

LA RADIACIÓN CÁMBRICA: ¿EXPLOSIÓN DE BIODIVERSIDAD O DE FOSILIZACIÓN?

Eladio Liñán¹ y José Antonio Gámez-Vintaned²

- ¹ Departamento de Ciencias de la Tierra (Paleontología).
Facultad de Ciencias. Universidad de Zaragoza. Zaragoza.
² Área de Paleontología. Universidad de Extremadura.
Facultad de Ciencias. Universidad de Extremadura, Badajoz.

Resumen

El inicio del Cámbrico representa un evento único de intensa diversificación biológica en la historia de la vida. Sin embargo, la 'explosión' de biodiversidad filogenética cámbrica puede estar relacionada con otros factores debidos a procesos geológicos y biológicos y, especialmente, con la especial naturaleza del registro fósil. Se analizan en este artículo diversas cuestiones en relación con la denominada 'radiación cámbrica': la dificultad en la definición del límite Precámbrico-Cámbrico, los registros fósiles anteriores y posteriores a este límite y los eventos geológicos más importantes registrados en el mismo.

Palabras Clave: Registro fósil, Radiación cámbrica, Límite Precámbrico-Cámbrico, Precámbrico, Cámbrico.

The Cambrian radiation: an explosion of diversity or of fossilization?

Abstract

The beginning of the Cambrian represents an unique event of intense diversification in the history of life. However, the explosion of Cambrian phylogenetic diversity may be related to external geological and biological factors, specially to the particular nature of the fossil record. In this paper several questions related with the so called Cambrian radiation are explored, namely the problem of the precise delimitation of the PreCambrian / Cambrian transition, the fossil record previous and subsequent to this transition, and the most important geological events of the time.

Key words: Fossil record, Cambrian radiation, Precambrian / Cambrian transition, Precambrian, Cambrian.

I - INTRODUCCIÓN

Los geólogos del siglo pasado, al estudiar el contenido paleontológico de los diferentes terrenos que componen la escala geológica de la Tierra, observaron un fenómeno muy peculiar y único en la historia geológica que se daba en los estratos que llamaron cámbricos. Estos estratos presentaban ya una relativa abundancia y variedad de fósiles en relación con los estratos inferiores a los que denominaron informalmente precámbricos (Fig. 1). El Cámbrico fue por ello colocado como el inicio de la Era Primaria y sus fósiles fueron denominados la "fauna primordial" por creerse que eran los primeros animales en aparecer. Más tarde, este nombre sería sustituido por Era Paleozoica en alusión a contener restos de la vida antigua.

Aun que las posteriores investigaciones bioestratigráficas descubrieron muchos fósiles precámbricos tanto de fauna como de flora, ha seguido siendo evidente que la base del Cámbrico representó un momento de diversificación del registro fósil sin precedentes hasta ese momento y fue utilizado para dividir la Escala Geocronológica de la Tierra en Eón Proterozoico (vida animal incipiente) y Eón Fanerozoico (vida animal visible), eón que comienza con el registro de las faunas y floras cámbricas (Fig.2).

Como este aumento de diversidad en el registro fósil pasaba en poco tiempo desde unas pocas formas a un gran número, este fenómeno fue denominado como la radiación cámbrica, y al reestudiarse los yacimientos con fósiles de conservación excepcional (*Fossil Lagerstätte*) y comprobar la enorme diversidad existente también en los grupos cámbricos desprovistos de esqueleto biomineralizado, empezó a ser conocido más coloquialmente en el mundo anglosajón como la explosión cámbrica de la vida. Sin embargo, conviene matizar que sería más propio hablar de la explosión cámbrica del registro fósil, que es lo que aparentemente se observa, que de la vida. Sobre todo porque en la actualidad hay muchos autores que ponen en duda, como ya lo hiciera Darwin en su libro *The Origin of Species*, de 1859, que se diera tan bruscamente este fenómeno y postulan que una serie de procesos geológicos y biológicos han producido un efecto distorsionador sobre el registro fósil.

Para abordar este controvertido tema, analizaremos cuatro cuestiones básicas: El problema de situar un límite internacionalmente reconocible para el Precámbrico-Cámbrico; lo que sabemos realmente acerca del registro fósil del Precámbrico tardío; cómo es el registro fósil del Cámbrico

TABLA DE LOS TIEMPOS GEOLÓGICOS

ERA	SISTEMA
CENOZOICO	CUATERNARIO
	TERCIARIO
MESOZOICO	CRETÁCICO
	JURÁSICO
	TRIÁSICO
PALEOZOICO	PÉRMICO
	CARBONÍFERO
	DEVÓNICO
	SILÚRICO
	ORDOVÍCICO
	CÁMBRICO
PROTEROZOICO	PRECÁMBRICO

M.a. Arbol genealógico de la Biodiversidad

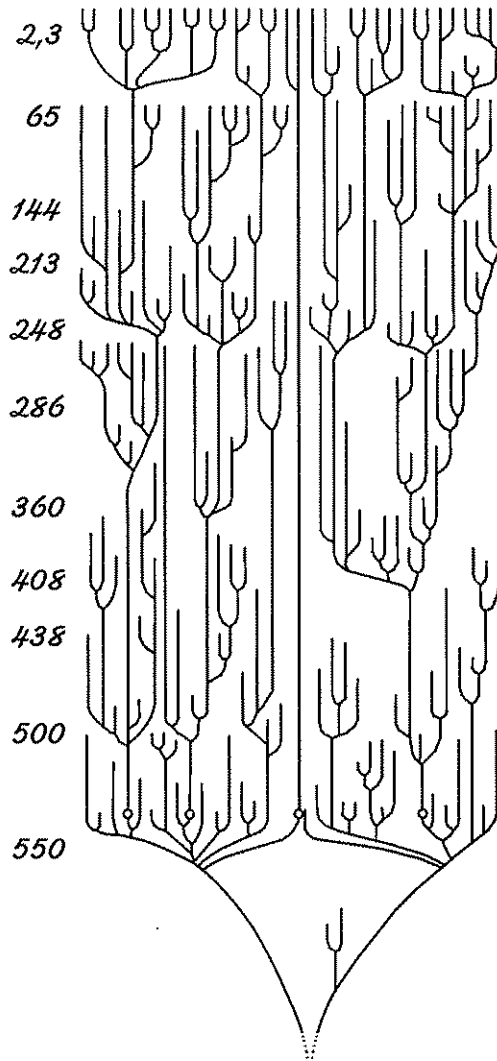


Fig. 1.- Árbol filogenético de biodiversidad y escala geo-cronológica.

temprano; y qué eventos geológicos (biológicos y físico-químicos) mayores se registraron durante la transición Precámbrico-Cámbrico.

II - EL LÍMITE PRECÁMBRICO-CÁMBRICO. EL CASO DE ESPAÑA

En el pasado fueron muchos los hitos propuestos para situar el límite entre el Precámbrico y el Cámbrico. Clásicamente, el primer criterio propuesto fue la aparición de trilobites que estaba, a veces, acompañada por arqueociatos. Pronto se vio que la aparición de trilobites era muy diacrónica en los diferentes secciones (a veces con una diacronía de un piso, que equivale a unos 5 millones de años), pues la ecología, la facies y el método de muestreo condicionaban su registro geológico.

Los hallazgos de arqueociatos por debajo de los trilobites más antiguos en Siberia hizo que se propusiera, en los años setenta, el primer registro de este grupo como límite entre los dos Eones y la serie del río Lena como su estratotipo.

Sin embargo, los arqueociatos, al ser característicos de facies arrecifales y carbonatadas, eran todavía más difíciles de emplear como límite intercontinental, puesto que las series de tránsito se daban mayoritariamente en facies siliciclásticas, y eran frecuentes las localidades donde su primer registro se localizaba mucho después del de los primeros trilobites.

