

## Capítulo 29

### Evolución.

### Modalidades y causas de evolución y extinción con microfósiles

*Eustoquio Molina*

#### 29.1. Introducción

La Micropaleontología, además de sus interesantes aplicaciones geológicas, tiene importantes aplicaciones biológicas en el campo de la Teoría de la Evolución, ya que el excelente registro de los microfósiles aporta una serie de datos que contribuyen a documentar todo lo relacionado con tasas, tendencias y pautas evolutivas, y todo lo referente a la filogenia. Sin embargo, las aplicaciones biológicas se han desarrollado poco debido a que la mayor parte de los micropaleontólogos provienen del campo de la Geología. La Micropaleontología y la Paleontología en general permiten documentar cómo eran y cómo se sucedieron los seres vivos a lo largo del tiempo; es decir, el curso de la evolución. Este es un aspecto fundamental para la evolución del que carecen los neontólogos, ya que sólo estudian la época actual y no pueden constatar cuáles han sido las modalidades del proceso evolutivo a lo largo de la historia geológica de la vida.

El paradigma imperante en la comunidad científica durante la segunda mitad del siglo XX ha sido la Teoría Evolutiva Sintética, también llamada la Síntesis Moderna, que se desarrolló debido al avance de varias ciencias, entre las que hay que destacar la Genética y la Paleontología. Los avances científicos de las últimas décadas han corroborado muchos aspectos de la teoría y refutado otros, de tal forma que el hecho de la evolución es generalmente aceptado y se discuten principalmente los detalles del mecanismo y las modalidades de la evolución, ya que la teoría ha resultado ser muy compleja. Actualmente, los únicos que se oponen frontalmente al hecho de la evolución son los creacionistas «científicos», pero a pesar de que se autocalifiquen así su ataque no es científico, ya que se basa en la interpretación literal de la Biblia. El desarrollo de la Paleontología impulsó el concepto de evolución, pero Darwin no pudo apoyarse mucho en el registro fósil para documentar su propuesta de que la evolución era un proceso gradual, y pensó que era debido a la imperfección del registro. Los paleontólogos se afanaron en buscar series evolutivas y así la Teoría Evolutiva Sintética se pudo apoyar más en

la Paleontología, ya que Gaudry, Marsh, Simpson, entre otros, pusieron de manifiesto diversos ejemplos que documentaban las modalidades del proceso evolutivo. La Paleontología volvió a tener protagonismo a partir de 1972, cuando Eldredge y Gould propusieron el equilibrio intermitente como modelo alternativo al gradualismo filético neodarwinista, pero sin abandonar el mecanismo continuista, por lo que se consideran ampliadores del darwinismo. Se trata de uno de los ataques más fuertes que ha tenido la teoría sintética y ha llevado a algunos de sus proponentes a ampliar y corregir algunos aspectos de sus planteamientos iniciales.

La Micropaleontología se desarrolló a comienzos del siglo XX, estaba centrada en las aplicaciones geológicas, y los primeros evolucionistas no se pudieron apoyar en ella. Los manuales de Micropaleontología han prestado poca atención a las aplicaciones biológicas, con excepción del de Bignot (1982). Sin embargo, el excelente registro de los microfósiles y la posibilidad de realizar estudios de alta resolución, basados en muestreos muy detallados, pueden aportar datos de gran interés. Los más optimistas creen que ciertos microfósiles pueden llegar a desempeñar un papel similar al que la *Drosophila* ha desempeñado en el campo de la Genética. Los microfósiles están permitiendo establecer filogenias muy completas y conocer las modalidades o patrones evolutivos, pero aún queda mucho por descubrir. El mejor ejemplo de las grandes posibilidades de la Micropaleontología lo constituye el evento del límite Cretácico/Paleógeno, en el cual los microfósiles son los «cobayas» que han permitido establecer el patrón catastrófico de extinción con mucha mayor facilidad que los fósiles más grandes (dinosaurios, ammonites, etc.). Otro ejemplo, aún más relevante, lo constituye la investigación multidisciplinar sobre el origen de la vida, tema en el que los microfósiles (bacterias, cianobacterias, acritarcos) desempeñan un papel fundamental. Sin embargo, son los foraminíferos, especialmente los planctónicos, los mejor conocidos y los que por el momento aportan más datos sobre las modalidades evolutivas. En España estos aspectos generaron una interesante controversia (González-Donoso *et al.*, 1986, De Renzi y Márquez, 1988).

## 29.2. Evolución y especie

### 29.2.1. El mecanismo de la evolución

Darwin propuso, a mediados del siglo XIX, el mecanismo de evolución por selección natural. Previamente hubo varios precursores que pusieron de manifiesto el hecho evolutivo; es decir, que los organismos se modificaban dando lugar a nuevas especies. El más famoso fue Lamarck, a principios del siglo XIX, que también propuso un mecanismo por el que los organismos se transformaban a lo

largo del tiempo. Sin embargo, el mecanismo o «motor» propuesto, que se basaba en la posibilidad de heredar caracteres adquiridos, fue refutado por la Genética. El mecanismo de la evolución por selección natural ha sido mayoritariamente aceptado por los científicos. La selección natural es la base de la teoría de Darwin, quien postulaba que la mayoría de los organismos generan muchos más descendientes de los que pueden sobrevivir. Estos descendientes no son exactos unos a otros y, además, parte de sus diferencias se transmiten hereditariamente. Al ser distintos entre sí y debido al azar, los hay mejor y peor adaptados al medio ambiente local. Así, los mejor adaptados sobreviven en mayor número y dejan más descendientes. Con el tiempo las variaciones seleccionadas y transmitidas hereditariamente se acumulan y dan lugar a nuevas formas. Éstas no son las mejores en todas las circunstancias, sino las mejor adaptadas al medio ambiente local y, si el ambiente cambia radicalmente, los organismos que estaban mejor adaptados pueden llegar a desaparecer y los opuestos llegar a ser dominantes. Por tanto, la selección natural es la fuerza del ambiente actuando lenta e imperceptiblemente sobre los organismos a lo largo de mucho tiempo.

Darwin creía que las diferencias heredadas deberían ir sumándose poco a poco y que el proceso tendría que ser siempre lento y gradual. Además, la única manera en que concibió el proceso fue con el aislamiento geográfico, que sigue siendo la modalidad de especiación más reconocida hoy. Sin embargo, el aislamiento geográfico no tiene por qué ser la única modalidad de especiación, y el proceso no tiene por qué ocurrir siempre con lentitud y poco a poco. Actualmente se sabe que, a veces, basta un único cambio repentino en el patrimonio hereditario para dar lugar a una nueva especie aislada reproductivamente.

Durante el proceso reproductivo el ADN, que constituye los genes y está agrupado en los cromosomas, se copia a sí mismo. En la reproducción asexual, que tienen la mayor parte de los microorganismos, los descendientes serían idénticos a su progenitor, y al no haber variación no habría selección natural ni evolución; sin embargo, ocurre con cierta frecuencia que hay errores (mutaciones) en las copias, que constituyen el origen de la variación genética sobre la que actúa la selección natural. En el caso de la reproducción sexual, que también se da en muchos microorganismos, cada progenitor, que es portador de dos juegos de cromosomas, produce unas células (gametos) que portan sólo un juego del material genético. Así, cuando los dos gametos (espermatozoide y óvulo) se unen al producirse la fertilización, el embrión resultante tiene una dotación genética completa. En el momento de fabricarse los gametos, los cromosomas que incluyen los genes de los dos progenitores se mezclan y separan aleatoriamente, intercambian parte de su material y se combinan de distintas maneras y, de esta forma, la variación genética originada por las mutaciones se incrementa. Esta variación puede ser negativa o neutra, y sólo una pequeña parte puede resultar beneficiosa y, si ocurre algún mecanismo de especiación, dar lugar a una nueva

especie (microevolución). Además, hay otros errores en la reproducción que pueden dar lugar, casi de inmediato, a nuevas especies. Así, pueden producirse fallos en la formación de gametos y producirse descendientes con un número mayor de cromosomas, impidiendo la reproducción con sus ancestros y, si logran hacerlo entre sí, dan lugar a una nueva especie. Este mecanismo, llamado poliploidía, es más frecuente entre las plantas que entre los animales y ha dado lugar a la mitad de las especies de plantas angiospermas actuales.

