

MODELOS Y CAUSAS DE EXTINCION MASIVA

EUSTOQUIO MOLINA

La extinción es uno de los problemas más interesantes y que más preocupa - o debería preocupar - a la sociedad actual, ya que cada día es más evidente el comienzo de una extinción masiva, que 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 catastrófica a causa del impacto de un gran meteorito.

Puede afirmarse que históricamente la paleontología científica nació con el concepto de extinción de las especies, fenómeno que hoy parece muy evidente pero que en el pasado era desconocido por falta de datos, y en consecuencia, se recurría 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 habían provocado catastróficas extinciones. Todavía en el siglo XIX éstas 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 catastróficas 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; sin embargo, en la última década, ha surgido un neocatastrofismo que tiende a magnificar las hipótesis impactistas.

La teoría de la evolución que se basa en el fenómeno de la 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 supraespecífi-

co sería independiente de la selección natural, lo cual parece 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), ya que la selección natural no tendría tiempo de actuar en un evento de extinción masiva catastrófica.

El estudio de la extinción es una función típicamente paleontológica, ya que a través del registro fósil se ponen de manifiesto cuáles han sido los modelos de extinción. Además existen una serie de disciplinas (geología, astronomía, geoquímica, etc.) que aportan datos muy interesantes para reconstruir las causas de las crisis de extinción.

Metodología

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 (Molina, 1994). El uso de metodologías diferentes o inadecuadas es la razón principal de la actual controversia, que afecta a la clarificación de los modelos y causas de la extinción masiva. Desafortunadamente el registro fósil no puede ser interpretado de

PALABRAS CLAVE / Paleontología / Extinción / Cretácico / Paleoceno / Eoceno / Oligoceno /

Eustoquio Molina. Nacido en Granada (España) en 1950. Doctor en Ciencias Geológicas por la Universidad de Granada en 1979. Profesor Titular de Paleontología en la Universidad de Zaragoza donde enseña Micropaleontología e imparte un curso de doctorado sobre Extinción. Ha dirigido 4 tesis doctorales, 11 tesis de licenciatura y es autor de un centenar de publicaciones científicas. Ha dirigido diversos proyectos de investigación principalmente basados en foraminíferos. Desarrolla una activa labor en el Seminario Interdisciplinar de la Universidad de Zaragoza y en la asociación cultural Alternativa Racional a las Pseudociencias. Dirección: Area de Paleontología. Departamento de Ciencias de la Tierra. Universidad de Zaragoza. E-50009-Zaragoza. España.

forma literal como si de un libro se tratara, pues debido a sus limitaciones existen efectos que dificultan el reconocimiento de los modelos de extinción. Este es el caso de las pseudoextinciones que en realidad son desapariciones locales seguidas de nuevas colonizaciones, 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 momentáneamente sustituidas por otras.

Algo similar ocurre con los aspectos de tipo tafonómico, ya que los procesos que sufren los organismos desde que mueren hasta que son encontrados como fósiles, pueden enmascarar un determinado modelo de extinción; bien produciendo la desaparición temporal debido a factores tales como la disolución, bien prolongando la distribución temporal de ciertas especies más allá del momento de su extinción debido a la resedimentación. Por ejemplo, los nanofósiles algunas veces se conservan mejor que los foraminíferos, pero muy fácilmente se encuentran resedimentados alocrónicamente debido a su pequeñísimo 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.

Por otra parte, puede ocurrir que especies raras pueden parecer extinguirse antes de su momento real, a pesar de que los factores paleoecológicos y tafonómicos 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 paleontólogos. Este efecto suele constituir un problema en la investigación basada en fósiles de vertebrados que por su tamaño y rareza no muestran un registro continuo y, aunque se intensifique el muestreo, resulta muy difícil completar sus distribuciones temporales reales, como por ejemplo 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. No

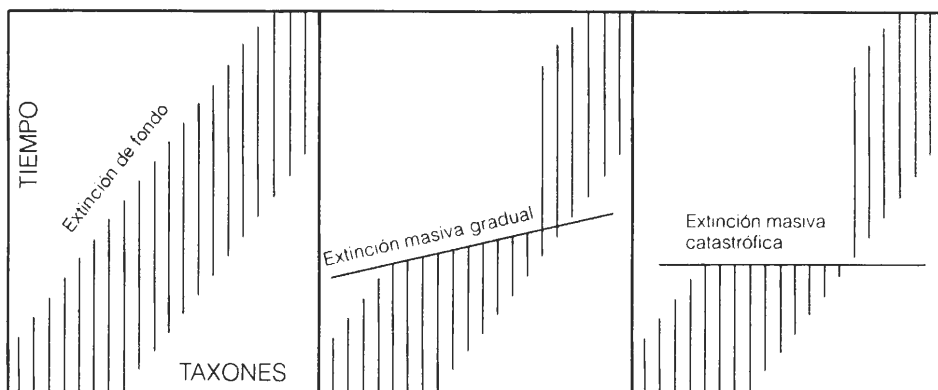


Figura 1. Modelos de extinción de los taxones a lo largo del tiempo.

todos los grupos tienen igual poder de resolución para precisar sus modelos de extinción debido principalmente al tamaño, 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. Asimismo, las técnicas utilizadas en el laboratorio pueden distorsionar el modelo de extinción y especialmente el de aparición de ciertos 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. En este sentido, la utilización de los tamices adecuados le permitió a Luterbacher y Premoli Silva (1964) poner de manifiesto la existencia de una minúscula asociación y definir la biozona de alta resolución de *G. eugubina*.

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 masiva. Este problema ha sido puesto de manifiesto para distintos cortes del límite Cretácico/Terciario por Dingus (1984). En consecuencia, los cortes más apropiados para este tipo de estudios son los correspondientes a sedimentos depositados en la zona batial, ya que los hiatos suelen ser frecuentes en sedimentos de plataforma debido a la erosión y en sedimentos muy profundos debido a la disolución.

