, pueden ser aún mayores en este subambiente especial que en otros litorales. Por ejemplo, la temperatura máxima a que están expuestos los organismos sésiles, puede ser muy elevada porque la superficie rocosa almacena el calor atmosférico y lo refleja sobre los organismos. A este efecto, atribuye H. B. Moore el fenómeno de que esta zona litoral rocosa en los trópicos es mucho más pobre en organismos que en las zonas templadas. Por el lado favorable, el substrato rocoso permite a los organismos sésiles como las algas, los percebes o los mejillones, fijarse bien, sin peligro de tener sus bases minadas como puede acontecer con los organismos que intentan anclarse en un fondo de arena floja o barro. Así anclados, pueden aprovechar el aporte de oxígeno que traen las olas. Varios tipos de gasterópodos, de forma cónica baja p. ej., **Acmaea**, viven adheridos a la superficie rocosa o a los peñones en una costa de tipo mixta (de rocas aisladas, entre arenas), donde hallan abundante alimento en las algas. Hay una correlación entre la forma de la concha y el nivel que habita el individuo; los de niveles más altos en la zona, de ahí expuestos al peligro de resecarse; tienen la concha más gruesa, de una forma cónica más elevada, y en especial, con más material calcáreo en la región apical (véase H. B. Moore, Figs. 10-20, página 363). Más cerca del nivel de bajamar, los animales no tienen que mantener el cuerpo tan contraído, y forman una concha más aplanada. Diferentes especies de gasterópodos (no necesariamente estos tipos adheridos, sino otros que habitan la zona)

varían en su resistencia a la emergencia.

Hay muchos estudios de la zonación local de las especies en varias regiones, especialmente en la costa del Africa del sur (Broekhuysen, 1940). Mattox (1949) ha hecho estudios semejantes de los gasterópodos portorriqueños, que demuestran la estrecha correlación entre la duración que puede sobrevivir una especie fuera del agua, y el nivel que habita. Así que, p. ej., **Purpura patula**, que puede vivir nueve días en el laboratorio sin agua, vive normalmente en el nivel de bajamar en las rocas, mientras que al otro extremo, **Tectarius muricatus**, que vive a nueve metros por encima de ese nivel, puede resistir hasta 17 meses al estado seco. (Tiene un opérculo que obtura perfectamente la abertura de la concha y conserva la humedad del cuerpo; pero cómo respira durante tan prolongada emergencia, no nos consta que se haya determinado aún). **Purpura** es un género característico de litoral rocoso, ya que difícilmente puede cruzar fondos arenosos; por esto, y porque no tiene etapa planktónica sino que pone los huevos en una cápsula adherida a la roca, frecuentemente no llega a establecer colonias en rocas aisladas por trechos de arena. Las especies son carnívoras, alimentándose de percebes (balánidos) o mejillones, y existe una relación estrecha entre la dieta y el color, claro cuando come balánidos y oscuro cuando la dieta es de mejillones.

Los organismos que se prestan mejor para una zonación universal, parecen ser, respectivamente, descendiendo desde la zona fracamente terrestre o supralitoral, hacia el mar:

1. Los pequeños gasterópodos del género **Littorina**, y otros de la misma familia (p. ej., **Melaraphe** en Suráfrica), los que viven nor-

malmente un poco por encima del nivel de pleamar, y que permiten definir lo que se ha llamado la **zona de Littorinas** o **franja supralitoral** de la figura de Doty, reproducida aquí como Fig. 21.

2. Los percebes (o balánidos - los cirrópodos del género **Balanus**), que viven normalmente en una zona por debajo de la de **Littorinas**, típicamente entre pleamar y bajamar.
3. Las algas del género **Laminaria**, que viven normalmente un poco por debajo del nivel de bajamar, y que definen una **zona de Laminarias** o **franja infralitoral** de la figura.

La figura que hemos reproducido de Doty, compara dos intentos de una zonación universal, hechos por Womersley y Edmonds (1952), y por Ste-

phenson y Stephenson (1949), respectivamente, relacionándolos con niveles definidos en términos de la marea. Por no haber podido consultar los trabajos originales, no queremos entrar en una discusión más extensa de la zonación. Confesamos no haber podido sacar nada en claro del artículo de Doty, y en vista de la poca aplicación que tal zonación refinada de las playas rocosas tiene para la paleoecología, no nos parece necesaria una discusión más detallada.

Además de la zonación vertical, la configuración de las rocas es también interesante para el biólogo marino. Pequeños charcos formados en depresiones entre las rocas ("rock-pools", "tide-pools") constituyen otra modificación del ambiente, donde se abrigan muchos organismos tales como hidroideos, ciertas algas, pececillos, etc., que no pueden resistir una

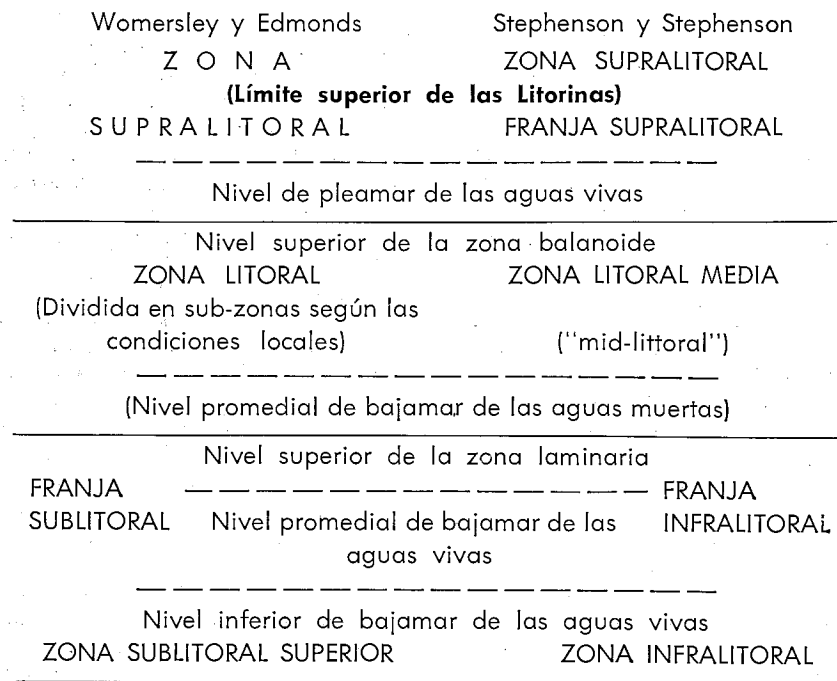


Figura 21. — Esquema de una zonación universal de las costas rocosas, según Doty (1957) - Treatise, p. 548.

emersión prolongada. En tales charcos puede haber fluctuaciones muy marcadas de temperatura y de salinidad, debido a la evaporación; si tienen una densa población de algas, habrá también marcadas fluctuaciones en el contenido de oxígeno.

Playas arenosas. Una discusión extensa de este biotopo se da en el **Treatise** (vol. 1, pp. 587-608), preparada por Hedgpeth. Otro estudio interesante es el de H. B. Moore (1958, pp. 386-399). Aquí haremos caso omiso de la geomorfología de las playas, tema incluido en el artículo de Hedgpeth, para considerar estrictamente la ecología biológica. Un dato interesante sobre el ambiente químico, señalado por Hedgpeth, es la presencia, en casi todas las playas arenosas, de una capa negruzca a cierta distancia bajo la superficie, cuyo color se debe a sulfuros ferrosos formados bajo condiciones anaeróbicas. La profundidad de esta capa varía, siendo mayor (hasta 1½ metros o más) en playas abiertas expuestas al oleaje fuerte, y menor (a veces tan sólo unos centímetros) en playas abrigadas y bahías. Otros aspectos químicos de las arenas de playa, como el contenido de CO₂ y de oxígeno libre, son mucho más variables.

