

EVIDENCIAS Y CAUSAS DE LOS PRINCIPALES EVENTOS DEL PALEÓGENO BASADAS EN LOS PATRONES DE EXTINCIÓN Y SUPERVIVENCIA DE LOS FORAMINÍFEROS

Eustoquio MOLINA

Departamento de Ciencias de la Tierra. Universidad de Zaragoza.
E-50009 Zaragoza. E-mail: emolina@unizar.es

Molina, E. 2006. Evidencias y causas de los principales eventos del Paleógeno basadas en los patrones de extinción y supervivencia de los foraminíferos. [Evidence and causes of the main Paleogene event based on the patterns of extinction and survival of the foraminifers.] *Revista Española de Paleontología*, **21** (2), 159-173. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

A comparative synthesis of the five main Paleogene events from the Cretaceous/Paleogene boundary to the Eocene/Oligocene boundary is given. This synthesis integrates the results gained from the study of the foraminiferal assemblages with other paleontological and geological data. Different surviving strategies are described and the duration of the different extinction, survival and recovery stages are estimated. The models and patterns of foraminiferal extinction are described. Different evidence and paleoenvironmental factors related to those events are pointed out and the possible causes of extinction are analysed.

Key words: Paleogene, foraminifers, extinction, causes, patterns, strategies.

RESUMEN

Se realiza una síntesis comparativa de los cinco principales eventos del Paleógeno, desde el límite Cretácico/Paleógeno hasta el Eoceno/Oligoceno, integrando los resultados obtenidos a partir del estudio de las asociaciones de foraminíferos con otros datos paleontológicos y geológicos. Se describen distintas estrategias de supervivencia de las especies y se estima la duración de las distintas etapas de extinción, supervivencia y recuperación. Se reconocen los modelos y patrones de extinción de los foraminíferos. Se ponen de manifiesto diferentes evidencias y factores paleoambientales y se analizan las posibles causas de extinción.

Palabras clave: Paleógeno, foraminíferos, extinción, causas, patrones, estrategias.

INTRODUCCIÓN

Algunos naturalistas del siglo XVIII y principios del XIX, como Buffon y Cuvier, pusieron de manifiesto la extinción de las especies biológicas en el registro fósil, surgiendo el paradigma catastrofista. Cuando aún no se disponía de suficientes datos científicos, muchos de estos naturalistas, influidos por sus ideas religiosas, creyeron que se habían producido varios eventos de extinción total de todos los organismos vivientes. Todavía en el siglo XIX, el naturalista francés d'Orbigny, fundador de la Micropaleontología, proponía la existencia de 27 extinciones totales seguidas de otras tantas creaciones sucesivas. El paradigma catastrofista fue pronto sustituido por el paradigma uniformitarista, que aceptaba también el concepto de extinción. Darwin

creía en la desaparición gradual de las especies, una tras otra, considerando que la selección natural era suficiente para explicarla y atribuía los eventos de extinción masiva a las imperfecciones del registro fósil. Sin embargo, desde entonces se han encontrado muchos nuevos fósiles en cortes continuos, demostrándose que el registro paleontológico no es tan imperfecto como se creía, y que permite reconocer los distintos eventos de extinción en masa que se produjeron en el pasado.

Desde el siglo XIX, el tema de los eventos de extinción no despertó gran interés hasta que Álvarez *et al.* (1980) propusieron la teoría impactista. Esta teoría ha revolucionado el campo de las Ciencias de la Tierra, contribuyendo al relevo del paradigma evolucionista gradualista por el evolucionista neocatastrofista. En los dos últimos

decenios se aportaron numerosos datos sobre los distintos eventos de extinción y se desarrollaron los conceptos teóricos sobre el fenómeno de la extinción, tanto a nivel internacional [Nitecki (ed.), 1984; Chaloner & Hallam (eds.), 1989; Kauffman & Walliser (eds.), 1990; Donovan (ed.), 1989; Raup, 1991; Palmer, 1993, 2003; Glen (ed.), 1994; Ward, 1994; Lawton & May (eds.), 1995; Hallam & Wignall, 1997; Newman & Palmer, 2003; Taylor (ed.), 2004, entre otros] como a nivel nacional [De Renzi, 1988; Molina (ed.), 1994; Molina, 1995; Agustí (ed.), 1996; Sequeiros, 2002; Rivas, 2004; García Alcalde, 2005; entre otros].