Finalmente, 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 a una crisis de extinción 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 ritmos 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).

Modelos de extinción

El registro fósil suministra los datos que permiten reconstruir los modelos de extinción, y atendiendo a los aspectos metodológicos anteriormente analizados, los modelos se reducen fundamentalmente a tres: la extinción de fondo, la extinción masiva gradual y la extinción masiva catastrófica (Fig. 1).

La extinción de fondo es la que ocurre aleatoriamente con una tasa constante en todos los grupos a lo largo del tiempo, y se considera el proceso normal de extinción. La extinción de fondo gradual está principalmente condicionada por factores de tipo biológico, tales como competencia y endemismo que implicarían una intervención decisiva de la selección natural.

La extinción masiva se puede definir como una gran crisis biológica relativamente brusca a la escala geológica, que eliminara gran cantidad de seres vivos muy variados. La extinción masiva gradual consiste en una

aceleración de la extinción de fondo originada por cambios relativamente rápidos, debida a una causa de efectos graduales como sería el vulcanismo o un cambio significativo de la temperatura. La extinción masiva catastrófica es la que se produce de forma brusca en un intervalo de tiempo muy corto, debida a una causa tal como el impacto de un gran meteorito, que no daría tiempo a las especies para adaptarse a las nuevas condiciones.

El ritmo de extinción no tiene por que ser constante y suele haber periodos en que las extinciones se aceleran. En este sentido, algunos autores proponen un cuarto modelo: la extinción masiva escalonada. Según este modelo se agruparían episódicamente una serie de organismos al extinguirse bruscamente, habiéndose invocado como causa una lluvia de cometas, resultando que cada impacto provocaría un escalón de extinción. Este modelo ha sido propuesto para la extinción del tránsito Eoceno/Oligoceno, pero como se muestra más adelante la extinción en ese periodo fue masiva, gradual e independiente de los impactos.

Causas de extinción

Ultimamente 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 suelen estar 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 parece 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, vulcanismo, cambios de nivel del mar, etc., olvidando la estructura y dinámica de los sistemas ecológicos, o se han minimizado las bióticas como si sólo fuesen causa de la extinción de fondo.

El registro fósil de la vida en el pasado pone de manifiesto cin-

co grandes crisis de extinción acaecidas 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 también consideradas masivas pero que afectan a menos grupos de organismos, tales como las de finales del Paleoceno y del Eoceno, por su diferente magnitud revisten gran interés para conocer las causas de extinción, y junto con la de finales del Cretácico están siendo las más detalladamente estudiadas a nivel mundial. En este sentido, disponemos de datos de primera mano ya que han sido objeto de nuestra investigación.

Extinción del límite Cretácico/Terciario

La extinción del límite K/T es la extinción masiva mejor conocida puesto que es la más reciente de las cinco grandes extinciones y su registro fósil es el mejor conservado. Se han publicado numerosos artículos, en especial desde que Alvarez *et al.* (1980) en Gubbio (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 corteza terrestre 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 los efectos catastróficos del 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 una estructura geofísica que ha sido interpretada como un gran cráter de impacto en la península de Yucatán (México) por Hildebrand *et al.* (1991), documentan bastante bien la caída de un gran meteorito. Sin embargo, algunos autores cuestionan esta interpretación (Keller *et al.*, 1993; Stinnesbeck *et al.*, 1993), interpretando las formaciones atribuidas a "tsunami" de la región del Caribe como sedimentación turbidítica sin dependencia del impacto y

de edad ligeramente anterior al límite K/T, con lo que la polémica continúa.

El vulcanismo es una posible causa de esta 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. Además, 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 K/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 K/T. Además, el iridio de origen volcánico parece muy escaso en comparación con el acumulado en el límite K/T, que se concentra en un intervalo de tiempo mucho menor, y tampoco se puede atribuir a la acción de las cianobacterias puesto que los restos de su actividad no son frecuentes en este límite. Por tanto, las evidencias que se concentran en la base de la arcilla del límite K/T documentan mejor la hipótesis del impacto y las que se encuentran a lo largo del tránsito apoyan hipótesis vulcanistas o de otro tipo.

Entre estos otros tipos de hipótesis se puede destacar el cambio de nivel del mar. Esta hipótesis fue propuesta en 1964 por el francés Leonard Ginsburg que abogó 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 terminal. Posteriormente Ginsburg (1984) ha perfeccionado su hipótesis con elementos complementarios tales como el descenso de temperatura. Los cambios del nivel del mar estarían principalmente condicionados por los cambios en la temperatura y la acreción en las dorsales oceánicas. Esta hipótesis es presentada como una alternativa a las catastrofistas considerando la extinción del límite K/T como gradual.

Actualmente la hipótesis meteorítica es la mejor documentada geológicamente y la más generalmente aceptada, pero la polémica continúa ya que aún se debaten dos grandes interrogantes: ¿cuál es la magnitud y el modelo de esta

extinción? ¿fue el meteorito el causante de la extinción o fue una coincidencia? La solución se encuentra en el registro fósil, pero algunos grupos de organismos tienen un registro tan deficiente o problemático que transcurrirá 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 es uno de los grupos que presenta 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 terminal 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.

Entre los invertebrados que se extinguieron a final del Cretácico se cuentan los ammonites, belemnites y rudistas. De todos ellos son los ammonites los que tienen un mejor registro fósil, pero tampoco 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 K/T (Ward *et al.*, 1986), desapareciendo los ammonites 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. Por esta razón se han intensificado los muestreos en estos 10 metros finales, tanto en Zumaya como en otros cortes próximos, los cuales considerados conjuntamente han mostrado que una decena de especies de ammonites llegan y se extinguen en 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 una crisis importante en otros grupos aproximadamente 2 millones de años antes del límite K/T.