En los años ochenta se propuso como límite el registro de las primeras pistas fósiles de trilobites, correspondientes a los icnogéneros *Cruziana* y *Rusophycus*; pero la aparición, por debajo de ellas, de un registro de microfósiles correspondientes a moluscos conchíferos (como anabarítidos, hyolítidos y otros de asignación biológica problemática) hizo proponer a éstos como grupo para determinar el límite Precámbrico-Cámbrico. El estratotipo candidato fue colocado en las series carbonatadas del Sur de China, lo que volvió a producir un nuevo problema de identificación de este límite en muchas regiones con facies siliciclásticas en el tránsito Precámbrico-Cámbrico.

Finalmente, la presencia de pistas fósiles de distribución mundial como *Phycodes pedum* en series con microfósiles conchíferos y rocas volcánicas con dataciones radiométricas

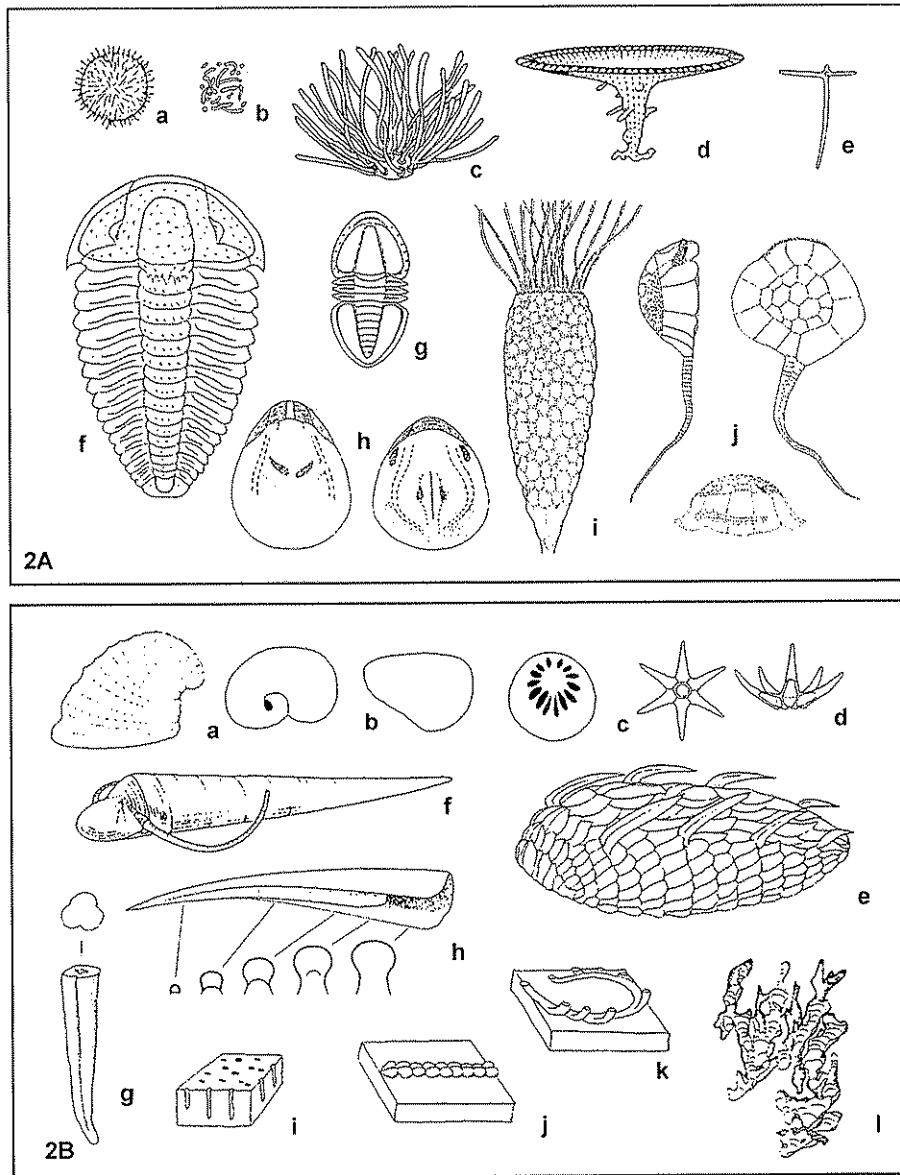


Fig. 2.- Principales grupos fósiles involucrados en la radiación cámbrica, sin contar la fauna de cuerpo blando tipo Burgess Shale. A) acritarco(a), calcimicrobio (b), alga (c), arqueociato (d), espícula de esponja hexactinélida (e), trilobites polímero (f), trilobites miómero (g), braquiópodo inarticulado (h), equinodermo eocrinoideo (i), equinodermo carpoideo (j). B) moluscos conchíferos (a-c), metazoos coeloescleritoforado (d-e), hiolito (f), anabartido (g), conodontos (h), pistas fósiles de anélidos y artrópodos (i-k), estromatolito (l).

llevó a situar el estratotipo del límite en las sucesiones de Terranova oriental mediante la primera aparición de la pista *Phycodes pedum*, lo que fue ratificado por el Comité Ejecutivo de la Unión Internacional de Ciencias Geológicas (IUGS) en el 29 Congreso Geológico Internacional de Kyoto celebrado en 1992. Actualmente éste es el límite oficialmente aceptado a nivel internacional.

Este límite ha permitido centrar cronológicamente la base del Cámbrico y poder hablar de la radiación cámbrica con una precisión temporal a escala internacional de la que se carecía.

España es probablemente el país europeo con mayor extensión de rocas precámbrico-cámbricas (Fig. 3). Tan es así, que desde los años setenta se propuso una nomenclatura estratigráfica de pisos regionales para España (Cordubense, Ovetiense, Marianiense y Bilbiliense para el Cámbrico Inferior; Leoniense y Caesaraugustense para el Cámbrico Medio; Liñán et al., 1993), que paulatinamente han ido incorporando para datar las rocas cámbricas de sus países los geólogos portugueses, franceses, italianos, alemanes, checos

y turcos, de modo que en la actualidad se consideran los pisos tipo para la denominada Subprovincia Mediterránea. La base del Piso Cordubense se sitúa en la aparición de la pista fósil *Phycodes pedum*, por lo que coincide con la base del Cámbrico propuesta internacionalmente. Pero, dado que muchas veces aparece en asociación con *Monomorphichnus lineatus*, esta otra icnoespecie es también utilizada como límite en aquellas otras secciones donde no se encuentra el taxón índice.

Otro aspecto importante es que, en España, las secuencias de tránsito entre el Precámbrico y el Cámbrico registran un hiato seguido de una discordancia (Fig. 4), como sucede también en otras muchas partes del mundo. Sin embargo, este hiato es de poca consideración en el centro de España y además se suele situar ya dentro del Cordubense Inferior y, por lo tanto, alejado del límite entre los dos Eones.

De este modo, España es uno de los países idóneos para estudiar el registro geológico del límite Precámbrico-Cámbrico, por presentar diversas sucesiones con el taxón índice del límite y sin hiatos ni discordancias en él.

