

EXTINCTION Y REGISTRO FOSIL

EXTINCTION AND THE FOSSIL RECORD

Eustoquio Molina
(Editor)

1994

CUADERNOS INTERDISCIPLINARES N^º 5

SIUZ

Seminario Interdisciplinar de la Universidad de Zaragoza

ASPECTOS EPISTEMOLOGICOS Y CAUSAS DE LA EXTINCTION

Epistemological aspects and causes of extinction

Eustoquio MOLINA

ABSTRACT

Most of the controversy about extinction and its causes have an epistemological origin and are due to the inappropriate methodology used, which is especially evident in the controversy about the Cretaceous/Tertiary extinction event. The selectivity of extinction is clear in the three extinction events studied (Cretaceous/Tertiary, Paleocene/Eocene and Eocene/Oligocene), which implies that the causes of extinction are different. There can be several interrelated causes of each extinction event and one major essential cause in each event. The background extinction is strongly conditioned by biological causes, such as competition and endemism that imply natural selection processes as the normal mechanism. The graded mass extinction is mainly controlled by geological causes (volcanism, temperature changes, ocean circulation changes, sea level changes, etc.) and although biological causes are subordinated, they would play an important role. The catastrophic mass extinction, due to its bigger magnitude needs extraordinary causes, extraterrestrial causes predominating over geological and biological causes, natural selection having little time to interfere. In the Upper Cretaceous to Oligocene several meteorite impacts are well documented, but only the C/T impact could produce catastrophic mass extinction, although not so instantaneously as was

initially speculated. The Late Eocene impacts, surely due to their lower magnitude, did not cause enough important global effects to produce catastrophic mass extinction.

INTRODUCCION

El fenómeno de extinción de las especies es uno de los problemas de tipo científico más interesantes y con implicaciones filosóficas, que más preocupa —o debería preocupar— a la sociedad actual, ya que cada día es más evidente el comienzo de una extinción masiva, la cual eventualmente afectaría a la especie humana. Por estos motivos la comunidad científica ha vuelto a interesarse por el fenómeno de la extinción, haciéndolo ahora de una forma multidisciplinar, en especial desde que se propuso que los dinosaurios y otros organismos habían desaparecido en una extinción masiva a causa del impacto de un gran meteorito. Este súbito interés sitúa a la paleontología en un primer plano, ya que es la ciencia que aporta las evidencias directas, a partir del registro fósil, de los ritmos y modalidades de la extinción a lo largo de la historia geológica, mientras que otras disciplinas aportan los datos que ayudan a reconstruir las causas de las extinciones.

Históricamente la paleontología científica nació con el concepto de extinción de las especies (Buffetaut, 1992), fenómeno que hoy parece muy evidente pero que en el pasado era desconocido debido a la falta de datos y a la interpretación literal de las narraciones bíblicas. Ni siquiera el Diluvio Universal habría provocado extinciones, ya que Noé supuestamente habría salvado una pareja de cada especie. Hubo que llegar a final del siglo XVIII para que Georges Cuvier, fundador de la paleontología, pusiera de manifiesto que una serie de revoluciones habrían provocado catastróficas extinciones. Todavía en el siglo XIX estas eran interpretadas por Alcide d'Orbigny, fundador de la micropaleontología y bioestratigrafía, como extinciones totales y creaciones sucesivas, llegando a identificar hasta 27 renovaciones de este tipo. Las ideas catastrofistas fueron rechazadas por gradualistas tales como Charles Darwin que restaron importancia al fenómeno de la extinción, atribuyendo su apariencia catastrófica a imperfecciones del registro fósil. Estos se apoyaban en las ideas uniformitaristas de James Hutton y Charles Lyell que postulaban que durante largos periodos de tiempo la Tierra había sufrido cambios lentos y continuos. Estas ideas han condicionado la formación de las actuales generaciones de geólogos, que inicialmente han mostrado cierto recelo sobre las teorías impactistas, prefiriendo otras hipótesis

como las vulcanistas, pero en la última década ha surgido un neocatastrofismo que puede tener implicaciones revolucionarias para la geología (Marvin, 1990). Actualmente se está generalizando la idea de que la causa de las extinciones masivas habría sido el impacto de grandes meteoritos, pero como veremos más adelante ésta es una causa muy extraordinaria y bastante cuestionada.

La teoría de la evolución que se basa en el fenómeno de especiación por medio del mecanismo de la selección natural, constituye el paradigma neontológico y paleobiológico que impregna la actividad científica de biólogos y paleontólogos. En este contexto, el fenómeno de la extinción es un proceso macroevolutivo que a nivel supraespecífico sería independiente de la selección natural, lo cual resulta más evidente en la extinción masiva catastrófica. Según ciertos autores los organismos que sobrevivieron lo hicieron no porque fueran los más aptos, sino porque les favoreció la suerte (Raup, 1981, 1991), llegando incluso a concluir que la idea de la selección natural es absurda y el darwinismo es un dogma de los círculos científicos tradicionales (Hsü, 1986). Sin embargo, el hecho de que el mecanismo de la selección natural afecte poco o nada al fenómeno de extinción masiva no falsa la teoría sintética de la evolución sino que la complementa y perfecciona.

La llamada extinción orgánica es un hecho muy frecuente a lo largo de los tiempos geológicos y constituye un factor evolutivo de primera magnitud, especialmente la extinción masiva, ya que la desaparición de ciertos grupos posibilita la diversificación de otros en forma de radiaciones adaptativas que son experimentos competitivos (De Renzi, 1987) para ocupar los nichos ecológicos vacantes e incluso diversificarlos. Por tanto, la extinción es un factor positivo para la evolución, ya que en estos momentos la evolución se hace más creativa (Eldredge, 1987), contribuyendo a que la vida no siga confinada en un estadio primitivo.

El fenómeno de extinción es un aspecto netamente paleontológico, ya que a través del registro fósil se ponen de manifiesto cuales han sido los ritmos y modelos de extinción. En este campo existen una serie de disciplinas auxiliares (geología, geoquímica, geofísica, estadística, etc.) que aportan datos muy interesantes para reconstruir las causas de las crisis de extinción, y existen una serie de aspectos metodológicos que son fundamentales para poner claramente de manifiesto cómo se ha producido la extinción a lo largo de la historia geológica. Epistemológicamente algunos de los problemas que deben hacernos reflexionar son: ¿qué valor tiene la información del registro fósil para inferir la existencia real de extinciones? ¿existen estas en la realidad o son sólo hipótesis dotadas de capacidad explicativa mayor que el gradualismo?