El Neodarwinismo ha declarado la selección natural prácticamente como el único mecanismo válido de cambio de frecuencias génicas, pero en la evolución de los organismos unicelulares (una gran parte de los que estudia la Micropaleontología) la tasa de mutación puede tener mucha importancia. La tasa de mutación en eucariotas suele ser de  $10^{-5}$  gameto/generación. Por ejemplo, en un protista en su fase asexual la tasa será del mismo orden; es decir, una célula mutada de cada  $10^5$ , pero si esa célula mutada sobrevive, si la variante que representa es, como mínimo, neutra ambientalmente, por simple división se sembrará de mutantes su población en un tiempo breve. En este sentido, la Micropaleontología evolutiva de protistas tiene mucho que aportar.

El patrón de aparición de ciertos caracteres en los grandes grupos, parece instantáneo a la escala geológica y se evidencia una ausencia general en el registro fósil de los primeros momentos de la evolución de los grupos. El mejor ejemplo es la denominada «explosión» cámbrica, donde surgieron de forma repentina la mayor parte de los filos actuales. Últimamente, los genetistas parecen haber encontrado la solución al problema con un mecanismo de tipo casi saltacionista. El descubrimiento de la gran semejanza de los genes reguladores (Hox o genes homeóticos) en muchos grupos de animales muy separados entre sí, les conduce a pensar que pequeños cambios en estos genes que regulan el desarrollo podrían tener grandes efectos morfológicos en el adulto (macroevolución).

### 29.2.2. La especie en Micropaleontología

En el siglo XVII, cuando Linneo estableció la nomenclatura binomial y la jerarquía de categorías taxonómicas, muchos pensaban que todas las especies habían sido creadas y eran inmutables. Todos los individuos de una especie tenían que ser morfológicamente similares a un holotipo (especie tipológica). Sin embargo, Lamarck, Darwin y otros cuestionaron el creacionismo, proponiendo que las especies se transformaban en otras. Surgió así una concepción sinteticista de la especie como un conjunto de poblaciones, fecundas y aisladas reproductivamente de otras especies (especie biológica).

En Paleontología, la especie biológica tiene problemas para ser reconocida, ya que en los organismos extintos no puede ser observado el criterio de interfecundidad, aunque también es difícil de aplicar a ciertos casos actuales.

Además, generalmente sólo se dispone de las partes duras fosilizables, todo ello introduce limitaciones que llevaron a una concepción casi tipologista de la especie. Sin embargo, en Paleontología se dispone de una gran ventaja debido al factor tiempo, surgiendo así el concepto de cronoespecie como entidad desarrollada en el espacio y en el tiempo. Por tanto, el registro fósil, en especial el de los microfósiles, aporta modelos tridimensionales, mostrando cómo han ido cambiando las especies a lo largo del tiempo y del espacio.

Sin embargo, la especie paleontológica también tiene muchas limitaciones. La principal consiste en que, al tratarse de material fósil, sólo se suelen conservar las partes duras, que pueden tratarse de elementos accesorios poco abundantes y, por consiguiente, la delimitación se establece principalmente sobre una parte de los caracteres morfológicos (fenotipo) para interpretar el genotipo. Por otra parte, el límite entre especies sucesivas es muy difuso cuando los cambios morfológicos se presentan como un proceso continuo. El uso de criterios estadísticos puede ayudar a reconocer las especies. En este sentido, la abundancia de los microfósiles permite tener una visión muy completa de la variabilidad de las especies. Así, la evidencia de una distribución homogénea, unimodal y normal para todos los caracteres de una muestra, puede ser considerada como un criterio de especie en Micropaleontología. Pero lo contrario es erróneo, ya que puede haber polimorfismo de tipo sexual (dimorfismo y trimorfismo) y no sexual (crecimiento, diversidad, anormalidades, etc.), así como politipismo, debido a la existencia de poblaciones aisladas geográfica o ecológicamente y con morfologías diferentes formando clinos. Aparte de la unimodalidad y normalidad hay otro criterio para distinguir especies próximas que es el desplazamiento de caracteres cuando coexisten. Márquez (1983) lo aplicó a varias especies de *Assilina* de Agost (Alicante), mediante análisis multivariante canónico.

La solución clásica a estos problemas ha consistido en elegir un ejemplar tipo (holotipo) y considerar de una misma especie sólo aquellos ejemplares que son similares morfológicamente (morfoespecie). El concepto de un investigador referente a una especie está representado por todos los ejemplares considerados por él como de la misma especie (concepto colectivo y funcional). Para este grupo colectivo se aplica el término de hipodigma y se define como sinonimia la relación de ejemplares descritos por autores anteriores, y que el investigador incluye en el hipodigma. La solución depende de la mentalidad de cada investigador, la cual puede cambiar a lo largo de su carrera. Así, para un mismo conjunto de ejemplares, unos puede llegar a distinguir más especies (tipologistas) y otros menos especies (agrupacionistas).

En definitiva, se hace evidente que la especie en Micropaleontología es una construcción bastante artificial y fundamentalmente morfológica, pero esto también ocurre a veces en Neontología, donde se utilizan mucho las partes duras. Por tanto, no tiene mucho sentido tratar de diferenciar subespecies basadas sólo en

la distinta morfología, ya que las subespecies e incluso los morfotipos pueden coincidir con verdaderas especies biológicas y viceversa: cronoespecies corresponder a subespecies o morfotipos, tal y como se ha comprobado en algunas con representantes actuales. Sin embargo, una vez tenidos en cuenta todos estos aspectos, la especie micropaleontológica es de mucha utilidad y está permitiendo grandes aplicaciones sobre las modalidades o patrones de la evolución.

## 29.3. Modalidades de la evolución

### 29.3.1. Especiación

Los fósiles son el documento fáctico de la evolución y, aunque no evidencian los mecanismos, permiten inferir las modalidades de la evolución. La especiación es el proceso evolutivo de formación de especies mediante el establecimiento del aislamiento reproductor. Este proceso conlleva una continuidad temporal y espacial, una modificación morfológica ligada al genotipo y tiene como resultado la aparición de especies nuevas.

En las especies actuales se ha podido constatar que algunas veces las poblaciones de una única especie muestran grandes diferencias morfológicas y, sin embargo, pueden reproducirse entre sí. Por el contrario, hay especies bien establecidas que nunca intercambian genes aunque se parecen mucho morfológicamente. Por tanto, la especiación no es simplemente el resultado pasivo de la acumulación del cambio morfológico, sino que es necesario el aislamiento reproductor.

La especiación en condiciones naturales excede a la duración de la vida humana, no se ha observado todavía la aparición de una nueva especie en condiciones naturales y no se ha podido establecer la velocidad de especiación. En el registro fósil también resulta difícil por falta de resolución. Los fósiles grandes tienen una fuerte limitación en este aspecto, pero los microfósiles, debido a su menor tamaño y a la mayor continuidad de su registro, permiten muestreos de alta resolución que pueden llegar a establecer velocidades de especiación. En el tránsito Cretácico-Paleógeno, desde el momento del impacto meteorítico hasta la base de la Biozona de *P. pseudobulloides*, transcurrieron aproximadamente 50.000 años, durante los cuales aparecieron más de veinte especies de foraminíferos planctónicos (fig. 6.9), lo que implica velocidades de especiación bastante menores.

Se han propuesto varios modelos, pero según las relaciones geográficas y ecológicas los modelos de especiación pueden reducirse a tres: alopátrida, peripátrida y simpátrida. La especiación alopátrida se produce cuando el aislamiento geográfico impide la reproducción entre poblaciones de una misma

especie y acaba dando lugar a otra especie nueva. La especiación peripátrida se da cuando las poblaciones marginales reducen sus contactos con las más centrales hasta dejar de ser interfecundas, y la especiación simpátrida cuando el aislamiento es de origen ecológico y no geográfico.

Una especie puede dar lugar a otra en un proceso denominado anagénesis, o bien, a partir de una especie pueden originarse varias en un proceso denominado cladogénesis. Por tanto, la cladogénesis es el único proceso que puede dar lugar a un aumento de diversidad. En el registro fósil de los microfósiles se han propuesto numerosas filogenias para casi todos los grupos, mostrando ejemplos de ambas modalidades, pero la más frecuente es la cladogénesis. En los orbitolínidos (foraminíferos aglutinados) se evidencia un gradualismo anagenético en la evolución desde *Praeorbitolina cormyi* a *Orbitolina (Mesorbitolina) aperta*. Así, *O. aperta* habría sustituido a *P. cormyi* en toda su área de distribución, a través de una línea evolutiva de cronoespecies intermedias entre ambas y sin aparente ruptura (ver Bignot, 1982). Por otra parte, en los radiolarios, se ha examinado y cuantificado detalladamente la evolución de *Pterocanium*, que se trata de un caso bien documentado de cladogénesis (Lazarus, 1986). Otro ejemplo muy evidente de cladogénesis es la diversificación de los foraminíferos planctónicos a comienzos del Paleógeno.