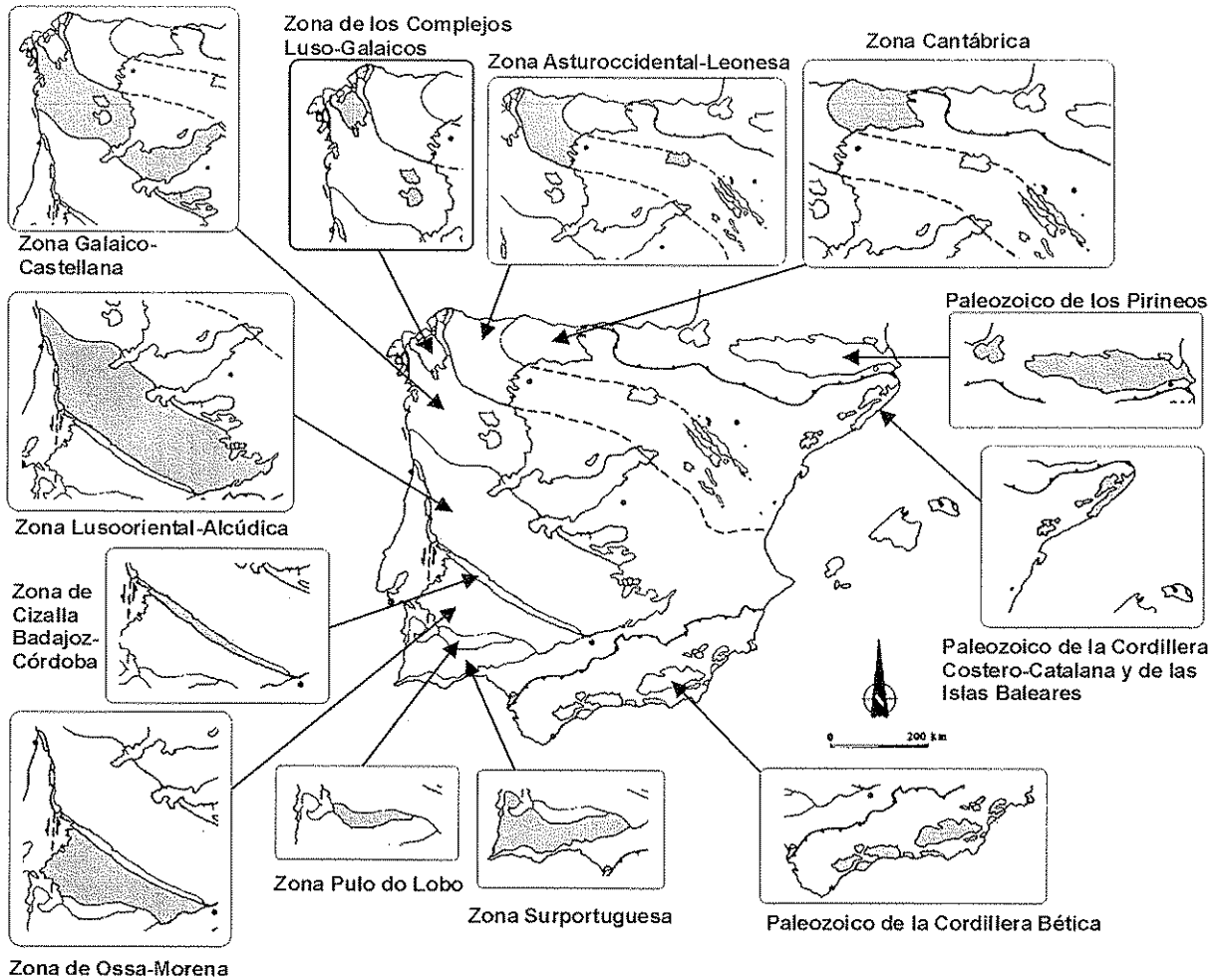


Fig. 3.- Mapa geológico de la Península Ibérica mostrando la extensión de afloramientos precámbricos y paleozoicos.

III - EL REGISTRO FÓSIL DEL PRECÁMBRICO TARDÍO. EL CASO DE ESPAÑA

En la Escala Geológica de la Tierra, sabemos que la roca más antigua que conocemos de nuestro planeta se formó hace al menos 3.800 millones de años, como se deduce de la edad inferida del Grupo Isua de Groenlandia, aunque existen datos recientes en zircones procedentes de rocas del Este de Australia datados de 4.100 m. a. Dado que se conocen rocas lunares y meteoritos de una edad de -4.500 m. a., la duración del Precámbrico se estima en algo menos de 4.000 m. a. La división cronológica del Precámbrico ha sido abordada en la década actual (Fig. 5), distinguiéndose dos Eones: Arcaico (-4.500 a -2.500 m. a.), donde se registran esporádicamente los primeros fósiles, y Proterozoico (-2.500 a -543 m. a.), con un registro paleontológico algo más continuado y diverso. Este último Eón ha sido dividido en tres Eras: Paleoproterozoica, Mesoproterozoica y Neoproterozoica. En un sentido más estricto, algunos autores prefieren restringir el Eón Arcaico al tiempo de las rocas más antiguas conocidas en la corteza terrestre (desde los 4.100 m. a.), y llamar al resto de tiempo hasta los 4.500 m. a. (no conocido en la corteza terrestre pero deducido indirectamente de las rocas lunares o meteoritos) Eón Hadeico (-4.500 a -4.100 m. a., aproximada-

mente). En la figura 5 se presenta una escala temporal del Precámbrico con los hitos evolutivos más importantes deducidos del registro fósil. Para nuestros propósitos, nos centraremos en el registro fósil del Neoproterozoico Superior.

Este Periodo viene marcado por la aparición, radiación y rápida extinción de la "fauna" de Ediacara, una biota diversificada que para Seilacher (1984, 1985, 1989, 1992) representa un reino prontamente abortado, el Reino Vendobionta, que crecería por subdivisión a partir de una unidad construccional básica (Fig.6) y que para otros autores (véase síntesis en Gehling, 1991) serían los antecesores de diversos filos del reino animal como los celentéreos, los equinodermos, los artrópodos y los anélidos. Con todo, aún aceptando que parte de la "fauna" de Ediacara fueran artrópodos, celentéreos y equinodermos muy primitivos y sin esqueleto, todas estas formas se debieron extinguir pues no se conoce correspondiente alguno en las faunas del Cámbrico, con las que no existen formas de enlace; por ello, algunos autores han argumentado que la "fauna" de Ediacara representó la primera extinción en masa de la historia de los animales.

Otro grupo del Neoproterozoico Superior es el de los acritarcos, componentes del plancton, que muestran una baja diversidad, con formas que generalmente pasan al Cámbrico temprano.