ASPECTOS METODOLÓGICOS

El registro fósil suministra los datos que permiten reconstruir los modelos de extinción, los cuales se reducen fundamentalmente a dos: la extinción de fondo y la extinción masiva. La extinción de fondo es la que ocurre aleatoriamente con una tasa constante en todos los grupos a lo largo del tiempo, y la probabilidad de que una especie se extinga ni aumenta ni disminuye durante su duración. La extinción masiva se puede definir como una gran crisis biológica relativamente brusca a la escala geológica que eliminaría, gran cantidad de seres vivientes muy variados. Existen fundamentalmente dos tipos de extinción masiva: La extinción masiva catastrófica es la que se produce de forma brusca en un intervalo de tiempo muy corto y a escala global, y la extinción masiva gradual que consiste en una aceleración de la extinción de fondo debida a cambios relativamente rápidos. Por otra parte, la extinción masiva escalonada es la que de forma episódica se produciría una agrupación de taxones que se extinguirían en distintos niveles. Este modelo fue propuesto para explicar la aceleración de las extinciones en el Eoceno superior que se creyeron causadas por lluvias de cometas, pero esta idea ha resultado no ser real y el tipo de extinción escalonada no parece ser muy diferente de la gradual, ya que es lógico que cualquier extinción masiva gradual muestre aceleraciones en la tasa de extinción.

En la actualidad existen fenómenos reales de extinción que pueden ser contrastados, pero epistemológicamente se puede presentar el problema de identificación entre extinción y desaparición, ya que la no aparición de un taxón no es un criterio suficiente para establecer una extinción. En paleontología hay que distinguir muy claramente entre el término desaparición que tiene un carácter local, y el término extinción que tiene un carácter global. En la literatura científica no es raro observar un uso incorrecto de estos términos, así como una clasificación de la extinción en: local, regional, etc. Pero el fenómeno de extinción es globalmente definitivo y no existen casos intermedios como no existen individuos sólo localmente muertos.

Desafortunadamente el registro fósil no puede ser interpretado literalmente como si de un libro se tratara, pues debido a sus limitaciones existen efectos de difícil interpretación. Este es el caso de las pseudoextinciones (término también utilizado para la extinción filética) que entendidas como desapariciones locales seguidas de nuevas colonizaciones, produce un fenómeno que se conoce como "efecto Lázaro", en referencia al personaje bíblico que supuestamente resucitó. Este es un fenómeno debido a causas de tipo paleoecológico, pues cuando los factores limitantes cambian temporalmente en una determinada región las especies más sensibles son momentá-

neamente sustituidas por otras. En consecuencia, los aspectos paleoecológicos deben tenerse muy presentes para establecer cómo y cuándo se produjeron las extinciones.

Igualmente ocurre con los aspectos de tipo tafonómico ya que procesos bioestratigráficos y/o fosildiagnéticos pueden enmascarar un determinado modelo de extinción; bien produciendo la desaparición temporal debido a factores tales como la disolución, o prolongando la distribución temporal de ciertas especies más allá del momento de su extinción. En este sentido los nanofósiles algunas veces se conservan mejor que los foraminíferos, pero son los que más fácilmente se encuentran resedimentados alocrónicamente debido a su menor tamaño. Cuando el intervalo de tiempo entre los fósiles autóctonos y los alóctonos es muy pequeño resulta difícil detectar estos problemas, entonces hay que recurrir a sofisticadas técnicas tales como las isotópicas empleadas por Perch Nielsen *et al.* (1982) y Barrera y Keller (1990), quienes han puesto de manifiesto que ciertas especies encontradas en la base del Paleoceno, aparentemente resedimentadas, tenían la misma señal isotópica que las del Paleoceno, y por tanto, eran autóctonas.

Un fenómeno contrario puede ocurrir con especies raras que pueden parecer extinguirse antes de su momento real, a pesar de que las características paleoecológicas y tafonómicas se mantengan constantes. Este es un fenómeno ligado al tamaño e intensidad del muestreo y se conoce como "efecto Signor-Lipps", autores que dieron en 1982 una explicación estadística a un fenómeno conocido, o al menos sospechado, por los bioestratígrafos y que ha sido objeto de estudio por otros autores (Koch, 1987; Hubbard y Gilinsky, 1992). Este efecto suele constituir un problema en fósiles de vertebrados que por su tamaño y rareza no tienen un registro continuo, y por más que se intensifique el muestreo resulta muy difícil completar sus distribuciones temporales reales, tal como ocurre con la extinción de los dinosaurios.

Por otro lado, el estudio de un evento de extinción requiere muestreos de alta resolución para poder precisar si la extinción es brusca o gradual. Resulta evidente que un muestreo poco detallado puede mostrar un relevo brusco de faunas entre dos muestras, pero cuando entre éstas se realiza un muestreo detallado puede aparecer un modelo de extinción relativamente gradual. No todos los grupos de fósiles permiten un muestreo de alta resolución, trabajando con dinosaurios la recogida de una muestra cada metro sería un muestreo muy detallado, mientras que con los foraminíferos se puede tomar una muestra cada pocos centímetros, teniendo así muestreos de alta resolución para ambos grupos pero comparativamente de mucha mayor precisión en los foraminíferos. En consecuencia, no todos los grupos tienen igual valor para precisar los eventos de extinción, si bien a partir de un determinado

detalle de muestreo no es posible aumentar la resolución debido a factores tales como la bioturbación y la resedimentación. Así pues, muestreos iguales o incluso inferiores al centímetro, que serían posibles con organismos como el nanoplankton, plantean problemas prácticamente irresolubles entre dos muestras sucesivas.

Asimismo, las técnicas utilizadas en el laboratorio pueden distorsionar el modelo de extinción y especialmente el de aparición de ciertos grupos de fósiles. Concretamente en el caso de los foraminíferos planctónicos del límite Cretácico/Terciario si no se utiliza un tamiz de luz de malla lo suficientemente fino (inferior a 100 micras) el relevo de fauna aparentará ser totalmente brusco, ya que las formas de la base del Paleoceno son muy pequeñas y no se recogerían en los tamices normalmente utilizados. Además, este problema puede tener importancia cuando se realizan análisis cuantitativos para evaluar los efectos de ciertas crisis sobre poblaciones de fósiles, como generalmente tienen distinta talla los porcentajes variarán dependiendo de la fracción estudiada.

Otros problemas de evaluación de las extinciones están asociados a la naturaleza del registro geológico. En este sentido, agudeza y perfección son criterios esenciales al evaluar la utilidad de una secuencia para documentar el ritmo de cambio (González Donoso y Sequeiros, 1989) y consiguientemente de extinción. Con frecuencia, hiatos pequeños difíciles de detectar pueden dar la apariencia de una extinción brusca y/o masiva (Newell, 1982). Este tipo de hiatos suelen ser frecuentes en sedimentos de plataforma debido a la erosión y en sedimentos muy profundos debido a la disolución. Esto ha sido puesto de manifiesto para distintos cortes del límite Cretácico/Terciario por Dingus (1984) y MacLeod y Keller (1991), quienes utilizando el método de correlación gráfica han llegado a la conclusión de que ciertos cortes clásicos, y especialmente los correspondientes a sondeos del *Deep Sea Drilling Project*, los cuales se creían continuos, presentan pequeños hiatos justo en el límite. En consecuencia, los cortes más apropiados para este tipo de estudios son los correspondientes a sedimentos depositados en la zona batial, donde además en el caso de los organismos de modo de vida planctónico estarían representados tanto las especies superficiales como las profundas.

