

Capítulo 4

FÓSILES MICROSCÓPICOS

Gloria Daners y Mariano Verde

Se cuentan por cientos, miles o millones. Sus múltiples formas y variado colorido en el tumultuoso conjunto, configuran verdaderas obras de arte de la naturaleza que se descubren bajo la lupa o el microscopio. Su acumulación dibuja nítidas líneas que marcan claros límites en los estratos y el tiempo. Pueden originar inmensos volúmenes de rocas, o sugerir la cercana presencia de petróleo. Ocultos a simple vista, se encuentra una gran variedad de minúsculos fósiles, esqueletos de seres microscópicos o diminutas partes de otros más grandes; son los microfósiles.

LOS **MICROFÓSILES** AGRUPAN TODOS AQUELLOS FÓSILES PARA cuyo estudio es necesaria la utilización de instrumentos que aumenten nuestra visión, como lupas potentes o microscopios. Estos microfósiles no representan un grupo animal o vegetal determinado, sino un agrupamiento artificial instituido por su pequeño tamaño. Con el mismo criterio, los fósiles que se pueden observar a simple vista se denominan **macrofósiles**. Aquellos microfósiles que por su tamaño apenas se distinguen en el microscopio óptico, requiriéndose de un microscopio electrónico de barrido que provea mayores aumentos para su estudio, son llamados específicamente **nanofósiles**.¹

La disciplina paleontológica que estudia los microfósiles (incluyendo los nanofósiles) es denominada **micropaleontología** (ver Cap. 1), pero dada la diversidad de grupos que pueden considerarse microfósiles, ningún micropaleontólogo es capaz de abarcarlos a todos. Esta disciplina se subdivide en varias ramas, según la composición química de los fósiles. Así, tendremos como microfósiles más importantes los **orgánicos**, **silíceos**, **calcáreos** y **fosfáticos**. Dentro de los microfósiles orgánicos, los grupos más

1. Algunos autores consideran a los nanofósiles conceptualmente ajenos a la definición de microfósiles.

importantes, aunque no por cierto los únicos, son: **acritarcas**, **quitinozoarios**, **dinoflagelados**, **polen** y **esporas** (Fig. 4.2, pág.); dentro de los silíceos: **radiolarios**, **diatomeas**, **silicoflagelados** y **silicofitolitos** (Fig. 4.8, pág.); dentro de los calcáreos: **foraminíferos**, **nanoplancton calcáreo** y **ostrácodos** (Fig. 4.16, pág.), y dentro de los fosfáticos: los **conodontes** (Fig. 4.16). Con excepción de los fosfáticos, mencionados aquí por su gran relevancia bioestratigráfica, en nuestro país existe registro fósil de los restantes grupos composicionales. Usualmente los investigadores se especializan en microfósiles de determinada composición, y dentro de éstos, en uno o unos pocos grupos afines, o en una edad geológica en particular.

Existe una tendencia, en los hechos ampliamente aceptada, de restringir el término micropaleontología al estudio de microfósiles de pared mineralizada, y distinguirlos así del estudio de los microfósiles de pared orgánica, comúnmente llamado **paleopalínología**. En este capítulo no haremos tal distinción.

¿Y qué son, en particular, los microfósiles? Como se expresara anteriormente, existe una enorme diversidad de grupos que entran en esta categoría. Y aún más, los microfósiles pueden representar organismos aislados, colonias de organismos, partes de organismos, o determinados órganos o estructuras. Algunos de ellos constituyen elementos que están emparentados con **plantas**, **animales** (microinvertebrados, microvertebrados), **protistas**,² **hongos**, etc. (ver Cap. 2). De hecho, cada uno de los cinco reinos —en los que se reúne a todos los organismos vivos— propuestos en 1969 por el biólogo estadounidense Robert H. Whittaker (1920-1980), tienen representantes dentro de los microfósiles, y dos de los tres grandes dominios de seres vivos, las bacterias y arqueobacterias (Fig. 1.1, pág.), son exclusivamente organismos unicelulares y por tanto microscópicos.³ Mientras tanto, de muchos otros no se sabe siquiera qué representan desde el punto de vista biológico, ni con qué grupo se relacionarían.

2. El Reino Protistas integra los más primitivos eucariotas, es decir, los primeros seres vivos con células grandes y complejas cuyo núcleo está rodeado por una membrana. Se ubican en este reino, las algas eucariotas y los protozoos o protozoarios.

3. El microbiólogo estadounidense Carl Woese propuso en 1990 la existencia de tres dominios para el total de las especies biológicas (*Bacteria*, *Archaea* y *Eukarya*) (Cap. 1) que agrupan un total de 23 divisiones; provocó una controversia científica en la que muchos adherentes llegaron a considerar obsoleta la anterior clasificación de Whittaker. Esta propuesta de Woese está brevemente reseñada en Fernández & Mizraji 1995.

Por ejemplo, podremos encontrar órganos reproductores de plantas como granos de polen y esporas, algas unicelulares o sus órganos reproductores, esporas o hifas de hongos, protozoarios que forman esqueleto, inclusiones minerales en vegetales, esqueletos de pequeños animales, mandíbulas de gusanos marinos, etc. Hay por lo demás, microfósiles de diferentes ambientes, pudiendo ser de origen marino o continental (terrestres o de agua dulce).

Como su propia definición lo implica, los microfósiles no pueden ser estudiados (ni siquiera distinguidos, por lo general) a simple vista, por lo que su colecta en el campo es diferente a la de los fósiles macroscópicos. Para estudios micropaleontológicos, las muestras de sedimentos se toman “a ciegas” (aunque no tanto, como veremos más adelante); es decir: hasta que la muestra no sea inspeccionada en el laboratorio después de ciertos tratamientos físico-químicos, no se está seguro de que sea **fértil**.⁴ Esto no implica que el muestreo se realice puramente al azar, sino que el micropaleontólogo utilizará ciertas evidencias indirectas del sedimento (tamaño del grano, color, su posible origen ambiental, etc.), vinculadas con el grupo de microfósiles de su interés, para suponer que tendrá éxito en su búsqueda.

Una vez en el laboratorio, la muestra es sometida a tratamientos físicos y químicos que dependen de la finalidad del estudio, es decir, según la composición del conjunto de microfósiles que se desea extraer. Estos tratamientos permitirán aislar y concentrar los microfósiles que nos interesan, utilizando sustancias que disuelvan o separen diferencialmente todo aquello que tiene una composición diferente a la de los restos que se desea analizar. Para realizar estos tratamientos es necesario –además de productos químicos y ciertos materiales de laboratorio– contar con un equipamiento esencial que permita realizar la digestión ácida de la roca sin correr riesgos, como es una campana de gases como elemento principal.

La composición de los diversos grupos de microfósiles es entonces variable: puede ser de **carbonato de calcio** (mineral similar al de los caracoles), **fosfato de calcio** (mineral similar al de los huesos), **sílice** (“vidrio”), **esporopolenina** (compuesto orgánico vegetal extremadamente resistente), **quitina** (materia orgánica animal también muy resistente), u otros menos abundantes. Como sus propiedades físico-químicas son

4. Término que se utiliza en la jerga paleontológica para indicar muestras o sedimentos que contienen fósiles, en contraposición a *estériles*, los que carecen de ellos.

diferentes, la técnica de preparación que intente aislar y concentrar uno de estos compuestos, eliminará los otros. Por ejemplo, para concentrar restos calcáreos (de carbonato de calcio), aplicaremos sustancias que destruyan todo lo orgánico y lo silíceo, disolviendo así microfósiles con estas composiciones. Afortunadamente, se necesita muy poca cantidad de muestra para realizar la mayoría de los estudios micropaleontológicos, por lo que en caso de ser necesario, se pueden utilizar distintas fracciones de una misma muestra para aplicar las diferentes técnicas y aislar todos los tipos composicionales.

La abundancia y pequeño tamaño de los microfósiles los hace especialmente aptos para los estudios en perforaciones, ya que bastan unos pocos gramos de muestra para su estudio. Por esto, y por la información que pueden brindarnos, son elementos de suma importancia en la prospección de diferentes recursos naturales como petróleo, gas, carbón, etc. También existen rocas formadas casi exclusivamente por microfósiles, como las **diatomitas** (diatomeas), las **radiolaritas** (radiolarios) que constituyen importantes fuentes de sílice para uso industrial, o la **creta** (**cocolitofóridos** y **foraminíferos**).

¿Por qué estudiar los microfósiles? Porque, como para cualquier grupo de organismos, su estudio permite conocer las variaciones en diversidad y abundancia de cada uno de los linajes involucrados, y su aporte a la biota en diferentes momentos de la historia geológica y lugares geográficos. Pero es aún más relevante su aplicación en diferentes campos de las ciencias de la Tierra, algunos de los cuales ya se han mencionado. Su gran abundancia, resistencia, carácter cosmopolita y fácil aislamiento, hacen que los microfósiles estén entre los mejores indicadores estratigráficos con alto poder de resolución, permitiendo realizar divisiones de intervalos de tiempo relativamente cortos. A su vez, la sensibilidad de varios grupos de microfósiles a los cambios ambientales, determina su utilidad en reconstrucciones paleoambientales. Aquellos que provienen de las plantas permiten, por ejemplo, realizar inferencias sobre climas y fitogeografía de diferentes épocas geológicas, mientras que los que provienen de ambientes marinos brindan valiosa información sobre líneas de costa, corrientes, temperatura, y química de las masas de agua del pasado. Algunos fósiles calcáreos pueden también brindar información sobre distintos aspectos ambientales del pasado. El análisis de isótopos estables en el esqueleto de estos microfósiles nos puede informar sobre cambios en los volúmenes de hielo del planeta, la antigua temperatura y salinidad de los océanos, etc.

Dentro de los microfósiles encontraremos entonces una gran variedad de grupos que evolucionaron individualmente. Sus biocrones presentan una amplia variedad cubriendo toda la columna geológica, y sus diferentes modos de vida todos los ambientes (Fig. 4.1, pág.). La mayor parte de los sedimentos contiene microfósiles. El o los grupos representados, y la concentración de los mismos, dependerán principalmente de la edad, el ambiente en el que se originaron y la historia depositacional de esos sedimentos.

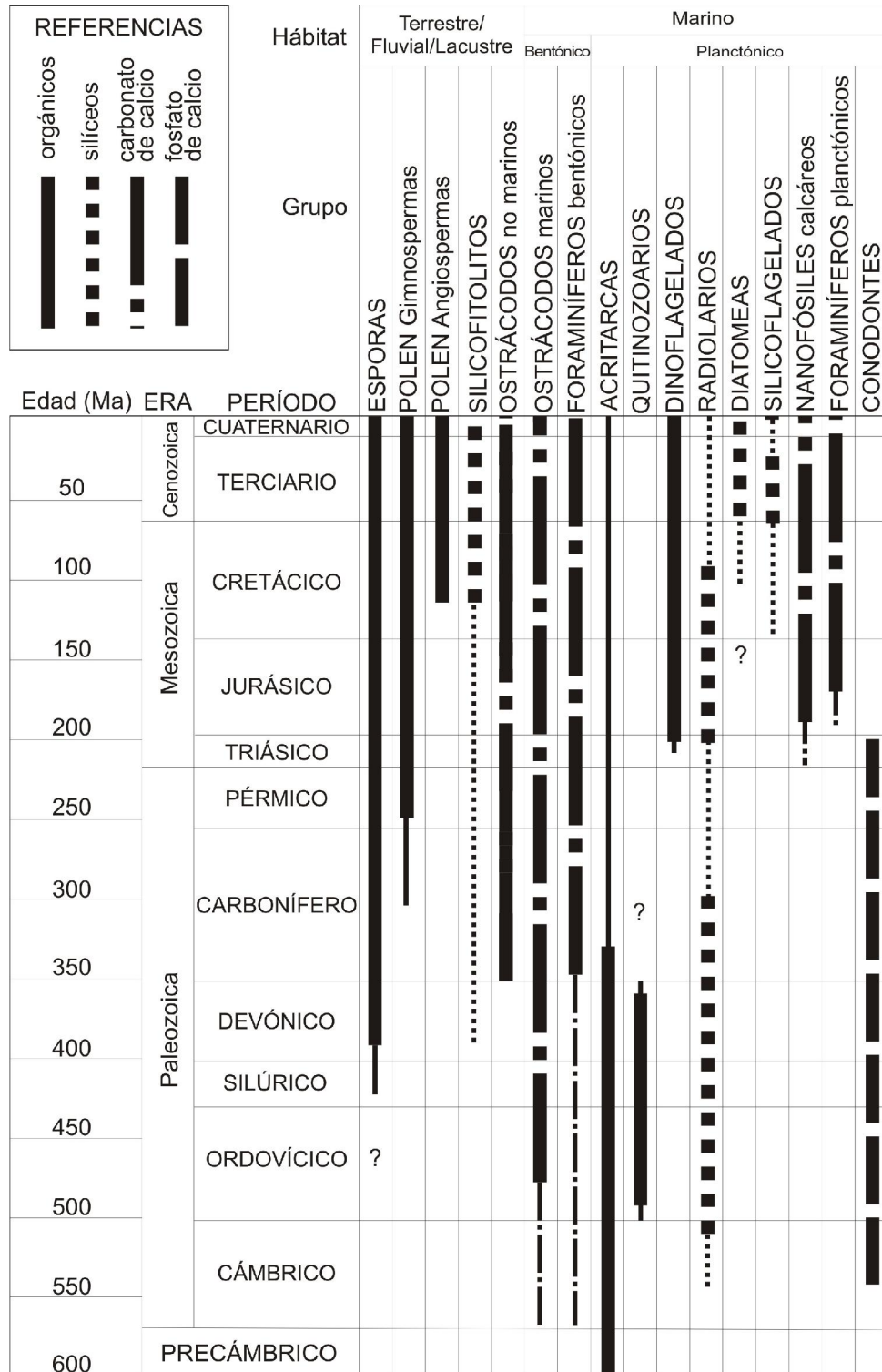


Figura 4.1 – Principales grupos de microfósiles:
composición, biocrón y ambiente de origen.

El formato de la línea representa diferentes composiciones, tal como se muestra en las referencias. La extensión de la línea representa el biocrón conocido, mientras que las porciones de mayor grosor ilustran los momentos de principal relevancia estratigráfica. El signo de interrogación muestra registros probables pero discutibles que podrían modificar el biocrón conocido. La información utilizada en el cuadro proviene de numerosas fuentes citadas en el texto o en la bibliografía recomendada.

Desde el comienzo de la vida en la Tierra hasta los inicios del Paleozoico, el registro fósil está dominado por microfósiles o por agregados de organismos microscópicos formando colonias (ver Cap. 2). Los fósiles más antiguos de Uruguay pertenecen a unos u otras. Lejos de pretender realizar una compilación de todos los grupos involucrados en esta área de estudio, se profundiza en algunos de ellos dentro de las diferentes categorías y con el sesgo del registro micropaleontológico de Uruguay. El Cuadro 4.1 presenta un resumen del registro de los grandes grupos de microfósiles conocido hasta el momento para nuestro país, su edad y la unidad geológica (formal o informal) en la que fueron reconocidos.