El registro de los fósiles de menor tamaño del tipo de los nanofósiles y palinomorfos presenta diversos problemas fundamentalmente de tipo tafonómico. El nanoplancton 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; Gorostidi y Lamolda, 1992). 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 K/T de El Kef y tampoco parecen mostrar 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 ya que sólo un 20% de las especies desaparecieron al final del Cretácico (Bignot, 1984), siendo los macroforaminíferos tales como los orbitoididos, que vivían en las plataformas, el grupo más afectado por la extinción masiva, mientras que los microforaminíferos bentónicos, probablemente por vivir a mayor profundidad, fueron poco afectados. 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 constituyen 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 a una (*Guembelina cretacea*). Esto no era realmente así, pero esta era una idea bastante generalizada entre los investigadores de foraminíferos

planctónicos hasta que Keller (1988b) puso de manifiesto que bastantes especies se encontraban por encima del límite K/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 (Túnez). Los resultados fueron expuestos en un reciente congreso y ambos investigadores han considerado 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 de pequeño tamaño y morfología simple 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 K/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). Esta importancia se aprecia en la variación de los porcentajes en las asociaciones y en la extinción de varias especies en coincidencia con la desaparición de los inocerámidos. Con respecto a las desapariciones inmediatamente anteriores al límite K/T en el techo de dicha biozona, aún no está demostrado que sean 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, desapareciendo antes las especies más grandes y ornamentadas. En definitiva, los foraminíferos planctónicos muestran una extinción masiva, que estudiada en detalle resulta latitudinalmente gradual para las formas oportunistas y brusca 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 ammoni-

tes y belemnites, y en los que se desarrollaron en las plataformas como los rudistas. 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 ligados a un mecanismo referente al vulcanismo, el cambio del nivel del mar y el descenso de la temperatura, factores que estarían interrelacionados y sus efectos comenzarían aproximadamente 2 millones de años antes del límite K/T. El patrón brusco de la extinción en el límite habría sido provocado independientemente por los efectos catastróficos del impacto meteorítico, y la coincidencia de las evidencias de impacto con la mayor parte de las extinciones apoyan la relación de causa y efecto. Sin embargo, todavía no hay un consenso generalizado entre los paleontólogos, y la polémica continúa.

Extinción del límite Paleoceno/Eoceno

El evento de extinción del límite P/E no es tan conocido como el del límite K/T 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 (Tjalsma y Lohmann, 1983; Thomas, 1990). Estudios detallados de los cortes de Caravaca y Zumaya, muestran que los pequeños foraminíferos bentónicos batiales y abisales se extinguieron bastante bruscamente (Ortiz, 1994). 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 límite entre estos dos pisos.

Los análisis sobre el isótopo ^{18}O en la concha de los foraminíferos muestra 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 el isótopo ^{13}C muestra 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, ¿qué otros factores intervinieron en la crisis? ¿cómo afectó este evento a otros grupos? Esta

crisis de extinción coincide en Caravaca con 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 cambios significativos en las proporciones relativas de especies (Canudo y Molina, 1992b), observándose un desplazamiento momentáneo de las especies tropicales hacia latitudes más altas. Así toda la columna de agua fue afectada por este evento (Canudo *et al.*, 1994), si bien no se observa una extinción relevante, sino sólo la desaparición de algunas especies. En las plataformas los grandes foraminíferos bentónicos no parecen sufrir una extinción en coincidencia con este evento, sino más bien una expansión, la cual coincide con desarrollos arrecifales y la evolución de animales y plantas de climas más cálidos. Asimismo se observa un máximo transgresivo que provoca una mayor presencia de foraminíferos planctónicos en los cortes de Tremp y Campo (Molina *et al.*, 1992). Esto, junto a los cambios observados en Caravaca, permite afirmar que se produjo una de las mayores subidas de nivel del mar de todo el Terciario.

En general, los datos indican que este evento, al contrario del acontecido en el límite K/T, afectó fundamentalmente a los grupos bentónicos de aguas profundas. Por otro lado, en el mecanismo de extinción intervienen otros factores aparte 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 rápida subida del nivel del mar. Esto, junto a la estabilización y cese temporal de agua polar fría en los fondos oceánicos, provocaría una caída en el contenido en oxígeno y un aumento de anhídrido carbónico (haciendo subir el nivel de compensación de la calcita y probablemente causando efecto invernadero), mecanismo que produciría el colapso parcial de los ecosistemas bentónicos batiales y abisales.

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 re-levé 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. Evidencias similares a las del límite K/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). Algunos pensaban que existían extinciones escalonadas coincidentes con cada impacto, para las que se llegó a sugerir una posible causa consistente en una lluvia de cometas (Hut *et al.*, 1987).

Ahora bien, ¿existe realmente un modelo de extinción masiva escalonada? ¿coinciden las evidencias de impacto con la extinción? 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; 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 más recientemente, estudiando una veintena de cortes distribuidos por todo el mundo, se ha podido concluir (Molina *et al.* (1993) que no existen extinciones significativas o cambios de abundancia en relación a los niveles de impacto, así como que los 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 se sitúa en el límite Eoceno medio/superior donde se extinguen las formas muricadas del tipo de las acaríninas, durante el Eoceno terminal se extinguen las turborotalias y hantkeninas, que también son formas especializadas de aguas cálidas, culminando en un evento que marca el límite E/O. Finalmente, a comienzos del Oligoceno se producen algunas otras extinciones de formas ya no

tan características de aguas cálidas, sobreviviendo formas oportunistas y de 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 por 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 trataron de asociar a las evidencias de impacto. Los ostrácodos muestran una expansión con aparición de formas psicrosféricas 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 tardío. Los equínidos 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.