Otros aspectos que puede afectar a la interpretación sobre la magnitud de una determinada extinción son los taxonómicos y los cronológicos. Una extinción suele parecer más gradual cuanto mayor es el nivel taxonómico considerado. En un grupo de organismos basta que una especie sobreviva una crisis masiva para que los taxones superiores: Familia, Superfamilia, Orden, etc. contabilicen como no extintos en esa crisis. Por otra parte, los datos sobre la distribución temporal de taxones de que se

dispone actualmente son incompletos e imprecisos y su utilización a nivel general, tratando de obtener modelos de extinción tales como las crisis de extinción periódica cada 26 millones de años (Raup y Sepkoski, 1984), pueden dar lugar a interpretaciones que dependan de la definición de los taxones o de la escala geológica (Hoffman, 1985), o que sean un artificio de la metodología empleada (Patterson y Smith, 1987).

CAUSAS DE EXTINCION

A diferencia de las posturas comúnmente mantenidas por muchos autores en el primer tercio de siglo en que las causas aducidas eran de tipo internalista, ya que se especulaba con la "senilidad racial" o tendencias adaptativas no funcionales y deletéreas, las explicaciones actuales a la extinción son de tipo ambientalista (Sanz y Buscalioni, 1989). Desde que Alvarez *et al.* (1980) aportaron pruebas convincentes de la caída de un gran meteorito, que supuestamente habría producido la extinción de los dinosaurios y otros organismos hace 65 millones de años, en ciertos círculos geológicos se ha generalizado la idea de que las grandes extinciones masivas han sido provocadas por impactos meteoríticos. Esta generalización tiene su base en la evidencia de grandes cráteres de impacto en la Luna y en el descubrimiento reciente de otros en la Tierra que están más o menos erosionados, aunque se puede observar que algunos alcanzan grandes dimensiones, y su formación implicaría una gran catástrofe. Del principio de que efectos extraordinarios requieren causas extraordinarias surge la idea de que las extinciones masivas requerirían una gran catástrofe provocada por el impacto de un gran meteorito. Aunque esta hipótesis puede ser cierta para el límite Cretácico/Terciario donde el impacto de un gran meteorito está bastante bien documentado, también una gran crisis de extinción puede llegar a ser provocada por pequeños cambios en la organización de los ecosistemas, y grandes cambios pueden provocar pequeñas extinciones, dependiendo del grado de interdependencia dentro del sistema (Plotnick y McKinney, 1993). En este sentido, se han magnificado las causas abióticas: impactos meteoríticos, cambios de nivel del mar, etc., olvidando la estructura y dinámica de los sistemas ecológicos, o se ha minimizado como si sólo fuese causa de la extinción de fondo.

El registro fósil de la vida en el pasado pone de manifiesto cinco grandes crisis de extinción a finales del Ordovícico, Devónico, Pérmico, Triásico y Cretácico, las cuales afectaron a muchos grupos y son consideradas como extinciones masivas de primer orden. Otras extinciones que afectan sólo a ciertos grupos de organismos tales

como las de finales del Paleoceno y del Eoceno revisten gran interés para el análisis de las causas de extinción, ya que junto con la del límite Cretácico/Terciario han sido las más detalladamente estudiadas, y además disponemos de datos de primera mano ya que han sido objeto de nuestra investigación.

Extinción del límite Cretácico/Terciario

Es la extinción masiva mejor conocida puesto que es la más reciente de las grandes extinciones y su registro fósil es el mejor conservado. Se han publicado numerosos artículos en especial desde que Alvarez *et al.* (1980) en Gubio (Italia) y Smit y Hertogen (1980) en Caravaca (España) encontraron un nivel con una anomalía de iridio en coincidencia con la crisis de extinción más importante en la historia de los foraminíferos planctónicos. El iridio es un metal extremadamente raro en la Tierra pero relativamente abundante en los meteoritos lo que les sirvió para documentar que esta extinción, que supusieron simultánea con la de otros muchos organismos tales como los dinosaurios, había sido provocada por el impacto de un gran meteorito de unos 10 kilómetros de diámetro. Sin embargo, no fueron los primeros pues De Laubenfels (1956) ya había publicado la hipótesis de que la extinción de los dinosaurios podría haber sido provocada por el impacto destructor de un gran meteorito, pero no pudo aportar ninguna evidencia sólida, constituyendo una hipótesis más entre las varias existentes. En la última década se han aportado evidencias de impacto tales como cuarzos de choque, espinelas de níquel, nanodiamantes, etc. Así como, abundantes microtectitas en Beloc (Haití) por Sigurdsson *et al.* (1991), que junto al hallazgo de un gran cráter de esta edad en la península de Yucatán (México) por Hildebrand *et al.* (1991), documentan bastante bien la caída de un gran meteorito. Sin embargo, algunos autores aún se oponen a esta interpretación (Keller *et al.*, 1993; Stinnesbeck *et al.*, 1993), considerando las formaciones atribuidas a "tsunami" como sedimentación turbidítica sin dependencia del impacto, con lo que la polémica continúa.

El vulcanismo es una posible causa de ésta y otras extinciones, alternativa que goza de bastantes seguidores desde que se descubriera que las partículas arrojadas a la atmósfera por el volcán Kilauea contenían una proporción apreciable de iridio. Asimismo algunos autores piensan que el iridio podría concentrarse por la actividad de ciertos microorganismos tales como las cianobacterias. Incluso otras evidencias consideradas de impacto como los cuarzos de choque y las microtectitas también han

sido interpretadas por algunos como producidas en erupciones volcánicas de tipo explosivo. Sin embargo, han sido las extensas formaciones volcánicas del Deccan la evidencia más relevante para esta hipótesis (Officer y Drake, 1985; Courtillot *et al.*, 1986), ya que acontecieron hacia el límite C/T. En este sentido, recientes precisiones (Venkatesan *et al.*, 1993) han puesto de manifiesto que estas erupciones duraron al menos 3 millones de años comenzando aproximadamente 2 millones de años antes del límite C/T. Uno de los problemas que debe afrontar la hipótesis vulcanista consiste en que el vulcanismo normalmente provoca un aumento de temperatura y en el Maastrichtiense superior parece existir un descenso. Además, el iridio de origen volcánico resulta muy escaso en comparación con el acumulado en el límite C/T, que se concentra en un intervalo de tiempo mucho menor y en el que no son frecuentes las cianobacterias. Por tanto, las evidencias que se concentran en el límite C/T documentan mejor la hipótesis del impacto y las que se encuentran a lo largo del tránsito apoyan hipótesis de extinción gradual tales como el vulcanismo u otras.