Además del proceso de extinción de fondo, que hace desaparecer especies de una forma lenta y continua debido principalmente a causas de tipo biológico (competencia, endemismo, etc), hubo periodos de tiempo en los que la tasa de extinción se aceleró dando lugar a eventos de extinción en masa. Existen básicamente dos modelos de extinción en masa: extinción en masa gradual y extinción en masa catastrófica, el último de los cuales sería más correcto denominar "súbita" por ser el antónimo de "gradual". Por tanto, habría dos modelos de extinción en masa dependiendo de si ésta se produce gradualmente a lo largo de un periodo de tiempo geológicamente corto o de forma súbita, instantánea desde un punto de vista geológico. La duración de una extinción en masa gradual puede llegar a superar el millón de años mientras que una extinción en masa súbita puede acontecer tan solo en unos pocos años.

Los eventos de extinción en masa los desencadenan principalmente causas geológicas o extraterrestres. Las causas biológicas no parecen haber originado eventos de extinción en masa, durante la mayor parte del Fanerozoico, que hayan sido provocados por la competencia de una sola especie. Sin embargo, los datos científicos recientes ponen de manifiesto un evento en curso de este tipo que comenzaría en tiempos históricos y que se ha acentuado con la revolución industrial. La causa más evidente de este evento de extinción es la acción antrópica, concretamente la extraordinaria proliferación de la especie humana, que la está desencadenando por la explotación insostenible de los recursos naturales.

Los paleontólogos han comprobado que las extinciones en masa son selectivas y han afectado en mayor medida a unas especies que a otras. Por otra parte, según Kauffman & Harries (1996) durante un evento de extinción en masa se pueden distinguir una serie de etapas o intervalos: extinción, supervivencia y recuperación, en el curso de los cuales los taxones reaccionan de forma variable, extinguiéndose en el momento del evento o poco después (extinción aplazada) aprovechando oportunamente las condiciones alteradas del medio (especies desastre), huyendo de las condiciones alteradas, mediante migración a refugios de los que retornan cuando las condiciones se normalizan (especies Lázaro), originando nuevas formas más o menos efímeras que representan el comienzo de nuevos linajes

(especies progenitoras), resistiendo las condiciones alteradas del medio (especies supervivientes), etc.

Se admite generalmente que a lo largo del Fanerozoico se produjeron cinco grandes eventos de extinción en masa, los acaecidos a finales del Ordovícico, del Frasnense (Devónico Superior), del Pérmico, del Triásico y del Cretácico. Además, hubo otros muchos eventos importantes, aunque de menor magnitud que los anteriores, entre los que hubo varios en el Paleógeno. El objetivo del presente trabajo es analizar los eventos de extinción del Cretácico/Paleógeno, Paleoceno/Eoceno, Eoceno medio-Eoceno superior y Eoceno/Oligoceno, así como varios eventos de impacto meteorítico en el Cretácico/Paleógeno y Eoceno superior, evaluando la magnitud de cada evento, sus causas, los patrones de extinción y las estrategias de supervivencia.

METODOLOGÍA

No todos los grupos de organismos fósiles permiten conocer con igual precisión sus patrones de extinción y sus estrategias de supervivencia, ya que se requieren estudios bioestratigráficos muy detallados que en muchos no son posibles. Bastantes grupos estuvieron muy restringidos en ciertos ambientes o fosilizaron muy raramente, por lo que resulta difícil establecer su modelos y causas de extinción. El mejor ejemplo de esto podría ser el registro de los dinosaurios, que suele ser tan deficiente que probablemente se tardará mucho tiempo en poder establecer de manera definitiva si se extinguieron de forma gradual o catastrófica, ya que su estudio está muy afectado por el llamado "efecto Signor-Lipps" (Signor & Lipps, 1982). Los foraminíferos, en cambio, debido a su pequeño tamaño, amplia distribución y abundancia en los ambientes oceánicos, son enormemente útiles y permiten estudiar en detalle los patrones y las estrategias, a partir de las cuales se pueden deducir las causas de extinción, especialmente en el Paleógeno (Molina, 1995).