### 29.3.2. Heterocronías

Para establecer las filogenias existen varias metodologías, siendo el grado de similitud morfológico y la distribución temporal los criterios principales. Además, en el caso de los microfósiles puede ser muy útil conocer la ontogenia, ya que se vio que existe una relación entre ontogenia y filogenia y Haeckel, en el siglo XIX, llegó a enunciar su «ley» biogenética. Según ésta, la ontogenia sería una recapitulación abreviada de la filogenia, es decir, que los organismos durante su desarrollo pasan por una serie de estadios que corresponderían a sus ancestros. Así, los animales evolucionarían por adición, pero hoy se sabe que además hay otros procesos y que se suelen recapitular los estados embrionarios pero no los adultos. En este sentido, Lipps (1966) sugiere que en los foraminíferos planctónicos ciertos aspectos de recapitulación no tienen tanto que ver con la filogenia como con la adaptación y, que las similitudes entre los estadios juveniles, podrían ser debidas a presiones selectivas similares para adaptarse a los medios marinos someros. A pesar de estas objeciones, esta ley parece cumplirse en muchos microorganismos, que suelen crecer por adicción de nuevas cámaras, como ocurre en la mayoría de los foraminíferos. En muchas formas microesféricas, que son más conservativas que las macroesféricas, tras una cámara embrionaria pequeña (prolóculo), se suelen observar estadios que recuerdan la forma de los ancestros. En consecuencia, la metodología consistente en romper las

conchas para observar los estadios ontogenéticos puede ayudar a establecer las filogenias. En los foraminíferos planctónicos tales como *Globigerinoides* (fig. 6.3) se observan muy bien estadios ontogenéticos iniciales muy diferentes de los terminales. En el género *Orbulina*, rompiendo la última cámara esférica, se pueden observar unas cámaras juveniles con estadios similares a *Globigerinoides*. Sin embargo, los mejores ejemplos se dan en las formas microesféricas de *Alveolina*, que son planiespiraladas, y presentan estadios iniciales con organización miliolínida que indican un origen a partir de los miliólidos. Otro buen ejemplo es el del foraminífero bentónico *Amphicorina scalaris*, cuyo estadio microesférico inicial es similar a su ancestro *Marginulina*, como se puede ver externamente sin romper la concha (fig. 29.1).

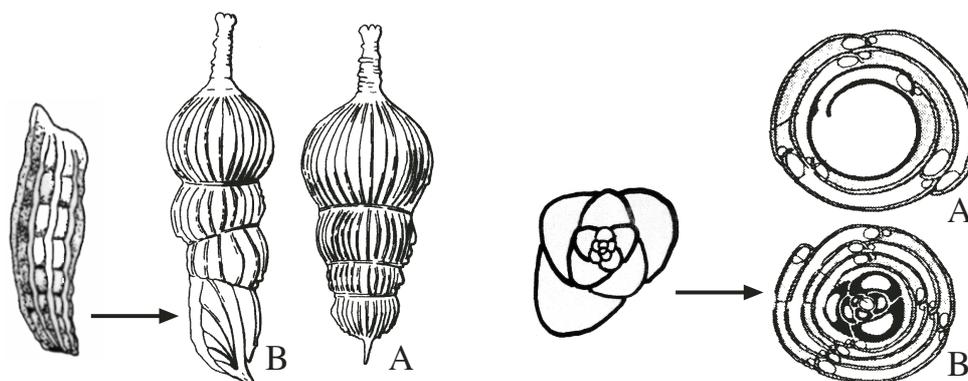


FIGURA 29.1. A la izquierda ejemplar de *Marginulina* (izquierda) y ejemplares microesférico y macroesférico de *Amphicorina*. A la derecha sección de *Quinqueloculina* (miliólido) y secciones de microesférico y macroesférico de *Alveolina*. En ambos casos los estadios ontogenéticos juveniles en los microesféricos son similares a los ancestros *Marginulina* y *Quinqueloculina*. Modificado de Bignot (1982).

Existen una serie de alteraciones en el desarrollo de los organismos (heterocronías) que posibilitan la evolución a especies nuevas. Se han descrito muchos modelos de heterocronismo y, para simplificar, hay que distinguir entre los procesos que alteran el desarrollo y sus resultados morfológicos. Los procesos son: aceleración y retardamiento, y pueden afectar, cada uno de ellos, al ritmo de aparición de los rasgos somáticos y al de maduración de los órganos reproductores. Así, las heterocronías se pueden reducir a cuatro modelos: aceleración, progénesis (pedogénesis), neotenia e hiper morfosis. Según los efectos que producen en la morfología, sólo dos son recapitulativas (aceleración e hiper morfosis). Si se acelera el desarrollo el adulto de la especie antecesora se parece a un juvenil de la especie descendiente (aceleración). El mismo resultado se produce si se retrasa la maduración sexual y el desarrollo se prolonga

(hipermorfosis). Pero si es el desarrollo somático el que se retrasa, el adulto de la especie descendiente se parecerá al juvenil de la especie antecesora (neotenia). Lo mismo ocurrirá si se acelera la maduración sexual y se acorta el desarrollo (progénesis). En la neotenia y en la progénesis no hay recapitulación sino el efecto contrario, conservándose en el adulto el aspecto juvenil.

Un ejemplo de progénesis lo constituye el declive de la línea filogenética del foraminífero planctónico *Morozovella velascoensis*, que dominaba en las asociaciones tropicales del tránsito Paleoceno-Eoceno. El último representante de esta línea fue *Morozovella edgari*, especie de pequeño tamaño cuya morfología adulta es similar a las formas juveniles de *M. velascoensis* (Kelly *et al.*, 2001).

### 29.3.3. Modos y ritmos

La radiación adaptativa es el término que se aplica a la expansión de especies de un origen común en nichos diferentes. Así, hay distintas modalidades debidas a la ocupación del mismo nicho por productos de diferentes radiaciones adaptativas, especialmente en regiones distintas. La convergencia evolutiva se produce cuando se llega a una morfología muy parecida por adoptar un modo de vida similar. Si se consigue sin que la hayan heredado de un antepasado común y en diferentes momentos, la convergencia se denomina homoplasia. Un buen ejemplo de homoplasia lo constituyen las especies de foraminíferos planctónicos *Planorotalites pseudomenardii* del Paleoceno y *Globorotalia margaritae* del Mioceno (Hunter *et al.*, 1988) que tienen una morfología muy parecida. La evolución paralela o paralelismo se produce cuando por diferentes vías se adquieren al mismo tiempo, e independientemente, rasgos similares en dos organismos; es decir, cuando especies distintas recorren el mismo proceso morfológico. Se denomina coevolución cuando dos o más especies evolucionan debido a la influencia mutua.

Margulis (1998, 2002) propuso que la simbiosis es crucial para los orígenes de las novedades evolutivas, de tal forma que las células comenzaron siendo uniones simbióticas de diferentes tipos de bacterias (teoría de la endosimbiosis serial) y se han diversificado en cinco reinos (fig. 29.2).

La influencia y el beneficio mutuo puede contribuir a la radiación adaptativa tal y como se ha puesto de manifiesto en los foraminíferos planctónicos del Paleoceno (Norris, 1996). Al comienzo del Paleoceno no existían especies con simbioses y la adquisición de simbioses fotosintéticos al final del Paleoceno Inferior permitió la rápida radiación de las formas muricadas (*Morozovella*, *Acarinina*, *Igorina*), que dominaron durante el Paleoceno Superior.

Se han propuesto varios modelos de especiación y ritmo evolutivo. La especiación filética se produce cuando la morfología de una línea va variando lenta y gradualmente a lo largo del tiempo bajo la acción de la selección natural.

Así, a lo largo del tiempo las diferencias morfológicas entre las formas iniciales y las finales es tan grande que han de considerarse distintas. La especiación cuántica se produce cuando las especies nuevas se forman a partir de especies periféricas aisladas, con pocos efectivos, que experimentan una rápida evolución. El modelo de equilibrio intermitente sería inicialmente parecido a la especiación cuántica, pero después las especies se mantienen prácticamente invariables a lo largo del tiempo hasta que se extinguen o dan lugar a otras especies.