Cuadro 4.1 – Resumen del registro micropaleontológico de Uruguay: grandes grupos, unidades estratigráficas y edad.

Información tomada de varias fuentes: Frenguelli 1930; Sprechmann 1978; Perea 1981; Larrañaga 1990; Dutra & Batten 2000 y fuentes allí citadas; Díaz-Saravia & Herbst 2001; Veroslavsky *et al.* 2004 y fuentes allí citadas; del Puerto 2003; Metzeltin & García-Rodríguez 2003; Daners & Guerstein 2004; de Santa Ana *et al.* 2006 y fuentes allí citadas; Martínez & Lorenzo 2006 y fuentes allí citadas.

		GRUPO														
		Acritarcas	Quitinozoarios	Esporas	Granos de polen	Dinoflagelados	Algas	Otros orgánicos	Radiolarios	Diatomeas	Silicoflagelados	Silicofitolitos	Espículas	Foraminíferos	Ostrácodos	Cloudina
UNIDAD	EDAD															
Fm. Las Ventanas	Neoproterozoico	X						X								
Fm. Tacuarí	Neoproterozoico	X						X								
Grupo Arroyo del Soldado	Neoproterozoico – Cámbrico	X						X						X		X
Fm. Cordobés	Devónico Temprano	X	X	X				X								
Fm. San Gregorio	Carbonífero – Pérmico	X		X	X		X		X							
Fm. Cerro Pelado	Pérmico Temprano bajo	X		X	X		X									
Fm. Tres Islas	Pérmico Temprano	X		X	X		X									
Fm. Frayle Muerto	Pérmico Temprano	X		X	X		X									

Fm. Mangrullo	Pérmico Temprano alto	X		X	X		X										
Fm. Paso Aguiar	Pérmico Temprano alto			X	X		X										
Fm. Yaguarí	Pérmico Tardío – Triásico?															X	
Fm. Tacuarembó	Jurásico Tardío – Cretácico Temprano															X	
Fm. Castellanos	Cretácico Temprano			X	X		X										
Fm. Mígues	Cretácico Temprano			X	X		X										
Fm. Mercedes	Cretácico Tardío	X		X	X	X	X	X									
Fm. Gaviotín	Cretácico Tardío – Paleoceno, Eoceno	X		X	X	X	X	X									
Fm. Fray Bentos	Oligoceno Tardío									X		X	X				
Fm. Camacho	Mioceno Tardío														X	X	
Fm. Villa Soriano	Pleistoceno Tardío – Holoceno									X	X	X	X	X	X		
Lagunas Rocha, Blanca y Castillos	Pleistoceno Tardío – Holoceno			X	X					X		X	X				
“Cerritos de indios”	Holoceno											X					
Fm. Half Three Point – Antártida	Cretácico	X		X	X		X	X									
Fm. Fossil Hill – Antártida	Eoceno			X	X												

Microfósiles orgánicos

Los fósiles que se estudian dentro de esta rama de la micropaleontología, denominada palinología, reciben el nombre específico de **palinomorfos**, y comprenden un grupo muy variado de restos que representan órganos, partes de órganos o tejidos, organismos solitarios, colonias, estructuras de resistencia de organismos, y aun elementos de los cuales se desconoce qué representaban originalmente (Fig. 4.2, pág.). Por otra parte, dentro de los diferentes tipos de palinomorfos encontraremos fósiles provenientes de todos los ambientes posibles, ya sea marinos, dulceacuícolas o terrestres, y de todas las edades geológicas, desde el Precámbrico al presente. Hace algunas décadas, también se ha incluido dentro de la palinología el estudio de la materia orgánica amorfa y el **querógeno**⁵ que se encuentran acompañando a los microfósiles orgánicos en los preparados microscópicos, ya que éstos también pueden brindarnos

5. Compuestos orgánicos formados por moléculas con metamorfismo de bajo grado, derivados de la descomposición de restos vegetales o animales; es el precursor de los hidrocarburos.

información relevante.

Por definición, un palinomorfo es cualquier resto orgánico que se encuentre en un preparado microscópico luego de haber sometido el sedimento a las técnicas de extracción palinológicas. Es decir, cualquier elemento orgánico que haya resistido las técnicas de laboratorio utilizadas para el aislamiento de este tipo de microfósiles, que consiste en concentrar las partículas orgánicas de la muestra de sedimento por medio de la destrucción de los constituyentes minerales (básicamente, el carbonato se disuelve con ácido clorhídrico y la sílice con ácido fluorhídrico), es objeto de estudio de la palinología. Estos restos se clasifican de acuerdo a su afinidad biológica, si ésta se conoce, o de lo contrario se agrupan en función de su morfología. Pero más allá de sus diferentes orígenes biológicos y ambientales, lo que da razón de ser y permite agrupar a este conjunto de microfósiles, es su composición orgánica. La materia orgánica que los compone es variable, pero en todos ellos son moléculas complejas y extremadamente resistentes. Los palinomorfos marinos más frecuentes son las **acritarcas**, los **quitinozoarios** y los **quistes de dinoflagelados**, y entre los continentales, las **esporas** y los **granos de polen**. Pero es importante recalcar que también hay otros elementos menos frecuentes y de variado origen como **algas** solitarias o coloniales, **elementos reproductores** de algas, **hifas** y **esporas de hongos**, mandíbulas de gusanos marinos (**escolecodontes**), envolturas de ciertos foraminíferos (**microforaminíferos**), así como **fragmentos de madera** y **cutículas vegetales** que aparecen en los preparados microscópicos y de los cuales también puede extraerse información trascendente. Ejemplos de varios de estos tipos de palinomorfos se muestran en la Figura 4.2 (pág.).

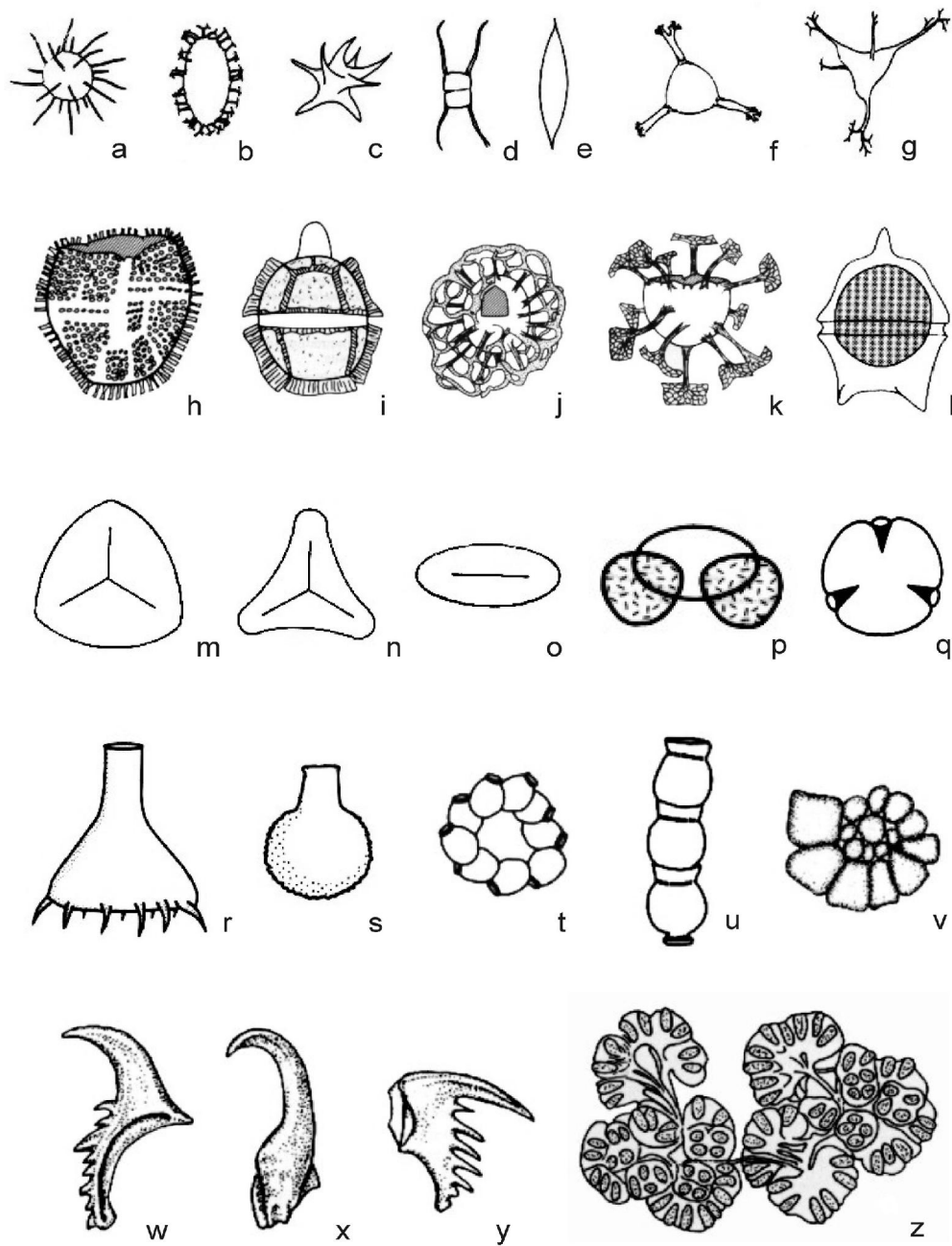


Figura 4.2 – Diferentes morfologías dentro de los principales grupos de microfósiles orgánicos.

a-g: ACRITARCAS; morfotipos a-d: Acanthomorphae (a: esferoidal, b: elipsoidal, c:

estrellado, d: rectangular); e: *Netromorphitae fusiforme*; f y g: *Polygonomorphitae* (f: triapsidado, g: triquitrado). **h-l**: QUISTES DE DINOFLAGELADOS; tipo de quiste h: proximocorado acavado, i: proximocorado holocavado, j: corado trabeculado, k: corado, l: proximado circuncavado. **m-o**: ESPORAS; m: trilete subtriangular convexa, n: trilete subtriangular cóncava, o: monolete. **p-q**: GRANOS DE POLEN; p: bisacado de gimnosperma, q: tricolporado de angiosperma. **r-u**: QUITINOZOARIOS; r y s: solitarios, t y u: coloniales. **v**: MICROFORAMINÍFERO. **w-y**: ESCOLECODONTES; Género w: Ildraites, x: Drilonereisites, y: Paleonereites. **z**: ALGAS; Botryococcus (colonia de algas verde del Orden Chlorococcales). Los dibujos se encuentran a diferentes escalas (por tamaños consultar el texto). Adaptado de diferentes fuentes (Armstrong & Brasier 2005; Batten & Grenfell 1996; Fensome et al. 1996; Miller 1996; Playford & Dettmann 1996; Stancliffe 1996; Strother 1996; Szanilawski 1996; Williams et al. 2000).

La palinología es una rama relativamente reciente en comparación con otras vinculadas a las ciencias biológicas o geológicas, y puede estar orientada hacia estudios de entidades actuales (actuopalinología) o fósiles (paleopalinología). Aunque hacia mediados del siglo XIX, Christian Gottfried Ehrenberg publicó un trabajo donde ya se describían la mayor parte de los grupos actuales de palinomorfos, se atribuye el nacimiento de la ciencia de la palinología a la publicación de los diagramas de polen de sedimentos glaciares de Lenart von Post en 1916. Sin embargo, la gran explosión de los estudios paleopalinológicos se realiza en las décadas de 1920 y 1930, cuando se descubre la utilidad del polen, esporas, dinoflagelados y otros grupos de microfósiles orgánicos en la prospección de hidrocarburos.

Principales grupos de palinomorfos

Acrítarcas

Este término reúne restos de origen fundamentalmente marino y de afinidad incierta, presumiblemente quistes orgánicos de protistas unicelulares que no pueden ser asignados a grupo conocido alguno de organismos.⁶ En general, la mayor parte de las acritarcas presenta un tamaño entre 20 y 110 μm , aunque las hay menores y mucho mayores.⁷ Su morfología es diversa, constando básicamente de un cuerpo central hueco que presenta muy variadas formas, y que puede estar provisto o no de proyecciones y ornamentaciones (Fig. 4.2 a-g, pág., y Lám. II a, pág.). Su

6. Los quistes son estructuras de resistencia bajo la forma de cápsula que sirven para sobrevivir durante condiciones adversas.

7. μm es el símbolo de las micras o micrones. Una micra corresponde a una milésima de milímetro.

pared está compuesta de esporopolenina, un polisacárido muy complejo de gran resistencia, que también compone la pared de polen y esporas de donde deriva su nombre.⁸ Dado que se desconoce su afinidad biológica, estos organismos son clasificados utilizando la **parataxonomía**,⁹ que los organiza en grupos morfológicos al margen del grupo biológico natural al cual puedan haber pertenecido. Se encuentran a lo largo de toda la columna geológica, pero son más comunes y diversas en el Precámbrico y Paleozoico inferior y medio, momentos en los que tienen importantísima utilidad desde el punto de vista bioestratigráfico. La diversidad y composición de las asociaciones de acritarcas tienen también cierta utilidad paleoambiental y paleogeográfica, mostrando algún provincialismo a partir del Paleozoico.

Dinoquistes

Los dinoquistes, o quistes de dinoflagelados, son estructuras de resistencia producidas por **dinoflagelados** (protistas unicelulares generalmente referidos a cierto grupo de algas) asociados mayormente a ambientes marinos, aunque existen unos pocos de aguas salobres y dulces. Los dinoflagelados vivos presentan un cuerpo cubierto por placas adosadas entre sí, cuyo número, morfología, distribución y ordenamiento determinan lo que se llama tabulación (Fig. 4.3, pág.). Cada grupo de dinoflagelados tiene su tipo de tabulación. Dependiendo de cómo se forme el quiste de resistencia o dinoquiste, esta tabulación será más o menos visible en él.

-
8. **Polisacáridos:** carbohidratos relativamente complejos formados por polímeros de muchos monosacáridos unidos por enlaces glucosídicos; son grandes moléculas generalmente ramificadas. Los polisacáridos más comunes en la naturaleza son el almidón y la celulosa.
9. Sistema clasificatorio paralelo al de los grupos biológicos conocidos por especímenes más o menos completos. Se utiliza para aquellos fósiles que –dado el carácter parcial de la información que brindan– no se pueden ubicar claramente en ninguno de esos grupos (ver también Cap. 6)

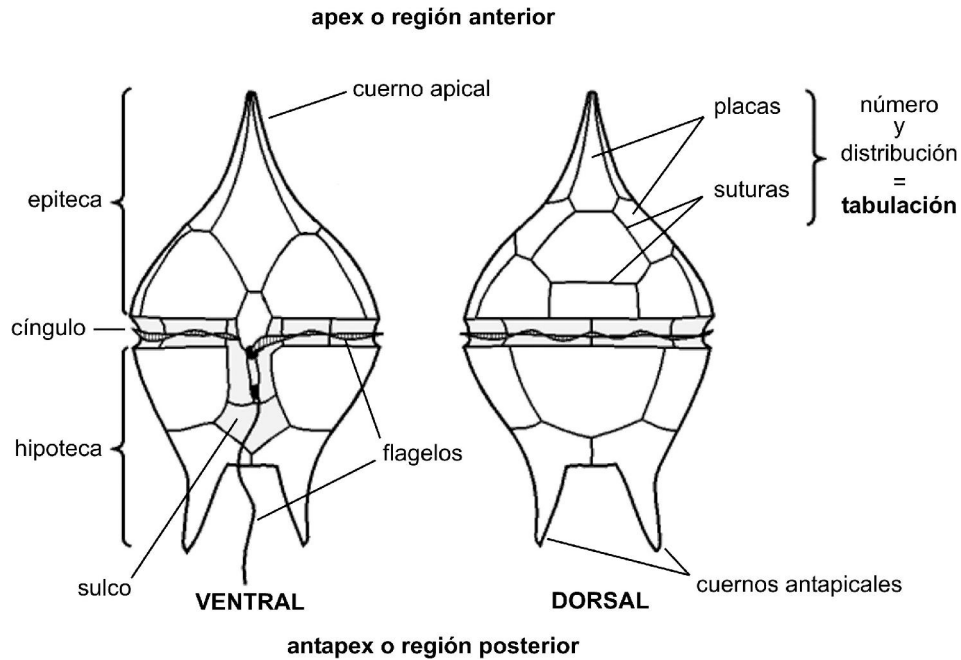


Figura 4.3 – Morfología de un dinoflagelado
mostrando la tabulación y terminología general.
Adaptado de Evitt 1985.