Entre estas otras causas, se puede destacar los cambios de circulación oceánica y de nivel del mar. El proponente de esta hipótesis fue Ginsburg (1964) que aboga por la existencia de relación causa y efecto entre la regresión originada por una caída del nivel del mar y la extinción de los dinosaurios y otros organismos en el Cretácico superior. Posteriormente Ginsburg (1984) ha perfeccionado su hipótesis con elementos complementarios tales como el descenso de temperatura. Esta hipótesis es presentada como una alternativa a las catastrofistas considerando la extinción masiva del límite C/T como gradual.

Actualmente la hipótesis meteorítica es la mejor documentada y la más generalmente aceptada, pero la polémica continúa ya que se plantean dos grandes interrogantes: ¿cuál es la magnitud y el modelo de esta extinción? ¿fue el meteorito el causante de la extinción o fue sólo una coincidencia? La solución se encuentra en el registro fósil, siendo el estudio paleontológico de ciertos grupos de organismos los que pueden aportar evidencias. Pero no todos los grupos tienen igual valor como se ha puesto de manifiesto en los aspectos metodológicos y algunos tienen un registro tan malo o problemático que tardará mucho tiempo antes de que se pueda establecer su modelo de extinción.

Los dinosaurios constituyen el grupo emblemático, más conocido popularmente como extinto en este límite, pero son uno de los grupos que presentan un registro más deficiente, por lo que resulta muy difícil establecer si su extinción es brusca o gradual. La idea más generalizada es que su extinción durante el Cretácico superior fue gradual y que en el mejor de los casos el famoso meteorito habría supuesto el tiro de

gracia. Sin embargo, Sheehan *et al.* (1991) muestreando intensivamente la formación de Hell Creek de Montana, que durante mucho tiempo había sido invocada para documentar una extinción gradual, concluye que no hay una caída estadística significativa de la diversidad de los dinosaurios, sino una extinción abrupta compatible con el impacto meteorítico. Pero recientemente Williams (1994) estudiando estos mismos materiales contradice la interpretación catastrofista afirmando que se produjo un declive gradual (probablemente escalonado) o posiblemente una aceleración del declive y que el efecto Signor-Lipps no es una alternativa viable a su interpretación debido a la intensidad del muestreo realizado.

Entre los invertebrados que se extinguieron a final del Cretácico se cuentan los ammonites, belemnites y rudistas. Otros como los braquiópodos sufrieron una extinción masiva en el límite C/T que afectó al 70% de las especies (Johansen, 1988). De todos ellos son los ammonites los que tienen un mejor registro fósil, pero no existe un consenso sobre si su extinción fue brusca o gradual. El corte de Zumaya ha sido durante bastante tiempo invocado para documentar una extinción gradual anterior al límite C/T (Ward *et al.*, 1986), ya que los ammonites parecían extinguirse unos 10 metros por debajo del límite. En una excursión realizada a Zumaya en 1987, con motivo de las III Jornadas de Paleontología, se ofreció una recompensa a quien encontrara un ammonite en el intervalo estéril y aquel mismo día uno de los participantes lo encontró, lo cual indicaba la posibilidad del efecto Signor-Lipps. En consecuencia, se intensificó el muestreo en estos 10 metros finales, tanto en Zumaya como en otros cortes próximos, y considerados conjuntamente han mostrado que una decena de especies de ammonites llegan hasta el límite (Ward *et al.*, 1991). Estos mismos autores han vuelto a estudiar los bivalvos inocerámidos que son frecuentes en estos cortes, confirmando que su diversidad disminuye gradualmente en el límite Maastrichtiense medio/superior, extinción que coincide con cambios en otros grupos aproximadamente 2 millones de años antes del límite C/T. Según McLeod (1994) la extinción de los inocerámidos sería debida a una reorganización global de la circulación oceánica que provocaría un enfriamiento y una mayor oxigenación de los fondos lo que haría proliferar los organismos bioturbadores que habrían causado la extinción de dicho grupo de bivalvos. Este mecanismo sería el contrario al acontecido en el límite Paleoceno/Eoceno.

El registro de los fósiles de menor tamaño del tipo de los nanofósiles y palinórfos presenta diversos problemas fundamentalmente de tipo tafonómico. El nanoplankton calcáreo que es el que presenta un registro más continuo suele presentar problemas de resedimentación que enmascaran la pauta de extinción. Este grupo ha sido también

estudiado en los cortes de Zumaya y Sopelana (Lamolda *et al.*, 1983). En general se aprecian una serie de especies que persisten en el Terciario y la aparición de otras nuevas en la base del mismo. Los dinoflagelados han sido estudiados en el corte estratotípico del límite C/T de El Kef, y tampoco muestran una aceleración de la extinción (Brinkhuis y Zachariasse, 1988). El polen y las esporas tienen un registro muy discontinuo en medios continentales y los datos de que se disponen son escasos. Tradicionalmente no se habían encontrado evidencias de cambios bruscos y catastróficos. No obstante, recientemente se han publicado trabajos que indican una desaparición brusca de ciertas especies de polen en Norte América (Tschudy *et al.*, 1984) o una gran devastación de la flora terrestre (Saito *et al.*, 1986), llegando incluso a realizar afirmaciones tan precisas y arriesgadas como que existe evidencia de "invierno de impacto" en Junio (Wolfe, 1991).

Los foraminíferos son el grupo que presentan un mejor registro y son los que en principio pueden aportar una respuesta más clara. Los foraminíferos bentónicos fueron poco afectados (Bignot, 1984), siendo los macroforaminíferos tales como los orbitoides prácticamente el único grupo que sufre la extinción masiva. Los microforaminíferos bentónicos, probablemente por vivir a mayor profundidad fueron poco afectados. En general solo un 20% de las especies desaparecieron al final del Cretácico. Estudios más detallados de los microforaminíferos (Keller, 1988a; Thomas, 1990) muestran que fueron afectados pero no sufrieron una extinción en masa. Los estudios del intervalo del límite muestran desapariciones temporales que serían debidas al efecto Lázaro.

Los foraminíferos planctónicos son el grupo que aparentemente fue más afectado por este evento. Los estudios de uno de los líderes impactistas (Smit, 1982) concluyeron que el evento de extinción masiva exterminó a todas las especies menos una (*Guembelitia cretacea*). En realidad esta era una idea bastante generalizada entre los especialistas de este grupo hasta que Keller (1988b) puso de manifiesto que bastantes especies se encontraban por encima del límite C/T y que muchas de ellas eran en realidad supervivientes. Desde entonces se ha iniciado una polémica entre ambos que ha conducido a la realización de una reciente prueba, consistente en el estudio por cuatro especialistas de las mismas muestras tomadas en el corte estratotípico de El Kef. Los resultados fueron expuestos en un reciente congreso y ambos investigadores han interpretado los datos como favorables a sus interpretaciones. En los últimos años se han realizado bastantes estudios que intentan arrojar luz en esta controversia. En este sentido, el estudio de los cortes españoles de Caravaca y Agost (Canudo *et al.*, 1991), Osinaga (Canudo y Molina, 1992a) y Zumaya (Arz *et al.*,