En general, el número de **especies** que habitan este biotopo es menor que en algunos otros de los litorales, pero el número de **individuos** de una especie puede ser enorme. La flora es especialmente pobre, ya que relativamente pocas algas habitan fondos arenosos, y de ellas, la mayoría no pueden vivir en esta zona entre las mareas. Puede haber algunas plantas superiores especializadas tales como **Zostera**, **Halodule** y **Cymodocea**. Muchos microorganismos pueden vivir en los intersticios de la arena (véase la figura 2,1 de Clarke). Ciertos microorganismos que viven entre la arena, tienen un movimiento vertical

relacionado con la marea, como demostrado por Fauré-Fremiet (1951) por la diatomea **Hantzschia amphioxys**, que forma manchas en la superficie durante la marea baja; casos semejantes se indican por ciertos dinoflagelados, crisomonadinos, y el platelminto **Convoluta roscoffiensis**. El caso de este último es especialmente interesante, por tratarse de una relación simbiótica con flagelados que viven en su tejidos, y los que el animal "cultiva", subiendo a la superficie en bajamar para que reciban una iluminación suficiente. Cuando la marea sube el gusano se entierra para no ser llevado por las aguas. (Para una discusión más extensa de este caso y otros de simbiosis, véase el capítulo por C. M. Yonge en el **Treatise**).

Los animales cuantitativamente más importantes en las playas arenosas son lamelibranchios, poliquetos y ciertos crustáceos. Como ilustración de la abundancia en que pueden ocurrir ciertas especies, Hedgpeth menciona que de una playa californiana de cuatro millas de largo, se sacaron en dos meses unos 2.000.000 de ejemplares adultos de la almeja gigante comestible ("Pismo clam"), **Tivela stultorum**, cuyo peso promedio es poco menos de un kilo, mientras que otro millón de ejemplares por lo menos, se botaron por ser demasiado pequeños. En la vecindad de La Jolla en el Sur del mismo estado de California, se calcula la población de cierta especie de poliqueto en 3.000 por pie cúbico, de modo que una sola milla de playa con una capa de diez pies de ancho y uno de espesor vertical, contendría unos 158 millones de poliquetos.

La mayoría de los habitantes de las playas arenosas se alimentan de "leptopel" o detritus orgánico muy fino, siendo principalmente limófagos (los poliquetos) o filtradores (los pelecípodos); los únicos que "raspan" el

leptopel de las superficies de los granos de arena, tienen que ser microscópicos, tales como los pequeños crustáceos, copépodos y ostrácodos. Los lamelibranquios tienen varios tipos de dispositivos para impedir que los granos de arena lleguen a dañar sus delicadas branquias; p. ej., **Cardium edule** separa el leptopel de la arena por papilas en el sifón inhalante; **Tellina** tiene los sifones separados, muy largos, el sifón inhalante recoge el detritus y rechaza la parte inservible como pseudo-heces, sin dejarlo llegar a las branquias (Fig. 22). Algunos gasterópodos, p. ej., **Olivella**, son micrófagos filtradores, mientras que otros, como **Polinices** y **Terebra**, son carnívoros, atacando los lamelibranquios del biotopo. Entre los equinodermos hay algunos que viven en playas abiertas, aunque por lo general inmediatamente debajo de la marea; son pequeños ofiúridos, holotúridos y erizos irregulares, general-

mente caracterizados por una reducción de los pies ambulacrales (p. ej., **Astropecten**), una reducción de las espinas del carapacho a muy finas y cortas (p. ej., **Mellita**, **Dendraster**) o por algún desarrollo especializado del aparato respiratorio que les permita vivir enterrados, p. ej., **Echinocardium**.

Hay una microflora y fauna bastante ricas y variadas en los intersticios de los granos de arena, tales como nematodos, rotíferos, gastrotricos, copépodos y otros crustáceos microscópicos (véase, por ejemplo, Clarke, figura 2-1); es interesante señalar que en 1943 se halló en este ambiente una subclase (o cuando menos una Orden) de crustáceos nuevos para la ciencia, descrita por Pennak y Zinn (1943), como **Mystacocarida**. Hedgpeth (p. 596) menciona varios trabajos importantes, especialmente por Remane y sus discípulos en Kiel; y reproduce un diagrama de Remane

que expresa el complejo ciclo alimenticio de la fauna arenícola. Remane utiliza varios términos derivados de la raíz griega **psamm-** = arena, combinando varios prefijos con **-psammon** = la biota. Así que la **epipsammon** es la biota (fauna más flora) de la superficie; la **endopsammon**, los macroorganismos cavadores, y el **mesopsammon**, esta microfauna intersticial (Véase Hedgpeth, Fig. 9 (p. 597).

Un aspecto llamativo de este biotopo, señala Hedgpeth que lo imparten las marcadas **fluctuaciones** en las poblaciones, algunas más o menos regulares, como las anuales, que se basan en que la mayoría de las especies no viven más de un año; otras irregulares y a veces sin causa aparente. Por ejemplo, **Donax**, el "chipichipe" puede abundar en ciertos años y escasear en otros; en Nueva Zelanda se han notado alternaciones de dos especies de un mismo género (**Amphidesma**). La renovación anual de las poblaciones, tiene que efectuarse por nuevas colonizaciones por las larvas planktónicas, de ahí que las larvas de las especies deben tener una vida larval lo suficientemente larga para permitirles hallar nuevos territorios. El crustáceo **Emerita ananoga** parece tener una vida larval de cuatro meses.

Estudios ecológicos detallados de las playas arenosas, tendrían que considerar una zonación vertical, la que indudablemente existe, si bien menos llamativa que en las playas rocosas. Hay que distinguir al menos una zona **supralitoral**, siempre emergida excepto quizás durante las mareas más altas del año, y una **litoral** entre las mareas usuales. Otros observadores han distinguido tres o cuatro zonas (véase Hedgpeth, p. 599). Una dificultad en utilizar los organismos para tal zonación es que muchos se trasladan siguiendo movimientos de la marea, tal como se ha menciona-

do para muchos microorganismos. **Donax** es un bivalvo algunas de cuyas especies son especialmente activas en este sentido (véase Hedgpeth, 1957 f, Fig. 9, p. 600) y también llegan rápidamente a la superficie cuando han sido enterrados accidentalmente por masas de arena moviediza. En otras varias especies se ha notado, que se agrupan en diferentes niveles de la playa, según la edad o el sexo de los individuos. En **Thoracophelia mucronata** y **Tellina tenuis** los individuos mayores se hallan más altos en la playa, mientras que con **Cardium edule** es a la inversa.

El poliqueto **Arenicola marina** es una especie que habita una zona desde la línea de pleamar de las mareas más bajas del año, hasta por debajo de la zona de la marea baja, siendo más abundante en arenas algo fangosas (véase H. B. Moore, Figuras 11-6, p. 393). Vive permanentemente enterrado, en una madriguera cuya forma se compara con la letra "U", o más bien con una "L", puesto que el bajante del tubo hacia la cabeza del gusano, que vive en la galería horizontal, está llena de arena floja, que es la que el animal va a ingerir; periódicamente sube por el otro bajante para depositar su excremento en la superficie, en la forma de pequeñas barras arenosas. Parece que algunas zonas de fondos marinos descritos como compuestos de "microcoprolitos" se deban a las actividades de poliquetos. Algunas pistas tubulares en sedimentos fósiles, puede que hayan sido formadas por organismos semejantes.

En sus consideraciones finales sobre la interpretación paleoecológica de los depósitos de playas, Hedgpeth señala que las actividades de los organismos minadores pueden perturbar la estratificación y la zonación, al perjuicio de las interpretaciones paleoecológicas del futuro. Por otra