La pared de los quistes, que es lo que generalmente fosiliza, es de **dinosporina**, un compuesto muy resistente similar a la esporopolenina. Su tamaño varía entre 20 y 200 μm aproximadamente. Exhiben una ilimitada diversidad de formas y estructuras, existiendo tres tipos básicos de quistes: proximados, corados y cavados (Fig. 4.4, pág.), los cuales pueden combinarse entre sí. En algunos casos estos quistes reflejan exactamente la morfología del organismo que les dio origen (Fig. 4.4 C), y en otros, son muy diferentes a él (Fig. 4.4 F, y Lám. II b, pág.). Surgen en el registro fósil, con certeza, durante el **Triásico (Tr)** y llegan hasta el presente. Su utilidad para establecer la secuencia temporal de las rocas, así como su uso para determinar ambientes y climas del pasado, en particular en los antiguos océanos, es indiscutible. Su marcado provincialismo a partir de mediados del Mesozoico llevó a la definición de biozonas en varias partes del mundo. Es uno de los pocos grupos cuya tasa de extinción varió muy poco durante el Cretácico-Terciario, aunque sí cambió marcadamente la composición de las asociaciones. Por lo tanto, tienen gran potencial para determinar los cambios durante este intervalo. Sus asociaciones son muy sensibles a los ciclos transgresivos-regresivos. La relación entre dos grupos de dinoquistes

(peridinoideos y gonyaulacoideos) en las asociaciones, es utilizada como un indicador de distancia a la línea de costa y para inferir parámetros ambientales como paleotemperatura.¹⁰

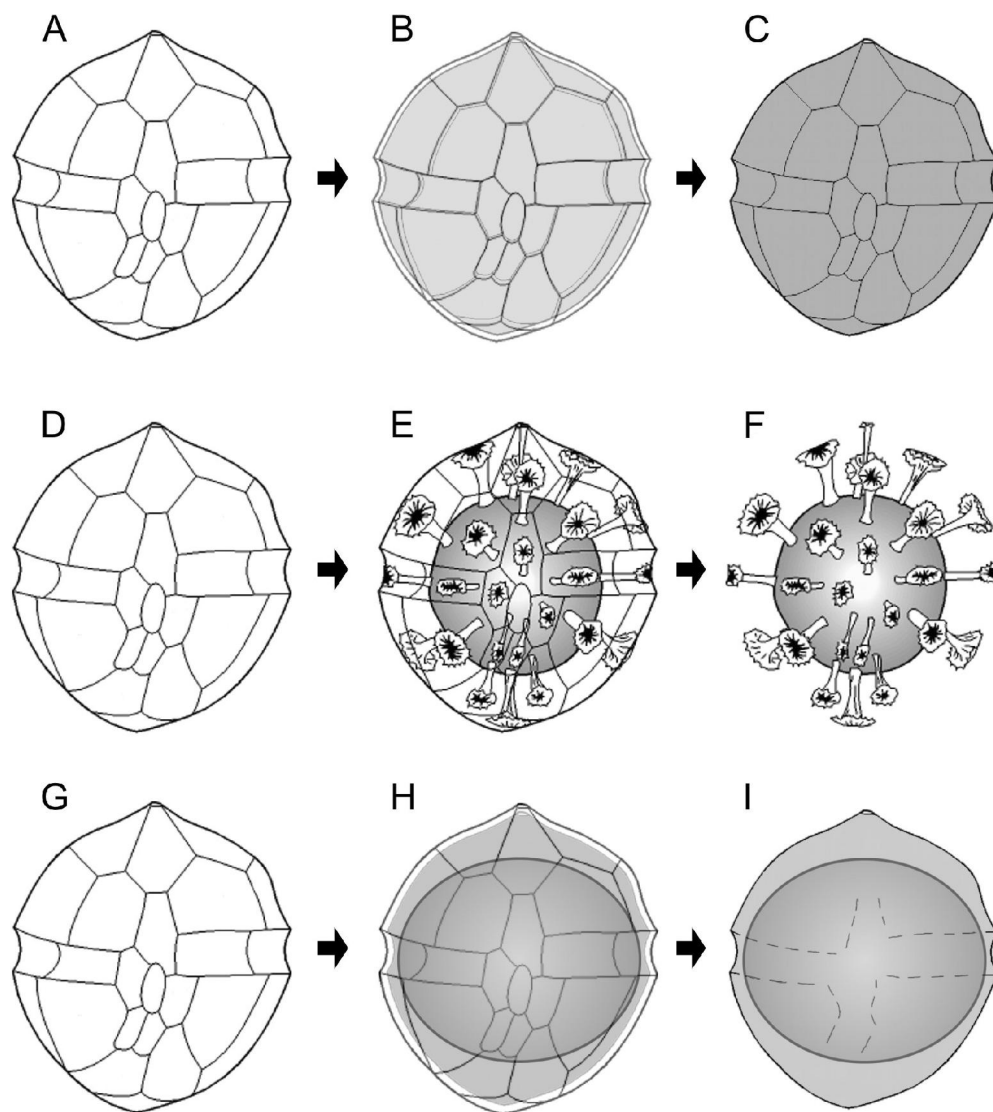


Figura 4.4 – *Tipos de dinoquistes y su proceso de formación.*

10. Los quistes peridinoideos y gonyaulacoideos se definen por diferencias en su tabulación, pero también representan diferentes modos de vida, heterótrofos y autótrofos respectivamente.

A-C: formación de un dinoquiste proximado; A: dinoflagelado original, B: formación de la pared quística dentro de la pared del dinoflagelado original y muy próxima a ésta, C: dinoquiste proximado (nótese el reflejo de la morfología original en la pared quística). **D-F:** formación de un dinoquiste corado; D: dinoflagelado original, E: formación de un cuerpo quístico central con proyecciones radiales, F: dinoquiste corado (nótese la relación de cada proyección hacia cada una de las placas del organismo original). **G-I:** formación de un dinoquiste cavado; G: dinoflagelado original, H: formación de un cuerpo quístico central y una pared externa próxima a la del dinoflagelado original, I: dinoquiste cavado (nótese la existencia de una cavidad entre la pared del cuerpo quístico central y la pared quística externa, característica que define a este tipo de quistes). Tomado en parte de Evitt 1985 y modificado.

Esporas y granos de polen

Las embriofitas¹¹ se reproducen mediante dos elementos: las esporas para las briofitas y plantas vasculares inferiores, y los granos de polen para las plantas vasculares superiores (Fig. 4.2 m-q, pág., y Lám. II c-d, pág.). El tamaño varía entre 20 μm y 4 mm en el caso de las esporas y entre 10 y 200 μm para los granos de polen, y presentan forma infinitamente variable. A pesar de estas variaciones es posible distinguir patrones comunes que permiten agruparlos en conjuntos bien definidos por sus caracteres. La Figura 4.5 (pág.) muestra los principales tipos de esporas y granos de polen, y la terminología general aplicada a éstos. La pared está compuesta por esporopolenina y presenta una estructura organizada en capas y ornamentación muy variable. La principal diferencia en la estructura de esporas y granos de polen, además de la terminología utilizada para ambas, es que estos últimos incorporan la llamada sexina, un nivel formado por un conjunto de columnas (columelas) que sostienen la parte superior de la pared, que le brinda aspectos biomecánicos y adaptativos fundamentales (Fig. 4.6, pág.).

11. Vegetales que forman un embrión multicelular envuelto en tejido materno luego de la fecundación; comprende los principales grupos de plantas terrestres, es decir, briofitas (coloquialmente llamados “musgos”), pteridofitas (“helechos”), gimnospermas (“coníferas” y afines) y angiospermas (“plantas con flor”).

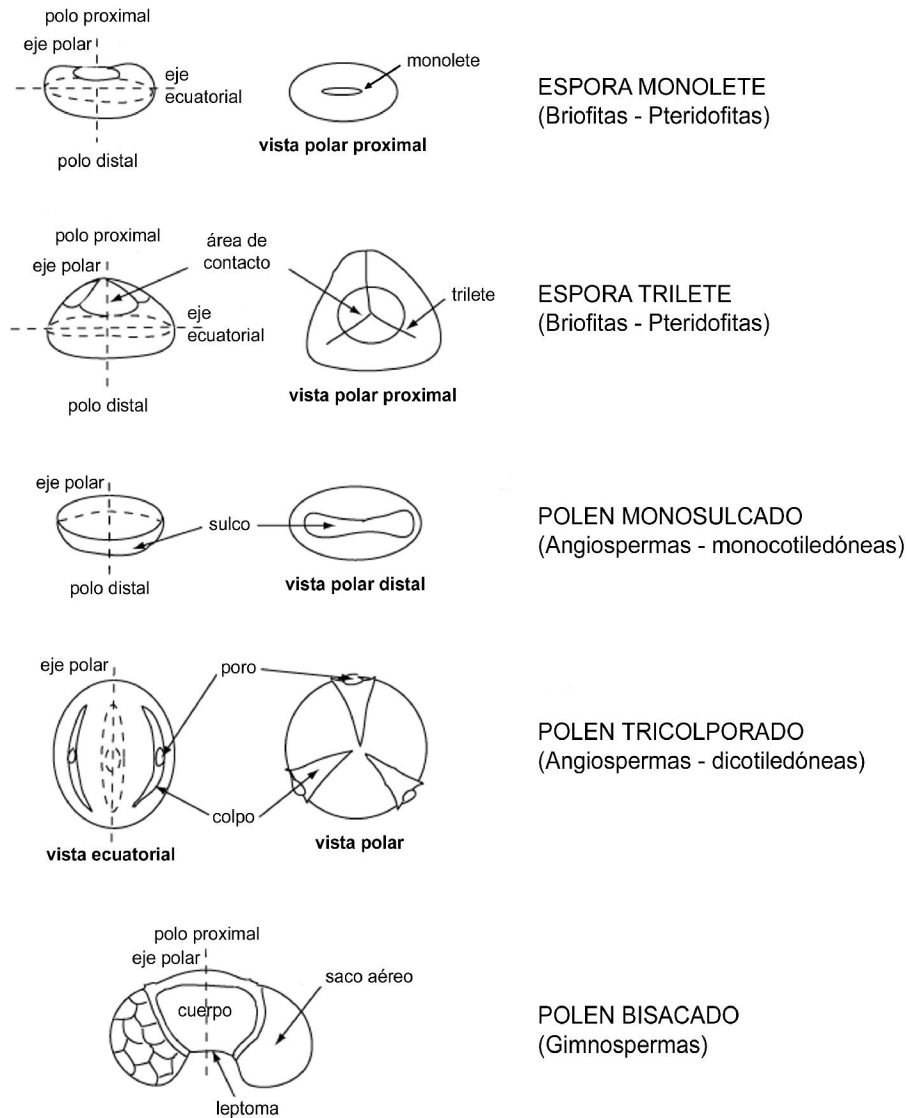


Figura 4.5 – Diferentes tipos de esporas y granos de polen y terminología general aplicada a éstos.
Redibujado y modificado de Playford & Dettmann 1996.

Si bien tanto las esporas como los granos de polen son producidos fundamentalmente en ambientes terrestres, se pueden encontrar como fósiles en todos los ambientes sedimentarios gracias a su fácil dispersión, siendo su registro más común y de mejor calidad en ambientes acuáticos.

Las esporas se registran con certeza en el Silúrico, asociadas al fenómeno de la conquista de la tierra por parte de las plantas, aunque recientemente se mencionan registros que cuestionan ese momento de su aparición. La hipótesis de que la terrestrialización ocurrió efectivamente en el Ordovícico Medio es cada vez más aceptada, a pesar de que los primeros fósiles de plantas terrestres medianamente completos (macrorrestos) se registran unos 50 millones de años después, en el Silúrico Medio a Superior. Por su parte, los granos de polen que representan a gimnospermas y angiospermas surgen respectivamente en el Carbonífero y en el Cretácico. Ambos llegan hasta el presente. Son útiles para la datación relativa de estratos prácticamente durante todo su registro, y además, dada su estrecha vinculación y adaptación a las características ambientales del medio en el que viven, resultan de gran utilidad para inferir ambientes del pasado. Esporas y granos de polen proveen un registro continuo de la historia evolutiva de las plantas vasculares. Su estudio se disparó inicialmente por su utilidad económica en la exploración de hidrocarburos, utilizando su color para inferir la madurez térmica y la presión sufrida por los sedimentos que las contienen. Actualmente tienen aplicaciones muy amplias como bioestratigráficas, paleoambientales, paleoecológicas, paleoclimatológicas y fitogeográficas. En combinación con otros palinomorfos son útiles en la determinación de paleocostas.

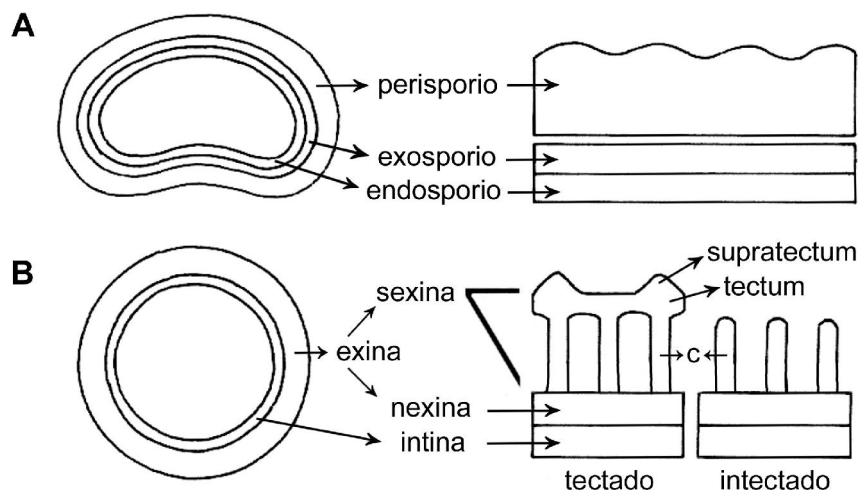


Figura 4.6 – Diferencias en la estructura de la pared de esporas y granos de polen, y terminología aplicada a ésta.
A: espora; **B:** grano de polen (c: colmuelas). Redibujado de Lang 1994.