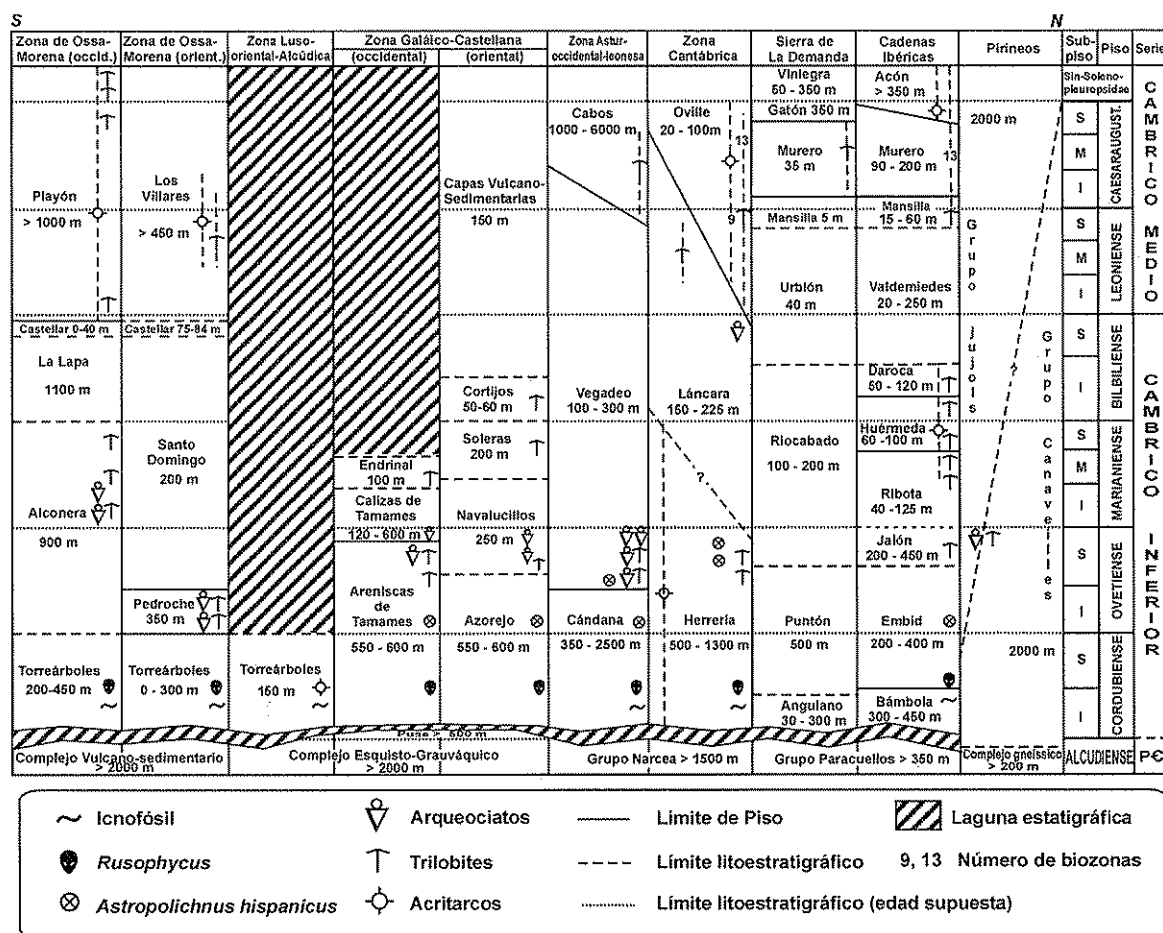


Fig. 4.- Unidades cronoestratigráficas del Cámbrico Inferior y Medio en la Península Ibérica y sus correlaciones. Modificado de Liñán et al. (1993).

Las algas presentan una gran proliferación en cuanto al número de individuos durante el Neoproterozoico Superior, pero no en cuanto a diversidad, pasando prácticamente todas ellas a la base del Cámbrico. Entre ellas, destacan unas formas megascópicas llamadas Vendotaenida.

Los estromatolitos son aún abundantes en este tiempo y continúan su descenso en biodiversidad hasta los primeros tiempos del Cámbrico Inferior, después de lo cual son formas residuales que se mantienen sin grandes cambios hasta la actualidad.

Los diploblásticos hacen su aparición por medio de delicadas esponjas encontradas en China; pero también se encuentran en España donde se han citado restos en las calizas precámbricas del esquisto grauváquico.

El proceso de esqueletización mineral aparece también al final del Neoproterozoico en algunos fósiles relacionados con algas calcáreas y que se denominan genéricamente calcimicrobios; pero también en el enigmático fósil *Cloudina*, formado por un crecimiento de conos excéntricos encajados e interconectados entre sí y que se ha relacionado con celentéreos. Curiosamente, en ocasiones este esqueleto aparece horadado por predadores, lo que ha sugerido que la rápida aparición de un esqueleto en otros muchos grupos pudo verse favorecida por la presión selectiva que ejerció la depredación al final del Precámbrico.

Por último, las pistas fósiles del final del Neoproterozoico son formas de relieve completo, endógenas, de pequeño tamaño y escaso alcance en la vertical, que se sitúan cerca de la interfase agua/sedimento y constituyen madrigueras de

alimentación (fodinichnia), rellenas en ocasiones por pelets. La mitad de estas pistas fósiles, que no pasan al Cámbrico, pueden ser utilizadas como fósiles índice del Precámbrico.

En el caso de España, la mejor sección estratigráfica conocida se encuentra en el corte del río Huso (Gámez Vintaned & Liñán, 1996), donde tenemos representados todos los grupos fósiles del Precámbrico salvo la "fauna" de Ediacara, cuya ausencia, si finalmente se confirma, pueda ser debida a causas ecológicas (Fig. 7).

IV - EL REGISTRO FÓSIL DEL CÁMBRICO TEMPRANO

El primer cambio que se registra en los estratos cámbricos es el modelo de bioturbación del sustrato marino, con la aparición de pistas fósiles de semirrelieve producidas por organismos con apéndices (artrópodos) que rascan sobre la capa orgánica depositada en el fondo para alimentarse. Ello está acompañado por la aparición de grupos con capacidad para mezclar un espesor considerable del sustrato. Todo ello hará que se reduzcan los espesores de los densos tapices algales que caracterizaban los fondos marinos del Precámbrico y tenga lugar una circulación intersticial entre el sedimento del fondo y la superficie del agua, con una mayor oxigenación del medio bentónico. Este fenómeno, denominado por Seilacher & Pflüger (1994) como la revolución agronómica, cambiará la naturaleza de los ecosistemas acuáticos en la historia geológica, del mismo modo que la roturación de tierras por el hombre cambió la de los ecosistemas terrestres a partir del Neolítico (Fig. 8).

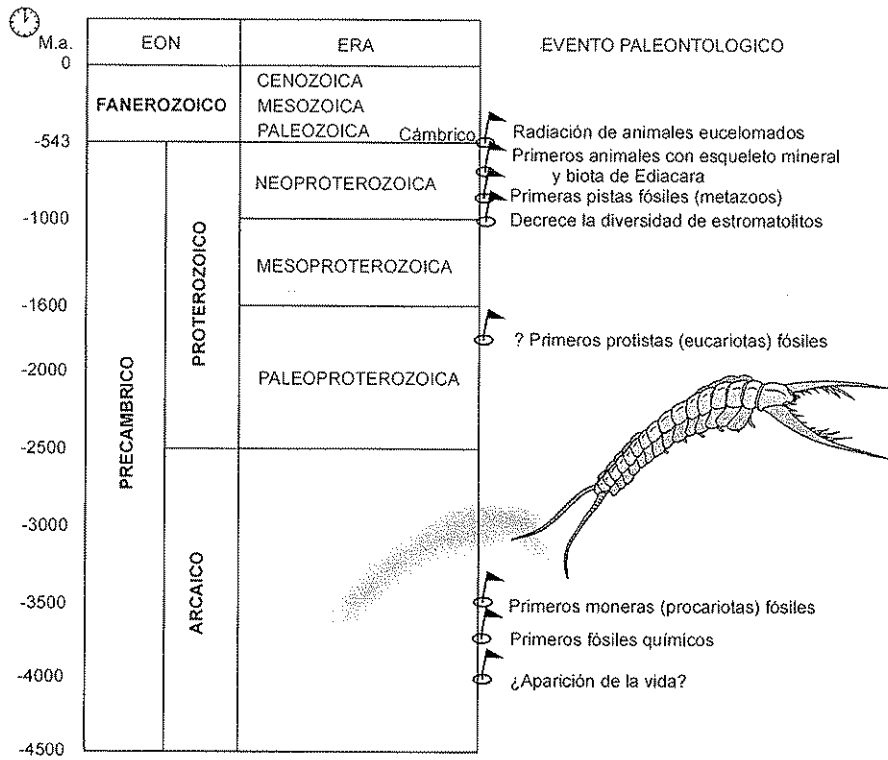


Fig. 5.- Escala geocronológica mostrando los principales hitos paleontológicos de la transición Precámbrico/Cámbrico.