Por lo general se acepta actualmente que la extinción fue masiva pero bastante 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 psicrosfera. Este continuo, y ocasionalmente acentuado, descenso de la temperatura, provocó caídas del nivel del mar y otros fenómenos, siendo la causa principal del mecanismo desencadenante de esta extinción. La zona ecuatorial actuaría como una trampa para las especies adaptadas a altas temperaturas, ya que no podrían desplazarse latitudinalmente para mantener el factor limitante de la temperatura. 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 regiones que serían rápidamente recolonizadas.

Conclusiones

Muchas de las polémicas generadas en torno a la extinción, en especial la controversia sobre las causas y efectos del evento del límite K/T, en gran parte se deben a las diferentes o inadecuadas metodologías empleadas. Este hecho ha generado hipótesis contrapuestas sobre los modelos de extinción y especialmente sobre las causas de las mismas, de tal modo que aún no se ha alcanzado un consenso entre los paleontólogos y geólogos.

La selectividad de la extinción se manifiesta en todos los eventos de extinción, lo que implica que las causas sean diferentes -como hemos visto 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, vulcanismo, anoxia, impactos meteoríticos, etc. Las causas de un determinado evento de extinción pueden ser varias y estas causas suelen estar interrelacionadas, predominando una causa desencadenante en cada caso.

La extinción de fondo está fuertemente condicionada por factores de tipo biológico, tales como competencia y endemismo que implicarían una intervención decisiva de la selección natural, y este mecanismo es el que funciona normalmente. En la extinción masiva gradual, y especialmente en los momentos en que ésta se acelera, la intervención de fenómenos geológicos, provocando o acelerando las extinciones, resulta bastante evidente. La extinción masiva catastrófica, debido a su gran magnitud, requiere una causa extraordinaria, generándose mecanismos en los que predominarían las causas extraterrestres sobre las biológicas. Se darían procesos macroevolutivos en los que la selección natural no tendría tiempo de actuar. Causas extraterrestres tales como los impactos de grandes meteoritos producirían efectos catastróficos generando extinciones masivas muy bruscas. En la superficie terrestre existen numerosos cráteres de impacto y otras evidencias, que demuestran claramente la caída de grandes meteoritos. Sin embargo, la mayor parte de ellos debieron causar efectos catastróficos sólo a nivel local, ya que por el momento el único globalmente catastrófico, en el que parece existir una relación de causa y efecto es el del límite K/T. En este caso la extin-

ción masiva catastrófica se superpone a una extinción masiva gradual que se iniciaría aproximadamente dos millones de años antes.

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 Congreso Geológico de España*. 1. 487-491.
- Barrera, F. y Keller, G. (1990): Foraminiferal stable isotope evidence for gradual decrease of marine productivity and Cretaceous species survivorship in the earliest Danian. *Paleoceanography*. 5. 867-890.
- Bignot, G. (1984): Les foraminifères benthiques n'ont pas subi de crise majeure à l'extrême fin du Crétacé. *Bulletin de la Section des Sciences*. 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. *Marine Micropaleontology* 13. 153-191.
- Canudo, J.I. y Molina, E. (1992a): Biostratigrafía y evolución de los foraminíferos del límite Cretácico/Terciario en Osinaga (Pirineo de Navarra). *Actas III Congreso Geológico de España*. 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. *Revista de la Sociedad Geológica de España* 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. *Marine Micropaleontology* 17. 319-341.
- Canudo, J.I., Keller, G., Molina, E. y Ortiz, N. (1994): Planktic foraminiferal turnover and ^{13}C isotopes across the Paleocene-Eocene transition at Caravaca and Zumaya, Spain. *Paleogeography Paleoclimatology Paleocology* 113 (en prensa).
- Courtillet, V.E., Besse, J., Vandamme, D., Montigny, R., Jaeger, J.J. y Cappetta, H. (1986): Deccan flood basalts at the Cretaceous/Tertiary boundary? *Earth and Planetary Science Letters* 80. 361-374.
- Dingus, L. (1984): Effects of stratigraphic completeness on interpretations of extinction rates across the Cretaceous-Tertiary boundary. *Paleobiology*. 10(4): 420-438.