Quitinozoarios

Son palinomorfos marinos de pared pseudoquitinosa y con forma de botella (Fig. 4.7, pág., y Lám. II e, pág.), que vivieron entre el Ordovícico Inferior y el Devónico Superior. El tamaño es bastante variable, en general entre 30 y 300 μm , pudiendo llegar a presentarse mayores a 1.000 μm . Su afinidad es aún motivo de controversia, aunque se suponen producidos por invertebrados marinos. Se clasifican morfológicamente dentro de dos grupos: solitarios o coloniales. Dada su rápida evolución y amplia distribución, los quitinozoarios son especialmente útiles para determinar la edad relativa de las rocas del Paleozoico, en particular en el Paleozoico Inferior y Medio. Su distribución y el provincialismo de algunos géneros han sido utilizados para reconstrucciones paleogeográficas.

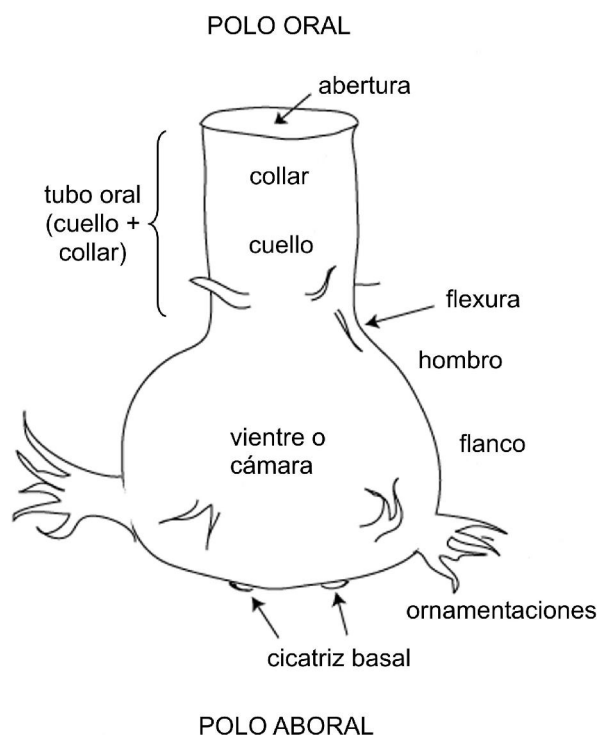


Figura 4.7 – Terminología general aplicada a los quitinozoarios.

Adaptado de <http://www.ucl.ac.uk/GeolSci/micropal/acritarch.html>

Palinomorfos en Uruguay

El registro palinológico en Uruguay es extenso y variado, lo que

dificulta enumerar todas las asociaciones y, más aún, las especies. En su defecto, destacaremos grupos de mayor jerarquía que sean representativos de estas asociaciones o especies relevantes biológica, ambiental o estratigráficamente. A efectos de adoptar un criterio de orden, se resumirán las asociaciones de acuerdo a su antigüedad. Cabe la mención al trabajo pionero en esta sub-disciplina de la micropaleontología, realizado por el uruguayo José Carlos Martínez Macchiavello en el año 1963, quien describiendo esporas y granos de polen de sedimentos del Paleozoico Superior mostrara un talante avanzado para su época en estas tierras.¹²

Durante la última década, los micropaleontólogos Peter Sprechmann, Claudio Gaucher y colaboradores, dieron a conocer los fósiles más antiguos encontrados en Uruguay. Corresponden al **Precámbrico** y son **estromatolitos**¹³ (ver Caps. 2 y 3, y Lám. I a, pág.) de probable antigüedad **neoarqueana** (entre 2.800 y 2.500 millones de años) incluidos en la Formación Cerros de Villalba en el departamento de Lavalaja. De ser concluyentes las dataciones isotópicas desarrolladas por Gaucher y colaboradores en 2006, estos serían los fósiles más antiguos de Sud-América.

Por encima de esta unidad se destaca el Grupo Arroyo del Soldado por su contenido en palinomorfos que abarcan desde el Período Ediacárico de fines de la Era Neoproterozoica, hasta el **Cámbrico (C)** a principios de la Era Paleozoica. En general, formas sencillas como algunas **acritarcas** y otros restos de afinidad desconocida, fueron hallados en varias de las formaciones que conforman esta unidad y en la Formación Las Ventanas del departamento de Maldonado, asignable al Neoproterozoico. Recientemente, en investigaciones desarrolladas por la palinóloga uruguaya autora de este capítulo y colaboradores, se han encontrado estos microfósiles en rocas

12. J.C.A. Martínez Macchiavello (1931-2007) nació en Montevideo, licenciándose en Ciencias Biológicas (orientación Paleontología) en la ex-Facultad de Humanidades y Ciencias en 1969. Trabajó en el Museo de Historia Natural y en el Instituto Geológico del Uruguay, dedicado principalmente a la micropaleontología y en especial a las diatomeas, publicando varios trabajos de singular valor. En Argentina fue desde 1971 investigador científico del Instituto Antártico, investigador independiente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y jefe del laboratorio de diatomeas fósiles del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”.

13. Suele decirse que los estromatolitos son generados por “algas verdeazules” o cianofíceas (ver Cap. 2). El término algas puede llevar a confusión, ya que los organismos que forman estas estructuras no son verdaderas algas sino bacterias fotosintéticas (cianobacterias). Se mencionan aquí por su relevancia en el registro fósil de nuestro país y por ser fruto de la actividad metabólica de organismos microscópicos.

sedimentarias glaciogénicas que afloran al Sur de la ciudad de Melo, para las que se ha propuesto una nueva unidad, la Formación Tacuarí.

Los sedimentos de la Formación Cordobés (Fig. 7.1, pág.) han alumbrado una variada asociación dominada por acritarcas, estudiadas tempranamente por Martínez Macchiavello, la argentina Elba Pöthe de Baldi, el uruguayo Jorge Da Silva (ver más adelante, Bossi & Navarro 1991, y otras obras citadas), y posteriormente en mayor detalle por la palinóloga brasileña Sandra Oliveira y el geólogo uruguayo Gerardo Veroslavsky. En ella se destacan especies que fueron descritas para secciones devónicas de España y África, asignándosele una edad **Devónico (D)** Temprano a la unidad. Desde el punto de vista ambiental, las variaciones en la diversidad de dicha asociación evidencian cambios en el nivel del mar. También se mencionan por la citada autora brasileña y colaboradores, escasas esporas trilete simples y quitinozoarios (ver Martínez & Lorenzo 2006 y fuentes allí citadas). Algunas acritarcas (en particular la Especie *Tyligmasoma alargada*) y ciertos quitinozoarios (*Ramochitina magnifica* y *Hoegisphaera* cf. *H. glabra*) hallados en esta unidad, poseen importante valor bioestratigráfico como lo indica el investigador sueco Yngve Grahn.

Los sedimentos del **Carbonífero (C)** y **Pérmico (P)** de Uruguay poseen un riquísimo registro de palinomorfos, fundamentalmente continentales, que desde hace varias décadas han concitado la atención de los investigadores gracias a su abundancia y buen estado de preservación, así como a su importancia como herramienta estratigráfica y paleoambiental. En los tiempos en que estos sedimentos se depositaron, la vegetación que existía sobre la tierra difería notoriamente de la actual en su aspecto y composición. Durante el Carbonífero, existieron en gran parte del mundo extensas áreas pantanosas cubiertas de vegetación exuberante, dominadas por enormes árboles de los grupos de las **lycofitas** y **esfenofitas**, helechos herbáceos y arborescentes, además de “helechos con semilla” pertenecientes a un grupo extinto de gimnospermas, las Glossopteridales, que dominaron la flora del supercontinente de Gondwana a finales de este período (ver Caps. 2 y 5). Hacia el Pérmico, la vegetación tomó un aspecto un poco más moderno con el advenimiento de gran cantidad de **coníferas** que sustituyeron a los grandes árboles de los pantanos carboníferos. Estos diferentes grupos están representados en los granos de polen y esporas hallados en el Nordeste del país, en los sedimentos de las Formaciones San Gregorio, Cerro Pelado, Tres Islas, Frayle Muerto, Mangrullo y Paso Aguiar, y que han sido estudiados por diferentes grupos de investigación liderados por la palinóloga uruguaya

Ángeles Beri y la autora de este capítulo, la brasileña Marlene Marques-Toigo y el geólogo uruguayo Lorenzo Ferrando (ver de Santa Ana *et al.* 2006 y fuentes allí citadas).

Las Formaciones Castellanos y Migueles de la Cuenca de Santa Lucía al Sur de Uruguay, son unidades sedimentarias de origen continental que se depositaron durante el Período **Cretácico (K)** hacia finales del Mesozoico, cuando las angiospermas, que hoy dominan en prácticamente todos los ambientes continentales, recién comenzaban a asomar sobre la faz de la Tierra. En la Formación Castellanos, en investigaciones lideradas por las palinólogas brasileñas Carla Campos y Judite García conjuntamente con colaboradores (ver Veroslavsky *et al.* 2004 y fuentes allí citadas), se encontraron asociaciones de palinomorfos dominadas por esporas de **briofitas** (musgos) y **pteridofitas** (helechos), subordinadamente granos de polen de **gimnospermas** y escasas **angiospermas**, además de **algas** de agua dulce. Esta asociación permitió confirmar un paleoambiente estrictamente continental, lacustre, de aguas calmas y someras, en un paleoclima cálido y seco. Por otra parte, estudios palinológicos en la Formación Migueles realizados por el mismo grupo de investigadores, brindaron una palinoflora co-dominada por esporas de plantas vasculares inferiores¹⁴ y granos de polen de gimnospermas, apareciendo los granos de polen de angiospermas en porcentajes mucho menores. La buena preservación de algunos géneros de esporas permitió inferir un paleoclima cálido y húmedo para el momento de depositación, mientras que el registro de algas continentales sugiere un ambiente lacustre y calmo. En ambas formaciones, la edad inferida a partir de las asociaciones observadas es Cretácico Temprano.

Durante el final del Cretácico y el Cenozoico, el territorio de lo que actualmente es Uruguay se encontró bajo la influencia de varios ciclos transgresivos del mar que lo inundaron sucesivas veces. Algunos de estos ciclos fueron registrados mediante palinomorfos de sedimentos de sub-superficie de la plataforma continental, que fueron estudiados por la autora de este capítulo y la palinóloga argentina Raquel Guerstein. Estas ricas asociaciones están dominadas por **dinoquistes**, entre los que se reconocieron más de cincuenta especies, además de varias especies de **acritarcas**, **esporas**, **granos de polen** y **algas** clorofíceas (Lám. II b, pág.).

En estos sedimentos, correspondientes a las Formaciones Mercedes y Gaviotín, la composición de las asociaciones palinológicas permitió

14. Entendidas como plantas sin semilla.

distinguir tres intervalos estratigráficos entre el Cretácico Superior y comienzos del **Terciario (T)**, correspondientes a dos de los ciclos transgresivos mencionados. De acuerdo a la proporción relativa de los diferentes grupos de palinomorfos, fue posible realizar inferencias paleoclimáticas para cada uno de los intervalos. Así, las asociaciones interpretadas como de edad Cretácico Tardío reflejan condiciones climáticas cálidas y aguas someras, eutróficas,¹⁵ de ambientes restringidos, características paleoambientales que permiten explicar el mayor aporte de algunos elementos continentales, mientras que las asociaciones asignadas a comienzos del Terciario reflejan condiciones de mar abierto. El intervalo posterior, interpretado como Eoceno Medio, presenta asociaciones dominadas por ciertas especies de dinoflagelados consideradas autotróficas y características de mar abierto, por lo que reflejarían aguas superficiales oligotróficas,¹⁶ en un ambiente nerítico externo.¹⁷

En perforaciones realizadas en sedimentos de la Laguna Blanca en Maldonado, estudiados por el limnólogo uruguayo Felipe García-Rodríguez, el alemán Ditmar Metzeltin y colaboradores, aparecen **granos de polen, esporas y restos algales**, así como microfósiles silíceos que se detallan más adelante en este capítulo. Estos restos brindan luz sobre las características de la vegetación en el Sudeste de Uruguay durante los últimos miles de años, reflejando vegetación de arenales, con áreas de suelo seco y matorrales, así como lugares húmedos y sombríos en las riberas.

Microfósiles silíceos

Este es otro caso donde se reúnen restos de organismos, o partes de ellos, en un grupo heterogéneo en base a la composición de sus partes duras y no por una determinada afinidad taxonómica (Fig. 4.8, pág.). Aquí encontraremos representantes de diferentes filos e incluso de diferentes reinos (ver Cap. 2). En algunos casos se trata de esqueletos externos de organismos, en otros, internos; pueden ser partes de organismos o también inclusiones minerales en ciertos órganos. En la mayor parte de los casos, la afinidad biológica de los microfósiles silíceos es conocida y los organismos son clasificados dentro de los niveles taxonómicos correspondientes,

15. Con abundancia de nutrientes.

16. Con baja concentración de nutrientes.

17. Se denomina *nerítico* al ambiente de plataforma continental con profundidades de 0 a 200 m.

mientras que en otros se utiliza, al igual que para muchos palinomorfos, una clasificación exclusivamente morfológica. Estos microfósiles pueden provenir de todos los tipos de ambientes, ya sea marinos como continentales, tanto estrictamente terrestres como dulceacuícolas (Fig. 4.1, pág.). La mayor parte de los grupos que integran este conjunto de microfósiles viven en la actualidad, mientras que el registro geológico de los grupos más antiguos comienza en el Paleozoico Inferior. Como se ha mencionado, son muy importantes por su acumulación en los sedimentos de grandes profundidades marinas, por debajo de los límites donde los microfósiles calcáreos se disuelven, generando rocas de gran importancia económica.