ACOLCHAMIENTO ALOMÉTRICO

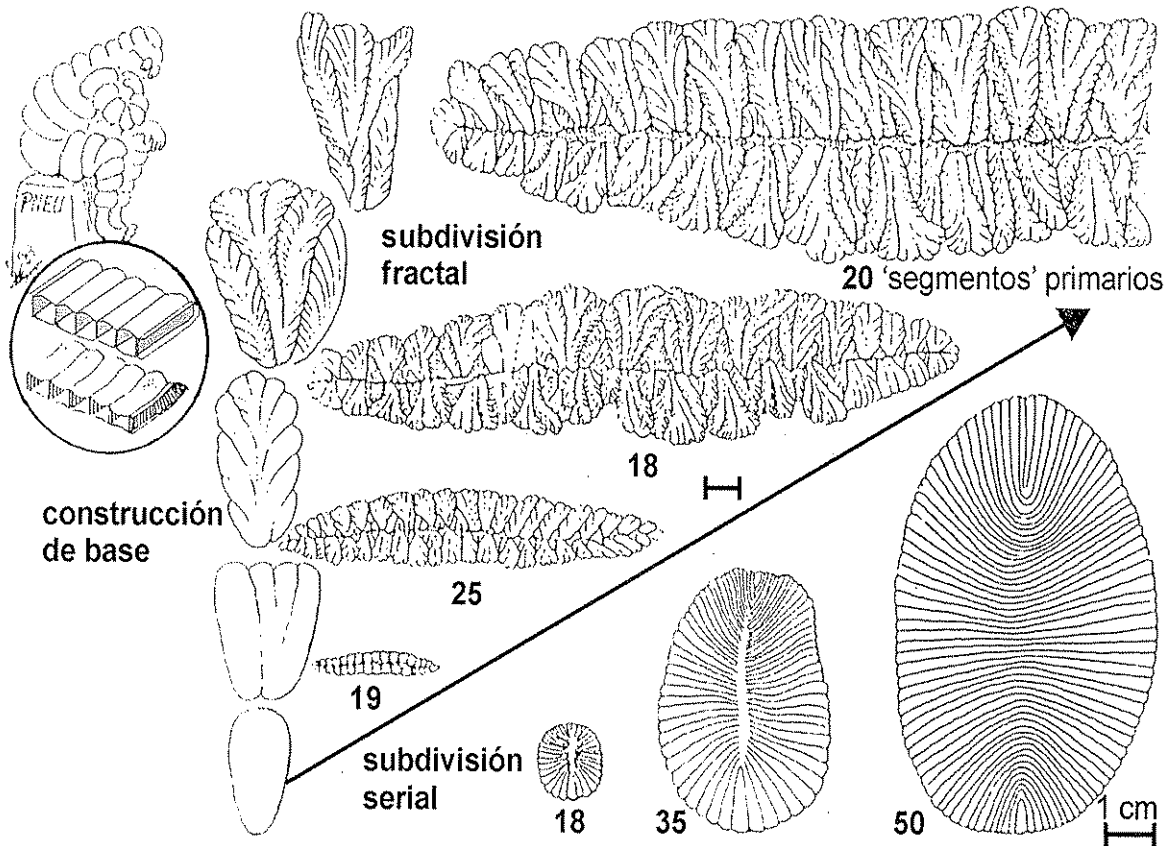


Fig. 6.- Crecimiento de la Fauna de Ediacara (según Seilacher, 1996).

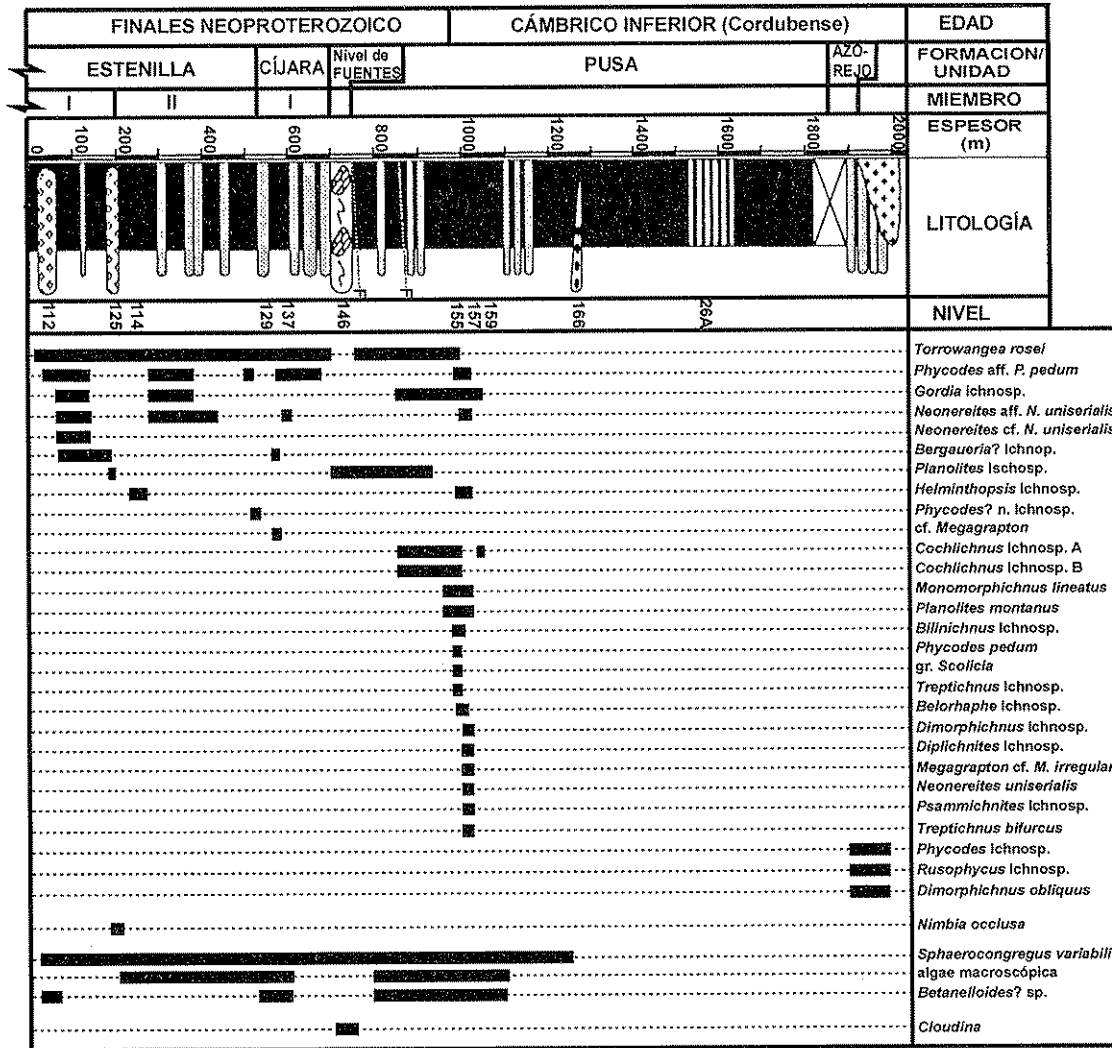


Fig. 7.- Columna estratigráfica de la sección del Río Huso en Toledo, mostrando los fósiles de la transición Precámbrico/Cámbrico (tomado de Seilacher, 1996).

El innovador modelo cámbrico de bioturbación incluye madrigueras sinusoidales de gran tamaño o largamente ramificadas, tubos verticalizados simples o en forma de U, arañazos sobre la interfase agua/sedimento, pistas de reptar en semirrelieve y pistas de migración vertical para impedir los enterramientos y desenterramientos.

Muchas de las pistas del modelo cámbrico continuarán hasta la actualidad, salvo algunas relacionadas con artrópodos paleozoicos como los icnogéneros *Monomorphichnus*, *Cruziana*, *Rusophycus*, *Diplichnites* y *Dimorphichnus*, que desaparecerán junto a los trilobites al final del Paleozoico.

El segundo cambio lo registra la aparición de pequeños fósiles con concha (*small shelly fossils*; Matthews & Missarzhesvsky, 1975), tanto fosfática como calcítica, y parecida a la de los moluscos actuales. El comienzo de la biomineralización será seguida casi inmediatamente, ya en el Piso Ovetiense, por otros grupos como los braquiópodos, los arqueociatos, los equinodermos y los artrópodos (trilobites) que se encontrarán desde entonces con cierta frecuencia en los estratos cámbricos, favorecidos por su esqueleto calcítico. Los calcimicrobios presentan ya por esta época una gran variedad de formas que se desarrollan, sobre todo, en los montículos arrecifales, y aparecen también las primeras esponjas con su entramado de espículas.

En 1909, Walcott encuentra junto a las formas convencionales de esqueleto mineralizado otras de cuerpo blando en estratos pertenecientes al Cámbrico Medio de la Columbia Británica (Canadá). Esta biota sería pronto conocida como la fauna de Burgess Shale, en alusión a la Pizarra de Burgess, una unidad litoestratigráfica dentro de la Formación Stephen donde se encuentran los fósiles. Posteriormente, este tipo de biota ha sido encontrada tanto en el Cámbrico Medio como en el Cámbrico Inferior de otras partes del mundo, y recientemente también en España (Fig.9), por lo que se supone que la biota de tipo Burgess Shale caracterizó al Cámbrico desde sus primeros tiempos.