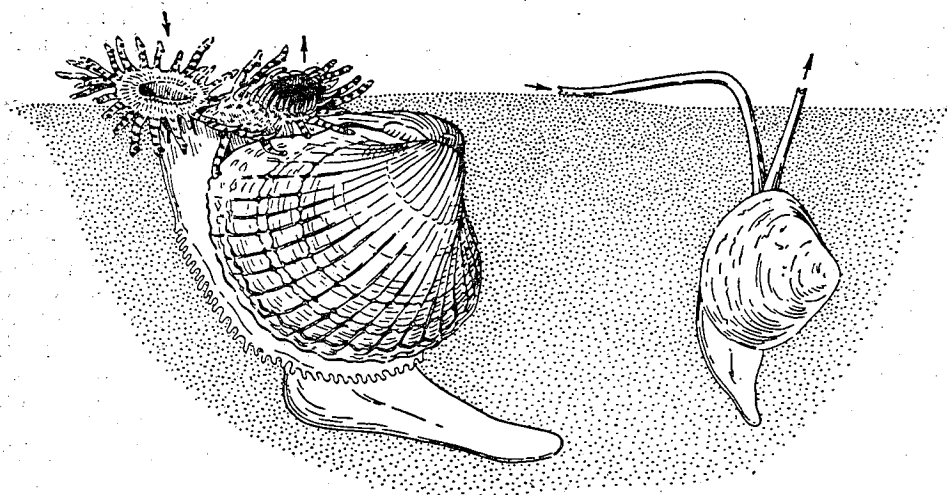


Fig. 22. Dos pelecípodos típicos de fondos arenosos. *Cardium edule*, a la izquierda, se alimenta de material planctónico en suspensión en el agua que entra por el sifón inhalante del manto, y que está provisto de papilas sensorias en el borde que impiden la entrada de partículas de arena. A la derecha, *Tellina tenuis*, se alimenta de detritus orgánico fino que recoge de la superficie por medio de su sifón inhalante muy alargado. Las flechas indican el sentido de circulación del agua. (Según Hedgpeth, 1957).

parte, concentraciones de conchas vacías dejadas por las olas en tales playas, pueden también dar una idea errónea de los habitantes originales de la zona. No obstante, bajo condiciones excepcionales puede ser conservada una población en un mismo sitio; Hedgpeth refiere a algunos estudios paleoecológicos sobre tales hallazgos, y nota que inclusive ha sido posible en ciertos casos interpretar la orientación original de la playa (Seilacher, 1953).

EL AMBIENTE ESTUARINO

En las regiones de los estuarios hay una gran variedad de condiciones, que dificultan una descripción sucinta de este ambiente como un tipo especial. H. B. Moore (1958, página 399) considera que el rasgo más característico de él es la **salinidad subnormal** más la **fluctuación** de ésta con el ciclo de las mareas y de las estaciones, de modo que para poder resistir y prosperar en este ambiente, no basta una simple adaptación del organismo a una salinidad reducida. En segundo término, señala Moore que debido a estos mismos ciclos, la temperatura fluctúa más que en el mar abierto. Luego generalmente hay un contenido elevado de sedimentos finos (barro y limo) en suspensión en las aguas, que tiende a reducir la iluminación, y a obstruir los órganos filtrantes de los animales presentes, pero que a la vez aporta material nutritivo. El flujo y reflujo de las aguas con motivo de las mareas, pueden producir dificultades para algunos organismos, puesto que si bien traen oxígeno y material alimenticio, pueden arrastrar los sedimentos blandos. En breve, son tan variadas las condiciones que casi todos los estudios serios de regiones estuarias han tenido que establecer zonaciones locales y

distinguir diversos subambientes o facies, según la región estudiada.

Haciendo caso omiso de los muchos estudios ecológicos de estuarios en las regiones templadas, vamos a limitarnos aquí a comentar algunos efectuados en los estuarios de la costa del Golfo de Méjico, por corresponder esta región a la misma provincia faunal del Caribe, como las costas actuales de Venezuela, Trinidad y gran parte del Brasil. Además, las condiciones sobre gran parte de las cuencas sedimentarias de Venezuela durante el Cenozoico, deben de haber sido muy semejantes a las que imperan actualmente en tal costa, de modo que conclusiones ecológicas y paleoecológicas derivadas de esa región deben tener mucha aplicación en la estratigrafía venezolana. Bajo el patrocinio del Instituto Americano del Petróleo (el A. P. I.), se han llevado a cabo numerosos estudios sobre la sedimentología, ecología y paleoecología de esa región. Gran parte de éstos se han ocupado de las facies como indicadas por los Foraminíferos; pero por estar tales datos estrechamente relacionados con la Micropaleontología, no hemos querido reseñarlos aquí, limitándonos a exponer brevemente algunos aspectos de las facies distinguidas por la distribución de los macroorganismos y en especial los moluscos. Para esto nos hemos basado principalmente en el capítulo por Ladd, Hedgpeth y Post en el segundo tomo (el de Paleoecología) del *Treatise*; y en un trabajo reciente por R. H. Parker (1959) en el boletín mensual de la A. A. P. G.

Ambos autores establecen una serie de subambientes, los que, en la forma más simplificada, se pueden describir por referencia a la figura generalizada de Parker (Fig. 32, página 2.157). En realidad, estos ambientes se estudiaron en detalle en dos regiones algo distintas; una, en

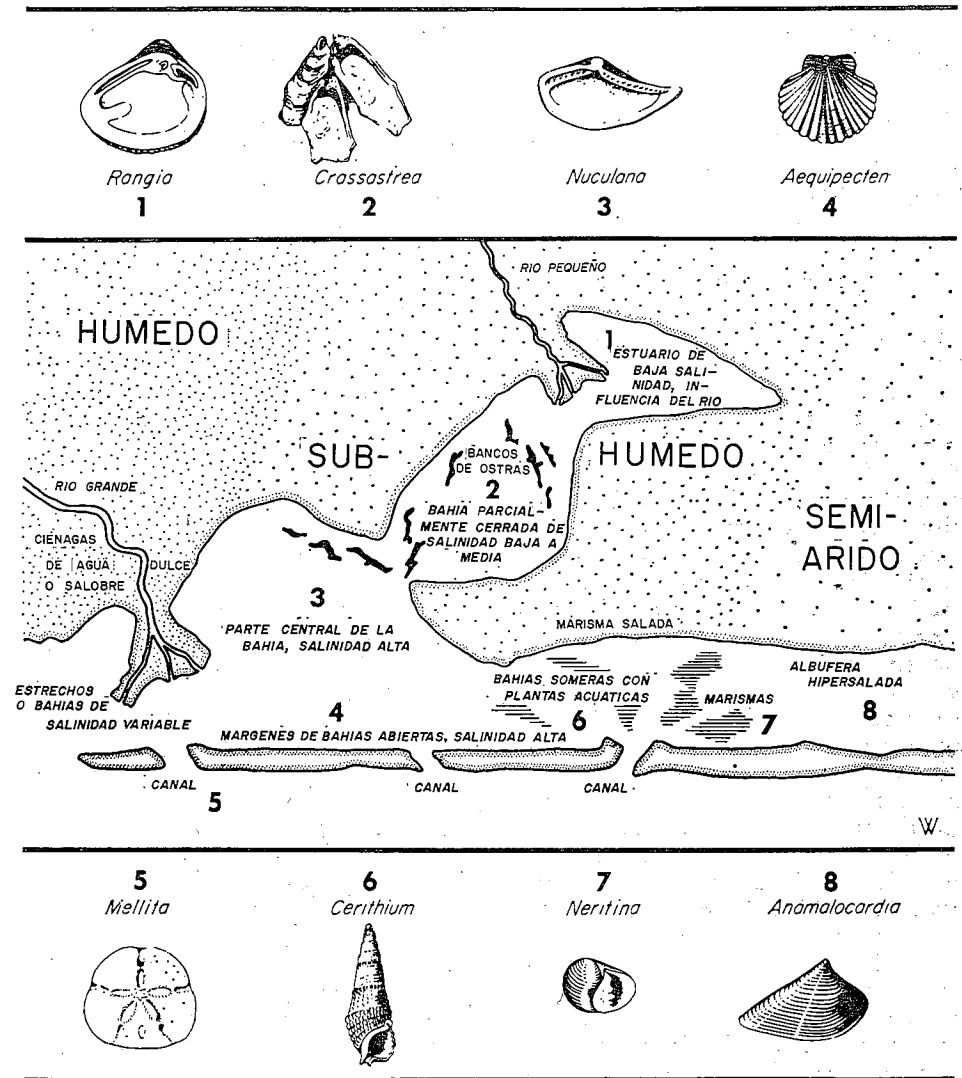


Fig. 23. Clasificación generalizada de los ambientes locales en la región costera del Golfo de México, entre el río Mississippi y el río Grande. (Según Parker, 1959, fig. 32). Arriba y abajo, un género típico de cada ambiente local.

la parte central de la costa, en lo que Parker denomina como el "área de Rockport", y otra al sur del Estado de Tejas, llamada el "área de la Laguna Madre". Ambas son regiones de bahías parcialmente separadas del golfo de Méjico por cordones litorales. La diferencia principal estriba en que, en el centro de Tejas (área de Rockport) así como más al Norte y al Este en el golfo, hay considerable aporte de agua dulce por los ríos que desembocan en las cabeceras de las bahías; mientras que en la Laguna Madre el aporte es casi nulo, y además la laguna no comunica con el golfo sino en los dos extremos, de modo que la salinidad con frecuencia llega muy por encima de la marina normal. Cualquier clasificación de los ambientes en toda la región, pues, tiene que considerar salinidades que van desde casi 0%, en las desembocaduras de los ríos, hasta 80% o más en partes de la Laguna Madre. Además, ha habido un cambio climático a condiciones mucho más áridas en los últimos 10 años, de modo que Parker (1959) encontró diferencias con la zonación hecha por Ladd en 1951.