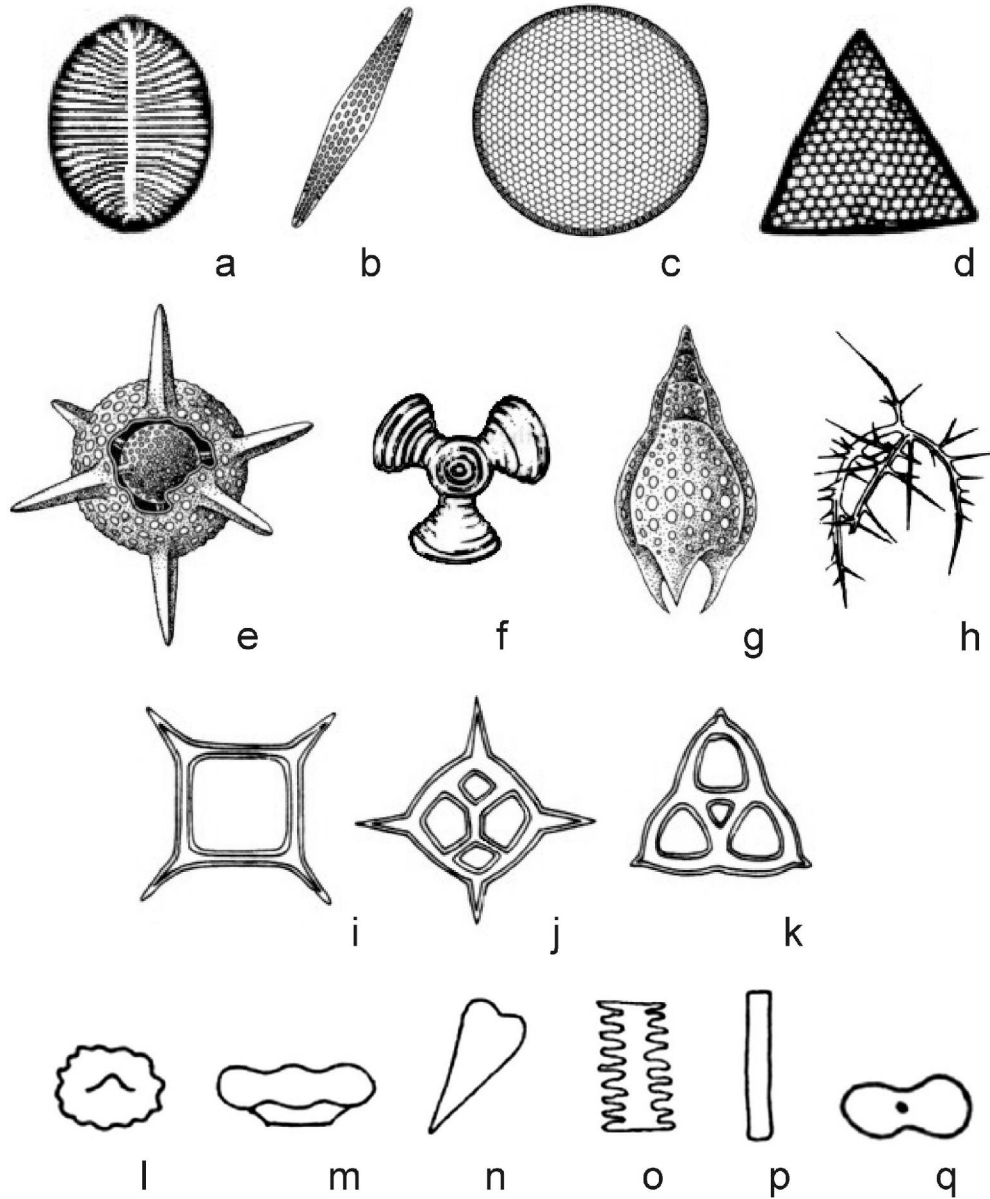


Figura 4.8 – Diferentes morfologías dentro de los principales grupos de microfósiles silíceos.

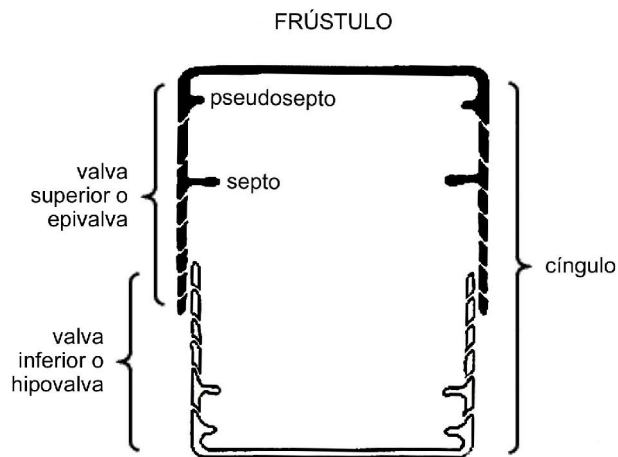
a-d: DIATOMEAS; Orden a y b: Pennales, c y d: Centrales. **e-h:** RADIOLARIOS; Orden e y f: Spumellaria, g y h: Nassellaria. **i-k:** SILICOFLAGELADOS; Género i: Mesocena, j: Dictyocha, k: Corbisema. **l-q:** SILICOFITOLITOS; morfotipo l: pileolita, m: halterolita, n: aculeolita, o: prismatolita, p: prismatolita, q: halterolita. Los dibujos se encuentran a diferentes escalas (por tamaños consultar el texto). Tomado y modificado de diferentes fuentes (Armstrong & Brasier 2005; Bignot 1988; Bobrov & Bobrova 2002; Milsom &

Rigby 2004).

Algunos grupos de microfósiles silíceos

Diatomeas

Las diatomeas, comunes y pequeñas algas unicelulares que viven tanto en aguas marinas como continentales y que pueden ser solitarias o coloniales, tienen un esqueleto externo llamado **frústulo** (Fig. 4.8 a-d, pág., y Fig. 4.9, pág.). Este esqueleto está formado por dos partes llamadas **valvas**, que encajan una dentro de otra a modo de caja y tapa, denominándose epivalva e hipovalva a la superior e inferior respectivamente. El espesor del esqueleto se denomina **cíngulo**, determinando que puedan observarse en vista valvar o cingular. Las valvas presentan formas muy variables dividiéndose en dos grandes grupos, aquellas con simetría radial (**centrales**) y bilateral (**pennales**) (Fig. 4.10 a-b, pág., y Lám. II f-g, pág.). Su tamaño puede variar entre 5 y 2.000 μm , aunque la mayor parte se encuentra en el rango comprendido entre 10 y 100 μm . Pueden ser de hábito tanto **bentónico**¹⁸ como **planctónico**.¹⁹



18. En ecología se llama bentos –del griego βένθος (*bénthos*: fondo marino)– a la comunidad formada por los organismos que habitan el fondo de los ecosistemas acuáticos.

19. Plancton –del griego πλαγκτός, (*plagktós*: errante)– hace referencia a un conjunto de organismos acuáticos, principalmente pequeños o microscópicos, que son desplazados por las corrientes.

Figura 4.9 – Morfología del esqueleto de las diatomeas en vista cingular y su terminología.

Modificado de <http://www.ucl.ac.uk/GeolSci/micropal/diatom.html>

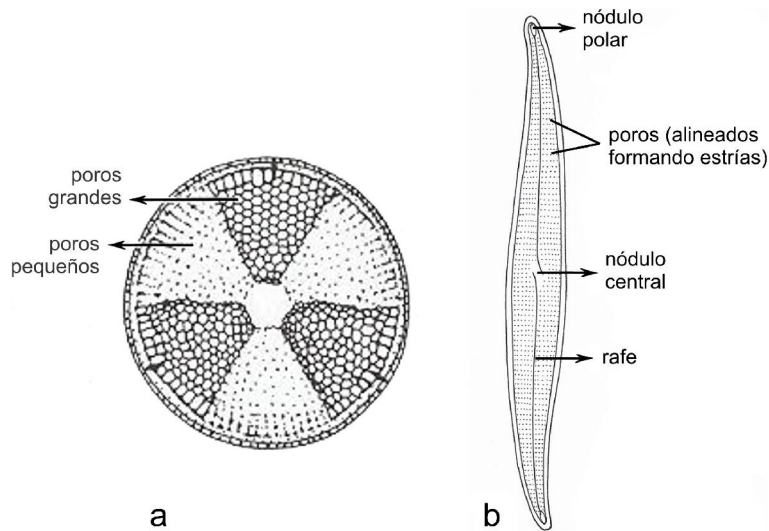


Figura 4.10 – Terminología general aplicada a diatomeas.

a: céntrica, b: pennada. Adaptado de Armstrong & Brasier 2005.

Son encontrados como fósiles a partir del Cretácico y viven en la actualidad. Al igual que lo que sucede con los radiolarios (ver más adelante), podemos encontrar rocas formadas exclusivamente por acumulación de estos esqueletos a las cuales se denomina **diatomitas**. Al ser organismos fotosintéticos requieren de la luz para vivir, por lo que su distribución está restringida a la zona **fótica**.²⁰ Son muy sensibles a las condiciones físicas y químicas del ambiente en el que viven, por lo que proveen información valiosa desde el punto de vista **paleoambiental**. Son muy útiles como **indicadores temporales** en rocas formadas en profundidades mayores a aquellas donde los microfósiles calcáreos son disueltos, al igual que en altas latitudes, en particular, después del Mioceno. En el Cuaternario son indicadoras de cambios de hábitat terrestre a marino, de niveles lacustres y

20. La **zona fótica**, en ambientes acuáticos, es aquella en la que penetra la luz del sol, cuya profundidad puede ser muy variable dependiendo del material en suspensión, pudiendo ser de solamente unos pocos decímetros en aguas muy turbias, hasta unos 700 m, aunque para los seres vivos la luz necesaria para realizar procesos vitales como fotosíntesis difícilmente sobrepasa los 200 m en aguas muy claras.

marinos, y de la química del agua. La proporción entre isótopos de oxígeno O^{18} y O^{16} en sus frústulos puede también ser usada para indicar temperaturas absolutas en el Cuaternario.

Espículas de esponjas

Dentro de las esponjas, que conforman el Filo **Poríferos** del Reino Animal, existen tres grandes grupos según su composición: las **calcáreas** que se verán más adelante, las **hexactinélidas** y las **demosponjas**. Las dos últimas poseen elementos esqueléticos silíceos llamados espículas, las que al morir la esponja se esparcen y pueden aparecer como microfósiles aislados en el sedimento. Su forma es variable. Se dividen en primer término según su tamaño en microscleras (de 10 a 100 μm ; Fig. 4.11, pág.) y megascleras (de 100 a 1.000 μm ; Fig. 4.12, pág.). Estas últimas se subdividen de acuerdo al número de ejes que presenta y a la terminación de éstos. Así, de acuerdo al número de ejes tendremos monoaxonas (con un solo eje), triaxonas (con tres ejes), tetraxonas (con cuatro ejes) o poliaxonas (con más de cuatro ejes). El registro geológico de estas espículas es relativamente pobre pero muy extendido, remontándose su aparición al Cámbrico y llegando hasta la actualidad. Podemos encontrarlas tanto en ambientes marinos como dulceacuícolas.

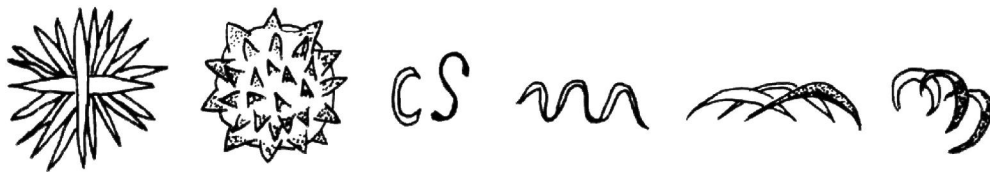


Figura 4.11 –Diferentes tipos de microscleras.

De izquierda a derecha: aster, oxiaster, sigmaspiras, polispiras, toxadragma y sigmadragma. Tomado de <http://www.uco.es/dptos/zoologia/>

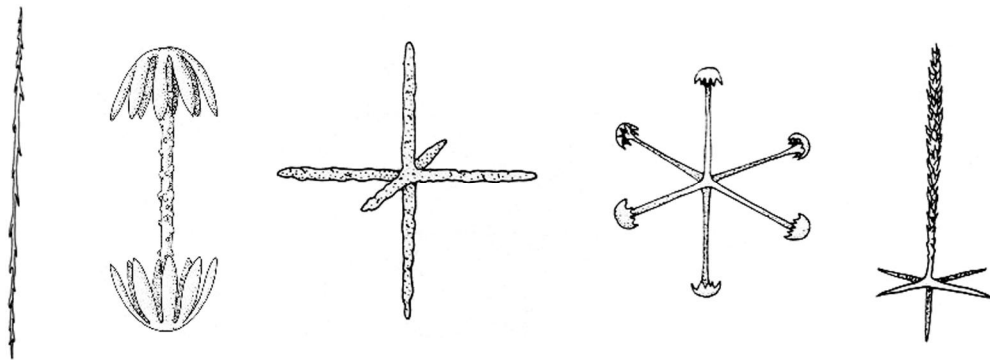


Figura 4.12 – Diferentes tipos de megascleras.

Tomado de Boury-Esnault & Rützler 1997.

Radiolarios

Son **protozoarios**²¹ marinos, planctónicos, de hábito solitario o colonial, ampliamente distribuidos en los océanos. Presentan un esqueleto interno formado por barras sólidas y enrejados dispuestos de las más variadas formas imaginables, siendo los más comunes y abundantes aquellos de forma más o menos esferoidal, los espumeláridos (Fig. 4.13 A, pág.), y los de forma cónica o de “casco vikingo”, denominados nasseláridos (Fig. 4.13 B, pág.). Su tamaño varía generalmente entre 50 y 200 μm , aunque las colonias pueden llegar a medir varios metros. Viven en toda la columna de agua, desde la superficie hasta cientos de metros de profundidad.

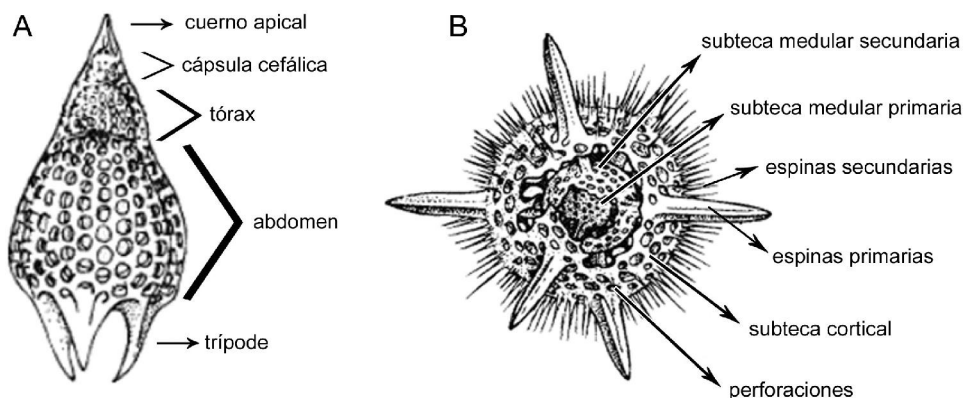


Figura 4.13 – Terminología general de radiolarios.

A: nasseláridos; B: espumeláridos. Adaptado de Armstrong & Brasier 2005.

Los primeros aparecieron en el Cámbrico y aún persisten varios cientos de especies. Son muy buenos **indicadores estratigráficos**, principalmente para rocas formadas en los fondos marinos durante todo su registro, y en particular en el Paleozoico y Mesozoico. También presentan cierta importancia para la inferencia de paleoclimas, paleotemperatura, paleogeografía y cambios tectónicos en cuencas oceánicas. Fueron, por ejemplo, una de las primeras evidencias del cierre del Istmo de Panamá. La

21. Hasta hace algún tiempo los protozoarios o protozoos se consideraban animales unicelulares. Hoy se integran al Reino Protistas (ver más atrás).

gran acumulación de sus restos esqueléticos provenientes de diferentes partes de la columna de agua, puede generar rocas exclusivamente formadas por éstos denominadas **radiolaritas**, de gran interés industrial para el aprovechamiento de la sílice.