La fauna de Burgess Shale ha sido reestudiada por numerosos autores como Whittington, Conway Morris, Briggs, Simonetta y Rigby. Un reciente trabajo de síntesis es el de Briggs et al. (1994). Está compuesta por numerosos organismos de cuerpo blando que incluyen cianobacterias, clorofitas, rodofitas, poríferos, cnidarios, ctenóforos, priapulidos, anélidos, artrópodos, onicóforos, cordados y otros grupos de difícil asignación biológica. A estos hay que añadir otros de esqueleto biomineralizado como braquiópodos, artrópodos trilobites, hyolitos, equinodermos y hemicordados. En total, unos quince filos actuales y un número no determinado de otros desconocidos en la biosfera actual y de difícil caracteri-

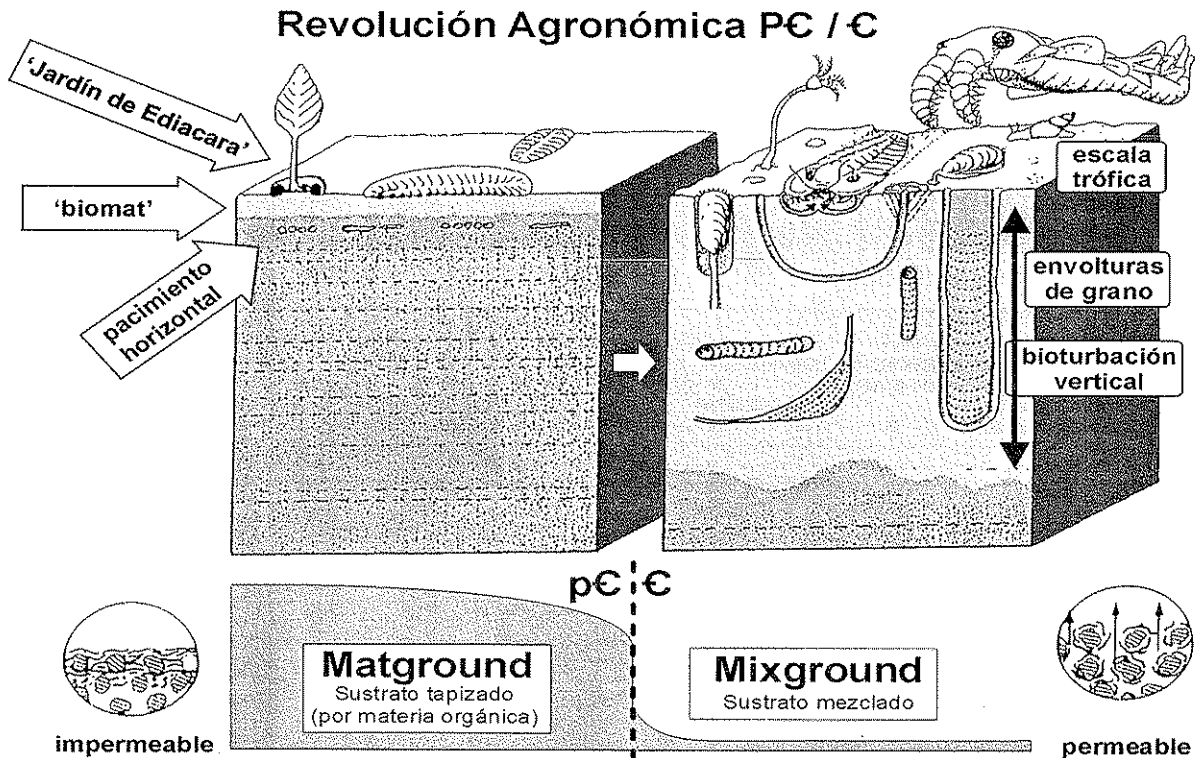


Fig. 8.- Esquema general de la llamada revolución agronómica de la transición Precámbrico-Cámbrico (de Seilacher, 1996)

zación por el momento que Briggs et al (1994) han situado en torno a 20. Todo ello nos lleva a concluir que el registro fósil del Cámbrico documenta, por primera vez, la mayoría de los filot del reino animal, y particularmente los eucelomados.

Si descendemos a niveles sistemáticos inferiores, prácticamente todas las clases de animales actuales con esqueleto biomineralizado se encuentran ya representadas en el segundo piso del Cámbrico Inferior (Ovetiense).

Si notamos que el 85 % de los géneros que constituyen la biota de Burgess Shale no poseen un esqueleto biomineralizado y que en las comunidades actuales esta proporción es de un 60%, hemos de concluir que el registro fósil de Burgess Shale representa una ajustada aproximación a la comunidad original (Briggs et al., 1994), donde se encuentran ya todos los planes estructurales mayores que presenta la vida actual.

La presencia de elementos de la biota de Burgess Shale en otras treinta localidades (Conway Morris, 1989; Allison & Briggs, 1993) pone de relieve un cierto modelo de evolución durante el Cámbrico, que no se encuentra en otros Periodos, pero también que la amplitud de su preservación pudo también deberse a una baja diversidad de organismos excavadores y carroñeros, que son los máximos responsables de la destrucción de los cuerpos blandos al desenterrarlos y romper la carcasa orgánica que los envuelve.

El hecho de que este tipo de formas sean muy raras después del Cámbrico vendría a confirmar el fenómeno de diversificación que se registró durante este Periodo, al margen de que el fenómeno de esqueletización ayudara a un incremento notable del registro fósil en el Cámbrico. De cualquier modo, y de acuerdo con numerosos autores, los límites de la evolución morfológica de tipo darwiniano parece que quedaron establecidos durante el Cámbrico y han persistido hasta hoy.

En España, la fauna de Burgess Shale ha sido también encontrada en el Cámbrico Inferior (Bilbiliense) y en el Cámbrico Medio (Leoniense y Caesaraugustense) de Murero

(Zaragoza), en las Cadenas Ibéricas. Allí aparecen, en diversos niveles estratigráficos, una asociación de algas, poríferos, priapulidos, onicóforos y artrópodos que coexisten con trilobites, equinodermos, braquiópodos, hyolitos y otros grupos fósiles de esqueleto mineralizado (Liñán et al., 1996), lo que representa el registro más continuo conocido de fósiles de tipo Burgess Shale a nivel mundial, y que es único para conocer la evolución de algunos de sus elementos.

V - EVENTOS GEOLÓGICOS MAYORES REGISTRADOS EN LA TRANSICIÓN PRECÁMBRICO-CÁMBRICO

Ante la falta de datos biocronológicos precisos para una correlación intercontinental, los especialistas incluyen en la transición Precámbrico-Cámbrico un espacio de tiempo indefinido que dura desde la glaciación Varangeriense (hace 600 m. a., aproximadamente) hasta la aparición conjunta de arqueociatos y trilobites en el Ovetiense (hace 530 m. a., aproximadamente). Ello supone el tiempo de duración de todo el Periodo Véndico más el primer piso del Periodo Cámbrico, llamado Cordubense (S de Europa) o también Nemakit-Daldyninse (Siberia).

Durante estos setenta millones de años, los eventos geológicos mayores de tipo físico-químico fueron:

- El desarrollo de una orogenia Pan-Africana o Cadomiense asociada a la formación de una Pangea en el Precámbrico tardío; y más tarde la fragmentación de ésta en bloques continentales y la deriva de los mismos, que se iniciará ya en la base del Cámbrico.
- Ello llevó aparejado el desarrollo de una etapa de fuerte vulcanismo que se acentúa entre los -600 y los -530 m. a., probablemente uno de los más importantes en todo el Paleozoico.