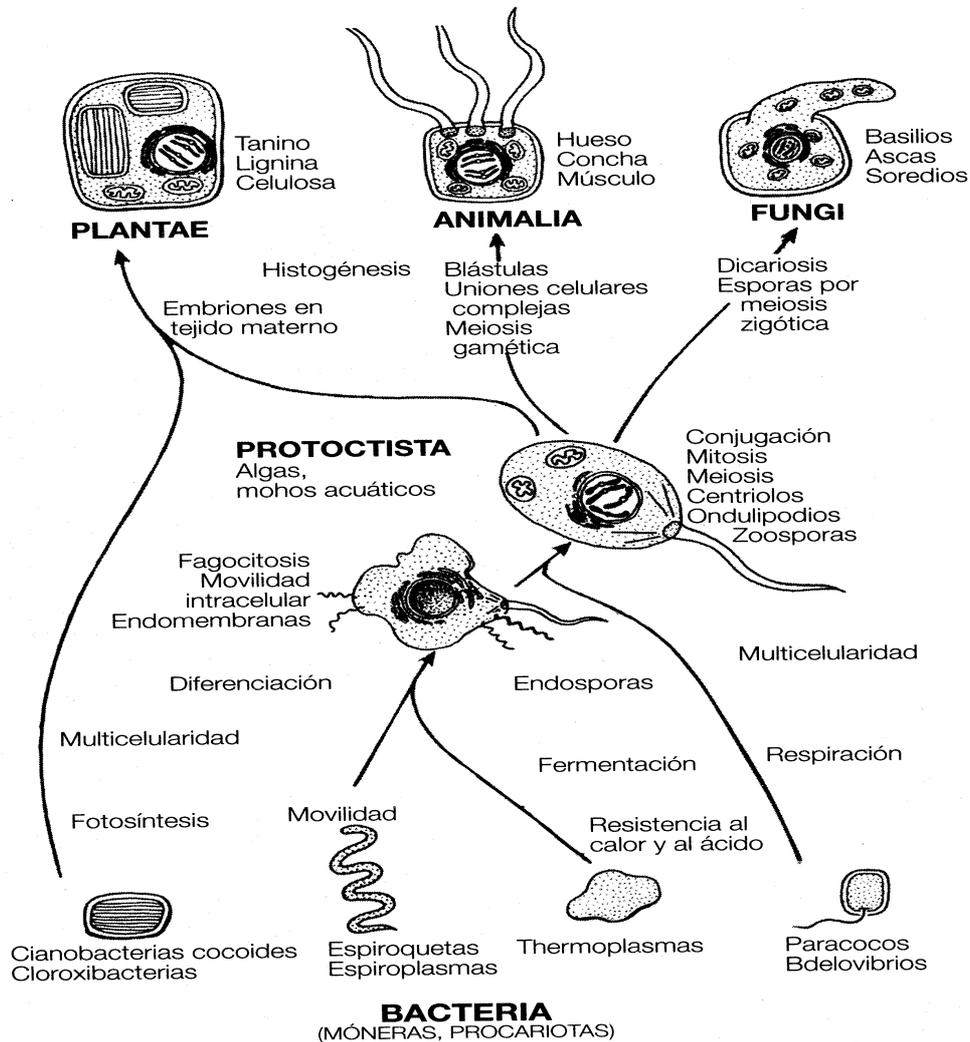


FIGURA 29.2. Filogenia según la teoría de la endosimbiosis serial de Margulis (1998, 2002).

En la evolución coexisten diferentes modelos o patrones respecto a la intensidad y ritmo del cambio tras la especiación. Para los neodarwinistas la intensidad del cambio sería muy pequeña, pero en determinados momentos se puede producir una aceleración por adquisición de una adaptación clave especialmente ventajosa (evolución cuántica de Simpson, 1944). El ritmo del cambio sería principalmente lento y gradual hasta que toda la especie se transforme en una nueva (gradualismo filético). Sin embargo, en 1972, Eldredge y Gould propusieron un modelo alternativo (equilibrio intermitente), considerando que un cambio morfológico rápido es más probable que la transición lenta y gradual; después, las especies permanecerían largo tiempo sin evolucionar (estasis), siendo esta su característica más revolucionaria y que parece ser más evidente en el registro fósil. Según este modelo las poblaciones intermedias serían tan reducidas que raramente se encontrarían y no habría necesidad de recurrir a la imperfección del registro fósil. En el campo de la Micropaleontología se ha descrito otro modelo (gradualismo intermitente) propuesto por Malmgren *et al.* (1983), para la filogenia del foraminífero planctónico *Globorotalia tumida*. Este modelo sería intermedio entre el gradualismo filético y el equilibrio intermitente, pero ha tenido poca trascendencia, ya que no parece cuestionar el modelo neodarwinista.

En la evolución de los radiolarios, el género *Pterocanium* presenta un modelo de especiación que no parece ser estrictamente gradual ni intermitente, sino que parece mostrar rasgos de ambos modelos (Lazarus, 1986). Sin embargo, en los briozoos del Neógeno se ha puesto de manifiesto la discontinuidad en las tasas de cambio morfológico de las especies de *Metrarabdotos*, y la persistencia de la especie ancestral tras dar lugar a los descendientes, que parecen ser consistentes con el modelo de equilibrio intermitente (Cheetham, 1986).

En los foraminíferos planctónicos existen unas modalidades de especiación, en la línea filogenética de *Globoconella*, muy bien documentadas por Wei y Kennett (1988). Durante el Mioceno Superior las poblaciones de *Globorotalia* (*Globoconella*) *conomiozea* formaban un clino, en el sudoeste del Pacífico, con poblaciones variando morfológicamente de latitudes templadas a cálidas. En el límite Mioceno/Plioceno la intensificación del frente de Tasmania (divergencia subtropical) debió aislar las poblaciones. Las poblaciones centrales perdieron progresivamente su carena evolucionando gradualmente a *G. (G.) sphericomiozea*, mientras que las periféricas mantuvieron la carena evolucionando muy rápidamente a *G. (G.) pliozea*, la cual evolucionó a través de una pequeña población y después se mantuvo estable. Las poblaciones centrales evolucionaron a *G. (G.) puncticulata* y migraron otra vez a latitudes subtropicales (fig. 29.3). Por tanto, el gradualismo filético y el equilibrio interrumpido pueden llegar a producirse en distintas especies de un mismo grupo filogenético. Sin embargo, en

los foraminíferos planctónicos el equilibrio interrumpido parece ser el modelo más evidente y frecuente.

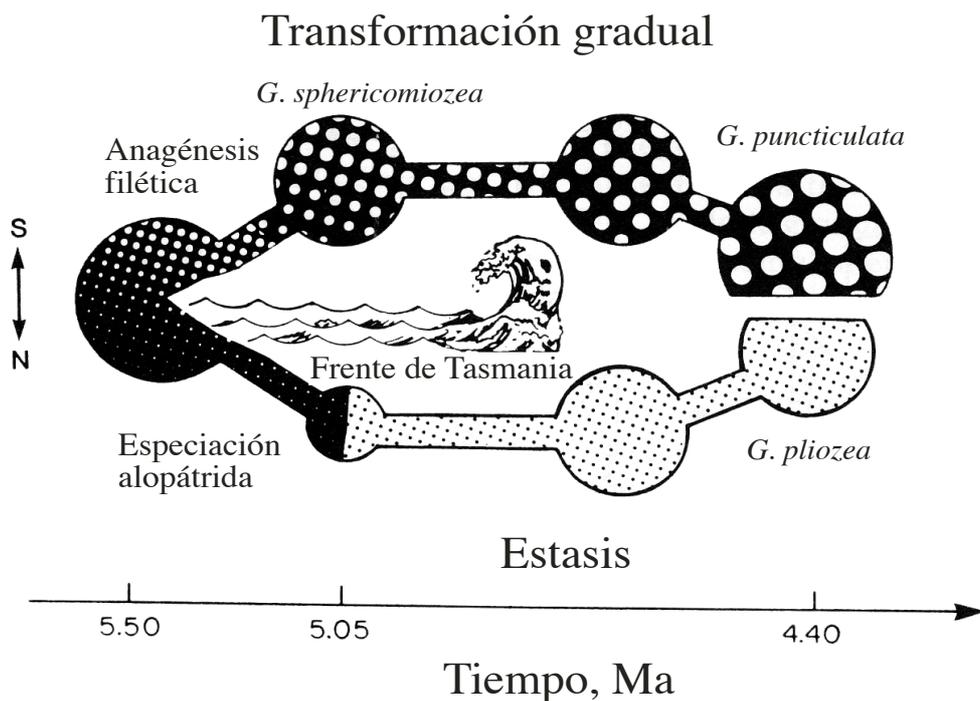


FIGURA 29.3. Modelo de especiación geográfica para la evolución de línea filogenética de *Globoconella*, en la que se produce gradualismo filético hacia *G. sphericomiozea* y equilibrio intermitente hacia *G. pliozea*. Modificado de Wei y Kennett (1988).