Silicoflagelados

Los **silicoflagelados** son pequeños organismos unicelulares marinos, que por poseer pigmentos fotosintéticos y un flagelo, han sido posicionados dentro del fitoplancton por los botánicos y dentro del zooplancton por los zoólogos. Actualmente se los puede considerar un grupo dentro del Reino Protistas. Presentan un esqueleto interno formado por la unión de tubos silíceos huecos que generan formas variadas pero más o menos geométricas (Fig. 4.14, pág.). Su tamaño varía entre 20 y 100 μm y son exclusivamente solitarios. Viven desde la superficie hasta los 300 metros de profundidad. Surgieron en el Cretácico y llegan hasta la actualidad, habiendo evolucionado lentamente. Tienen cierta utilidad bioestratigráfica únicamente en regiones tropicales. En su historia geológica han sido más diversos e importantes numéricamente en los momentos de enfriamiento global, siendo útiles en determinaciones paleoclimáticas.

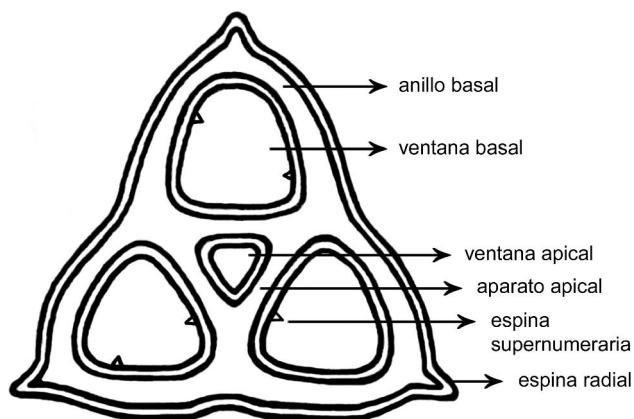


Figura 4.14 – Terminología general aplicada a silicoflagelados.
Redibujado y modificado de Armstrong & Brasier 2005.

Silicofitolitos

Los **silicofitolitos**, o simplemente **fitolitos** (Fig. 4.8 l-q, pág., y Lám. II h, pág.), son inclusiones silíceas microscópicas que encontramos en ciertos

órganos vegetales, en particular en las plantas con flor, aunque no exclusivamente. Estos cuerpos pueden estar dentro o entre las células, especialmente de tejidos epidérmicos, y son más abundantes en las partes expuestas y tiernas de la planta como hojas, tallos más jóvenes y flores. Son secretados por la propia planta como forma de protección contra depredadores, sostén, y también como restos metabólicos de la función de evapotranspiración.²² Es posible clasificar estos cuerpos silíceos mediante su forma, y cada planta presenta un cierto tipo o conjunto de tipos de silicofitolitos. Esto último resulta muy útil para determinar la vegetación que vivió en el pasado reciente, dado su alto potencial de fosilización comparado con los tejidos blandos de las plantas. Es de particular relevancia en el estudio de civilizaciones prehistóricas. Los silicofitolitos más antiguos conocidos se registran en el Devónico, aunque comienzan a ser especialmente abundantes con la radiación de las angiospermas a finales del Cretácico, y llegan hasta la actualidad. Los silicofitolitos asociados a sitios arqueológicos, permiten realizar inferencias sobre prácticas culturales respecto a la utilización o domesticación de recursos vegetales con fines alimenticios, religiosos u otros.

Microfósiles silíceos en Uruguay

Esta rama de la micropaleontología ha sido poco abordada en Uruguay.

Las **diatomeas** han sido estudiadas en sedimentos de fines del **Cuaternario (Q)**. Se destacan los estudios pioneros del paleontólogo ítalo-argentino Gioacchino “Joaquín” Frenguelli (Fig. 4.15, pág.),²³ sobre diatomeas de depósitos del litoral Oeste de Uruguay que hoy podrían

22. Proceso fisiológico de los vegetales por medio del cual pierden agua hacia la atmósfera, ya sea en forma líquida o gaseosa.

23. Gioacchino Frenguelli nació en Roma en 1883. Llegó en 1911 a la ciudad de Santa Fe donde ejerció durante algunos años la medicina. Pero luego desarrolló en Argentina una importante y vasta obra en geología, paleobotánica y paleontología, con 275 artículos científicos. Trabajó como docente e investigador en Santa Fe y Córdoba hasta ingresar en 1934 al Museo de La Plata, llegando a ser Director de la División de Paleobotánica, de donde fue luego expulsado por razones políticas. En 1940, Frenguelli dio a conocer al mundo la importancia paleontológica de la región de Ischigualasto (en la provincia de San Juan). Fue el primero en reconocer que un grupo de ungulados sudamericanos persistió hasta el Cuaternario. Su importante obra científica es, aún en la actualidad, consulta obligada por paleobotánicos y palinólogos. **Lleva su nombre la biblioteca del Museo Provincial de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino” de Santa Fe [¿esto va acá o en la nota al pie de Ameghino?].**

corresponderse con las Formaciones Fray Bentos y Villa Soriano. Otros microfósiles silíceos hallados en estas unidades son **microscleras** y **espículas monoaxónicas** de **demosponjas** que hoy día habitan ambientes de aguas dulces o salobres. Posteriores análisis micropaleontológicos del uruguayo Ruben Larrañaga, agregan algunas especies a las ya descritas por Frenguelli para la Formación Villa Soriano. Es en sedimentos asignables a esta misma formación que el paleontólogo uruguayo Daniel Perea reporta el único registro de silicoflagelados de Uruguay, representados por el Género *Dictyocha*.



Figura 4.15 – Joaquín Frenguelli (1883-1958).

Los sedimentos de las lagunas costeras de Rocha, Blanca y de Castillos, estudiados por los ya citados García-Rodríguez y colaboradores, guardan ricas asociaciones de diatomeas fósiles de edades Pleistoceno Tardío y Holoceno, que brindan información sobre las variaciones del nivel del mar ocurridas durante estos períodos. En base a especies indicadoras de cambios de salinidad, se infirieron momentos de dominancia de aguas marinas/salobres, o salobres/dulceacuícolas, que representan momentos de transgresión y regresión respectivamente.

Hasta el momento son pocos los registros de **radiolarios** que existen para el Uruguay, básicamente por la ausencia de estudios específicos. En la matriz de concreciones fosfáticas que aparecen asociadas a los sedimentos glaciales de la Formación San Gregorio, investigadores liderados por el

radiolariólogo alemán Andreas Braun, conjuntamente con colaboradores de nuestro país, reportaron diversos radiolarios abundantes y bien preservados que estarían representando el Carbonífero Superior.

La primera mención de **silicofitolitos** (como “células silíceas de gramíneas”) en sedimentos de Uruguay fue realizada por Frenguelli para depósitos cenozoicos que corresponderían a las Formaciones Fray Bentos y Villa Soriano. Posteriormente, su análisis detallado ha estado vinculado a investigaciones arqueológicas, con un importante empuje en las últimas dos décadas. Fundamentalmente se han estudiado los silicofitolitos asociados a algunos “**cerritos de indios**”, unas 3.000 construcciones de unos 30 a 40 metros de diámetro y 0,5 a 7 metros de altura realizadas por indígenas en el Este del país, cuya función original es aún motivo de controversias. Entre los silicofitolitos hallados en los estudios de la arqueóloga uruguaya Laura del Puerto, hay abundancia de ciertas gramíneas que podrían haber sido utilizadas para la construcción de los mismos cerritos, palmeras (especialmente butiá) cuyas hojas eran utilizadas entre otras cosas para cestería y construcción, mientras que los frutos lo eran para alimentación y enterramientos. Asimismo, resulta muy importante el hallazgo de fitolitos de maíz, que representa una evidencia directa de las prácticas de cultivo de esta planta con fines alimenticios. También fueron estudiados silicofitolitos en restos de cerámicas elaboradas por estas civilizaciones, donde la identificación de fitolitos provenientes de fruto de butiá, maíz y cucurbitáceas, demuestran la domesticación de estos recursos por parte de los pobladores prehistóricos.

Microfósiles calcáreos

Muchos son los organismos que incorporan el calcio a su esqueleto, algunos bajo la forma de carbonato y otros bajo la forma de fosfato. Normalmente se denomina calcáreos sólo a los primeros.

El carbonato de calcio es uno de los minerales más comunes en los esqueletos de animales, encontrándose también en ciertos vegetales marinos. Por este motivo, es de esperar que en el ámbito de los microfósiles, tratándose de microfósiles calcáreos, nos enfrentemos a una plétora de organismos tan diferentes como artrópodos, protozoarios, algas, esponjas y partes de organismos macroscópicos, entre otros (Fig. 4.16, pág.). También se incluyen en este grupo a las especies de animales de pequeño tamaño de,

por ejemplo, gasterópodos, bivalvos, crustáceos, etc. El biocrón de los microfósiles calcáreos comienza a fines del Precámbrico e inicios del Cámbrico con la enigmática “**Small Shelly Fauna**”²⁴ (**Cloudina** es uno de sus integrantes más conocidos; Fig. 4.17, pág.) y llega hasta el Reciente. Estos organismos que biomineralizan el carbonato de calcio son importantes formadores de rocas, un ejemplo es la creta o tiza (también llamada “*chalk*”, común en secuencias del Mesozoico), roca carbonática formada por la acumulación de **cocolitofóridos** y **foraminíferos** planctónicos.

24. Es la fauna de organismos con esqueletos mineralizados más antigua del registro fósil mundial.

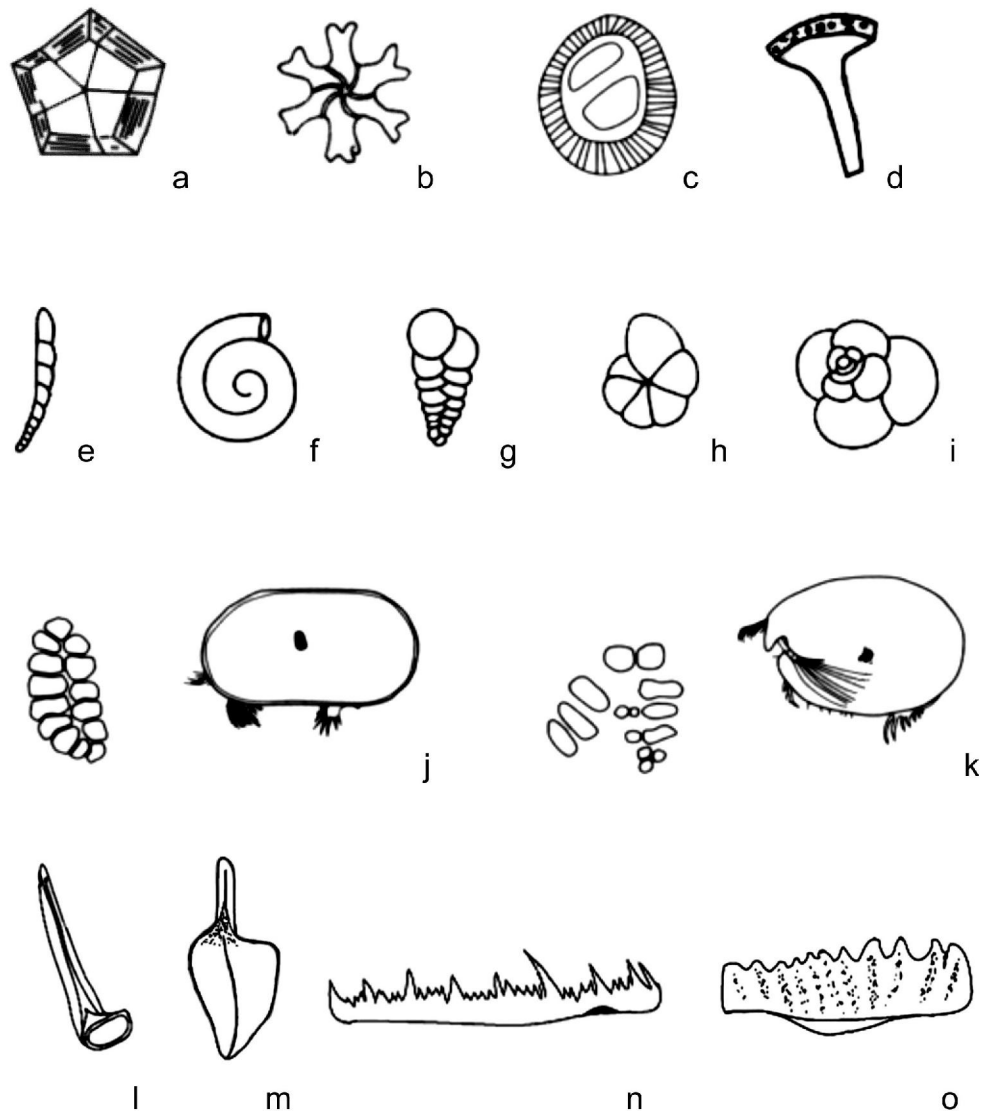


Figura 4.16 – Diferentes morfologías dentro de los principales grupos de microfósiles calcáreos y fosfáticos.

a-d: NANOFÓSILES CALCÁREOS; Familia a: *Braarudosphaeraceae*, b: *Discoasteraceae*, c: *Prinsiaceae*, d: *Prediscosphaeraceae*. **e-i:** FORAMINÍFEROS; tipo morfológico e: uniserial, f: planispiral evolutivo, g: biserial, h: planispiral involuto, i: trochospiral evolutivo. **j-k:** OSTRÁCODOS representados por las impresiones musculares y de la valva, a la derecha e izquierda respectivamente, de cada ejemplar; Suborden j: *Platycopina*, k: *Myodocopina*. **l-o:** CONODONTES; morfotipo l: cónico simple, m: plataforma, n: barra, o: cuchilla. Los dibujos se encuentran a diferentes escalas (por tamaños consultar el texto). Tomado y modificado de diferentes fuentes (Armstrong & Brasier 2005; Milsom & Rigby 2004; Müller 1978).

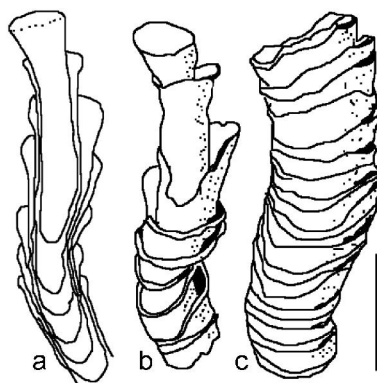


Figura 4.17 – Cloudina.

a: corte longitudinal; **b** y **c:** dos vistas externas. Escala 1 mm. Adaptado de Seilacher 1999.

Un capítulo aparte lo constituyen otros microfósiles que contienen calcio pero bajo la forma de **fosfato de calcio** (razón por la cual suelen llamárseles fosfáticos), los **conodontes** (Fig. 4.16 l-o, pág.). Con un tamaño entre 250 μm y 2mm, aparecen en sedimentos de origen marino desde el Cámbrico (tal vez incluso Precámbrico) hasta finales del Triásico, cuando se extinguen. Consisten en piezas bucales con variadas formas, a veces de denticulos, agudos o no, otras en forma de placas trituradoras, de cono o plataforma. Durante mucho tiempo se especuló sobre el origen y afinidad taxonómica de estos fósiles. La evidencia que revela ejemplares completos estudiados en las últimas tres décadas, indica que pertenecieron a órganos de alimentación de **vertebrados primitivos** (peces sin mandíbulas) vinculados a las actuales lampreas. Estos microfósiles presentan una gran relevancia bioestratigráfica a lo largo de todo su biocrón.