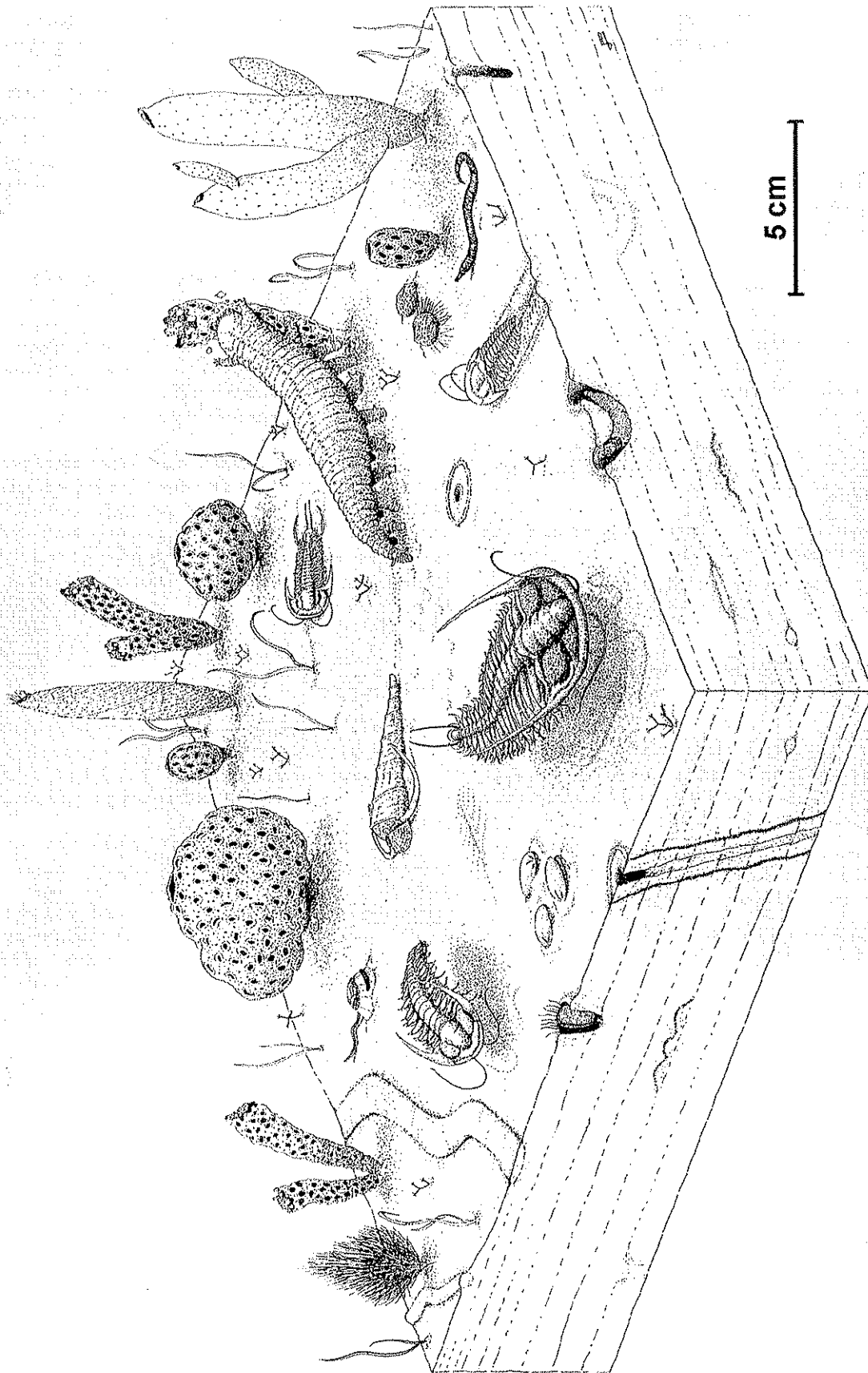


Fig. 9.- Reconstrucción del fondo marino del Cámbrico Inferior de Múro mostrando diversos elementos de anélidos, algas, lobópodos y esponjas de la fauna tipo Burgess Shale, junto a otros grupos de esqueleto mineralizado.

- c) Al fuerte enfriamiento climático acaecido hacia los -600 m. a. (glaciación Varangeriense), con formación de depósitos-glaciares que llegaron hasta el centro de África, le siguió una mejora progresiva del clima que afectó sobre todo al Cámbrico Inferior, con depósitos de rocas evaporíticas en Europa y América, e incluso propició el desarrollo de procesos kársticos (subaéreos) en climas tropicales o subtropicales. De este modo, el Cámbrico es el primer Periodo donde se dieron las condiciones adecuadas para el depósito de grandes espesores de calizas.
- d) Un progresivo aumento de los niveles de oxígeno atmosférico, cada vez más parecidos a los actuales, hasta alcanzarlos ya durante el Cámbrico.
- e) Un proceso de fosfogénesis generalizado.

Los eventos geológicos más importantes de tipo paleontológico fueron:

- a) Aparición de los primeras pistas de metazoos hace unos 1.000 m. a., coincidiendo con el declive de los estromatolitos (mallas de algas).
- b) Aparición de la "fauna" de Ediacara hace 600 m. a. y su rápida extinción al final del Precámbrico.
- c) Diversificación progresiva del fitoplancton a partir de la época posterior a la glaciación Varangeriense (hace 600 m. a.).
- d) Aparición del proceso de esqueletización en algunas algas y metazoos, coincidiendo con la extinción de la "fauna" de Ediacara.
- e) El registro de evidencias de depredación sobre los primeros esqueletos biomineralizados, que apunta a un temprano inicio de la escalación trófica mediante el establecimiento de relaciones depredador/presa.
- f) La revolución agronómica de la base del Cámbrico, promovida por profundas innovaciones en el comportamiento de los organismos bioturbadores.
- g) La generalización del fenómeno de formación de esqueletos por biomineralización durante el Cámbrico Inferior, incluyendo a los animales eucelomados.
- h) La aparición de las biotas de tipo Burgess Shale.
- i) El inicio del fenómeno de diversificación biogeográfica en el Cámbrico, seguramente potenciado por el fenómeno de deriva continental.

Todo ello configura la transición precámbrico-cámbrica y el Periodo Cámbrico como un tiempo sin parangón en la Historia de la Tierra, que se va a caracterizar por extinciones masivas (fitoplancton, "fauna" de Ediacara, arqueociatos/sistema arrecifal, trilobites, fauna de Burgess Shale) seguidas de radiaciones adaptativas, siendo la más aparente, a la luz de los datos del registro fósil, la de la base del Cámbrico (Fig. 1).

VI - CAUSAS POSIBLES DE LA RADIACIÓN CÁMBRICA

¿Qué provocó esta súbita diversificación? Se han argumentado razones genéticas, ecológicas, biogeográficas, etológicas, y otras relacionadas con cambios geológicos ambientales e incluso astrofísicos. Una relación de las diversas hipótesis puede verse en Erwin (1993) y Crimes (1994). De entre éstas, Valentine & Erwin (1987) han argumentado la posibilidad de un alto orden de remodelación genética que, si se dio, fue debida a que el

genoma (dotación total de genes) de los animales pluricelulares era entonces menos compleja de lo que es hoy. Así, serían pocas las clases de mutaciones que resultasen fatales. Además de esta flexibilidad genética, por los datos geológicos que poseemos, es evidente que aparecieron múltiples espacios ecológicos vacíos con el inicio del proceso de *rifting* y desmembración del macrocontinente Pangea, casi completamente desocupados y sin depredadores (Erwin, 1992), lo que pudo favorecer la conservación de los nuevos tipos aportados por las mutaciones en estos ecosistemas.

Pero la diversificación dio paso también a la formación de nuevas comunidades más complejas, con mayor número de nichos ecológicos, y unidas por cadenas tróficas cada vez más largas, lo que pudo permitir la aparición de nuevas especies en huecos de la cadena trófica con un efecto multiplicador de nuevos nichos ecológicos y nuevas especies. Es la llamada reacción ecológica en cadena (Stanley, 1973; Brasier, 1979), que favorecería la propagación y el florecimiento de la vida en los mares.