Por otra parte, la evolución es un proceso irreversible en las especies pero no en los caracteres. Además, pueden producirse distintas velocidades de cambio en cada uno de los caracteres (evolución en mosaico). Este patrón se manifiesta en la coexistencia de caracteres primitivos y derivados en la misma especie. Un buen ejemplo lo constituye el género actual *Alveolinella* que presenta a la vez caracteres primitivos (séptulos continuos) y caracteres derivados (áticos).

Además, la evolución puede tener una direccionalidad. Durante la evolución se producen una serie de tendencias en las líneas filogenéticas. Cuando esta parece estar orientada o dirigida internamente se denomina ortogénesis, pero estas tendencias no tienen una causa interna, sino que están controladas por la selección natural. Las tendencias suelen llevar a un aumento de tamaño y complejidad, que normalmente suponen una mayor especialización. Esto es especialmente evidente en los macroforaminíferos (fusulínidos y alveonínidos) que generan estructuras

muy complejas y alcanzan tamaños superiores al centímetro. Para la síntesis neodarwinista las tendencias tienen un significado adaptativo a las condiciones cambiantes del medio ambiente. Además, la evolución de una especie puede estar condicionada por la evolución de otras especies que modifican el medio ambiente, de tal forma que las especies se ven obligadas a evolucionar para poder seguir adaptadas (metáfora de la Reina Roja). Los organismos a lo largo de su evolución pueden ser desplazados de su medio ambiente por otros. A esto se denomina desplazamiento ecológico y un buen ejemplo fue el desplazamiento de las calpionelas por los foraminíferos planctónicos en el Cretácico Inferior.

Cuando la convergencia se repite a lo largo del tiempo se denomina evolución iterativa. Ésta se da cuando un mismo grupo o diferentes especies evolucionan hacia la misma morfología varias veces a lo largo del tiempo. Así resultan morfologías muy parecidas que caracterizan a distintas especies, existiendo periodos en que faltan por haberse extinguido las anteriores. La evolución iterativa es muy frecuente y se manifiesta en la repetición del desarrollo de caracteres morfológicos a lo largo del tiempo dentro de una misma rama evolutiva. En los foraminíferos planctónicos se alternan periodos en que existen formas carenadas, o bien con espinas radiales, o con cámaras alargadas, comprimidas, etc. Pero el caso más famoso es la evolución de los alveolínidos, desde el Cretácico hasta la actualidad, ya que se repiten morfologías similares en varios procesos evolutivos a partir de los miliólidos, habiendo momentos en que no existen alveolínidos por haberse extinguido. El origen de los alveolínidos, a partir de los miliólidos, se evidencia en los estadios iniciales de las formas microesféricas de los alveolínidos, los cuales presentan una organización miliolínida (fig. 29.1).

## 29.4. Biodiversidad

Como consecuencia del proceso evolutivo hay más tipos de organismos en los medios marinos que en los terrestres, especialmente microscópicos. Una de las razones es que los primeros microorganismos se han originado y diversificado allí, y sólo una parte han colonizado los continentes. Sin embargo, aun existiendo menos grupos en tierra, el total de especies es mucho mayor en este medio. El mejor ejemplo puede ser la enorme diversidad de insectos. Por otra parte, hay una mayor diversidad de especies en latitudes tropicales, a pesar de que la tasa de extinción es mayor, como se ha podido comprobar en el registro fósil. Esta mayor diversidad parece ser debida a que las áreas tropicales son más heterogéneas, con lo que se establecen más barreras geográficas y, en consecuencia, más nichos ecológicos. En foraminíferos planctónicos Stehli *et al.* (1972) han comprobado que la temperatura más benigna tropical permite a las especies poder ocupar los diferentes nichos más fácilmente que en latitudes más frías (fig. 29. 4).

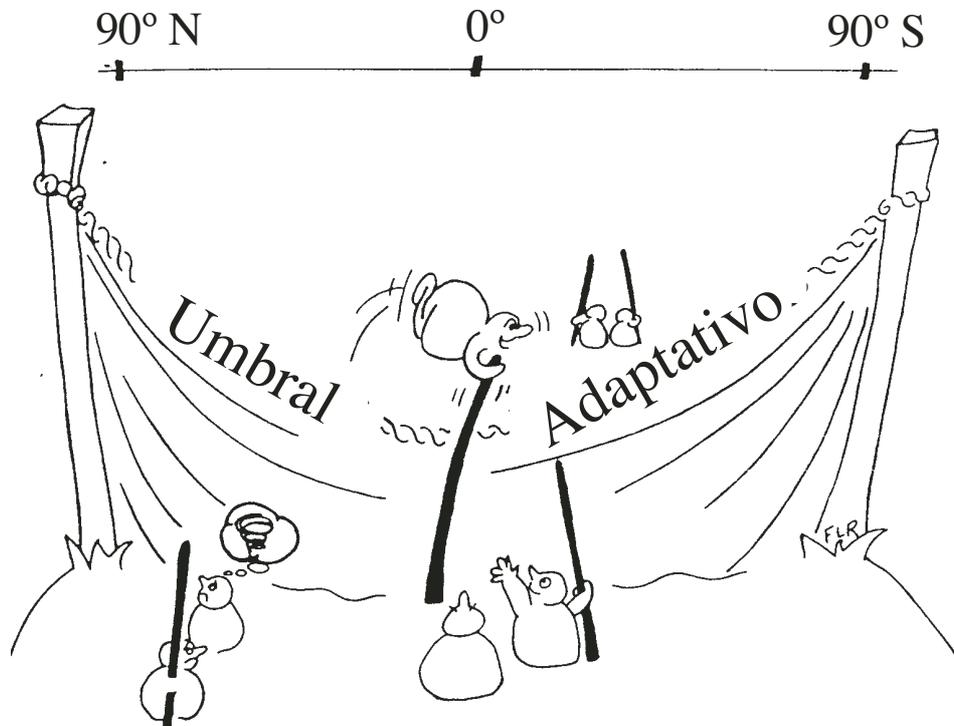


FIGURA 29.4. Modelo simplificado mostrando alegóricamente que el umbral adaptativo es más fácil de superar en bajas latitudes debido a las temperaturas más benignas. Modificado de Stehli *et al.* (1972).

Cuando apareció la vida en el Precámbrico, la diversidad era mínima y se limitaba a algunos tipos de microorganismos procariotas. Aumentó con la aparición de los eucariotas, pero el mayor aumento se produjo en el Cámbrico Inferior cuando aparecieron, en los medios marinos, la mayor parte de los filos actuales. Durante el Paleozoico se colonizaron los medios terrestres y volvió a aumentar la diversidad, ocupándose muchos nichos ecológicos. Desde entonces la diversidad, así como la complejidad morfológica, prácticamente no ha aumentado e incluso ha disminuido en ciertas épocas. Por ejemplo, periodos de mayor diversidad fueron el Pérmico, el Cretácico Superior y el Paleógeno Medio (Eoceno). Mientras que de menor diversidad fueron el Triásico, el Paleógeno Inferior (Paleoceno) y Superior (Oligoceno). En todas las épocas la diversidad de los microorganismos ha sido grande y la abundancia enorme, especialmente de las bacterias. La diversidad se ha visto condicionada por los cambios ambientales producidos por una modificación del medio físico o por el cambio ambiental causado por la evolución de una especie competidora. El factor temperatura es fundamental para el aumento o disminución de la biodiversidad. En el Cuaternario la diversidad ha fluctuado debido a las glaciaciones y en la época actual está

disminuyendo debido a la extraordinaria proliferación de la especie humana. Cuando el hábitat de una especie cambia de forma importante, ésta tiene que emigrar a donde se mantengan las condiciones, o se extingue. En los foraminíferos planctónicos del Eoceno Inferior, debido al aumento global de temperatura, se observa una diversificación en las especies de bajas latitudes que, además, se expandieron hacia altas latitudes. Sin embargo, cuando la temperatura disminuyó a finales del Eoceno, se observa una pérdida de diversidad, ya que muchas especies de aguas cálidas no pudieron migrar más hacia el sur para mantener su temperatura y se extinguieron.