Los ocho subambientes o facies indicadas en la Fig. 32 de Parker, (reproducida aquí como nuestra figura 22) representan cierta generalización de once ambientes que dicho autor distingue en páginas anteriores de su artículo (véase su tabla I, páginas 2.108-2.109). En esa tabla, para cada uno de los once tipos de ambiente, Parker da los datos pertinentes sobre: la profundidad del agua, salinidad, temperatura, naturaleza de los sedimentos del fondo, y la clasificación geomorfológica según nueve tipos descritos por Prince (1947) con tres adiciones de Parker. Estos datos se dan por separado para la región de Tejas central (Rockport) y la de la Laguna Madre.

El primer subambiente indicado en la tabla I de Parker, se denomina como de **Marismas y riberas (marshes y shores)**, pero no se describe en el texto del artículo; presumimos que sea el mismo ambiente como indicado por el número 7 de la figura 32 de Parker, y que se indica como caracterizado por el gasterópodo **Neritina**. Puesto que Ladd *et al.* tampoco describen una facies comparable, no podemos informar más sobre este tipo.

El primer tipo descrito en detalle por Parker, es lo que él denomina como el **ambiente** o conjunto faunal de **baja salinidad con influencia fluvial** (river influence, low salinity); es la facies "1" de la figura, caracterizada sobre todo por **Rangia**, y corresponde a la "**bay-head facies**" de Ladd y sus coautores (Ladd, 1951, 1957). Esta facies es más importante en la parte oriental de la costa del golfo (véase Parker, 1956), su distribución fluctúa mucho según el aporte de agua dulce por los ríos que desembocan en las partes más internas de las bahías. Parker considera que las especies más típicas son **Rangia** (en esa región, la especie **R. cuneata**) y unos gasterópodos pequeños de espira algo elevada, de la familia **Amnicolidae**, p. ej., **Littoridina sphinctostoma**. **Rangia** es un pelecípodo, de concha maciza y aspecto algo "cretoso", es decir, que no tiene el brillo aporcelanado de algunos de sus congéneres marinos, y se ha considerado generalmente con una forma típicamente estuarina, aunque Ladd *et al.* señalan que ejemplares provenientes de los ríos alcanzan un tamaño el doble del de los hallados en las aguas ligeramente salobres (0% a 7%) de esta facies "bayhead". Dicho sea de paso, R. R. Lankford en un estudio de los foraminíferos publicado en el mismo número del boletín de la A. A. P. G. (vol. 43, Nº 9), halló una correlación **inversa** entre el **tamaño** de los ejem-

plares y la **abundancia** de éstos, en dos especies de ambientes estuarinos. **Microrangia**, un género semejante pero más diminuto, caracteriza una zona en el Cenozoico superior penetrado en pozos en la región del golfo, desapareciendo hacia el golfo en el subsuelo con el cambio a facies más marinas: **Macoma mitchelli**, **Mulinia littoralis** y a veces **Ensis minor**, pueden hallarse en esta misma facies.

La facies indicada por el número "2" en la figura 32 de Parker se describe como la de **bahías encerradas de salinidad baja a mediana**, en las que se hallan algunos "arrecifes" (reefs) o bancos de ostras. Estos bancos, además de constituir un subambiente particular, también operan como barreras naturales a la circulación de las aguas, separando unas bahías parcialmente aisladas y de salinidad baja a variable (3 a 40%, según Parker) de otras de salinidad más próxima a la normal marina, (3) de la figura. Haciendo caso omiso de los bancos de ostras, que deben considerarse aparte, este ambiente (2) corresponde aproximadamente con el llamado "inter-reef" de Ladd *et al.* Tiene mayor número de especies que la facies anterior; Parker (1959, p. 2.119) considera que el pelecípodo **Mulinia lateralis** y el ofiúrido **Amphipodia limbata** son las más significativas. Otras especies (véase también Pl. I, página 2.120, conjunto II, en Parker) son:

Gasterópodos: **Retusa canaliculata** (Say);

Pelecípodos: **Ensis minor** Dall, **Nuculana acuta** (Conrad), **N. concentrica** (Say) y **Tagelus plebeius** (Solander).

Con respecto a los bancos de ostras, Parker señala que se debe hacer una distinción entre los formados bajo condiciones de salinidad subnormal (la facies "arrecifal" como estudiada por Ladd en una época de pluviosidad más elevada); y los formados bajo una salinidad más elevada,

si bien a veces puede haber una transición. La primera facies se caracteriza por **Crassostrea virginica** (Linn.) que forma los bancos mencionados por Ladd, sobre los que vive una epifauna variada. Las especies halladas por Parker (1959, p. 2.122) asociadas con estos bancos, en época de salinidad consistentemente baja, son las siguientes:

Gasterópodos: **Crepidula plana** Say; Pelecípodos: **Brachidontes recurvus** (Rafinesque); y los

Crustáceos: **Balanus eburneus** Gold y **C. amphitrite** Darwin. Ladd *et al.* mencionan también una variedad de briozoarios, serpúlidos, algunos pequeños gasterópodos (pero véase más adelante), y las esponjas perforantes **Cliona** y **Microcliona**.

Cuando la salinidad sube, por encima de 25%, informa Parker que otras especies se incorporan al conjunto antedicho, pudiendo llegar a ser tan abundantes que impiden el crecimiento de **Cr. virginica**. Si la salinidad es consistentemente elevada, la ostra del golfo abierto, **Ostrea equestris**, puede llegar a reemplazar completamente la **Cr. virginica**. Antes de que se llegue a este reemplazo, los ejemplares de **virginica** reflejan la subida de la salinidad por ser delgadas y con las comisuras de la concha muy arrugadas y coloreadas (Parker, 1955).

Especies asociadas con **O. equestris** bajo tales condiciones de salinidad elevada, encontró Parker que son:

Gasterópodos: **Anachis avara semiplicata** (Stearns), **A. obesa** (Adams), **Mitrella lunata** (Say), **Odostomia impressa** (Say), **Seila adamsi** (Lea) y **Thais haemostoma floridana** (Conrad).

Pelecípodos: **Anomia simplex** (d'Orbigny), **Brachidontes exustus** (Linneo), **Diplothyra smithi** (Tryon) y **Ostrea equestris** (Say);

Anfineuros: **Isnochiton papillosa** (Adams); y

Briozoarios: *Bugula* spp., *Membra-nipora* spp.,
más unos crustáceos.

La facies "3" en la figura 32 de Parker, se describe como la de bahías más abiertas, es decir de comunicación más fácil con el Golfo de Méjico, de ahí con salinidad más elevada. Esta facies corresponde aproximadamente a la "facies polihalina" de Ladd, pero las especies que Parker halla características, *Chione cancellata* y *Pandora trilineata*, casi no llegaban dentro de las bahías en la época más húmeda cuando Ladd estudió la región. Con el aumento general de la salinidad en los últimos diez años, tienen una distribución más amplia, indicada por Parker en sus figuras i ó a y b. Parker considera que las especies siguientes son características de tales bahías de salinidad elevada, a la vez que son escasas en otros ambientes de las bahías y en el Golfo abierto: (* señala las más características).

Gasterópodos: *Nassarius acutus* (Say).

Pelecípodos: * *Chione cancellata* (Linn.), *Diplodonta punctata* (Say), *Macoma constricta* (Brugière) *, *Pandora trilineata* (Say), *Semele proficua* (Pulteney), *Tagelus divisus* (Spengler) * y *Trachycardium muricatum* (Linneo).