- 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. (1984): Théories scientifiques et extinctions des dinosaures. *Comptes-Rendus de la Académie des Sciences de Paris*. 298(II). 317-320.
- González 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.
- 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.
- Keller, G. (1988a): Biotic turnover in benthic foraminifera across the Cretaceous/Tertiary boundary at el Kef, Tunisia. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 66 153-171
- Keller, G. (1988b): Extinction, survivorship, and evolution of planktic foraminifers across the Cretaceous/Tertiary boundary at El Kef, Tunisia. *Marine Micropaleontology*. 13(3). 239-263
- Keller, G. (1993): The Cretaceous-Tertiary boundary transition in the Antarctic Ocean and its global implications. *Marine Micropaleontology* 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., 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
- Lamolda, M.A. y Gorostidi, A. (1992): Nannofossil stratigraphic record in Upper Maastrichtian-lowermost Danian at Zumaya (Northern Spain). *Memorie Scienze Geologiche* 63 149-161
- Lamolda, M.A., Orue Etxebarria, X. y Proto Decima, F. (1983). The Cretaceous-Tertiary boundary in Sopelana (Biscay, Basque country). *Uttechana* 10 663-670
- Laubentfels, M.W. De (1956): Dinosaur extinction one more hypothesis. *Journal of Paleontology* 30(1) 207-218
- Luterbacher, H.P. y Premoli Silva, I. (1964): Biostratigrafía del límite Cretáceo-Terciario nell'Appennino Centrale. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*. 70(1). 67-128.
- Molina, E. (1986): Description and biostratigraphy of the main reference section of the Eocene/Oligocene boundary in Spain: Fuente Caldera section. *Development in Paleontology and Stratigraphy*. 9: 53-63.
- Molina, E. (1994): Aspectos epistemológicos y causas de la extinción. *SIUZ. Cuadernos Interdisciplinares*. 5. 11-30.
- Molina, E., Canudo, J.I., Guernet, C., MacDougall, K., Ortiz, N., Pascual, J.O., Parés, J.M., Sansó, J.M., Serra Kiel, J. y Tosquella, J. (1992): The stratotypic Ilerdian revisited: integrated stratigraphy across the Paleocene/Eocene boundary. *Revue de Micropaléontologie*. 35 143-156.
- Molina, E., Canudo, J.I., Martínez Ruiz, F. y Ortiz, N. (1994): Integrated stratigraphy across the Paleocene/Eocene boundary at Caravaca, southern Spain. *Eclogae geologicae Helvetiae*. 77(1). 47-61.
- Molina, E., Gonzalvo, C. y Keller, G. (1993): The Eocene-Oligocene planktic foraminiferal transition: extinction, impact and hiatuses. *Geological Magazine* 130(4). 483-499.
- Molina, E., Keller, G. y Madile, M. (1988): Late Eocene to Oligocene events: Molino de Cobo, Betic cordillera, Spain. *Revista Española de Micropaleontología*. 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. *Development in Paleontology and Stratigraphy*. 9: 75-85.
- Officer, C.B. y Drake, C.L. (1985): Terminal Cretaceous environmental events. *Science*. 277: 1161-1167
- Ortiz, N. (1994): La extinción masiva de foraminíferos bentónicos batiales y abisales en el límite Paleoceno / Eoceno. *SIUZ. Cuadernos Interdisciplinares*. 5. 201-218.
- 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 nanoplankton at the Cretaceous/Tertiary boundary. *GSA Special Paper 190*: 353-371.
- Plotnick, R.E. y McKinney, M.L. (1993): Ecosystem organization and extinction dynamics. *Palaios*. 8: 202-212.
- Prothero, D.R. y Berggren, W.A. eds. (1992): *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution* Princeton University Press. 568 pp.
- Raup, D.M. (1981): Extinction: bad genes or bad luck? *Acta Geologica Hispanica* 16. 25-34.
- Raup, D.M. y Sepkoski, J.J. (1984): Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proceeding NAS* 81 801-805
- Shackleton, N.J. (1986): Paleogene stable isotope events. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. 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 Special Paper 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 Special Paper 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., López 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 Special Publication*. 247: 481-496.
- Tjalsma, R.C. y Lohmann, G.P. (1983): Paleocene-Eocene bathyal and abyssal benthic foraminifera from the Atlantic Ocean. *Micropaleontology, Special Publication*, 4: 90 pp.
- 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 and Planetary Science Letters*. 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. *Journal of Paleontology* 68(2) 183-190.
- Wolfé, J.A. (1991): Paleobotanical evidence for a June "impact winter" at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Nature*. 352: 420-422.

RIGAS ARVANITIS,
JACQUES GAILLARD,
YVON CHATELIN,
JEAN BAPTISTAE MEYER,
BERNARD SCHLEMMER
y ROLAND WAAST

76

EL BALANCE DE CARBONO EN EL BRASIL PARA 1990

PAUL SCHROEDER
y JACK K. WINJUM

68



Una razón importante para alarmarse acerca de la tasa y magnitud de la deforestación en Brasil ha sido la preocupación sobre la reducción por parte de la vegetación del dióxido de carbono (CO_2), así como de otros gases de tipo invernadero que pueden contribuir al cambio global del clima. Al mismo tiempo, sin embargo, que la deforestación libera CO_2 y otros gases, el crecimiento de los árboles en otras partes lleva a la absorción de carbono atmosférico (C) a través de la fotosíntesis. La consideración de la liberación de CO_2 a partir de la deforestación enfoca generalmente la macroliberación y no considera los efectos de la captación del carbono. El objetivo del presente trabajo es de examinar el balance neto para el Brasil, por medio de la estimación tanto de la liberación como de la captación de CO_2 -C.

Nuestro enfoque fue el de construir un modelo conceptual generalizado del ciclo del ecosistema C que pudiera ser aplicado a cualquier tipo de vegetación y pudiera ser cuantificado a partir de datos disponibles. Los pools de C primarios del modelo son la atmósfera, la vegetación viviente, la basura, los escombros de madera y el suelo. Se representan los flujos como una transferencia entre esos pools que ocurren como resultado de modificaciones en la tierra, la recuperación de perturbaciones pasadas mediante el crecimiento y a la acumulación de materia orgánica. Para estimar las áreas del ecosistema, utilizamos y adaptamos al mapa de vegetación disponible más reciente.

Las fuentes primarias para los datos de densidad estuvieron constituidos por un informe complicado por Olson y otros (1983) así como una revisión posterior. También utilizamos una alternativa de densidad C para bosque húmedo cerrado a partir de Brown y Lugo (1992). Esos bosques juegan un papel importante en el balance C del Brasil, pero hay dudas

acerca de su densidad C. Tratamos de obviar esas dudas utilizando los valores altos así como los bajos.

También usamos datos publicados para calcular la estimación de flujo. Un flujo importante en el balance C de Brasil está constituido por la liberación en la atmósfera que resulta de la deforestación. En 1990, $1,38 \times 10^6$ hectáreas de bosque cerrado fueron talados en el Brasil. Además, unos $1,6 \times 10^6$ ha de bosques cerrado fueron talados. También estimamos que $0,35 \times 10^6$ ha de bosque secundario fueron talados ese mismo año.

La liberación de C para el país entero fue de $174-233 \times 10^6$ tc/año. La diferencia fue causada en su mayor parte por la divergencia en las estimaciones de la densidad de C que difieren con respecto al bosque tropical húmedo y que dieron como resultado diferentes flujos a partir de la deforestación y la quema.

Los cambios netos en los tamaños de los pools de nuestro modelo de balance de C fueron variables. El pool de la vegetación total disminuyó un $160-240$ tc/año. El pool del suelo también perdió C, aproximadamente $80-240$ tc/año como un resultado de la perturbación a partir de la tala del bosque y la agricultura intensiva. Sin embargo, el pool de basura y de escombros de madera aumentó en un $70-90 \times 10^6$ tc/año. Ese aumento fue debido a transferencia a partir de 1 pool a la tala del bosque húmedo tropical cerrado.