1992) nos han permitido confirmar que no sobrevivió una sola especie, sino que cerca de una decena de formas oportunistas pueden considerarse supervivientes, ya que siempre se encuentran por encima del límite en estos y otros cortes. Pero aún persiste un problema: ¿hubo una extinción significativa antes del límite C/T? Según nuestros datos hay algunas especies que desaparecen antes del límite, siendo la crisis más importante la de la base de la Biozona de *Abathomphalus mayaroensis* (límite Maastrichtiense medio/superior) pero no está claro si las desapariciones inmediatamente anteriores al límite son verdaderas extinciones, pues se necesitan otros estudios en diferentes latitudes que comprueben si se trata de desapariciones locales o verdaderas extinciones. Estudios en este sentido han sido llevados a cabo por Keller (1993) evidenciando que en altas latitudes los foraminíferos planctónicos fueron menos afectados que en bajas latitudes. En definitiva, los foraminíferos planctónicos muestran una extinción masiva, la cual estudiada en detalle resulta latitudinalmente gradual para las formas oportunistas y acelerada en el límite para las formas más especializadas, por lo que su extinción requiere la superposición de causas a largo y corto plazo.

En conclusión, los efectos de esta crisis son mayores en los organismos marinos planctónicos del tipo de los foraminíferos, en los que vivían en aguas poco profundas como los ammonites y belemnites, y en los que se desarrollaron en las plataformas como los rudistas y braquiópodos. En el medio terrestre son los grandes vertebrados del tipo de los dinosaurios y las plantas los más afectados. Considerados en conjunto se evidencia la superposición de dos tipos de extinción masiva: gradual y catastrófica. El patrón gradual debe ser explicado por factores debidos a un mecanismo ligado a cambios de circulación y descenso del nivel del mar y de la temperatura, factores que estarían interrelacionados y sus efectos comenzarían aproximadamente 2 millones de años antes del límite C/T con la extinción de los inocerámidos, mientras que la aceleración de la extinción en el límite debe haber sido provocada independientemente por los efectos catastróficos del impacto meteorítico.

Extinción del tránsito Eoceno/Oligoceno

La extinción asociada al tránsito E/O fue puesta de manifiesto a principios de este siglo por el paleontólogo suizo H.G. Stehlin, quien estudiando las faunas de mamíferos de la cuenca de París concluyó que existía un notable relevo que llamó la "grande coupure". Esta extinción es la más importante acaecida durante el Terciario

y eliminó una gran parte de las especies típicas del Eoceno, las cuales fueron reemplazadas durante el Oligoceno por otras especies que son el origen de las actuales. Este evento de extinción ha sido considerado como una extinción masiva, aunque de segundo orden, la cual constituye un dato fundamental para el establecimiento de la supuesta periodicidad de la extinción (Raup y Sepkoski, 1984). Esta periodicidad sería de origen extraterrestre y en el caso concreto de la extinción del tránsito E/O estaría asociada a una serie de evidencias de impacto.

Ahora bien, ¿se trata realmente de una extinción masiva brusca o escalonada? ¿coinciden las evidencias de impacto con la extinción? Evidencias de impacto similares a las del límite C/T, tales como microtectitas y excesos de iridio, se han encontrado en el Eoceno superior, y se ha sugerido una relación de causa y efecto con la extinción (Ganapathy, 1982; Alvarez *et al.*, 1982). Pero no se ha encontrado evidencia de extinción masiva en coincidencia con los niveles de impacto (Keller *et al.*, 1983), sino más bien un tipo de extinción escalonada para la que se llegó a sugerir una posible causa consistente en una lluvia de cometas (Hut *et al.*, 1987).

El grupo de los foraminíferos planctónicos ha sido clave para establecer el modelo de extinción y las causas de la misma. Las extinciones de las especies más típicas del Eoceno ocurren de forma selectiva desapareciendo las formas carenadas y espinosas características de aguas cálidas, haciéndolo de forma gradual y siendo raro que coincida la extinción de más de dos especies en el mismo horizonte (Molina, 1986; Keller 1986; Molina *et al.*, 1986), patrón que se cumple también para el nanoplancton (Molina *et al.*, 1988). La cronología de los niveles de impacto y las causas de la extinción han sido analizadas por Keller *et al.* (1987) y Molina *et al.* (1993), concluyendo que no existen extinciones significativas o cambios de abundancia en relación a los niveles de impacto y que las extinciones graduales y selectivas están ligadas a un enfriamiento climático global, el cual comenzó varios millones de años antes de los eventos de impacto. La primera crisis acontece en el límite Eoceno medio/superior cuando se extinguen las formas muricadas del tipo de las Acarininas, durante el Eoceno superior se extinguen las Turborotalias y Hantkeninas que también son especializadas de estrategia K, culminando en un evento que marca el límite E/O. Finalmente, durante el Oligoceno inferior se producen algunas otras extinciones de formas ya no tan características de aguas cálidas, sobreviviendo formas oportunistas de estrategia r y aguas más frías.

Los efectos bióticos de esta crisis en los diversos grupos de organismos han sido recientemente recopilados por Prothero y Berggren eds. (1992) en un esfuerzo para dilucidar las causas medioambientales. La mayoría de los grupos fueron severamente

afectados. El nanoplancton calcáreo fue muy afectado teniendo un patrón de extinción similar al de los foraminíferos planctónicos, debido probablemente a su parecido modo de vida. Los microforaminíferos bentónicos sufrieron una extinción gradual, siendo los macroforaminíferos típicos de plataforma (nummulítidos y discocyclínidos) los más afectados. Los radiolarios parece que fueron poco afectados pero se han puesto de manifiesto varios eventos de extinción que se han tratado de asociar a las evidencias de impacto. Los ostrácodos muestran una expansión con aparición de formas psicosféricas adaptadas a la capa de agua fría profunda que se desarrolla en esta época. Los bivalvos y gasterópodos sufrieron numerosas extinciones de especies propias de aguas cálidas durante el Eoceno superior. Los equinidos tuvieron también varios periodos de extinción, siendo la más importante la del límite E/O que afectó al 50% de las especies. Los vertebrados son el grupo emblemático de esta extinción, siendo la "grande coupure" el evento de extinción más relevante ya que afectaría a un 60% de la fauna en el límite E/O.

En conclusión, puede afirmarse que la extinción masiva fue gradual, comenzando hace unos 40 millones de años y espaciándose a lo largo de los 10 millones de años siguientes, con varios momentos de aceleración sobre todo en el límite Eoceno medio/superior y E/O. El notable descenso de la temperatura a nivel global tuvo como consecuencia el desarrollo de glaciación en la Antártida, y la separación de la Antártida de Australia provocó un nuevo sistema de circulación oceánica, con el establecimiento en los fondos oceánicos de la capa de agua fría denominada psicosfera. Este continuo y periódicamente acentuado descenso de la temperatura, provocó caídas del nivel del mar y otros fenómenos, siendo la causa principal del mecanismo causante de esta extinción. Los impactos meteoríticos están muy bien documentados y datados, pero no tuvieron la suficiente magnitud para producir extinción masiva, y las probables catástrofes producirían desapariciones a nivel local en áreas que serían rápidamente recolonizadas.