Estas bahías a su vez comprenden dos subfacies, a saber:

a) Las partes centrales de las bahías, con aguas más profundas, 5-12 pies, sedimentos más finos, y salinidades y temperaturas más estables que en las márgenes de las bahías. Los moluscos que viven aquí son principalmente "filtradores"; en la figura 32, *Nuculana* se ha escogido como una forma típica. La lista completa de esta subfacies (Parker, página 2.126) es:

Gasterópodos: *Nassarius acutus* (Say) y *Retusa canaliculata* (Say).

Pelecípodos: *Abra aequalis* (Say),

Anadara campechiensis (Gmelin), *Anadara transversa* (Say), *Corbula contracta* (Say), *Diplodonta punctata* (Say), *Mulinia lateralis* (Say), *Nuculana acuta* (Conrad) *, *N. concentrica* (Say) *, *Pandora trilineata* (Say) y *Periploma fragilis* (Totten).

Subfacies (b); las márgenes de estas bahías de salinidad elevada se caracterizan por sedimentos arenosos que varían desde mezclas en proporciones variables de arena, limo y barro, a arena fina casi pura. En la región de Rockport las especies más características son los pelecípodos *Mercenaria mercenaria campechiensis* y *Tagelus divisus*. Algunas otras de las especies más típicas son:

Gasterópodos: *Nassarius vibex* (Say) y *Vermicularia fargoii* (Ollson);

Pelecípodos: *Aequipecten irradians amplicostatus* (Dall), *Chione cancellata* (Linneo), *Cyclinella tenuis* (Recluz), *Cyrtopleura costata* (L.), *Ervillia concentrica* (Gould), *Lyonsia floridana hyalina* (Conrad), *Macoma brevifrons* (Say), *M. constricta* (Brugière), *Mactra fragilis* (Gmelin), *Mysella planulata* (Stimpson), *Periploma inaequale* (Adams) y *Trachycardium muricatum* (Linn).

Equinodermos: *Thyone mexicana* (Deichmann), 1946.

Figuras de las especies mencionadas de ambas subfacies, se presentan en la Pl. II de Parker (pp. 2.128-29).

Los canales que atraviesan la restinga, los "Inlets", de los autores citados, tienen mayor fondo que las albuferas, debido a la erosión de la marea; la salinidad es casi normal, y las condiciones de temperatura y salinidad fluctúan menos. Hay una fauna mezclada de especies de las bahías, otras típicas de los fondos someros del Golfo de Méjico abierto, y un tercer elemento de formas peculiares a estos canales. Una lista de esta fauna indígena, según Parker (pp. 2.130-31) es como sigue:

Gasterópodos: *Anachis avara similis* (Ravenel), *Cantharus tinctus* (Conrad), *Epitonium angulatum* (Say), *E. humphreysi* (Kiener), *Sinum perspectivum* (Say) y *Turbonilla interrupta* (Totten).

Escafópodos: *Dentalium texasianum* (Philippi).

Pelecípodos: *Atrina seminuda* (Lamarck), *Crassinella lunulata* (Conrad), *Lucina amiantus* (Dall), *L. crenella* (Dall) y *Tellidora cristata* (Récluz).

Anfineuros: *Chaetopleura apiculata* (Say).

Equinodermos: *Arbacia punctulata* (Lamarck), *Hemipholas elongata* (Say), *Ophiolepis elegans* (Lütken), *Ophiothrix angulatus* (Say).

Corales: *Astrangia astreiformis* (Milne-Edwards y Haime).

Crustáceos: *Dromidia antillensis* (Stimpson), *Heterocrypta granulata* (Gibbes).

Figuras de éstas se encuentran en la Pl. III de Parker (p. 2.133).

Las siguientes especies abundan en los canales, pero se encuentran también en bahías completamente abiertas (los llamados "sounds" de la región golfense) y en el golfo abierto hasta unos 10 metros (30') de profundidad (Parker, pp. 2.131-32).

Gasterópodos: *Busycon contrarium* (Conrad), *Cantharus cancellarius*, (Conrad), *Crepidula fornicata* (Linneo), *Cyclostremiscus trilix* (Bush), *Diodora cayenensis* (Lamarck), *Neosimnia uniplacata* (Sowerby), *Oliva sayana* (Ravenel), *Olivella mutica* (Say), *Natica pusilla* (Say), *Polinices duplicatus* (Say), *Pyramidella crenulata* (Holmes), *Seila adamsi* (Lea), *Thais haemostoma haysae* (Clench), *Turbonilla incisa* (Bush).

Pelecípodos: *Corbula swiftiana* (Adams), *Chione cancellata* (Linn.), *Eontia ponderosa* (Say), *Macoma tenta* (Say), *Petricola pholadiformis* (Lamarck), *Tellina alternata* (Say), *Tellina versicolor* (De Kay).

Celentéreos: *Leptogorgia setacea* (Pallas), y *Renilla mülleri* (Kölliker).

Equinodermos: *Luidia alternata* (Say), *Luidia clathrata* (Say) y *Mellita quinquesperforata* (Leske).

Crustáceos: (varios, véase la lista de Parker).

De toda esta lista, las que Parker encuentra más significativas son *Dentalium texasianum* y el coral solitario *Astrangia astraeiformis*. En la figura 23, la facies de los canales está indicada, un poco arbitrariamente, por el número "5" y el erizo irregular *Mellita*, el que se extiende desde las aguas abiertas del golfo por los canales dentro de zonas vecinas con salinidad elevada. Esta facies de los canales, considera Parker que debe ser identificable en sedimentos fósiles a base de los caracteres siguientes: presencia de cantidades considerables de arena y fragmentos de conchas, fragmentos de equinodermos, y una mezcla de especies indígenas, de las bahías y del golfo, según las listas antecedentes.

Ladd et al. mencionaron que en los bordes de esos canales; en algunos sitios, se encuentra una tanatocenosis muy característica de pequeños gasterópodos, los que probablemente vivían sobre la vegetación acuática de las bahías. Géneros representados aquí son: *Tegula*, *Cerithium*, *Cerithidea*, *Modulus*, *Bittium*, *Mitrella*, *Truncatella*, *Epitonium*, *Turbonilla*, *Olivella*, y otros. Opinaron que semejante conjunto, en los sedimentos fósiles, podría indicar el sitio de un antiguo canal. A propósito, es interesante especular si cabe tal interpretación ecológica para la faúna de pequeños gasterópodos hallados en la terraza de 60 metros en la Urbanización Playa Grande en nuestra costa, cerca de Maiquetía.

Parker (1959, p á g i n a s 2.132 - 2.134) identificó como una facies distinta, el ambiente de "lagu-

nas y bahías someras, hipersaladas, con abundante flora acuática" (shallow, grassy, hypersaline, lagoons and bays). En su tabla 1, se describe el ambiente como "open, shallow, hypersaline bays", con profundidad no más de cuatro (4) pies, salinidad 20-42% en Rockport y 23, 80% en la Laguna Madre, temperatura 3° a 36° C. *Cerithium variable* es la especie más típica; en la figura 23, es la facies "6". Esta especie está acompañada por otras muchas de gasterópodos, de modo que aquí tenemos el ambiente en vida de esos pequeños caracoles que pueden ser llevados por las corrientes a los bordes de los canales, donde fueron observados por Ladd. Algunas de las más típicas se figuran en Pl. V de Parker.

Las especies de esta epifauna son:

Gasterópodos: *Bittium varium* (Pfeiffer); *Bulla striata* (Brugière), *Caecum nitidum* (Stimpson), *Caecum pulchellum* (Stimpson), *Cerithidea piliculosa* (Menke), *Cerithium variable* (C. B. Adams), *Haminoea succinea* (Conrad), *Littorina irrorata* (Say), *Melampus bidentatus* (Say), *Modulus modiolus* (Linneo), *Neritina virginea* (Linneo), *Nisus interrupta* Sowerby, *Rissoina chesneli* (Michaud), *Tegula fasciata* (Born), *Truncatella pulchella* (Pfeiffer), *Vermicularia Fargoi* (Olsson).

Pelecípodos: *Amygdala papyria* (Conrad), *Anodontia alba* (Link), *Anomalocardia cuneimeris* (Conrad), *Brachidontes citrinus* (Roding), *Cardita floridana* (Conrad), *Laevicardium mortoni* (Conrad), *Phacoides pectinatus* (Gmelin), *Pseudocyrena floridana* (Conrad) y *Semele purpurens*.