Principales grupos de microfósiles calcáreos

Ostrácodos

Los ostrácodos son diminutos animales del grupo de los crustáceos. Poseen un esqueleto conformado por dos partes llamadas valvas (bivalvos),²⁵ en general de pequeño tamaño, la mayoría entre 0,5 y 3 mm (Fig. 4.16 j-k

25. La condición de bivalvos se presenta en otros grupos de invertebrados, como los Bivalvos propiamente dichos (almejas, mejillones, ostras, etc.) pertenecientes al Filo Moluscos, y los Braquiópodos (ver Caps. 7 y 12).

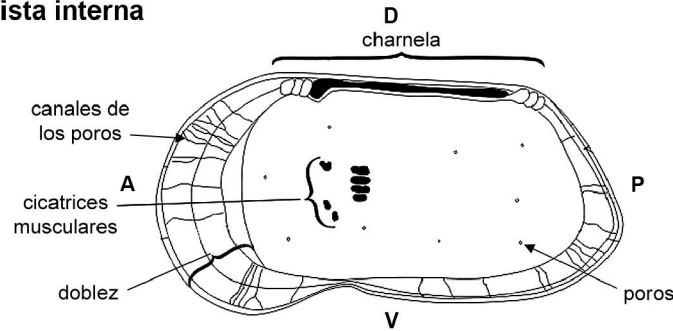
pág., y Fig. 4.18, pág.), las cuales abren para poder movilizarse, alimentarse y reproducirse con sus apéndices. Su esqueleto puede ser quitinoso o mineralizado con carbonato de calcio. La mayoría tienen hábitos **bentónicos** y **detritívoros**,²⁶ pudiendo ser marinos, dulceacuícolas o de aguas salobres. Como en casi todos los invertebrados, el grueso de la diversidad se encuentra en el ambiente marino. Este grupo está representado desde inicios del Paleozoico, en el Cámbrico, hasta la actualidad, en general procedentes de aguas relativamente someras. Las formas de agua dulce aparecieron en el Carbonífero, pero no se tornaron comunes sino hasta el **Jurásico (J)**. Su registro fósil consiste principalmente en las valvas mineralizadas con carbonato de calcio, si bien hay casos en los cuales se han preservado partes menos mineralizadas como los apéndices, luego de una rápida fosfatización diagenética²⁷ que permitió su conservación.

Diversas especies de este grupo han sido utilizadas como marcadores bioestratigráficos a escala local o regional en el ambiente marino y como fósiles de facies (ver Cap. 2). La restricción geográfica en el uso como fósiles guía para correlacionar localidades distantes, se debe al hábito bentónico de este grupo lo cual limita su capacidad de dispersión, a diferencia de los grupos de organismos planctónicos.

26. Del latín *detritus* (participio pasivo de *deterere*): material tirado o desechado. Detritívoros son los seres que se alimentan de partículas orgánicas sueltas en suspensión en el medio acuático.

27. Sustitución por fosfato cálcico en el momento de la fosilización (ver Caps. 1 y 3).

Vista interna



Vista externa

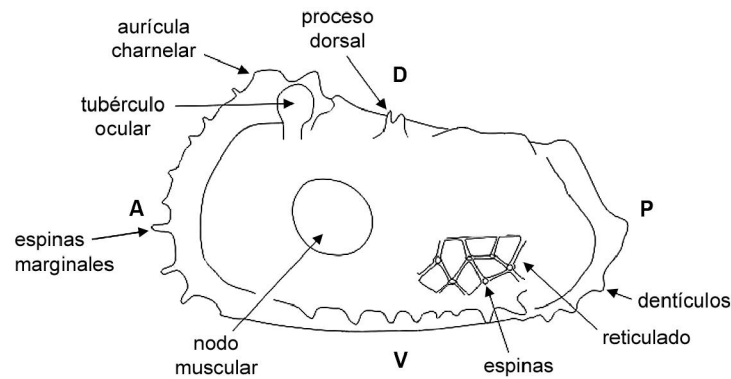


Figura 4.18 – Morfología general de las valvas de un ostrácodo en vista interna y externa.

Adaptado de <http://w3.gre.ac.uk/schools/nri/earth/ostracod/gault.htm>

Foraminíferos

Este grupo incluye protozoarios acuáticos, marinos, dulceacuícolas o de aguas salobre, planctónicos y bentónicos, recubiertos por un caparazón que suele estar perforado por numerosos orificios o **forámenes** –del latín *foramen*: agujero (de ahí el nombre que los distingue)–. Los hay microscópicos (de 0,1 a 3 mm, **microforaminíferos**), como también macroscópicos (**macroforaminíferos**) que alcanzan varios centímetros, a pesar de que todos ellos son unicelulares. Cuando se trata de macroforaminíferos, para poder crecer a tamaños centimétricos adoptan la estrategia del **sincitio**.²⁸ Sus esqueletos pueden ser de **calcita** o **aragonita**,²⁹

28. Sincitio o sincicio: célula simple o masa protoplasmática con numerosos núcleos, carente de membrana de separación entre ellos.

29. Diferentes tipos de cristalización del carbonato de calcio.

algunos con granos cementados, biomineralizados por el propio organismo, o tomados del medio que habitan, por ejemplo granos de arena, espículas de esponjas o el caparazón de otros foraminíferos.

Los foraminíferos bentónicos aparecen en el Cámbrico llegando al Reciente, mientras que los planctónicos aparecen en el Triásico, llegando también hasta hoy día.

La morfología del esqueleto puede ser muy variada (Fig. 4.16 e-i, pág.). En las formas más complejas es básicamente un tubo dividido en cámaras (de número variable) comunicadas a través de perforaciones (forámenes). Existen formas con una única cámara (**uniloculares**) o con muchas cámaras (**multiloculares**). Las cámaras son de morfología variable de acuerdo con la especie, y cuando el esqueleto posee más de una, el arreglo o disposición de las mismas puede ser de diversas maneras según las diferentes especies. Así encontramos esqueletos con las cámaras dispuestas en forma lineal o serial (**uniserial** si es en una única fila, **biserial** cuando es en dos filas y así sucesivamente). También hay esqueletos enrollados en espiral plana o en hélice (**planiespiral** o **trocoide espiral** respectivamente), tanto **evolutas** como **involutas**, en este último caso la última vuelta cubre a las precedentes. Las esculturas superficiales de los esqueletos son variadas pudiéndose encontrar espinas, tubérculos, costillas y poros, entre otras (Fig. 4.19, pág.).

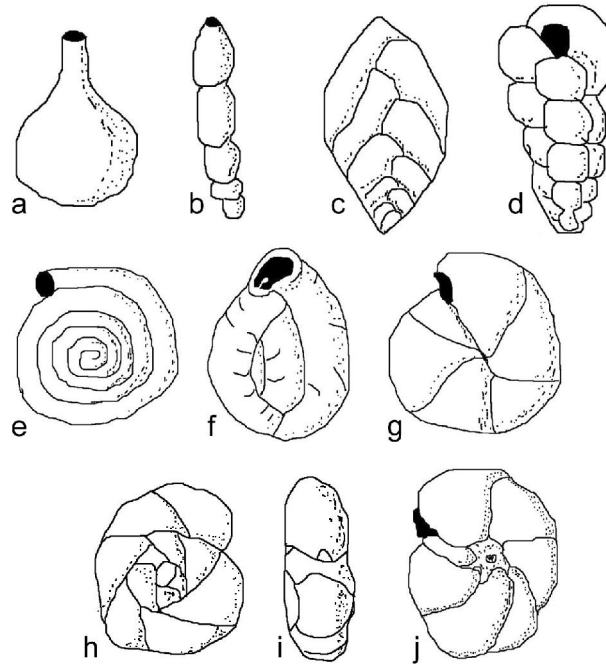


Figura 4.19 – Diferentes tipos de disposición de cámaras en foraminíferos. **a:** unilocular (una única cámara). **b:** uniserial (una única fila de cámaras). **c:** biserial (dos filas de cámaras). **d:** tiserial (tres filas de cámaras). **e:** planiespiral evolutivo. **f:** espiroloculinoide (espiral de cámaras de forma cilíndrica). **g:** planiespiral involuto. **h-j:** trocoide espiral evolutivo (h: cara espiral, i: vista lateral, j: cara umbilical). Tomado de Loeblich & Tappan 1964.

La utilidad principal de los foraminíferos ha sido históricamente su excelencia como **fósiles guía**, en especial los planctónicos por su capacidad de dispersión, pudiendo ser reconocidos por sus cámaras globosas y la presencia de espinas o proyecciones del esqueleto. También algunos macroforaminíferos han sido utilizados como buenos fósiles guía debido a la alta complejidad que alcanzaron sus esqueletos de gran tamaño. Bien conocidos son los numulítidos, macroforaminíferos lentiformes, que han sido útiles como marcadores bioestratigráficos del Terciario temprano.³⁰ Buena parte de la tabla del tiempo geológico (Fig. 2.1, pág.) debe sus

30. En la antigua Grecia, por su forma de lenteja y porque las rocas que los contienen están cerca del monte Olimpo (*‘Olimpos*, al Norte de Thessalia), eran interpretados como restos de banquetes de los dioses. Heródoto (*Ἡρόδοτος*, 485-425 a.C.) también los describe como “lentejas petrificadas” al observarlos en la estructura de las rocas que componen las pirámides de Egipto, e interpretándolos como resabios de la comida de los obreros que las construyeron.

divisiones menores a la distribución de los foraminíferos.

Cocolitofóridos (nanoplancton calcáreo)

Este grupo incluye a organismos unicelulares, planctónicos, exclusivamente marinos, de muy pequeño tamaño (2 a 20 μm) con esqueletos formados por varias piezas (**multielemento**) de calcita. Su diminuto tamaño hace imprescindible la utilización de microscopía electrónica de barrido para su análisis, motivo por el cual integran el grupo específico de **nanofósiles**, como se ha mencionado anteriormente.

La morfología de las partes duras consiste en un esqueleto calcáreo, la **cocoesfera**, que encierra la única célula a modo de armadura conformada por muchas placas, la mayoría de las veces discoidales, denominadas **cocolitos** (Fig. 4.20, pág.). Estas placas poseen una morfología recurrente que permite reconocerlas e identificar las diferentes especies. Pueden hallarse articuladas formando la cocoesfera o desarticuladas. En este último caso, la clasificación puede verse dificultada, dado que algunas especies pueden tener más de un tipo de cocolito, y a su vez, diferentes especies pueden compartir una misma morfología de cocolito, en general los de formas más simples. La dificultad crece aún más ya que la morfología de los cocolitos puede cambiar a lo largo de la vida del organismo y también como respuesta a fluctuaciones climático-ambientales estresantes.

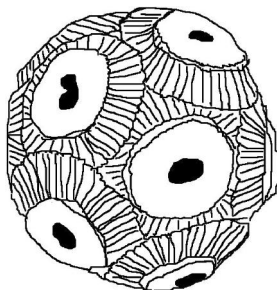


Figura 4.20 – Cocoesfera compuesta por cocolitos.

Diámetro aproximado 10 μm . Modificado de

<http://www.geol.umd.edu/~tholtz/G331/lectures/331micro.html>

Este grupo aparece durante el Mesozoico, en el Triásico tardío-Jurásico temprano, y llega al Reciente. Aunque hasta el momento no han sido registrados en nuestro país, la gran relevancia que poseen desde el punto de vista estratigráfico justifica su descripción en el presente capítulo.

Los cocolitofóridos han sido utilizados ampliamente como **fósiles guía**, dada su gran variabilidad morfológica, abundancia y capacidad de dispersión en los antiguos mares debido a su modo de vida planctónico que los hace independientes del sustrato.

Estos organismos han sido y son importantes en los mares por su **capacidad fotosintetizadora**, la que contribuye a la oxigenación de las aguas y los convierte, junto a otros fotosintetizadores, en la base de la cadena alimentaria marina. Los cocolitofóridos se incluyen en el Reino Protistas.

Espículas calcáreas

Las esponjas presentan un espectro variado de tipos y composición química del esqueleto como se ha mencionado anteriormente. Las **esponjas calcáreas** (Clase Calcarea o Calcisponjas) poseen un esqueleto formado por espículas de carbonato de calcio mono, tri y tetraxónicas (con uno, tres o cuatro ejes), sin canal central, que aisladas son muy comunes como microfósiles. Aparecieron en el Cámbrico temprano, alcanzaron su acmé en el Cretácico y llegan hasta hoy día, siendo más diversas en las zonas tropicales, especialmente en zonas someras, tal cual lo muestra el registro fósil de este grupo.

Otros

También se conocen unidades microscópicas calcáreas que componen el esqueleto de otros animales, por ejemplo **equinodermos** como las **holoturias** (“pepinos de mar”) y los “**erizos de mar**”. Estas estructuras, llamadas **escleritos** y **espinas**, suelen hallarse aisladas como microfósiles en rocas de origen marino.

Microfósiles calcáreos en Uruguay

En general, la literatura sobre microfósiles calcáreos en el país es escasa debido a la ausencia de un grupo de investigación dedicado al tema.

El **registro más antiguo** del país y del mundo en **foraminíferos** corresponde a las rocas del Grupo Arroyo del Soldado del departamento de Lavalleja. El anteriormente citado equipo de estudios del Precámbrico, liderado por Sprechmann y Gaucher, ha descrito para esta unidad el

foraminífero más antiguo conocido. Éste no es de pared calcárea sino un foraminífero de pared aglutinada que seleccionaba cristales de rutilo. Los mismos autores también registran en esa fauna el microfósil **Cloudina**, que es un clásico marcador del límite Precámbrico-Cámbrico. Este pequeño fósil tiene la forma de un cuerno (Fig. 4.17, pág.) compuesto por secciones cónicas imbricadas y su afinidad es incierta.

El Paleozoico de Uruguay es un gran vacío en cuanto al registro documentado de microfósiles calcáreos. Para la Formación Yaguarí (Pérmico tardío-Triásico temprano) del Nordeste del país se conocen algunos **ostrácodos** descritos por los paleontólogos argentinos Pamela Díaz-Saravia y Rafael Herbst. El Mesozoico está representado por ostrácodos de la Formación Tacuarembó del centro y Norte de Uruguay, según estudios de Sprechmann y colaboradores. Ambas unidades se interpretan como depositadas en ambientes de agua dulce. En ellas las asociaciones son de baja diversidad, como es de esperar para este tipo de ambientes.

Ya entrando en el Cenozoico, el registro de foraminíferos y algunos ostrácodos presentes en los sedimentos marinos o estuáricos dejados por los avances del mar durante el Mioceno (Formación Camacho) (ver Cap. 12) y en particular el Cuaternario (Formaciones Villa Soriano y Chuy) (ver Caps. 6 y 14), es de una relativa alta diversidad según lo consignado en minuciosos trabajos de Sprechmann (Lám. II i, pág.). Si bien la falta de elementos planctónicos (los más útiles usualmente) ha limitado las conclusiones a las que se puede llegar, se realizaron algunas inferencias sobre la edad y fundamentalmente sobre algunas variables ambientales como la salinidad y la temperatura.