El artículo presenta los grandes rasgos de las instituciones que promueven la cooperación en la investigación entre países en vía de desarrollo y países del Norte a través de fondos de financiamiento. Se presentan los resultados de un estudio detallado en torno al programa "Ciencia y tecnología para el desarrollo" de la Comisión de las Comunidades Europeas, realizado por nuestro equipo de investigación. El estudio permitió definir las características de los fondos de apoyo a la cooperación científica y sus principales orientaciones temáticas. Se trató de determinar algunos factores que expliquen estas características y orientaciones. En resumen se pueden mencionar: el peso de las estrategias que desarrollan los equipos directivos de los fondos de financiamiento en la investigación científica de los países en vía de desarrollo y la importancia de los mecanismos de funcionamiento institucional; la importancia de los propios investigadores y en particular de algunos entre ellos que tienen acceso a recursos políticos e institucionales; finalmente, la capacidad para aprovechar de los financiamientos internacionales está directamente relacionada con el nivel de estructuración de las comunidades científicas de los países del "Sur".

MODELOS Y CAUSAS DE EXTINCION MASIVA

83

EUSTOQUIO MOLINA

El estudio de los tres eventos de extinción masiva de finales del Cretácico, del Paleoceno y del Eoceno, basado principalmente en foraminíferos de diversos cortes de España y de otras partes del mundo, ha permitido precisar sus modelos de extinción. Nuestros datos junto a los aportados por diversos autores para distintos grupos de fósiles, a veces en los mismos cortes, permiten establecer una serie de conclusiones sobre las causas de extinción.

La dificultad inherente al hecho de que el registro fósil no pueda leerse literalmente como si de un libro se tratara,

sino que deba ser interpretado basándose en una adecuada metodología, ha generado hipótesis contrapuestas sobre los modelos de extinción y las causas de las mismas. Gran parte de las polémicas generadas en torno a la extinción y sus causas, y especialmente la controversia sobre el evento del límite Cretácico/Terciario, se deben principalmente a las diferentes metodologías empleadas.

La selectividad de la extinción se manifiesta de diferente forma en todos los eventos de extinción, lo que implica que las causas sean diferentes -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, vulcanismo, anoxia, impac-

tos meteoríticos, etc. Las causas de un determinado evento de extinción pueden ser varias y suelen estar interrelacionadas, predominando una causa desencadenante en cada caso. La extinción de fondo gradual está principalmente condicionada por factores de tipo biológico, tales como competencia y endemismo que implican una intervención decisiva de la selección natural, y este mecanismo es el que funciona normalmente.

En la extinción masiva gradual, y especialmente en los momentos en que esta se acelera, la intervención de fenómenos geológicos, provocando o acelerando las extinciones, resulta bastante evidente, tal como ocurre en los tres casos estudiados. La extinción masiva catastrófica, debido a su gran magnitud, requiere causas extraordinarias, generándose mecanismos en los que predominarían las

causas extraterrestres sobre las biológicas. Se darían procesos macroevolutivos en los que la selección natural no tendría tiempo de actuar. Causas extraterrestres tales como los impactos de grandes meteoritos producirían efectos bruscos generando extinciones masivas catastróficas. En la corteza terrestre existen numerosos cráteres de impacto y otras evidencias, que demuestran claramente la caída de grandes meteoritos. Sin embargo, la mayor parte de ellos debieron provocar efectos catastróficos sólo a nivel local, ya que por el momento el único globalmente catastrófico, en el que se puede establecer una relación de causa y efecto es el del límite Cretácico/Terciario. En este caso la extinción masiva catastrófica se superpone a una extinción masiva gradual que se iniciaría aproximadamente dos millones de años antes.

SUMMARY of Articles

BRAZIL'S CARBON BUDGET FOR 1990

PAUL SCHROEDER
and JACK K. WINJUM

68

A major reason for alarm over the rate and magnitude of deforestation in Brazil has been concern that the reduction in vegetation releases carbon dioxide (CO₂) and other greenhouse gases (GHG) that may contribute to global climate change. While deforestation releases CO₂ and other GHG, however, tree growth elsewhere absorbs atmospheric carbon (C) through photosynthesis. Discussions of CO₂ releases from tropical deforestation have tended to focus on gross releases and have generally not considered the effects of carbon uptake. The objective of this paper is to examine the net C balance for Brazil, by estimating both CO₂ - C release and uptake.

Our approach was to construct a generalized conceptual model of ecosystem C cycling that could be applied to any vegetation type and can be quantified with available data. The primary C pools in the model are the atmosphere,

live vegetation, litter and coarse woody debris, and soil. Fluxes are represented as transfers between these pools that occur as a result of land use change, disturbance, or recovery from past disturbance by plant growth and accumulation of organic matter. To estimate ecosystem areas, we used and adapted the most recently completed and current vegetation map available (Stone et al. in press).

The primary sources for C density data were a report compiled by Olson et al. (1983) and a subsequent version. We also used an alternative C density for closed moist forest from Brown and Lugo (1992). These forests play a major role in Brazil's C balance, but there is some uncertainty regarding their C density. We attempted to bracket this uncertainty by using both high and low values.

We also used published data to calculate flux estimates. A major flux in Brazil's C budget is release to the atmosphere resulting from deforestation. In 1990, 1.38 x 10⁶ ha of closed forest were cleared in Brazil. Additionally, about 1.0 x 10⁶ ha of cerrado woodland also cleared. We also estimated that 0.35 x 10⁶ ha of secondary forest were cleared that year.

Total C releases for the country as a whole were 174-233 x 10⁶ tc/yr. The difference was caused mostly by differing estimates in the C density of closed tropical moist forests, which resulted in different fluxes from deforestation and burning.