Estas especies están ilustradas en Pls. V y VI de Parker, pp. 2.136-37.

Ambientes y conjuntos faunales en la Laguna Madre. Esta albufera, mide unas 130 millas de largo por sólo 4 de ancho, y está separada del Golfo de Méjico por la isla Padre, con canales solamente en los dos extre-

mos, siendo el más importante el de Brazo Santiago en el Sur. Las aguas se caracterizan por su hipersalinidad, su profundidad extremadamente exigua (0 a 10 pies), y con fondos de arena y fragmentos de conchas. Antes de la abertura del canal artificial (Intercostal Waterway), que hace posible que pequeñas embarcaciones viajen desde la frontera mejicana hasta el Estado de Nueva Jersey sin tener que salir al mar abierto, la salinidad de la laguna variaba de 50% a más de 100% en el curso del año, pero últimamente se ha indicado un máximo de 80%. La temperatura de las aguas en el verano varía entre 30° y 35° C.

Se podría creer que tales condiciones fuesen poco favorables para la vida animal, pero todo al contrario, es una de las regiones más productivas del mundo. La producción de pescado solamente es 2 o 3 veces mayor que la total de todas las demás bahías, y poblaciones de 1.400 a 2.000 ejemplares de *Anomalocardia cuneimeris* por pie cuadrado, se han visto en la parte norte de la laguna. La vegetación sésil es sumamente rica, y el fitoplankton parece también ser abundante, a juzgar por un solo cálculo. La producción de zooplankton, especialmente de copépodos, es extremadamente alta, p. ej. hay censos de más de siete millones de individuos por litro del copépodo *Acartia tonsa*.

Parker distingue 5 subambientes en la región que corresponde a subdivisiones del ambiente de "bahías de salinidad elevada":

1) Facies de albufera hipersalada, modificada por la influencia del canal al golfo ("Inlet-influenced, hypersaline lagoon"); en el extremo sur de la laguna. *Chione cancellata* y *Anachis avara simplicata* son especies típicas. La lista completa de las especies más características es:

Gasterópodos: *Anachis avara simplicata* (Stearns), *Bulla striata* (Brugière), *Crepidula glauca convexa* (Say), *Littorina nebulosa* (Lamarck), *Nassarius vibex* (Say), *Neritina virginea* (Linneo), *Turbonilla interrupta* (Totten).

Pelecípodos: *Abra aequalis* (Say), *Aequipecten irradians amplicostatus* (Dall), *Anadara transversa* (Say), *Anomia simplex* (d'Orbigny), *Atrina seminuda* (Lamarck), *Chione cancellata* (Linneo), *Cyrtopleura costata* (Linneo), *Macoma tenta* (Say), *Nuculana acuta* (Conrad), y *Ostrea equestris* (Say).

Equinodermos: *Lytechinus variegatus* (Lamarck) y *Ophiothrix angulatus* (Say).

Crustáceos, véase Parker, p. 2.143.

Esta facies, en la que las condiciones se aproximan más a las del golfo, tiene la mayor diversidad de especies, pero el número de individuos de cada una es reducido.

2) Facies de albufera típica abierta y somera, hipersalina ("open shallow hypersaline lagoon"). Esta facies se encuentra en la vecindad de la anterior y abarca la mayor parte de las aguas abiertas de la Laguna Madre. La composición de la fauna está influida en gran parte por la abundante de vegetación, p. ej., *Amygdalum papyria*, especie que se fija a las plantas, abunda en la parte oeste de la laguna, *Laevicardium mortoni* la reemplaza en la costa oriental de la laguna donde el fondo es arenoso. Los moluscos característicos son:

Gasterópodos: *Bittium varium* (Pfeiffer), *Haminoea succinea* (Conrad), *Mitrella lunata* (Say), *Truncatella pulchella* (Pfeiffer).

Pelecípodos: *Amygdalum papyria* (Conrad), *Brachidontes citrinus* (Roding), *Laevicardium mortoni* (Conrad), *Macoma brevifrons* (Say), *Macla fragilis* (Gmelin), *Pseudocyrena floridana* (Conrad), *Tagelus divisus* (Spengler), *Tellina tampaensis* (Conrad).

En relación con el cambio a condiciones más difíciles (23-80% salinidad, temp. 9° a 36° C), el número de especies se ha reducido marcadamente pero el número de individuos de cada especie es elevado.

3) Facies hipersalina de una parte aislada de la albufera. ("Enclosed hypersaline lagoon"). La parte central de la Laguna Madre en su mitad norte, está más o menos aislada por tierras o bajos fondos, y tiene una hipersalinidad bastante constante entre 40 y 79%. La profundidad es sólo de 1 a 5 pies, y las temperaturas del agua en verano muy elevadas. No obstante, las siguientes especies se encuentran allí, representadas por poblaciones extremadamente numerosas: *Anomalocardia cuneimeris*, *Tellina tampaensis*, *Mulinia lateralis*, y *Cerithium variable*. Aquí otra vez tenemos una ejemplificación de la relación tan frecuentemente observada por los paleontólogos; una faúna de pocas especies (debido a las condiciones adversas), puede ser extremadamente numerosa en individuos, por la falta de competencia de otras especies.

Un conjunto faunal muy semejante, con *Laevicardium mortoni*, *Anomalocardia cuneimeris* y *Mulinia lateralis*, está indicado por Hildebrand (1958) de la Laguna Madre de Tamaulipas en Méjico donde la salinidad varía entre 38% y 49%. (Fide Parker, página 2.147).

4) Bahías más profundas, hipersalinas, con substrato arcilloso ("Deep hypersaline bay, clayey substrate"). Están ejemplificadas en las bahías de Baffin y de Alazán, hacia el centro de la Laguna Madre. Las salinidades son muy variables, 2% a más de 80%; los fondos comprenden más de 75% de arcilla, y las profundidades van de 1-8 pies. Solamente 8 especies se hallaron en esta subfacies y de ellas, solamente una vive, de mo-

do que las otras pueden haber sido transportadas. *Mulinia lateralis* es la especie viviente, aunque en algunas oportunidades se han hallado ejemplares de *Anomalocardia cuneimeris* y de *Actaeon punctostriatus*. Es de notar que el número de individuos de *Mulinia lateralis* también fue muy reducido; al parecer las condiciones ambientales se acercan al límite de resistencia de la especie, que tolera extremos climáticos notables, presentándose desde Nueva Inglaterra hasta la costa de Suramérica. Se ha hallado fósil desde el Mioceno superior (véase Maury, 1920).

5) Ambiente de laguna hipersalada con influencia de una bahía adyacente de salinidad inferior (Hypersaline lagoon, influenced by adjacent lower-salinity bay). Esta designación ha sido aplicada al extremo más septentrional de la Laguna Madre, cerca de la bahía de Corpus Cristi. La fauna es una mezcla de la de una laguna cerrada hipersalina, y de especies normalmente asociadas con bahías de salinidad intermedia a elevada. No hay ninguna sola especie característica, pero la lista siguiente se puede considerar como típica: *Nassarius vibex* y *Odostomia bisuturalis* (Say), (Gasterópodos), los pelecípodos *Crassostrea virginica*, *Ensis minor*, *Mactra fragilis*, *Phacoides pectinatus* y *Tellina tampaensis* (Conrad).

Parker expresa las siguientes conclusiones generales sobre las condiciones ejemplificadas por la Laguna Madre; los estudios apoyan la tesis, de que tanto la **variabilidad** como los efectos adversos del ambiente, son muy importantes para la composición de las faunas. Varios ecólogos expresan esto como la "Ley del Mínimo de Liebig" (Liebig's Law of Minimum), que reza así: "el crecimiento y el funcionamiento de un organismo depende de la cantidad mínima de algún factor ambiental esen-

cial que se le presenta durante el año o los años más críticos del ciclo climático". Este principio está discutido por Clarke (pp. 332-35), habiendo sido reconocido por los adeptos de la ecología vegetal, pero no siempre por los de la ecología marina. La aplicación es muy obvia; si, por ejemplo, en algún invierno (como sucedió en 1950) un solo factor, la temperatura, cae por debajo del mínimo que tolera una especie, p. ej., *Anomalocardia cuneimeris*, se producirá una extinción masiva de los ejemplares. De modo semejante, un aumento de la salinidad por encima del máximo tolerado por ciertas especies, producirá la muerte de ellas. Con relación a esta Ley del Mínimo, Parker considera que:

1) Bajo condiciones de salinidades y temperaturas **variables** y a la vez próximas a los extremos tolerables, se hallarán sólo unas pocas especies de invertebrados y representadas por individuos poco numerosos.