Extinción del límite Paleoceno/Eoceno

El evento de extinción del límite P/E puede considerarse de tercera magnitud y no es tan conocido como los dos expuestos anteriormente, debido a que los efectos en muchos grupos de organismos no fueron muy grandes, o bien no se conocen suficientemente en el momento actual. El grupo emblemático de esta crisis es el de los microforaminíferos bentónicos de los medios batiales y abisales, el cual sufrió una

extinción que puede calificarse de masiva. Este evento es el más significativo de los ocurridos en el tránsito entre el Paleoceno y el Eoceno y ha sido propuesto para definir el estratotipo de límite entre estos dos pisos.

Los análisis sobre los isótopos del ^{18}O en la concha de los foraminíferos muestran unos valores negativos que indican que la temperatura aumentó alcanzando valores comparables a los del Cretácico superior (Shackleton, 1986) y estos valores constituyen los más altos de todo el Terciario. Asimismo, se ha observado que los isótopos del ^{13}C muestran una caída que también coincide con la crisis de extinción y el evento parece ser globalmente sincrónico. La crisis ha sido asociada a un descenso en el contenido de oxígeno (Thomas, 1990) y a un súbito calentamiento de las aguas de los fondos oceánicos (Kennett y Stott, 1991).

Ahora bien, ¿cómo afectó este evento a otros grupos? ¿que otros factores intervinieron en la crisis? Estudios detallados de los cortes de Caravaca, Zumaya, Campo y Tresp, muestran que los pequeños foraminíferos bentónicos batiales y abisales se extinguieron bruscamente (Ortiz, 1993), coincidiendo con los cambios en los isótopos de ^{18}O y ^{13}C , con cambios significativos en la concentración de TiO_2 , MnO , Cr , Cu , Zn y REE , así como con un nivel anóxico, un intervalo de disolución de carbonatos y un aumento en el contenido de cuarzo (Molina *et al.*, 1993). Este evento afectó a otros grupos más de lo que inicialmente se había pensado, así los foraminíferos planctónicos sufren importantes cambios en las proporciones relativas de especies (Canudo y Molina, 1992b; Canudo *et al.*, 1994) que indican que toda la columna de agua fue afectada, si bien no se observa una extinción relevante, sino sólo la desaparición de muy pocas especies. En las plataformas los grandes foraminíferos bentónicos no parecen sufrir una extinción en coincidencia con este evento (Molina *et al.*, 1992) sino más bien una expansión, la cual coincide con desarrollos arrecifales y la evolución de animales y plantas de climas más cálidos.

En conclusión, los datos indican que este evento, al contrario del acontecido en el límite C/T, afectó fundamentalmente a los grupos bentónicos de aguas profundas. Además, en el mecanismo de extinción intervienen otros factores esenciales que son determinantes del aumento de la temperatura. Los cambios geoquímicos y mineralógicos anteriormente expuestos indican actividad volcánica, seguramente en las dorsales oceánicas, que estarían en el origen de los cambios hidrotermales, y de una subida del nivel del mar que junto a la estabilización y cese temporal de agua polar fría en los fondos oceánicos, provocaría una caída en el contenido en oxígeno, aumento de CO_2 y efecto invernadero, todo lo cual produciría el colapso parcial de los ecosistemas bentónicos batiales y abisales.

CONCLUSIONES

Gran parte de las polémicas generadas en torno a la extinción y sus causas, y especialmente la controversia sobre el evento del límite C/T, son de tipo epistemológico y con frecuencia se deben a la inadecuada metodología empleada. El hecho de que el registro fósil no pueda leerse literalmente como si de un libro se tratara, sino que debe ser interpretado basándose en una adecuada metodología, ha generado hipótesis contrapuestas sobre los modelos de extinción y las causas de las mismas.

La selectividad de la extinción se manifiesta en todos los eventos de extinción, lo que implica que las causas sean diferentes —como se evidencia en los tres casos estudiados— y difíciles las generalizaciones sobre relaciones de causa y efecto. Las causas de extinción generalmente aducidas son de tipo biológico, geológico o extraterrestre: competición, endemismo, cambios de temperatura y nivel del mar, volcanismo, anoxia, impactos meteoríticos, etc. Las causas de un determinado evento de extinción pueden ser varias y estas causas suelen estar interrelacionadas, predominando una u otra en cada caso como causa esencial determinante.

La extinción de fondo gradual está fuertemente condicionada por factores de tipo biológico, tales como competencia y endemismo que implicarían una intervención decisiva de la selección natural, siendo el mecanismo que funciona normalmente.

En la extinciones masivas graduales la intervención de fenómenos geológicos (vulcanismo, cambios de temperatura, circulación oceánica y nivel del mar, etc.) provocando o acelerando las extinciones resultan muy evidentes, y las causas biológicas están subordinadas aunque juegan un papel importante.

Las extinciones masivas catastróficas, debido a su gran magnitud y brusquedad, requieren causas extraordinarias, generándose mecanismos en los que predominarían las causas extraterrestres sobre las geológicas y biológicas. Se darían procesos macroevolutivos en los que la selección natural tuvo poco tiempo para actuar. Causas extraterrestres tales como los impactos de grandes meteoritos producirían efectos catastróficos generando extinciones masivas bruscas. En el registro fósil del Cretácico Superior al Oligoceno existen cráteres de impacto y otras evidencias, las cuales demuestran claramente que han caído grandes meteoritos. Sin embargo, el único globalmente catastrófico, en el que puede establecerse una relación de causa y efecto es el del límite C/T, si bien la extinción no fue tan instantánea como inicialmente se especuló. Los impactos del Eoceno Superior, seguramente debido a su menor magnitud, no causaron efectos globales lo suficientemente importantes para producir extinción masiva catastrófica.