Los cortes y sondeos estudiados en que se basa este trabajo, se localizan en diversas partes del mundo. En España, en las Béticas (Agost, Alamedilla, Aspe, Caravaca, El Navazuelo, Fuente Caldera, Molino de Cobo y Torre Cardela) y en el Pirineo (Arguis, Artieda, Campo, Osinaga y Zumaya). En Italia, en Gubbio, Massignano y Possagno. En Bélgica, en Knokke. En Francia, en Bidart y Bahía de Loya. En Túnez, en El Kef, Aïn Settara y Elles. En Egipto, en Dababiya. En México, en Coxquihui, El Mimbral, La Lajilla, La Ceiba. En Cuba, en Loma Capiro, Peñalver y Santa Isabel. En el Océano Atlántico, en los sondeos DSDP 94, 116, 363, 366, 401, 402 y 612. En el Océano Índico, en los DSDP 214, 216, 219, 223, 242 y 253. En el Océano Pacífico, en los DSDP 277, 292 y 462.

Los muestreos se realizaron a escala métrica, excepto en los tramos donde se localizan los eventos de extinción

o de impacto, que se muestrearon con mayor detalle en intervalos que varían de 2 a 20 cm (muestreo de alta resolución). En los niveles más próximos al del evento, se llegaron a tomar muestras continuas con una resolución máxima de cada dos centímetros. Las muestras se disgregaron con agua y se levigaron, estudiándose la fracción mayor de 150 μm , 100 μm o 63 μm según el tamaño de los foraminíferos en cada corte y evento. En muchos cortes se realizaron estudios cuantitativos, separando una fracción representativa de más de 300 ejemplares en cada muestra, utilizando un microcuarteador tipo Otto, revisando, además, el resto de la muestra para buscar las especies poco frecuentes.

EVENTO DEL LÍMITE CRETÁCICO/PALEÓGENO

El evento del límite Cretácico/Paleógeno (K/Pg) es uno de los mejor estudiados y mejor datados, concretamente en 65 Ma. El estratotipo del límite K/Pg fue definido en la base de la arcilla que contiene la anomalía de iridio en el corte de El Kef (Túnez). Este evento constituye una de las crisis biológicas más relevantes de la historia geológica, se utilizó para marcar el límite entre las Eras Mesozoica y Cenozoica y se conoce ya desde el siglo XIX. En términos simples, el Mesozoico puede caracterizarse como la era de los dinosaurios, cuya extinción permitió una gran radiación evolutiva de los mamíferos, que se acentuó a comienzos del Eoceno. La extinción K/Pg ha despertado un gran interés científico y social al ser atribuida al impacto de un gran meteorito. La hipótesis fue formulada por De Laubenfels (1956), pero dicho autor no pudo aportar evidencias del impacto. Las primeras evidencias las proporcionaron Álvarez *et al.* (1980), avalando la colisión de un gran meteorito de unos 10 km de diámetro, que habría producido una extinción en masa catastrófica en el período indicado.

La teoría de Álvarez *et al.* (1980), se ha documentado por muchos otros científicos que han aportado nuevas evidencias tanto del impacto como de la extinción. La primera evidencia encontrada fue el hallazgo de una elevada concentración de iridio, elemento muy raro en la Tierra y relativamente abundante en ciertos tipos de meteoritos. Ésta evidencia fue encontrada en un delgado nivel arcilloso en el límite K/Pg, tanto por Álvarez *et al.* (1980) en Gubbio (Italia), Stevns Klint (Dinamarca) y Woodside Creek (Nueva Zelanda), como por Smit & Hertogen (1980) en Caravaca (España). Además, se han encontrado otras evidencias en la base del límite K/Pg, como microtectitas, espinelas de níquel, cuarzos de choque, etc, las cuales, junto al hallazgo de una gran estructura de impacto en la península de Yucatán, las evidencias sedimentológicas de olas *tsunami* y gigantescos flujos de gravedad, y la datación en 65 Ma por $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ de los vidrios de impacto, han permitido comprobar la validez de la teoría impactista.

El evento de extinción del límite K/Pg ha sido el más estudiado de los cinco grandes eventos de extinción en masa por ser el más reciente y presentar, por ello, el mejor registro estratigráfico. Los dinosaurios son el grupo emblemático de este evento de extinción, pero también se extinguieron totalmente los ammonites, belemnites y seguramente los bivalvos rudistas. Sin embargo, como los cortes clásicos de Gubbio y Caravaca están constituidos por rocas de origen marino profundo, carecen de restos de dinosaurios y son muy escasos los de otros grupos de vertebrados o invertebrados. Por eso, son los foraminíferos planctónicos los que, por su abundancia y pequeño tamaño, están permitiendo demostrar la coincidencia entre el nivel de impacto y el de extinción en masa.