Net changes in pool sizes of our C budget model varied. The total vegetation C pool decreased by 160 - 240 x 10⁶ tc/yr. The soil pool also lost C, about 80 x 10⁶ tc/yr as a result of disturbance from forest clearing and intensive agriculture. However, the litter/coarse woody debris pool increased by 70 - 90 x 10⁶ tc/yr. This increase was due to transfers from the vegetation pool due to clearing of closed tropical moist forest.

Total gross C uptake by the system was 100 x 10⁶ tc/yr of which 60 x 10⁶ was addition to litter and soil pools in secondary forests. Total C releases were 120 - 150 x 10⁶ tc/yr from deforestation, burning and 150 - 180 x 10⁶ tc/yr from decomposition. Most of the C released from burning was derived from above-ground vegetation, but a significant amount also came from litter and coarse woody debris, including from reburning of residual logs and pastures.

THE IMPACT OF EUROPEAN FUNDS IN SUPPORT OF SCIENTIFIC COOPERATION FOR DEVELOPING COUNTRIES

RIGAS ARVANITIS,
JACQUES GAILLARD,
YVON CHATELIN,
JEAN BAPTISTE MEYER,
BERNARD SCHLEMMER
and ROLAND WAAST

76

This article presents the main aspects of institutions that promote research cooperation between the "South" and the "North". It presents the principal results of a detailed study of the "science and technology development" program of the Commission of the European Community made by our team. The study allowed to define the main characteristics of the funds for scientific cooperation, and their main thematic orientations. It also tries to determine the main factors that explain these characteristics

and orientations. We can mention: the importance of the strategies and mode of operation of the teams that operate each fund; the importance of the scientists themselves in particular those with access to political and institutional resources; finally, the fact that the capacity of "southern" scientists in taking advantage of these funds is directly related

to their being inserted in highly structured scientific communities.

MODELS AND CAUSES OF MASS EXTINCTION

83

EUSTOQUIO MOLINA

The study of the end of the Cretaceous, Paleocene and Eocene extinction events, mainly based in foraminifera from Spanish sections and other world wide localities, allows to pinpoint their models of extinction. Our data, together with those provided by different specialists in other fossil groups, allow to establish a series of conclusions about the causes of extinction.

The difficulties inherent to the fact that the fossil record cannot be literally read as if it were a book, but has to be decodified using a suitable methodology, have raised controversial hypotheses about the models of extinction and their causes, and especially the controversy about the Cretaceous/Tertiary boundary event, are mainly due to the different methodologies used.

The selectivity of the extinction appears clearly and in different forms in all the extinction events, which implies that the causes are different - in the three cases studied - and generalizations about cause and effect relationship difficult. The causes of extinction generally alleged are of biological, geological or extraterrestrial character; competition, endemism, changes in temperature and sea level, volcanism, anoxia, meteorite impacts, etc. There can be several interre-

lated causes for each extinction event and one major essential cause for 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 gradual mass extinction, especially when it is accelerated, is fairly evidently controlled by geological causes, such as happens in the three cases studied, and although biological causes are subordinated, they would play an important role. The catastrophic mass extinction, due to its greater magnitude, needs extraordinary causes, with the predominance of the extraterrestrial over the biological causes and macroevolutionary processes would occur, natural selection having little time to interfere. Extraterrestrial causes such as the big meteorite impacts would produce sudden effect generating catastrophic mass extinction. On the earth surface many impact craters and other evidence exist that clearly document the fall of large meteorites. Nevertheless, most of them should have produced havoc just at a local level, since up to now, the only globally catastrophic impact in which the cause and effect relationship between impact and extinction can be established, is the one related to the Cretaceous/Tertiary boundary. In this case the catastrophic mass extinction is overimposed to a gradual mass extinction that would have begun about two million years before.

RESUMO dos artigos

O BALANÇO DO CARBONO NO BRASIL EM 1990

PAUL SCHROEDER
e JACK K. WINJUM

68

Uma razão importante de alarme acerca da taxa e magnitude do desmatamento no Brasil deve-se à redução da vegetação do dióxido de carbono (CO₂), como também de outros gases do tipo invernal que podem contribuir para a mudança global do clima. Enquanto o desmatamento libera CO₂ e outros gases, o crescimento das árvores em outras partes

absorve o carbono atmosférico (C) através da fotossíntese. A consideração da liberação de CO₂ a partir do desmatamento focaliza geralmente a macroliberação e não toma em consideração os efeitos de captação do carbono. O objetivo deste trabalho consiste em examinar o balanço líquido no Brasil, através da avaliação tanto da liberação como da captação de CO₂.

Nossa abordagem se deu por meio da construção de um modelo conceitual generalizado da ciclagem do ecossistema C que poderia ser empregado em qualquer tipo de vegetação e ser ao mesmo tempo quantificado a partir dos dados disponi-

veis. Os pools de C primários do modelo são a atmosfera, a vegetação vivente, o lixo, os escombros de madeira e o solo. Os fluxos são representados como uma transferência entre esses pools as quais ocorrem como resultado de modificações da terra, da recuperação de perturbações passadas mediante o crescimento e acumulação de matéria orgânica. Para avaliar as áreas do ecossistema, utilizamos e adaptamos o mapa de vegetação mais recente.

As fontes primárias para os dados de densidade foram obtidas de um relatório realizado por Olson e outros (1983) como também através de uma revisão

posterior Também se utilizou uma alternativa de densidade C para bosque úmido cerrado segundo Brown e Lugo (1992). Esses bosques jogam um importante papel no balanço C do Brasil, entretanto há dúvidas quanto à sua densidade C Tentamos obviar essas dúvidas empregando tanto os valores altos como os baixos

Além disso foram empregados dados publicados para calcular a avaliação do fluxo. Um fluxo importante no balanço de C do Brasil deve-se à sua liberação na atmosfera, produto do desmatamento. Em 1990 $1,38 \times 10^6$ hectares de bosque cerrado foram talados no Brasil. Estimamos igualmente que $0,35 \times 10^6$ ha. de bosque secundário foram talados nesse mesmo ano

A liberação de C no país inteiro foi de 174 a 233×10^6 tc/ano. A diferença deve-se em sua maior parte às avaliações da densidade de C cujo resultado difere em relação ao bosque tropical úmido a partir do desmatamento e da queima.