2) Si las condiciones hidrográficas son **estables**, con las temperaturas y las salinidades próximas a cualquier extremo tolerable, unas pocas especies que toleran estas condiciones, pueden llegar a ser muy abundantes.

3) Bajo condiciones estables y dentro de la fluctuación hallada en los ambientes marinos normales, habrá mayor número de **especies** pero menor número de individuos que en el caso antecedente.

El ambiente de los manglares

El ambiente de los manglares, en regiones tropicales y subtropicales, es un biotopo o familia de biotopos que en general reemplazan las marismas ("tidal marshes", "tidal flats") que han recibido tanta atención de los ecólogos de las latitudes templadas. Emery *et al.*, en el *Treatise*, hacen unas observaciones sobre los mangla-

res, señalando que como ambiente, debe calificarse de **mixto**, ya que animales terrestres como aves, insectos y hasta monos, se abrigan entre el follaje, mientras que en las aguas entre los pies de los árboles, pueden vivir una variedad de crustáceos, moluscos y hasta peces; entre estos, el singular *Periophthalmus koelreuteri*, es capaz de vivir considerables ratos fuera del agua, y hasta se le ha visto trepar por las raíces del mangle.

En el sur de los Estados Unidos, el mangle típico de nuestras costas, género *Rhizophora*, se llama el "mangle rojo" (red mangrove) y se nota que es la especie más tolerante del agua marina, siendo reemplazado en las marismas saladas por el llamado "mangle negro", que es realmente un laurel, del género *Avicennia*. En algunos paraderos se encuentran manglares de *Avicennia* sin *Rhizophora*. *Avicennia* se conoce también de Australia, donde se llama el "mangle gris", y un tercer género, *Agave*, es el que allí llaman el "mangle negro".

Los manglares no están restringidos a los estuarios, sino que pueden desarrollarse inclusive sobre arrecifes madreporicos, según descripciones por Yonge (1930) y Stephenson (1931), en el gran arrecife del tipo barrera por el lado este de Australia. Cuando el fondo es arenoso, puede haber "praderas" de plantas espermafitas, y pequeñas lagunas con organismos marinos, mientras que en otras partes moluscos tolerantes de aguas salobres, como los gasterópodos *Telescopium* o *Pyrasus*, y el bivalvo *Cyrena*, son frecuentes. Las ostras se mencionan como abundantes en manglares estuarinos; en nuestras costas, al menos, éstas son principalmente del género *Isognomon* (antes *Perna*).

Al parecer, los géneros de las plantas típicas de los manglares no son

más antiguas que el Cretáceo; pero un paralelo a las condiciones ecológicas, con licopodios, artrófitos y helechos reemplazando los manglares, se puede visualizar en la edad Carbonífera o antes, cuando diversos animales y plantas lograron hacer el tránsito de las aguas al ambiente terrestre.

Como hemos visto antes, el ambiente del manglar parece ser muy poco propicio a la fosilización; en algunos manglares "fósiles" (probablemente subrecientes), los restos orgánicos se restringen a carapachos quitinosos de pequeños crustáceos, las raíces de los manglares, y algunas pistas de anélidos. Las conchas de los moluscos, como *Pyrasus*, se disuelven progresivamente, la columnilla al final. (Revelle y Fairbridge, 1957, página 281). Cuando los manglares se establecen en arrecifes madreporicos, la corrosión es rápida.

El ambiente de los arrecifes madreporicos, y de los biohermas en general.

En los mares actuales, el biotopo de los arrecifes madreporicos es uno de los más estudiados. La selección de este biotopo para una descripción detallada en "El mundo en que vivimos" de la revista *Life*, no se debió solamente a sus aspectos fotogénicos, sino que habrá contado también con la aprobación de los biólogos y geólogos. Más que ningún otro biotopo marino, éste de los arrecifes madreporicos ejemplifica todo lo que se estudia a título de Ecología; la acción del medio ambiente sobre sus habitantes, la reacción de éstos sobre el **habitat**, y la "co-acción" de organismo sobre organismo. Son los organismos mismos, los responsables de los rasgos más típicos de su propio ambiente. Los pólipos de coral han fabricado un armoazón, que las algas cal-

cáreas se encargan de consolidar; en los intersticios de la fábrica, en los declives submarinos del arrecife, en la albufera y en todas partes, hay una variedad de plantas y animales adaptados a nichos ecológicos especiales, los que a su vez agregan algo al conjunto. La biocenosis puede inclusive llegar a ser casi completamente autotrófica, es decir no depender de aportes externos para su manutención.

Los geólogos y sedimentólogos, a su vez siempre han sentido vivo interés por los arrecifes, ya que encuentran que muchas formaciones calcáreas y sus relaciones con las rocas contiguas, no pueden explicarse sin conocimientos extensos de las relaciones actuales de los arrecifes con los sedimentos vecinos. Estructuras en mayor o menor grado comparables con los diferentes tipos de "arrecifes" actuales, se presentan en la columna geológica desde el precámbrico en adelante, aunque no es sino con la era Mesozoica que los corales madreporicos han podido jugar una parte en la formación de tales estructuras.

Cummings y Schrock (1928) y Cumings (1932), en vista de las diversas acepciones de la palabra "reef" (arrecife en inglés) sugirieron sustituirla por **bioherma**, cuando tuviera un desarrollo vertical notable; también lo distinguirían de un **biostroma**, una formación calcárea evidentemente construida por organismos (como p. ej., un banco de ostras), más o menos paralela a la estratificación de los sedimentos encajantes. En años recientes, parece que estos términos han perdido terreno, y se usa más la palabra "reef" con una que otra frase descriptiva. El "complejo arrecifal" (reef complex) formado por el arrecife (bioherma) propiamente dicho y los sedimentos en su vecindad, ha sido materia de importantes estudios paleoecológicos, como p. ej., el

de Henson (1950) sobre las formaciones arrecifales del Cretáceo y Terciario en el Medio Oriente.

Las condiciones de **temperatura** necesaria para la formación de arrecifes madreporicos, son muy conocidas; que no baje mucho de los 20° C (aunque en las islas Bahamas, los hay con una temperatura mínima de 18°); entre 25° y 30° es el rango más favorable, por encima de 30° se mueren la mayoría de los géneros. Varios autores han publicado mapas de la distribución mundial de los arrecifes coralinos y su relación con la isoterma de 20° C para el mes más frío del año (p. ej., Clarke, figuras 7-12; Wells, 1957, pl. 9). También es sabido que los pólipos necesitan considerable iluminación, por cuyo motivo su límite extremo inferior no pasa de 70 a 80 metros y más generalmente, es de 50 a 60 metros, quizás menos. El límite **superior** parece variar de un sitio a otro; en una parte del arrecife de la Gran Barrera de Australia, la máxima concentración de colonias, 25 por metro cuadrado, se observó a sólo 50 cm. por debajo de la superficie del agua en bajamar, en otros sitios 1-2 a 5 metros parecen ser las profundidades óptimas. No es tan generalmente sabido, que la necesidad de iluminación está relacionada con la presencia de algas microscópicas simbióticas en los tejidos de los pólipos, las llamadas **zooxantelas**. Es por esta exigencia de luz, que en los paredones del arrecife se pueden producir inclinaciones mayores que la vertical; en una zona de sombra debajo de un crecimiento lateral en un nivel superior, los corales pueden hallar su crecimiento completamente inhibido.