REFERENCIAS

- ALVAREZ, L.W. ALVAREZ, W., ASARO, F. y MICHEL, H.V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*. 208, 1095-1108.
- ALVAREZ, W., ASARO, F., MICHEL, H.V. y ALVAREZ, L.W. 1982. Iridium anomaly approximately synchronous with terminal Eocene extinctions. *Science*. 216, 886-888.
- ARZ, J.A., CANUDO, J.I. y MOLINA, E. 1992. Estudio comparativo del Maastrichtiense de Zumaya (Pirineos) y Agost (Béticas) basado en el análisis cuantitativo de los foraminíferos planctónicos. *Actas III Cong. Geol. Esp.* 1, 487-491.
- BARRERA, E. y KELLER, G. 1990. Stable isotope evidence for gradual environmental changes and species survivorship across the Cretaceous/Tertiary boundary. *Paleoceanography*. 5, 867-890.
- BIGNOT, G. 1984. Les foraminifères benthiques n'ont pas subi de crise majeure à l'extreme fin du Crétacé. *Bull. Sect. Sci.* VI, 27-55.
- BRINKHUIS, H. y ZACHARIASSE, W.J. 1988. Dinoflagellate cysts, sea level changes and planktonic foraminifers across the Cretaceous-Tertiary boundary at El Haria, Northwest Tunisia. *Mar. Micropaleont.* 13, 153-191.
- BUFFETAUT, E. 1992. *Grandes extinctions et crises biologiques*. Ed. Mentha. 58 pp.
- CANUDO, J.I. y MOLINA, E. 1992a. Bioestratigrafía y evolución de los foraminíferos del límite Cretácico/Terciario en Osinaga (Pirineo de Navarra). *Actas III Cong. Geol. Esp.* 2, 54-62.
- CANUDO, J.I. y MOLINA, E. 1992b. Planktic foraminiferal faunal turnover and Biochronostratigraphy of the Paleocene-Eocene boundary at Zumaya, northern Spain. *Rev. Soc. Geol. Esp.* 5, 145-157.
- CANUDO, J.I., KELLER, G. y MOLINA, E. 1991. Cretaceous/Tertiary boundary pattern and faunal turnover at Agost and Caravaca, S.E. Spain. *Mar. Microp.* 17, 319-341.
- CANUDO, J.I., KELLER, G. y MOLINA, E. 1994. Planktic foraminiferal turnover and $\delta^{13}C$ isotopes across the Paleocene-Eocene transition at Caravaca and Zumaya, Spain. *Palaeo. Palaeo.* (en prensa).
- COURTILLOT, V.E., BESSE, J., VANDAMME, D., MONTIGNY, R., JAEGER, J.J. y CAPPETTA, H. 1986. Deccan flood basalts at the Cretaceous/Tertiary boundary? *Earth Plan. Sci. Lett.* 80, 361-374.
- DE RENZI M. 1988. What happens after extinction?. *Rev. Esp. Pale.* N° Ext., 107-112.
- DINGUS, L. 1984. Effects of stratigraphic completeness on interpretations of extinction rates across the Cretaceous-Tertiary boundary. *Paleobiology*. 10(4), 420-438.
- ELDREGE, N. 1987. *Life Pulse: Episodes from the story of the fossil record*. Facts on File Publ. 246 pp.
- GANAPATHY, R. 1982. Evidence for a major meteorite impact on the Earth 34 million years ago: implication for Eocene extinctions. *Science*. 216, 885-886.
- GINSBURG, L. 1964. Les régression marines et le problème du renouvellement des faunes au cours des temps géologiques. *Bull. Soc. géol. France*. 6(1), 13-22.
- GINSBURG, L. 1984. Théories scientifiques et extinctions des dinosaures. *C.R. Acad. Sci. Paris*. 298(II), 317-320.
- GONZALEZ DONOSO, J.M. y SEQUEIROS, L. 1989. Los ritmos evolutivos y su problemática biocronológica. In Aguirre ed., *Paleontología, nuevas tendencias*. CSIC, Madrid. 109-120.

- HILDEBRAND, A.R., PENFIELD, G.T., KRING, D.A., PILKINGTON, M. CAMARGO, Z.A., JACOBSEN, S.B. y BOYNTON, W.V. 1991. Chicxulub crater: A possible Cretaceous-Tertiary boundary impact crater on the Yucatán peninsula, Mexico. *Geology*. 19, 867-871.
- HOFFMAN, A. 1985. Patterns of family extinction: Dependence on definition and geologic time scale. *Nature*. 315, 659-662.
- HSU, K.J. 1986. *La gran extinción*. Ed. Antoni Bosch (trad. 1989). 268 pp.
- HUBBARD, A.E. y GILINSKY, N.L. 1992. Mass extinctions as statistical phenomena: an examination of the evidence using X2 tests and bootstrapping. *Paleobiology*. 18(2), 148-160.
- HUT, P., ALVAREZ, W., ELDER, W.P., HANSEN, T., KAUFFMAN, E.G., KELLER, G., SHOEMAKER, E.M. y WEISSMAN, P.R. 1987. Comet showers as a cause of mass extinctions. *Nature*. 329, 118-126.
- JOHANSEN, M.B. 1988. Brachiopod extinction in the Upper Cretaceous to lower most Tertiary chalk of Northwest Europe. *Rev. Esp. Pale.* N° Ext. 41-56.
- KELLER, G. 1986. Stepwise mass extinctions and impact events: Late Eocene to early Oligocene. *Mar. Micropal.* 10, 267-293.
- KELLER, G. 1988a. Biotic turnover in benthic foraminifera across the Cretaceous/Tertiary boundary at el Kef, Tunisia. *Paleo. Paleo. Paleo.* 66, 153-171.
- KELLER, G. 1988b. Extinction, survivorship, and evolution of planktic foraminifera across the Cretaceous/Tertiary boundary at El Kef, Tunisia. *Mar. Micropal.* 13(3), 239-263.
- KELLER, G. 1993. The Cretaceous-Tertiary boundary transition in the Antarctic Ocean and its global implications. *Mar. Microp.* 21, 1-45.
- KELLER, G., D'HONDT, S., ORTH, C.J., GILMORE, J.S., OLIVER, P.Q. SHOEMAKER, E.M. y MOLINA, E. 1987. Late Eocene impact microspherules: stratigraphy, age and geochemistry. *Meteoritics*. 22(1), 25-60.
- KELLER, G., D'HONDT, S. y VALLIER, T.L. 1983. Multiple microtektite horizons in upper Eocene marine sediments: no evidence for mass extinctions. *Science*. 221, 150-152.
- KELLER, G., MACLEOD, N., LYONS, J.B. y OFFICER, C.B. 1993. Is there evidence of Cretaceous-Tertiary boundary-age deep-water deposits in the Caribbean and Gulf of Mexico?. *Geology*. 21, 776-780.
- KENNETT, J.P. y STOTT, L.D. 1991. Terminal Paleocene deep-sea benthic crisis: sharp deep-sea warming and paleoceanographic changes in Antarctica. *Nature*. 353, 225-229.
- KOCH, C.F. 1987. Prediction of sample size effects on the measured temporal and geographic distribution patterns of species. *Paleobiology*. 13(1), 100-107.
- LAMOLDA, M.A., ORUE-ETXEBARRIA, X. y PROTO-DECIMA, F. 1983. The Cretaceous-Tertiary boundary in Sopelana (Biscay, Basque country). *Zitteliana*. 10, 663-670.
- LAUBENFELS, M.W. De. 1956. Dinosaur extinction: one more hypothesis. *J. Paleont.* 30(1), 207-218.
- MACLEOD, K.G. 1994. Bioturbation, inoceramid extinction, and mid-Maastrichtian ecological change. *Geology*. 22, 139-142.
- MACLEOD, N. y KELLER, G. 1991. Hiatus distribution and mass extinctions at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Geology*. 19, 497-501.
- MARVIN, U.B. 1990. Impact and its revolutionary implications for geology. *GSA Spec. Pap.* 247, 147-154.