Ello no obstante, a pesar de las numerosas aportaciones desde la geología y la biología para explicar la radiación del Cámbrico, aún no se ha encontrado una explicación convincente a este fenómeno, que posiblemente es en la actualidad uno de los mayores enigmas de la Historia de la Vida y sobre el que faltan numerosos datos. Sin duda, una causa única no parece ser demasiado convincente para explicar la radiación cámbrica.

CONCLUSIONES

El inicio del Cámbrico representó un acontecimiento único en la Historia de la Vida. Así lo sugiere el alto número de filos de seres vivos que aparecen registrados, los complejos aspectos ecológicos, evolutivos, etológicos, biogeográficos, tectónicos y geoquímicos involucrados.

Este hito denominado la radiación Cámbrica, el *big-bang* de la vida o la explosión cámbrica, se ha interpretado como un modelo de radiación evolutiva que produjo un aumento de biodiversidad en el registro fósil de los animales eucelomados y, a través de las pistas fósiles, una revolución del comportamiento y del ecosistema bentónico marino (revolución agronómica) que cambió para siempre la naturaleza de los sistemas ecológicos y sedimentarios del planeta. Estas apariciones de grupos biológicos nuevos pueden considerarse casi súbitas ya que quedaron registradas, dentro de las capas estratificadas de la base del Cámbrico, en un lapso temporal relativamente corto a escala geológica. Sin embargo, parece bastante probable que los procesos tafonómicos relacionados con la esqueletización y la escasez de datos geológicos fiables que tenemos todavía de la transición han podido distorsionar la visión que tenemos de ello tanto desde el punto de vista de la biocronología como de la sistemática paleontológica y el fenómeno haya sido más gradual de lo que el conocimiento del registro fósil actual nos deja entrever.

Aunque la radiación de la vida en el Cámbrico parece hoy un hecho incontestable, permanecen todavía muchos puntos oscuros, relacionados, fundamentalmente, con el papel que tuvo el fenómeno de esqueletización progresiva en el registro paleontológico, el tiempo que duró la radiación, el orden de aparición de los diversos eventos mayores involucrados, su datación geocronológica precisa y el escenario geológico en que tuvieron lugar. Aspectos que deben ser abordados fundamentalmente desde la perspectiva de la obtención de nuevos datos empíricos, cuya base ha de estar en la intensificación de los estudios sobre el propio terreno.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLISON, P. A. & BRIGGS, D. E. G., 1993. Exceptional fossil record: Distribution of soft-tissue preservation through the Phanerozoic. *Geology*, **21** (6), 527-530.
- BRASIER, M. D., 1979. The Cambrian radiation event. In: House, M. R. (ed.) The origin of major invertebrate groups. *The Systematics Association*, Special Volume **12**, pp. 103-159.
- BRIGGS, D. E. G., ERWIN, D. H. & COLLIER, F. J., 1994. *The Fossils of the Burgess Shale*. Smithsonian Institution Press, Washington, London, 238 pp.
- CONWAY MORRIS, S., 1989. The persistence of Burgess Shale-type faunas: implications for the evolution of deeper-water faunas. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, **80** (3-4): 271-283.
- CONWAY MORRIS, S., 1998. *The crucible of creation. The Burgess Shale and the rise of animals*. Oxford University Press. 242 p.
- CRIMES, T. P., 1994. The period of early evolutionary failure and the dawn of evolutionary success: the record of biotic changes across the Precambrian-Cambrian boundary. In: DONOVAN, S. K. (ed.) *The Palaeobiology of Trace Fossils*. John Wiley & Sons, Chichester, 105-133.
- ERWIN, D. H., 1992. A preliminary classification of evolutionary radiations. *Historical Biology*, **6**: 133-147.
- ERWIN, D. H., 1993. Early introduction of major morphological innovations. *Acta Palaeontologica Polonica*, **38** (3/4, Antoni Hoffman Memorial Volume): 281-294.
- GÁMEZ VINTANED, J. A., 1996. Río Huso Section. In: LIÑÁN, E., GÁMEZ VINTANED, J. A. & GOZALO, R. (eds.) *II Field Conference of the Cambrian Stage Subdivision Working Groups. International Subcommission on Cambrian Stratigraphy. Spain, 13-21 September 1996. Field trip guide and abstracts*. Universidad de Zaragoza, Zaragoza, pp. 28-31.
- GÁMEZ VINTANED, J. A. & LIÑÁN, E., 1996. Significant ichnological data during the Neoproterozoic-early Cambrian transition in Iberia. In: LIÑÁN, E., GÁMEZ VINTANED, J. A. & GOZALO, R. (eds.) *II Field Conference of the Cambrian Stage Subdivision Working Groups. International Subcommission on Cambrian Stratigraphy. Spain, 13-21 September 1996. Field trip guide and abstracts*. Universidad de Zaragoza, Zaragoza, pp. 101-102.
- GEHLING, J. G., 1991. The case for Ediacaran fossil roots to the Metazoan tree. *Memoirs of the Geological Society of India*, **20**: 181-224.
- LIÑÁN, E., PEREJÓN, A. & SDZUY, K., 1993. The Lower-Middle Cambrian stages and stratotypes from the Iberian Peninsula: a revision. *Geological Magazine*, **130** (6): 817-833.
- LIÑÁN, E., GÁMEZ VINTANED, J. A. & GOZALO, R., 1996. Hallazgo de una biota tipo Burgess Shale en el Cámbrico Inferior tardío de Murero (Zaragoza). In: PALACIOS, T. & GOZALO, R. (eds.) *Comunicaciones de las XII Jornadas de Paleontología: Badajoz, 30 de octubre-2 de noviembre de 1996*. Universidad de Extremadura, Servicio de Publicaciones, Cáceres, pp. 77-78.
- MATTHEWS, S. C. & MISSARZHEVSKY, V. V., 1975. Small shelly fossils of late Precambrian and early Cambrian age: a review of recent work. *Journal of the Geological Society of London*, **131**: 289-304.
- SEILACHER, A., 1984. Late Precambrian and Early Cambrian Metazoa: Preservational or real extinctions? In: HOLLAND, H. D. & TRENDALL, A. F. (eds.) *Patterns of Change in Earth Evolution. (Dahlem Konferenzen)*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 159-168.
- SEILACHER, A., 1985. Discussion of Precambrian metazoans. In: WHITTINGTON, H. B. & CONWAY MORRIS, S. (eds.) *Extraordinary Biotas: their Ecological and Evolutionary Significance. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **311**: 47-48.
- SEILACHER, A., 1989. Vendozoa: Organismic construction in the Proterozoic biosphere. *Lethaia*, **22** (3): 229-239.
- SEILACHER, A., 1992. Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of Precambrian evolution. *Journal of the Geological Society*, **149** (4): 607-613.
- SEILACHER, A. & PFLÜGER, F., 1994. From biomats to benthic agriculture: A biohistoric revolution. In: KRUMBEIN, W. E., PATERSON, D. M. & STAL, L. J. (eds.) *Biostabilization of Sediments*. Bibliotheks und Informationssystem der Carl von Ossietzky Universität Oldenburg (BIS)-Verlag, Oldenburg, pp. 97-105.
- SEILACHER, A., 1996. Explosive evolution in the Precambrian-Cambrian transition. In: MOLINA, E. (ed.) *Evolución: Aspectos interdisciplinares*. Mira Editores. Cuadernos interdisciplinares, **6**, 65-78.
- SEILACHER, A., BOSE, P.K. & PFLÜGER, F., 1998. Triploblastic animals more than 1 billion years ago: trace fossil evidence from India. *Science*, **282**: 80-82.
- STANLEY, S. M., 1973. An ecological theory for the sudden origin of multicellular life in the late Precambrian. *Proceedings of the National Academy of Science*, **70** (5): 1486-1489.
- VALENTINE, J. W. & ERWIN, D. H., 1987. Interpreting great developmental experiments: the fossil record. In: RAFF, R.A. & RAFF, E. C. (eds.) *Development as an Evolutionary Process*. Liss, New York, pp. 71-107.