En cuanto a otros factores inorgánicos, los corales madreporicos exigen un contenido de oxígeno y una salinidad dentro de los límites de fluctuación normales en el ambiente

marino. No viven frente a las desembocaduras de grandes ríos, pero sí pueden hallarse frente a las de los ríos más pequeños en regiones tranquilas donde el agua dulce puede flotar encima del mar. El barro aportado por los ríos es deletéreo, pero algunos corales demuestran una habilidad sorprendente por liberarse del fango, p. ej., se ha observado que un ejemplar de **Maeandrina** había logrado quitarse todo el limo de la superficie, a pocas horas de haber sido completamente enterrado. La ausencia de corales en las aguas turbias, se debe no solamente al peligro de estar ahogado por el fango, sino por la disminución de la luz, y sobre todo, por la ausencia de un **substrato** firme en que las larvas pueden establecer nuevas colonias.

Odum y Odum (1955) han calculado que la proporción de protoplasma **vegetal** al animal en un arrecife madreporico es de 3 a 1; esto se debe no tanto a la presencia de las **zooxantelas**, como a la abundancia de otras algas que perforan al esqueleto de los corales¹⁾.

El papel de las zooxantelas en la biología de los pólipos coralinos todavía no se ha aclarado completamente. Se ha podido demostrar que estos pólipos, que se alimentan de animales microscópicos (zooplankton), **no** segregan enzimas capaces de digerir fitoplankton o zooxantelas, de modo que el papel de éstas no es el de alimentar a los corales. Se cree que los corales se favorecen por la producción de oxígeno y posiblemente de ciertos azúcares por parte de las algas, así como también porque éstas utilizan productos catabólicos de los corales, como el fósforo y probablemente el nitrógeno. A diferencia de los corales, la almeja gigante **Tridacna** sí digiere las zooxantelas que "cultiva" en senos del manto paleal. Las zooxantelas son plantas microscó-

picas tan altamente especializadas que hasta sus afinidades botánicas quedan algo dudosas; son incapaces de vivir aparte de los corales, pero éstos sí pueden vivir, al menos por considerable tiempo, sin zooxantelas, aunque indudablemente éstas son indispensables en la economía del arrecife en su totalidad. Las zooxantelas parecen ser más susceptibles a extremos de temperatura que algunos corales; una especie de **Favia** expuesta a una temperatura de 36° C durante dos horas perdió las zooxantelas, pero sin sufrir daño aparente.

Después de los corales, que forman el armazón del arrecife, los organismos más importantes son las algas rojas llamadas coralinas o **nulíporas**, p. ej., de los géneros **Lithothamnion**, **Archaeolithothamnion** y **Lithophyllum**. Estas forman incrustaciones calcáreas, especialmente en las aguas más agitadas en la parte exterior del arrecife, siendo más resistentes que los mismos corales. A veces parece que sus incrustaciones más bien retardan el crecimiento de los corales.

Los alcionarios (u octocorales) son otro grupo importante. En el Océano Pacífico, moluscos especializados como el pelecípodo **Tridacna** pueden jugar un papel importante en la formación del arrecife, pero en el Atlántico no hay equivalentes. Foraminíferos, especialmente formas sésiles como **Polyurema**, esponjas y briozorios, también contribuyen. En núcleos de perforaciones hechas en el atolón de Funafuti, los organismos principales

¹⁾ Por no haber podido consultar la publicación original, no podemos indicar la repartición del protoplasma vegetal entre dichas algas verdes y las zooxantelas, Moore (p. 327) indica las proporciones como de 2-1, mientras que Wells, con la misma cita de los Odum, dice que solamente un 6% del protoplasma vegetal se debe a las zooxantelas.

en orden de volumen de construcción eran las algas **Lithothamnion** y **Hali-medea**, los foraminíferos, y los corales en el cuarto lugar; pero parece probable que estas muestras no fueron típicas de las condiciones sobre todo el arrecife. Moore señala que las nudíporas al parecer prosperan en profundidades mayores de las que toleran los corales, y que fragmentos de formas como **Goniolithon** y de **Hali-medea**, pueden formar un sedimento en que los restos animales juegan un papel muy subordinado. En la laguna de Funafuti, los sedimentos hasta unos 30 metros de profundidad, se componían en un 80 a 95% de fragmentos de **Halimeda**.

Wells ha hecho una zonación muy detallada de los atolones de la provincia faunal indopacífica basada en la distribución de los organismos dominantes, que se relacionan a su vez no solamente con la profundidad del agua y con la morfología del atolón sino también con la dirección de los vientos prevalecientes (véase su figura 2, pp. 616-617, 1957). Así los arrecifes de barlovento y de sotavento tienen caracteres biológicos y morfológicos diferentes. Las limitaciones del espacio nos impiden discutir esta zonación en detalle, amén de que las condiciones en la región caribe se aparten en muchos aspectos de los atolones estudiados por Wells. Los arrecifes del Océano Atlántico son casi exclusivamente del tipo franqueante, hay menor actividad constructiva, y algunas zonas de los atolones del Pacífico, como el "camellón algal" y "pavimento algal" no se identifican. La fauna de los corales incluye sólo 26 géneros y unas 35 especies, contra 80 géneros y unas 700 especies en el Indopacífico. En ambas regiones, los géneros **Acropora** y **Porites** son los más importantes, pero en el Atlántico cada uno está representado por tres especies contra

150 y 30, respectivamente, en la región del Pacífico.

Algunos géneros importantes en el Pacífico no están representados en el Atlántico, aunque se conocen en las faunas cenozoicas de esta región. Algunos otros géneros pacíficos, tienen "equivalentes ecológicos" en el Atlántico. En resumidas cuentas, expresa Wells que la fauna atlántica da la impresión de ser un remanente debilitado de los arrecifes cenozoicos, mientras que la del Pacífico es rica y variada. Otras diferencias son; las algas calcáreas juegan un papel menor en el Atlántico, hay mucha menor variedad de moluscos, especialmente de **Cypraeidae** y **Conidae**; faltan los grandes bivalvos como **Tridacna** e **Hippopus** y otros muchos moluscos presentes en tan gran variedad en el Pacífico, tienen poca representación en el Atlántico. Las diferencias en los alcionarios son especialmente llamativas; en nuestras aguas faltan **Heliopora**, el llamado "coral azul" del Pacífico, y **Tubipora**; y el Orden **Alcyonacea** (mencionado por Wells como los "fleshy corals") tan importantes en el Pacífico, está reemplazado por especies del Orden **Gorgonacea** (p. ej., el "cacho de venado" de nuestras costas). A pesar de estas diferencias, Wells señala que las semejanzas son muy estrechas, existiendo muchos géneros y especies comunes a ambos océanos. Dos trabajos importantes sobre arrecifes en la región del Caribe, son los de Stephenson y Stephenson (1950) y Newell (1951).

No parece necesario discutir aquí el "problema de los atolones" que se ha considerado en muchos textos y publicaciones, entre las que Wells recomienda la de Ladd y Tracy (1940); pero quizás vale la pena mencionar que de una serie de taladros profundos hechos en atolones del Océano Pacífico, tan sólo uno llegó al basamento pre-arrecifal, aunque muchos

de los otros taladros penetraron hasta 4.500 pies de sedimento arrecifales. En el caso donde se llegó a una roca ígnea básica en el fondo, los sedimentos calcáreos suprayacentes correspondían al Eoceno, Mioceno, Pleistoceno y Reciente, lo que demuestra que al menos algunos atolones tienen una historia geológica larguísima. Los resultados de las perforaciones hasta 1950 han sido representados gráficamente por Ladd (1950, fig. 8).

Ph. H. Kuenen, en su trabajo de la geología marina, dedica un capítulo entero a los arrecifes coralinos (Cap. 6, pp. 414-479), de mucho interés geológico. Hay que mencionar el simposio sobre los arrecifes en relación con la estratigrafía y geolo-

gía de petróleo, que apareció en el boletín de febrero 1950, de la Amer. Assoc. Petrol. Geol. El segundo tomo del **Treatise** incluye dos capítulos sobre la paleoecología de los arrecifes; uno por Lowestam, sobre los arrecifes silúricos, el otro por Newell sobre los del Pérmico en los cerros Guadalupe, de Tejas. El informe de Henson (1950), en el simposio ya citado, versa sobre la paleoecología de los arrecifes cretáceos y cenozoicos en el Medio Oriente. La lectura de cualquiera de los trabajos citados, demostrará cuán estrechas son las relaciones entre la ecología de los mares actuales, la paleoecología, la sedimentología, las interpretaciones estratigráficas y hasta la geología del petróleo.