## 29.5. Extinción

### 29.5.1. Modalidades de la extinción

Las distintas especies tienen una duración media que se estima en 13 Ma (dinoflagelados), 8 Ma (diatomeas), 7 Ma (foraminíferos planctónicos) y tan sólo 1 Ma (mamíferos). Las distintas especies se han ido renovando a lo largo de los tiempos geológicos en un proceso lento y continuo denominado extinción de fondo. Sin embargo, hay ocasiones en que la tasa de extinción se acelera produciéndose un evento de extinción en masa. El concepto de extinción en masa es a veces confundido con el de extinción total, sobre todo popularmente. Sin embargo, extinciones totales no ha habido ninguna en la historia de la Tierra, ya que hubiera supuesto la desaparición de la vida en el planeta. Ahora bien, algunos naturalistas antiguos especularon en tal sentido cuando aún no se disponía de suficientes datos científicos. Todavía en el siglo XIX, el naturalista francés d'Orbigny, fundador de la Micropaleontología, proponía que se habían producido 27 extinciones totales seguidas de otras tantas creaciones sucesivas. Pero este tipo de ideas fueron rechazadas por los evolucionistas y los uniformitaristas, atribuyendo estas conclusiones a las imperfecciones del registro fósil. Desde entonces, los micropaleontólogos han encontrado numerosos microfósiles, demostrando que el registro fósil no es tan discontinuo, y que permite establecer las líneas fundamentales de la evolución de los microorganismos, comprobando que las extinciones en masa son selectivas y sólo afectan a determinadas especies.

Los eventos de extinción en masa muestran diversos patrones de selectividad morfológica y geográfica. Así por ejemplo, los taxones de foraminíferos con más riesgo de extinción son los de conchas aglutinadas, formas discoidales, que viven en medios tropicales, y poseen una distribución latitudinal estrecha (Banerjee y Boyajian, 1996). La significativa extinción selectiva de foraminíferos con conchas calcáreas durante el Eoceno Superior y la escasa extinción selectiva en el límite

Cretácico/Paleógeno demuestran que las extinciones en masa pueden exhibir numerosos patrones de selectividad biológica (fig 29.5).

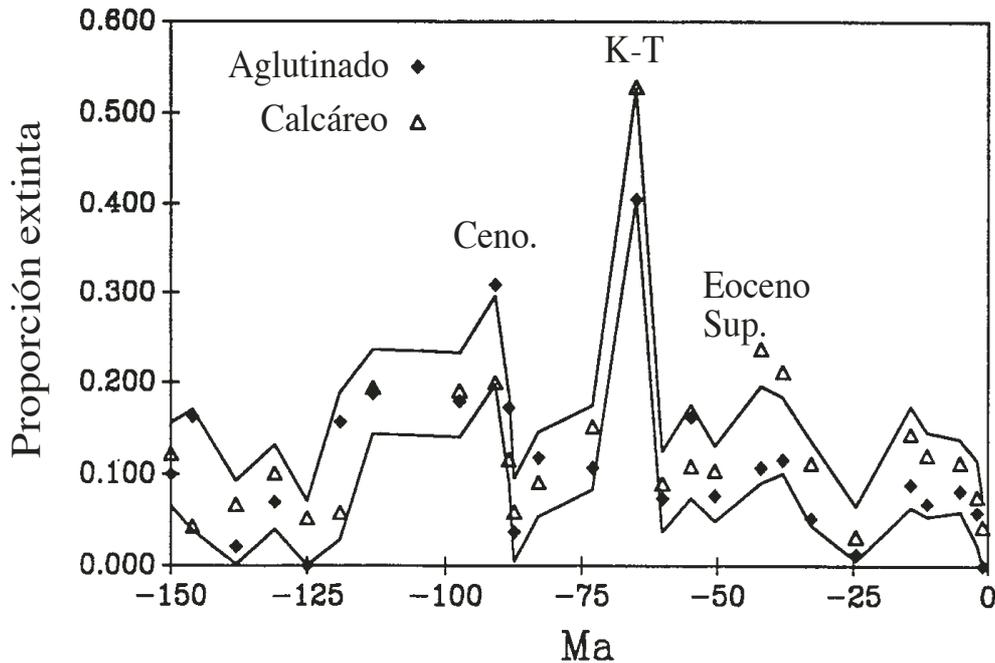


FIGURA 29.5. Proporción de tipos de conchas extintas mostrando la selectividad a la extinción desde el Cretácico a la actualidad. Modificado de Banerjee y Boyajian (1996).

Existen dos modelos de extinción en masa: la extinción en masa gradual y la extinción en masa catastrófica, dependiendo de si ésta se produce a lo largo de un periodo de tiempo o de una forma casi instantánea (Molina, 1995). Se considera extinción en masa cuando se extinguen más del 50% de las especies que vivían en un determinada época. A escala geológica, el periodo de tiempo que puede durar una extinción en masa gradual puede ser de varios millones de años, y una extinción en masa catastrófica de años o incluso siglos. Algunos autores proponen un tercer modelo denominado extinción en masa escalonada; sin embargo, en realidad se trata del mismo modelo que el de la extinción en masa gradual, ya que la tasa de extinción nunca es totalmente constante y puede dar lugar a una apariencia escalonada (fig. 29.6).

Después de las extinciones en masa quedan muchos nichos ecológicos vacíos, se producen radiaciones adaptativas a partir de las especies que sobreviven, las cladogénesis son muy frecuentes, y las nuevas especies acaban por ocupar los nichos ecológicos que habían quedado vacantes.

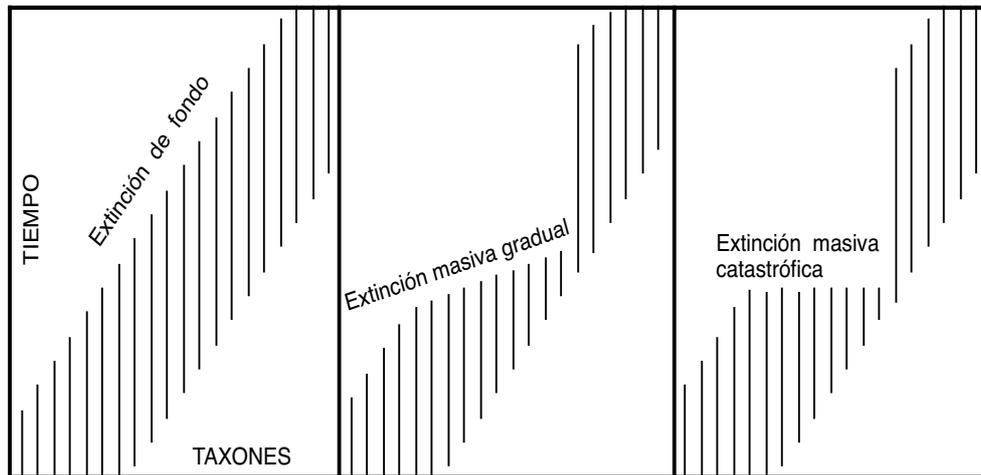


FIGURA 29.6. Modelos simplificados de extinción de fondo, extinción en masa catastrófica y extinción en masa gradual. Modificado de Molina (1995).

El buen registro de los microfósiles y los análisis estratigráficos de alta resolución de los eventos de extinción en masa han permitido poner de manifiesto una serie de fases (fig. 29.7) e identificar una serie de estrategias de supervivencia (Kauffman y Harris, 1996). Según estas estrategias, las especies pueden calificarse como:

- Generalistas: especies con amplias tolerancias ambientales (generalistas ecológicos) y reservas de alimento (generalistas tróficos), que tienen gran resistencia a las adversidades.
- Oportunistas: especies ampliamente adaptadas, que proliferan en hábitats adversos cuando encuentran poca competencia ecológica.
- «Desastre»: especies que están adaptadas a condiciones adversas y que en condiciones normales están formadas por poblaciones muy pequeñas.
- Protegidas o refugiadas: especies que normalmente se encuentran o refugian en hábitats protegidos que son poco afectados por las adversidades ambientales globales.
- Emigrantes: especies que pueden migrar hacia hábitats secundarios más protegidos.
- Cosmopolitas: especies con una muy amplia dispersión geográfica que tienen poblaciones adaptadas a ambientes diversos.
- Preadaptadas: especies que tienen adaptaciones a factores ambientales adversos que pueden coincidir con los factores de los intervalos de extinción en masa.