As mudanças evidentes nos tamanhos dos pools de nosso modelo de balanço de C foram variáveis O pool da vegetação total diminuiu de 160 a 240 tc/ano. O pool do solo perdeu aproximadamente de 80 a 240 tc/ano como resultado da perturbação a partir da tala do bosque e da agricultura intensiva. Entretanto, o Pool do lixo e dos escombros de madeira aumentou de 80 a 90×10^6 tc/ano.

Tradução de Ligia Ojeda

O IMPACTO DOS FUNDOS EUROPEUS DE APOIO À COOPERAÇÃO CIENTÍFICA COM OS PAÍSES EM DESENVOLVIMENTO

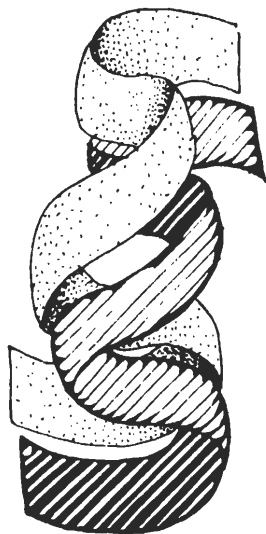
RIGAS ARVINITIS,
JACQUES GAILLARD,
YVON CHATELIN,
JEAN BAPTISTE MEYER,
BERNARD SCHLEMMER
e ROLAND WAAST

76

Este artigo apresenta os grandes aspectos das instituições que patrocinam a cooperação para a pesquisa entre os países em vias de desenvolvimento e os países do Norte através de fundos de financiamento São apresentados os resultados de um estudo detalhado em torno do programa "Ciência e tecnologia para o desenvolvimento" da Comissão das Comunidades Europeias, o qual foi realizado por nossa equipe de pesquisa. O estudo permitiu definir as características

dos fundos de apoio à cooperação científica e suas principais orientações temáticas. Tentou-se determinar alguns fatores para explicar estas características e orientações. Em resumo pode-se mencionar, o peso das estratégias desenvolvidas pelas equipes diretivas dos fundos de financiamento na pesquisa científica dos países em via de desenvolvimento e a importância dos mecanismos de funcionamento institucional, a importância dos próprios pesquisadores e em particular de alguns entre eles que têm acesso a recursos políticos e institucionais, finalmente, a capacidade para aproveitar os financiamentos internacionais está diretamente relacionada com o nível de estruturação das comunidades científicas dos países do "Sul"

Tradução de Ligia de Ojeda



MODELOS E CAUSAS DE EXTINÇÃO EM MASSA

83

EUSTOQUIO MOLINA

O estudo dos três eventos de extinção em massa do fim do Cretácico, do Paleoceno e do Eoceno, baseado principalmente em foraminíferos de diversos cortes da Espanha e de outras partes do mundo, tem permitido definir seus modelos de extinção. Nossos dados junto aos aportados por diversos autores para diferentes grupos de fósseis, às vezes nos mesmos cortes, permitem estabelecer uma série de conclusões sobre as causas de extinção.

A dificuldade inerente ao fato de que o registro fóssil não pode ser lido literalmente como se fosse um livro, senão que deve ser interpretado baseando-se numa adequada metodologia, tem gerado hipóteses opostas sobre os modelos de extinção e as causas das mesmas. Grande parte das polêmicas criadas em torno da extinção e suas causas, e especialmente a controvérsia sobre o evento do limite Cretácico/Terciário, são devidas principalmente às diferentes metodologias empregadas.

A seleção da extinção se manifesta de diversas formas em todos os eventos de extinção, o que implica que as causas sejam diferentes - nos três casos estudados - e difíceis as generalizações sobre relações de causa e efeito. As causas de extinção geralmente expostas são de tipo biológico, geológico ou extra-terrestre, competição, endemismo, mudanças de temperatura e nível do mar, vulcanismo, anoxia, impactos meteoríticos, etc. As causas de um determinado evento de extinção podem ser várias e acostumam estar interrelacionadas, predominando, em cada caso, uma causa que desencadeia as demais. A extinção de fundo gradual está condicionada principalmente por fatores de tipo biológico, tais como competência e endemismo que implicam uma intervenção decisiva da seleção natural, e é este o mecanismo que funciona normalmente

Na extinção em massa gradual, e especialmente nos momentos em que a mesma se acelera, a intervenção de fenômenos geológicos, provocando ou acelerando as extinções, resulta bastante evidente, como ocorre nos três casos estudados. A extinção em massa catastrófica, devido à sua magnitude, requer causas extraordinárias, gerando-se mecanismos nos quais as causas extra-terrestres predominariam sobre as biológicas. Dar-se-iam processos macroevolutivos nos quais a seleção natural não teria tempo de agir. Causas extra-terrestres, tais como os impactos de grandes meteoritos, produziriam efeitos bruscos gerando extinções em massa catastróficas. Na crosta terrestre existem inúmeros cráteres de impacto e outras evidências, que demonstram claramente a queda de grandes meteoritos. Entretanto, a maior parte deles deveriam provocar efeitos catastróficos somente a nível local uma vez que atualmente o único globalmente catastrófico, onde se pode estabelecer uma relação de causa e efeito e o do limite Cretácico/Terciário. Neste caso a extinção em massa catastrófica se superpõe a uma extinção em massa gradual que começaria aproximadamente dois milhões de anos antes

Tradução de Ligia de Ojeda