- MOLINA, E. 1986. Description and biostratigraphy of the main reference section of the Eocene/Oligocene boundary in Spain: Fuente Caldera section. *Develop. Paleont. Strat.* 9, 53-63.
- MOLINA, E., CANUDO, J.I., GUERNET, C., MACDOUGALL, K., ORTIZ, N., PASCUAL, J.O., PARES, J.M., SANJO, J.M., SERRA-KIEL, J. y TOSQUELLA, J. 1992. The stratotypic Ilerdian revisited: integrated stratigraphy across the Paleocene/Eocene boundary. *Rev. Micropal.* 35, 143-156.
- MOLINA, E., CANUDO, J.I., MARTINEZ-RUIZ, F. y ORTIZ, N. 1994. Integrated stratigraphy across the Paleocene/Eocene boundary at Caravaca, southern Spain. *Eclogae geol. Helv.* 77(1), 47-61.
- MOLINA, E., GONZALVO, C. y KELLER, G. 1993. The Eocene-Oligocene planktic foraminiferal transition: extinction, impact and hiatuses. *Geol. Magaz.* 130(4), 483-499.
- MOLINA, E., KELLER, G. y MADILE, M. 1988. Late Eocene to Oligocene events: Molino de Cobo, Betic cordillera, Spain. *Rev. Esp. Micropal.* XX(3), 491-514.
- MOLINA, E., MONACO, P., NOCCHI, M. y PARISI, G. 1986. Biostratigraphic correlation between the central subbetic (Spain) and Umbro-Marchean (Italy) pelagic sequences at the Eocene/Oligocene boundary using foraminifera. *Develop. Paleont. Strat.* 9, 75-85.
- NEWELL, N.D. Mass extinction-Illusions or realities?. *GSA Spec. Pap.* 190, 257-263.
- OFFICER, C.B. y DRAKE, C.L. 1985. Terminal Cretaceous environmental events. *Science*. 277, 1161-1167.
- ORTIZ, N. 1993. Los microforaminíferos bentónicos del tránsito Paleoceno-Eoceno y sus implicaciones bioestratigráficas y paleoecológicas. *Tesis doctoral. Univ. Zaragoza*. 274 pp. (inédito).
- PATTERSON, C. y SMITH, A.B. 1987. Is periodicity of mass extinctions a taxonomic artefact? *Nature*. 330, 248-251.
- PERCH NIELSEN, K., MCKENZIE, J. y HE, Q. 1982. Biostratigraphy and isotope stratigraphy and the catastrophic extinction of calcareous nannoplankton at the Cretaceous/Tertiary boundary. *GSA Spec. Pap.* 190, 353-371.
- PLOTNICK, R.E. y MCKINNEY, M.L. 1993. Ecosystem organization and extinction dynamics. *Palaos*. 8, 202-212.
- PROTHERO, D.R. y BERGGREN, W.A. eds. 1992. *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton Univ. Press. 568 pp.
- RAUP, D.M. 1981. Extinction: bad genes or bad luck?. *Acta Geol. Hisp.* 16, 25-34.
- RAUP, D.M. 1991. *Extinction: bad genes or bad luck?*. Ed. Norton. 210 pp.
- RAUP, D.M. y SEPKOSKI, J.J. 1984. Periodicity of extinctions in the geologic past. *Procc. NAS*. 81, 801-805.
- SANZ, J.L. y BUSCALIONI, A.D. 1989. Extinción y registro fósil. *Paleontología. Nuevas tendencias*. 10, 297-316.
- SHACKLETON, N.J. 1986. Paleogene stable isotope events. *Palaeo. Palaeo. Palaeo.* 57, 91-102.
- SHEEHAN, M.P., FASTOVSKY, D.E., HOFFMANN, G.R. BERGHAUS, C.B. y GABRIEL, D.L. 1991. Sudden extinction of the dinosaurs: latest Cretaceous, Upper Great Plains, U.S.A. *Science*. 254, 835-839.
- SIGNOR, P.W. y LIPPS, J.H. 1982. Sampling bias, gradual extinction patterns and catastrophes in the fossil record. *GSA Spec. Pap.* 190, 291-296.

- SIGURDSSON, H., D'HONDT, S., ARTHUR, M.A., BRALOWER, T.J., ZACHOS, J.C., FOSSEN, M. von y CHANNELL, E.T. 1991. Glass from the Cretaceous/Tertiary boundary in Haiti. *Nature*. 349, 482-487.
- SMIT, J. 1982. Extinction and evolution of planktonic foraminifera after a major impact at the Cretaceous/Tertiary boundary. *GSA Spec. Pap.* 190, 329-352.
- SMIT, J. y HERTOGEN, J. 1980. An extraterrestrial event at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Nature*. 285, 198-200.
- STINNESBECK, W., BARBARIN, J.M., KELLER, G., LOPEZ-OLIVA, J.G., PIVNIK, D.A. LYONS, J.B., OFFICER, C.B., ADATTE, T., GRAUP, G., ROCCHIA, R y ROBIN, E. 1993. Deposition of channel deposits near the Cretaceous-Tertiary boundary in northeastern Mexico: Catastrophic or "normal" sedimentary deposits? *Geology*. 21, 797-800.
- THOMAS, E. 1990. Late Cretaceous-early Eocene mass extinctions in the deep-sea. *GSA Spec. Publ.* 247, 481-496.
- TSCHUDY, R.H., PILLMORE, C.L., ORTH, C.J., GILMORE, J.S. y KNIGHT, J.D. 1984. Disruption of the terrestrial plant ecosystem at the Cretaceous-Tertiary boundary, Western Interior. *Science*. 225, 1030-1032.
- VENKATESAN, T.R., PANDE, K. y GOPALAN, K. 1993. Did Deccan volcanism pre-date the Cretaceous/Tertiary transition?. *Earth Plan. Sci. Lett.* 119, 181-189.
- WARD, P., WIEDMANN, J. y MOUNT, J.F. 1986. Maastrichtian molluscan biostratigraphy and extinction patterns in a Cretaceous/Tertiary boundary section exposed at Zumaya, Spain. *Geology*. 14, 899-903.
- WARD, P.D., KENNEDY, W.J., MACLEOD, K.G. y MOUNT, J.F. 1991. Ammonite and inoceramid bivalve extinction patterns in Cretaceous/Tertiary boundary sections of the Biscay region (southwestern France, northern Spain). *Geology*. 19, 1181-1184.
- WILLIAMS, M.E. 1994. Catastrophic versus noncatastrophic extinction of the dinosaurs: testing, falsifiability, and the burden of proof. *J. Paleont.* 68(2), 183-190.
- WOLFE, J.A. 1991. Paleobotanical evidence for a June "impact winter" at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Nature*. 352, 420-422.