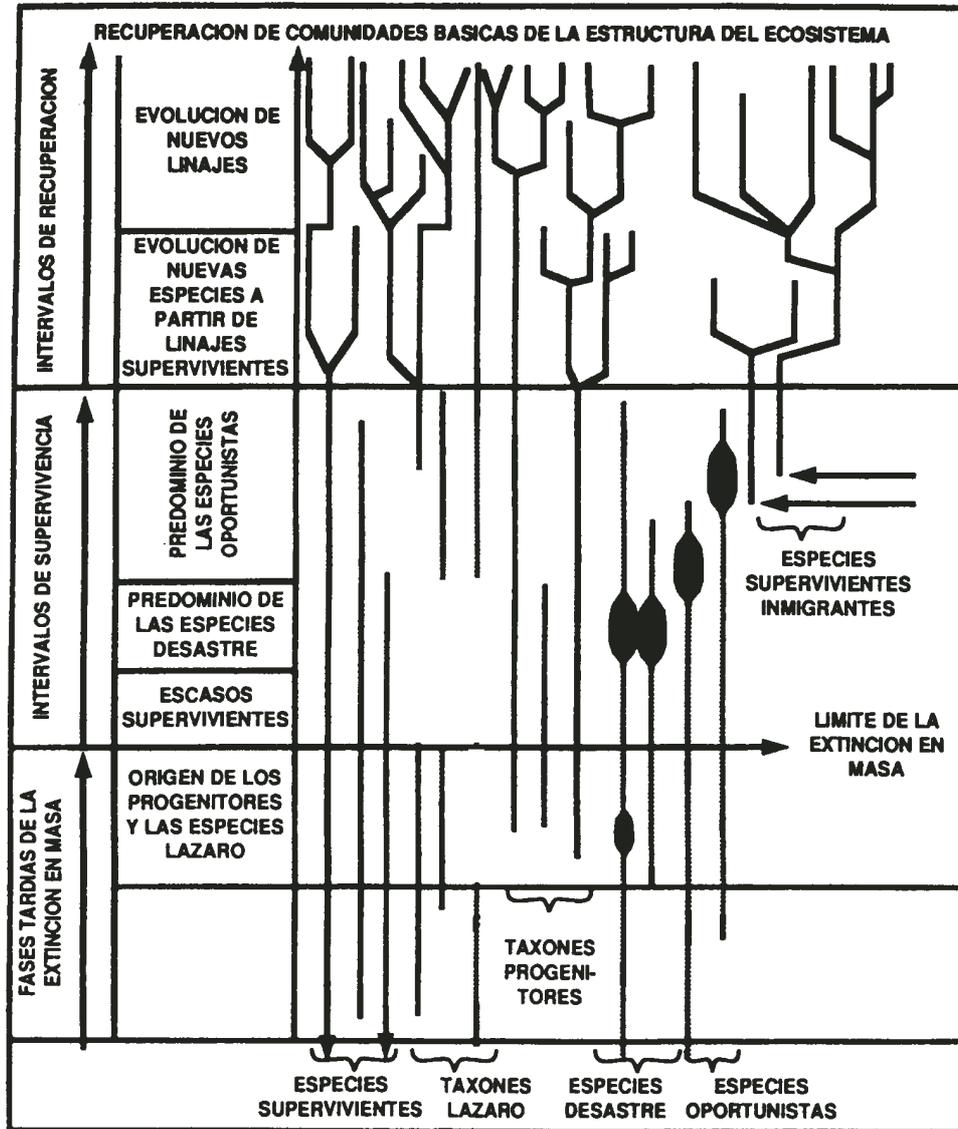


FIGURA 29.7. Modelo de extinción, supervivencia y recuperación de los intervalos de extinción en masa. Modificado de Kauffman y Harries (1996).

Además, la supervivencia depende de otros aspectos: mecanismos de supervivencia reproductivos (descendencia numerosa, letargo, hermafroditismo, etc.), evolución rápida y heterocronías en el desarrollo ontogénico (neotenia y

progénesis), tamaño pequeño de población viable, simbiosis con organismos quimiosintéticos, composición esquelética inerte (sílice, fosfatos, proteínas), etc.

A lo largo de la evolución de los foraminíferos planctónicos es muy evidente la alternancia de dos tipos principales de estrategias ecológicas: r (oportunistas) y k (especialistas). Los de estrategia k dominan durante los largos periodos de estabilidad, mientras que los de estrategia r dominan en periodos más cortos que siguen a los eventos de extinción. Las especies especializadas ocupan menos espacio ecológico que las generalistas, por eso caben más en el mismo ecosistema y están más diversificadas. En los foraminíferos del límite Cretácico/Paleógeno se han puesto de manifiesto estas estrategias, abundando las de estrategia k durante el Maastrichtiense y las de estrategia r durante el Daniense inferior. Además, se han identificado especies que muestran las distintas estrategias de supervivencia. Por ejemplo, en los foraminíferos planctónicos se ha puesto de manifiesto que los grupos con morfologías carenadas y esféricas tienen menos especies longevas (Norris, 1992). La mayor resistencia a la extinción la tienen las especies de pequeño tamaño no carenadas que son las que dan lugar a las nuevas radiaciones adaptativas tras los eventos de extinción. Esto supone una selectividad en la extinción, que parece estar ligada a una serie de características ecológicas. Sin embargo, las especies que se alimentan de una amplia variedad de recursos tróficos y mantienen grandes poblaciones, presentan mayor resistencia a la extinción. Además, la estabilidad del hábitat es el factor más determinante de la longevidad.

Ahora bien, la supervivencia a una extinción está condicionada por el factor contingencia, ya que la suerte puede ser decisiva. El hecho de estar en el momento justo en el lugar adecuado puede ser la condición fundamental ante determinados factores que pueden alterar el curso normal de la evolución y de la extinción.

### 29.5.2. Causas de la extinción

No todos los grupos de fósiles permiten conocer con igual precisión cómo se desarrollaron y qué provocaron los eventos de extinción. Algunos grupos estuvieron muy restringidos a ciertos ambientes, o fosilizaron muy raramente, resultando difícil conocer su modelo y causa de extinción. En este sentido, el registro de los dinosaurios es tan deficiente que es muy difícil establecer con precisión la relación de causa y efecto entre el impacto de un gran asteroide en el límite Cretácico/Paleógeno y su extinción. Ahora bien, los grupos micropaleontológicos, por su amplia distribución y abundancia, son los más útiles y permiten estudiar mejor los modelos y las causas de extinción, tal como los foraminíferos planctónicos y el evento del límite Cretácico/Paleógeno.

Desde que apareció la vida sobre la Tierra en el Precámbrico, hace más de 3500 Ma, se han producido cinco grandes extinciones en masa en las que han desaparecido para siempre más de la mitad de las especies que vivían en cada uno

de aquellos periodos. Estas extinciones ocurrieron al final del Ordovícico, en el Devónico Superior, al final del Pérmico, al final del Triásico y al final del Cretácico. La mayor de todas fue la del final del Pérmico, hace 248 Ma, que marca el límite Paleozoico/Mesozoico, en la cual se extinguieron el 83% de los géneros y el 95% de las especies. La causa desencadenante de esta extinción aún no es bien conocida, habiendo sido relacionada con una etapa de glaciación con grandes fluctuaciones climáticas y eustáticas, al incremento de la actividad volcánica o, más recientemente, al impacto de un gran meteorito. En este evento se extinguieron los fusulinoideos y fueron muy afectados otros muchos grupos de microorganismos.

Los conodontos se extinguieron al final de Triásico, su tasa de extinción disminuyó del Triásico Inferior al Superior, pero la tasa de evolución de linajes también lo hizo desde el Ladinense, y el clado mantuvo tasa de crecimiento negativa, con la consiguiente alta probabilidad de extinción. Las posibles causas que se proponen para su extinción son la competencia difusa con mejores diseños animales pertenecientes a las faunas evolutivas paleozoica y moderna y, de una manera más secundaria, un decrecimiento de las áreas marinas aprovechables y la aparición de ambientes con salinidad anormal en el Tetis occidental (De Renzi et al., 1996).

La extinción en masa más reciente y mejor conocida es la del evento del límite Cretácico/Paleógeno, hace 65 Ma, en la que se extinguieron los famosos dinosaurios y otros grupos menos conocidos. En esta extinción en masa catastrófica desaparecieron de forma repentina un 50% de los géneros y un 70% de las especies. Supuso la crisis más importante de la historia de los foraminíferos planctónicos, los cuales estuvieron muy cerca de extinguirse totalmente, ya que desaparecieron más del 90% de las especies. En este evento otros grupos fueron también muy afectados y sufrieron extinción en masa, en especial el nanoplancton calcáreo, y los grupos que vivían en aguas someras de las plataformas y en medios continentales. La causa de este evento de extinción en masa catastrófica fue el impacto de un gran meteorito, que desencadenó unos cambios ambientales (temperatura, luminosidad, etc.) insoportables para muchas especies.