Microfósiles de la Antártida

El Hércules, como una gigantesca ave polar, da varias vueltas y, luego de un último recorrido semicircular, emprende el recto aterrizaje. El gélido viento sopla a casi 50 nudos en la Península Fildes. Los paleontólogos bajan y se trasladan hacia la tanqueta rusa que los espera para acercarlos a la Base Artigas. El camino no es largo pero sí intrincado y vertiginoso. No hay más vegetación que unos míseros líquenes sobre las piedras. El improvisado vehículo se detiene por momentos por la cantidad de guijarros que se atascan en sus orugas, pero no es problema, unos pocos martillazos y vuelta a arrancar. La Base Artigas surge espléndida al pie del Glacial Collins y casi a orillas de la Bahía Maxwell, de donde parecen dar la bienvenida multitud de

pingüinos. Es pleno verano, ya apreciablemente más frío que el más crudo invierno montevideano. Llegan los primeros uruguayos dispuestos a estudiar la paleontología de la Antártida.

Los terrenos aledaños a la Base Científica Antártica Artigas de Uruguay son ricos en fósiles, así como la mayoría de las rocas que constituyen las capas superficiales de la Península Fildes de la Isla Rey Jorge de las Nuevas Shetland del Sur, donde se ubica dicha base.³¹ El entusiasmo de muchos años de espera y la referida ventaja logística, posibilitaron a científicos uruguayos efectuar campañas para profundizar el conocimiento de la paleontología de esta localidad antártica entre los años 1997 y 2001. Como se verá en el párrafo siguiente y en los dos capítulos subsiguientes, los fósiles de dicha zona corresponden a microfósiles, plantas e icnofósiles. Muestras y ejemplares colectados en aquellas expediciones, hoy integran la Colección Paleontológica de la Facultad de Ciencias.

El registro de microfósiles en las Formaciones Half Three Point (Cretácico) y Fossil Hill (Eoceno) se restringe básicamente a algunos grupos de palinomorfos. Los investigadores Tânia Dutra de Brasil y David J. Batten del Reino Unido, publican en el año 2000 una revisión del registro macroflorístico y micropaleontológico de la Formación Half Three Point, donde se menciona la presencia de numerosas esporas de hongos, esporas de briofitas, licofitas y pteridofitas, granos de polen de gimnospermas y angiospermas, restos de colonias algales y escasas acritarcas. Basados en los palinomorfos registrados en esta formación, así como en la utilización de isótopos radioactivos, los paleontólogos chinos Shen Yan-bin y Cao Liu infieren un ambiente de depositación lacustre, aunque la presencia de escasas acritarcas podría sugerir la cercanía del mar. En la Formación Fossil Hill, los mismos investigadores han hallado esporas de helechos y granos de polen de gimnospermas y angiospermas en un ambiente fluvio lacustre y cercano a la costa. Los palinomorfos de ambas formaciones, así como los macrofósiles vegetales asociados, sugieren bosques lluviosos en un clima cálido y húmedo para la Formación Half Three Point, y templado-cálido húmedo para la Formación Fossil Hill.

31. Otros países que también tienen bases más al Sur sobre la bahía de Maxwell en la península son Rusia, Chile y China. En la misma Isla Rey Jorge hay también bases de Argentina, Brasil, Corea, Perú y Polonia. La isla fue descubierta por un marino inglés en 1819, cuando el rey británico era George III, y luego anexada a Inglaterra; pero esta pertenencia territorial es reclamada por Argentina (que la llama Isla 25 de Mayo) y Chile.

Lecturas recomendadas

- Armstrong HA & Brasier MD (2005): *Microfossils*. Blackwell Publishing, Oxford, 296 pp.
- Bignot G (1988): *Los microfósiles*. Paraninfo, Madrid, 284 pp.
- Fernández JÁ & Mizraji E (eds.) (1995): *Vida y Cosmos – Nuevas reflexiones*. EUDECI, Facultad de Ciencias, Montevideo, 232 pp. [va acá o en Otras obras citadas]
- Jansonius J & McGregor DC (eds.) (2002): *Palynology: Principles and Applications*. 3 volumes. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Salt Lake City, 1330 pp.
- Masquelin H, Perea D, Verde M, Guérèquiz R & Sienra M (2004): *Geología y Paleontología de las islas Shetland del Sur, Antártida*. En: Veroslavsky G, Ubilla M & Martínez S (eds.): *Cuencas sedimentarias de Uruguay. Geología, paleontología y recursos naturales. Cenozoico*. DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo, pp. 167-196.
- Metzeltin D & García-Rodríguez F (2003): *Las diatomeas uruguayas*. DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo, 207 pp.
- Traverse A (1988): *Paleopalynology*. Unwin Hyman Ltd., London, 600 pp.

Otras obras citadas

- Batten DJ & Grenfell HR (1996): *Botryococcus*. En: Jansonius J & McGregor DC (eds.): *Palynology: Principles and Applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Salt Lake City, 1: 205-214.
- Bobrov AA & Bobrova EK (2002): *Phytoliths assemblages in podzol and podzolic soils of the south-west coast of Ohotsk sea*. En: Meunier JD & Colin F (eds.): *Phytoliths: Applications in Earth Sciences and Human History*. Aa Balkema Publishers, Rotterdam, pp. 365-370.
- Bossi J & Navarro R (1991): *Geología del Uruguay*. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo, 967 pp.
- Boury-Esnault N & Rützel K (1997): *Thesaurus of sponge morphology*. Smithsonian contributions to Zoology Series, Smithsonian Institution Press, Washington DC, 596: 52 pp.
- Braun A, Sprechmann P & Gaucher C (2003): *Stratigraphic age of phosphorite-nodules from San Gregorio Formation of Uruguay*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, 12: 739-748.
- Cao L (1992): *Late Cretaceous and Eocene palynofloras from Fildes Peninsula, King George Island (South Shetland Islands), Antarctica*. En: Yoshida et al. (eds.): *Recent Progress in Antarctic Earth Science*. Terra Scientific Publishing Company, Tokyo, pp. 363-369.
- Carter JA (1999) *Late Devonian, Permian and Triassic phytoliths from Antarctica*. Micropaleontology, 45(1): 56-61.
- Daners G & Guerstein GR (2004): *Quistes de dinoflagelados de las sedimentitas marinas del Cretácico tardío-Eoceno en la plataforma continental uruguaya*. En: Veroslavsky G, Ubilla M & Martínez S (eds.): *Cuencas sedimentarias de Uruguay. Geología*,

- Paleontología y Recursos Naturales. Cenozoico*. DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo, pp. 37-62.
- del Puerto L (2003): *Paleoetnobotánica y subsistencia. Ponderación de recursos vegetales y análisis arqueobotánico para el Este de Uruguay*. Tesis para el Taller II en Arqueología, Facultad de Humanidades y Ciencias de la Educación (inédito), 118 pp.
- de Santa Ana H, Goso C & Daners G (2006): *Cuenca Norte: estratigrafía del Carbonífero-Pérmico*. En: Veroslavsky G, Ubilla M & Martínez S (eds.): *Cuencas sedimentarias de Uruguay. Geología, Paleontología y Recursos Naturales. Paleozoico*. DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo, pp. 147-207.
- Díaz-Saravia P & Herbst R (2001): *Ostrácodos dulceacuícolas de la Formación Yaguarí, Pérmico Superior, R.O. del Uruguay*. *Ameghiniana*, 38(2): 213-218.
- Dutra TL & Batten DJ (2000): *Upper Cretaceous floras of King George Island, West Antarctica, and their palaeoenvironmental and phytogeographic implications*. *Cretaceous Research*, 21(2): 181-209.
- Evitt WR (1985): *Sporopollenin Dinoflagellate Cysts – Their Morphology and Interpretation*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Salt Lake City, 349 pp.
- Fensome RA, Riding JB & Taylor FJR (1996): *Dinoflagellates*. En: Jansonius J & McGregor DC (eds.): *Palynology: Principles and Applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Salt Lake City, 1: 107-169.
- Frenguelli J (1930): *Apuntes de Geología uruguaya*. Instituto de Geología y Perforaciones de Montevideo, 11: 6-47.
- García-Rodríguez F, del Puerto L, Castiñeira C, Inda H, Bracco R, Sprechmann P & Scharf BW (2001): *Preliminary Paleolimnological Study of Rocha Lagoon, SE Uruguay*. *Limnologia*, 31: 221-228.
- García-Rodríguez F, Mazzeo N, Sprechmann P, Metzeltin D, Sosa F, Treutler HC, Renom M, Scharf B & Gaucher C (2002): *Paleolimnological assessment of human impacts in Lake Blanca, SE Uruguay*. *Journal of Paleolimnology*, 28: 457-468.
- García-Rodríguez F, Metzeltin D, Sprechmann P & Beltrán LF (2004): *Late Pleistocene and Holocene development of Castillos Lagoon in relation of sea level variation, SE Uruguay*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 10: 641-661.
- Gaucher C, Sial AN, Castiglioni E, Ferreira VP, Campal N, Schipilov A & Kawashita K (2006): *South America's oldest fossils: isotopic evidences of a Neoproterozoic age for stromatolitic carbonates of the Nico Pérez Terrane, Uruguay*. V South American Symposium on Isotope Geology, Punta del Este, Uruguay, Short Papers, 308: 245-248.
- Gaucher C & Sprechmann P (1999): *Upper Vendian skeletal fauna of the Arroyo del Soldado Group, Uruguay*. *Beringeria*, 23: 55-91.
- Gaucher C, Sprechmann P & Schipilov A (1996): *Upper and Middle Proterozoic fossiliferous sedimentary sequences of the Nico Pérez Terrane of Uruguay: Lithostratigraphic units, paleontology, depositional environments and correlations*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 199(3): 339-367.
- Grahn Y (2003): *Silurian and Devonian chitinozoan assemblages from the Chaco-Paraná Basin, Northeastern Argentina and Central Uruguay*. *Revista Española de Micropaleontología*, 35(1): 1-8.
- Herbst R & Zabert LL (1979): *Nota sobre la microfauna de la Formación Camacho (Mioceno Superior) del Uruguay occidental*. *Facena*, 3: 5-17.
- Lang G (1994): *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas*. Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart, 462 pp.
- Larrañaga R (1990): *Nuevos aportes micropaleontológicos (Bacillariophyta) en sedimentos*

- platenses (Fm. Villa Soriano, Holoceno). Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología, 2(4): 11-14.
- Loeblich A Jr & Tappan H (1964): (C) *Protista* 2 (1-2). En: Moore R (ed.): *Treatise on invertebrate paleontology*. Geol. Soc. America & Kansas Univ., 900 pp.
- Martínez S & Lorenzo N (2006): *Fósiles del Devónico de Uruguay*. En: Veroslavsky G, Ubilla M & Martínez S (eds.): *Cuencas sedimentarias de Uruguay. Geología, Paleontología y Recursos Naturales. Paleozoico*. DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo, pp. 133-145.
- Martínez Macchiavello JC (1963): *Microesporomorfos tipos contenidos en el glacial de la base del sistema de Gondwana del Uruguay*. Boletim da Universidade do Paraná, Geología, 10: 1-15.
- Miller MA (1996): *Chitinozoa*. En: Jansonius J & McGregor DC (eds.): *Palynology: Principles and Applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Salt Lake City, 1: 307-336.
- Milsmo C & Rigby S (2004): *Fossils at a glance*. Blackwell Publishing, Malden, 155 pp.
- Müller KJ (1978): *Conodonts and other phosphatic microfossils*. En: Haq B & Boersma A (eds.): *Introduction to Marine Micropaleontology*. Elsevier, New York, pp. 276-291.
- Perea D (1981): *Algunos microfósiles silíceos (Bacillariophyceae, Silicoflagellata, Porifera) encontrados en el Platense de las cercanías de Nueva Palmira, Dpto. de Colonia*. Trabajo de pasaje de curso, Licenciatura en Ciencias Biológicas (inédito).
- Playford G & Dettmann ME (1996): *Spores*. En: Jansonius J & McGregor DC (eds.): *Palynology: Principles and Applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Salt Lake City, 1: 227-260.
- Sanguinetti YT (1980): *Bioestratigrafía (Ostracodes) do Mioceno da Bacia de Pelotas, Rio Grande do Sul*. Pesquisas, 13: 7-34.
- Seilacher A (1999): *Biomat-related lifestyles in the Precambrian*. Palaios, 14: 86-93.
- Shen YB (1994): *Subdivision and correlation of Cretaceous to Paleogene volcano-sedimentary sequence from Fildes Peninsula, King George Island, Antarctica*. En: Shen YB (ed.): *Stratigraphy and palaeontology of Fildes Peninsula, King George Island, Antarctica*. State Antarctic Committee, Monograph (en Chino con resumen en Inglés), 3: 1-36.
- Sprechmann P (1978): *The paleoecology and paleogeography of the uruguayan coastal area during the Neogene and Quaternary*. Zitteliana, 4: 3-72.
- Sprechmann P, Bossi J & Da Silva J (1981): *Cuencas del Jurásico y Cretácico del Uruguay*. En: Volkheimer W & Musacchio E (ed.): *Cuencas Sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur*. Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico, Buenos Aires, pp. 239-270.
- Stancliffe RPW (1996): *Microforaminiferal linings*. En: Jansonius J & McGregor DC (eds.): *Palynology: Principles and Applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Salt Lake City, 1: 373-379.
- Strother PK (1996): *Acritarchs*. En: Jansonius J & McGregor DC (eds.): *Palynology: Principles and Applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Salt Lake City, 1: 81-106.
- Szanilawski H (1996): *Scolecodonts*. En: Jansonius J & McGregor DC (eds.): *Palynology: Principles and Applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Salt Lake City, 1: 337-354.
- Veroslavsky G, de Santa Ana H & Daners G (2007): *Formación Tacuarí (nov. nom.): litoestratigrafía, facies, ambiente, edad y significación geológica (Cerro Largo – Uruguay)*. Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología, 13: 21-33.
- Veroslavsky G, de Santa Ana H & Rosello E (2004): *Depósitos del Jurásico y Cretácico*

- Temprano de la región meridional de Uruguay. El lineamiento Santa Lucía-Aiguá-Merín.* En: Veroslavsky G, Ubilla M & Martínez S (eds.): *Cuencas sedimentarias de Uruguay. Geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico.* 2ª edición, DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo, pp. 117-142.
- von Post L (1916): *Om skogsträdpollen i sydsvenska torfmosselagerföljder.* Geol. Fören. Stockholm Förh., 38: 384-390.
- Wellman CH, Osterloff PL & Mohluddin U (2003): *Fragments of the earliest land plants.* Nature, 425: 282-285.
- Williams GL, Fensome RA, Miller MA & Sarjeant WAS (2000): *A glossary of the terminology applied to Dinoflagellates, Acritarchs and Prasinophytes, with emphasis on fossils: Third Edition.* American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Contribution, 37: 365 pp.