En el registro fósil se han encontrado otras extinciones menores, que involucran a menos grupos de organismos, pero estos grupos sufrieron una extinción de más del 50% de sus especies. Se han citado del orden de unas 25 extinciones en masa menores, espaciadas a lo largo del tiempo desde el tránsito Precámbrico-Cámbrico. Algunos han sugerido que hay una periodicidad de unos 26 Ma debida a causas extraterrestres, pero esto está por demostrar. Entre estas extinciones menores se encuentran las de finales del Paleoceno y del Eoceno. En el límite Paleoceno/Eoceno, hace 55 Ma, existe una extinción en masa menor, que afectó principalmente a los pequeños foraminíferos bentónicos que vivían en los fondos marinos batiales y abisales. Por el contrario, los foraminíferos planctónicos

y dinoflagelados se diversificaron y muchas especies tropicales y subtropicales se expandieron hacia latitudes más altas. En muchos cortes se ha identificado un nivel de arcilla con disolución de carbonatos en cuya base se registra la extinción en masa de los pequeños foraminíferos bentónicos. Los isótopos de oxígeno muestran que en ese momento se produjo la mayor subida de temperatura de todo el Cenozoico, lo que provocó la extinción. La subida de temperatura fue causada por la emisión de dióxido de carbono y metano a la atmósfera, produciendo efecto invernadero. La causa desencadenante de este evento pudo ser geológica, como el incremento del vulcanismo o el cambio de circulación de las aguas en los fondos oceánicos como consecuencia de cambios paleogeográficos.

Durante el tránsito Eoceno-Oligoceno, desde hace aproximadamente 33 a 43 Ma, se produjo otra extinción que afectó a muchos grupos de organismos, tanto marinos como continentales, que podría ser calificada de extinción en masa gradual, ya que duró casi 10 Ma. En ciertos momentos la tasa de extinción se aceleró, por lo que algunos han especulado con un modelo de extinción en masa escalonada producida por lluvias de cometas. En realidad, lo que ocurre es que se trata de dos extinciones en masa de menor duración, una en el tránsito Eoceno Medio/Superior (aún no ha sido definido este límite) y otra en el límite Eoceno/Oligoceno. En los foraminíferos planctónicos se ha observado que las especies de *Morozovella* se extinguieron en el tránsito Eoceno Medio/Superior, las de *Globigerinatheca* durante el Eoceno Superior y las de *Turborotalia* y *Hantkenina* en el límite Eoceno/Oligoceno. La causa fundamental de estas extinciones sería el deterioro climático, puesto de manifiesto por los estudios isotópicos. Los cambios faunísticos coinciden con los fuertes descensos de temperatura, que se produjeron a lo largo de 10 Ma, dando lugar a la formación de casquetes de hielo en los polos y a la formación de la psicrosfera (capa de agua fría en los fondos oceánicos). En numerosas localidades se han observado niveles con indudables evidencias de impacto meteorítico: anomalías de iridio, microtectitas, espinelas de níquel, etc. Sin embargo, las extinciones comenzaron mucho antes y acabaron mucho después de estos niveles, datados alrededor de 35 Ma (Eoceno Superior), por lo que no puede establecerse la relación de causa y efecto. Se desconoce si la causa que originó el deterioro climático es de origen terrestre o extraterrestre, pero parece evidente que los impactos meteoríticos no desencadenaron esta extinción, ya que no existe coincidencia; así como, que el modelo de extinción escalonada, debido a periódicos impactos de cometas, es erróneo como pusieron de manifiesto Molina *et al.* (1993).

En definitiva, las causas que producen las extinciones suelen ser diferentes para cada evento y pueden ser de tipo biológico, geológico o extraterrestre. Las causas biológicas (competencia, endemismo, etc.) actúan principalmente a nivel de la extinción de fondo, mientras que las extinciones en masa suelen estar provocadas por causas geológicas (cambios climáticos, cambios paleogeográficos,

vulcanismo intensivo, etc.) y extraterrestres (impactos de grandes asteroides, etc.). La tasa de extinción depende de la magnitud de la causa primaria desencadenante y de lo instantáneamente que se produzca, por lo que en los eventos de extinción súbita la selección natural tendría muy poco tiempo para actuar. Existen unas causas primarias que desencadenan los mecanismos de extinción y unas causas secundarias que actúan completando el proceso. El cambio climático está presente en casi todos los eventos de extinción, pero suele ser una causa secundaria producida por otras causas primarias de tipo geológico o extraterrestre. En la actualidad, la extraordinaria proliferación humana constituye una nueva causa primaria de tipo biológico, que está causando la que se considera como la sexta y última extinción en masa.

## Bibliografía

- BANERJEE, A. y BOYARJIAN, G. 1996. Changing biologic selectivity of extinction in the Foraminifera over the past 150 m.y. *Geology*, 24(7), 6.7-610.
- BIGNOT, G. 1982. *Los microfósiles* (trad. 1988, reed. 2001). Paraninfo, Madrid, 1-284.
- CHEETHAM, A. H. 1986. Tempo of evolution in a Neogene bryozoan: rates of morphologic change within and across species boundaries. *Paleobiology*, 12(2), 190-202.
- DE RENZI, M., BUDUROV, K. y SUDAR, M. 1996. The extinction of conodonts –in terms of discrete elements- at the Triassic-Jurassic boundary. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 20, 347-364.
- DE RENZI, M. y MÁRQUEZ, L. 1988. Sobre la problemática de los foraminíferos planctónicos o el Retorno del Jedi. *Revista Española de Paleontología*, 1, 59-69.
- GONZÁLEZ DONOSO, J. M., LINARES, D. y SERRANO, F. 1981. Algunas consideraciones sobre la taxonomía, ritmos evolutivos y modelos de especiación en los foraminíferos planctónicos. *Revista Española de Paleontología*, 1, 47-62.
- HUNTER, R. S. T., ARNOLD, A. J. y PARKER, W. C. 1988. Evolution and homeomorphy in the development of the Paleocene *Planorotalites pseudomenardii* and the Miocene *Globorotalia (Globorotalia) margaritae* lineages. *Micropaleontology*, 34(2), 181-192.
- KAUFFMAN, E. G. y HARRIS, P. J. 1996. Las consecuencias de la extinción en masa. Predicciones para la supervivencia y regeneración en ecosistemas antiguos y modernos. En: *La lógica de las extinciones* (J. Agustí, ed.). Tusquets, Metatemas, 42, 17-60.
- KELLY, D. C., BRALOWER, T. J. y ZACHOS, J. C. 2001. On the demise of the Early Paleogene *Morozovella velascoensis* lineage: terminal progenesis in the planktonic foraminifera. *Palaios*, 16, 507-523.
- LAZARUS, D. 1986. Tempo and mode of morphologic evolution near the origin of the radiolarian lineage *Pterocanium prismaticum*. *Paleobiology*, 12(2), 175-189.
- LIPPS, J. H. 1966. Wall structure, systematics, and phylogeny studies of Cenozoic planktonic foraminifera. *Journal of Paleontology*, 40(6), 1257-1275.

- MALMGREN, B. A., BERGGREN, W. A. y LOHMANN, G. P. 1983. Evidence for punctuated gradualism in the Late Neogene *Globorotalia tumida* lineage of planktonic foraminifera. *Paleobiology*, 9, 337-389.
- MARGULIS, L. 1998. *Planeta simbiótico* (trad. 2002). Editorial Debate, Madrid, 1-175.
- MÁRQUEZ, L. 1983. *Estudio de algunos aspectos paleobiológicos, sistemáticos y bioestratigráficos de los foraminíferos del Eoceno inferior de la zona central de la provincia de Alicante*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense, 63/83, 1-306.
- MOLINA, E. 1995. Modelos y causas de extinción masiva. *Interciencia*, 20(3), 83-89.
- MOLINA, E., GONZALVO, C. y KELLER, G. 1993. The Eocene-Oligocene planktic foraminiferal transition: extinctions, impacts and hiatuses. *Geological Magazine*, 130(4), 483-499.
- NORRIS, R. D. 1992. Extinction selectivity and ecology in planktonic foraminifera. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 95, 1-17.
- NORRIS, R. D. 1996. Symbiosis as an evolutionary innovation in the radiation of Paleocene planktic foraminifera. *Paleobiology*, 22(4), 461-480.
- STEHLI, F. C., DOUGLAS, R. G. y KAFESCIOLU, I. A. 1972. Models for the evolution of planktonic foraminifera. En: *Models in Paleobiology* (T. J. M. Schopf, ed.), Freeman Press, 116-129.
- WEI, K. Y. y KENNETT, J. P. 1988. Phyletic gradualism and punctuated equilibrium in the late Neogene planktonic foraminiferal clade *Globoconella*. *Paleobiology*, 14(4), 345-363.