La metodología que se emplea en el estudio de los foraminíferos planctónicos, tanto en campo (muestreos de alta resolución) como en laboratorio (técnicas de extracción y observación, estudios cuantitativos), permite establecer con mucha precisión el patrón de extinción, y averiguar la causa más plausible del mismo. Inicialmente, antes de que se propusiera la teoría impactista, el patrón de extinción de los foraminíferos planctónicos en el evento K/Pg parecía casi total (Luterbacher & Premoli Silva, 1964). Posteriormente, cuando se iniciaron los estudios de alta resolución el patrón pareció ser gradual; para unos bastante gradual (Lamolda *et al.*, 1983; Canudo *et al.*, 1991) y para otros muy gradual (Keller, 1988, 1989). Actualmente, después de una larga controversia, la mayoría de los especialistas están de acuerdo en que se trata de un patrón súbito (Smit, 1982, 1990; Molina *et al.*, 1996, 1998, 2005; Orue-Etxebarria, 1997; Apellaniz *et al.*, 1997; Kaiho & Lamolda, 1999; Arz *et al.*, 1999, 2000; Arenillas *et al.*, 2000a,b). Sin embargo, algunos aún continúan manteniendo que el patrón de extinción es en masa gradual (Keller *et al.*, 1995; Keller, 2001).

Los mejores cortes del límite K/Pg para estudiar el patrón de extinción de los foraminíferos se encuentran en Túnez (El Kef, Aïn Settara, Elles) y en España (Agost, Caravaca, Zumaya), y los mejores para estudiar las evidencias del impacto meteorítico se encuentran en el Golfo de México y Caribe, concretamente en México (Coxquihui, El Mimbral, La Lajilla y La Ceiba) y en Cuba (Loma Capiro, Peñalver y Santa Isabel). De todos ellos se puede tomar el de Agost como referencia por su gran continuidad y gran riqueza en foraminíferos planctónicos, así como por ser el que más intensamente hemos estudiado (Canudo *et al.*, 1991; Molina *et al.*, 1996, 1998, 2005). Los últimos artículos son los que mejor muestran el patrón de extinción y las estrategias de los foraminíferos para este evento. En concreto, los foraminíferos planctónicos muestran un patrón de extinción en masa catastrófica que afectó a más del 70% de las especies, que se extinguieron súbitamente en coincidencia con el nivel que contiene las evidencias de impacto meteorítico. La presencia en el Daniense de ejemplares de algunas especies cretácicas puede deberse

a la reelaboración alocrónica, ya que se trata de las más pequeñas y abundantes y, por lo tanto, con más probabilidades de ser retrabajadas; además, no se encuentran en el Daniense de todos los cortes continuos del tránsito K-Pg y suelen tener peor conservación o color. Si se descuentan las especies de supervivencia dudosa, la extinción en masa afectaría aproximadamente al 90% de los foraminíferos planctónicos.

Las especies que desaparecieron en los medios de latitudes subtropicales como el de Agost fueron aproximadamente sesenta. La mayor parte de ellas tenían conchas de tamaño grande y morfología compleja, y pertenecían a formas especializadas y adaptadas a medios profundos de latitudes cálidas, como: *Globotruncana arca*, *Abathomphalus mayaroensis*, *Archaeoglobigerina blowi*, *Contusotruncana contusa*, *Globigerinelloides praeiehellensis*, *Globotruncanita stuarti*, *Globotruncanella havanensis*, *Gublerina acuta*, *Heterohelix glabrans*, *Planoglobulina acervulinoides*, *Plummerita hantkeninoides*, *Pseudoguembelina excolata*, *Pseudotextularia elegans*, *Racemiguembelina fructicosa*, *Rugoglobigerina rugosa*, *Schackoina multispinata*, etc. De acuerdo con nuestros datos, se extinguieron 16 de los 19 géneros existentes, lo que supone una tasa de extinción del 81%. Éstos géneros eran todos los que componían cuatro de las siete familias de foraminíferos planctónicos de finales del Cretácico, por lo que se extinguió el 57% de las familias. La abundancia absoluta descendió en porcentajes mucho mayores, llegando a descender tanto la productividad que en la arcilla del límite resulta difícil encontrar suficientes ejemplares para los análisis cuantitativos.

Fueron muy pocas las especies de foraminíferos planctónicos que claramente sobrevivieron al evento del límite K/Pg. De acuerdo con nuestros datos, sólo lo hicieron dos especies desastre y cuatro especies de extinción aplazada. Las especies desastre: *Guembelitra cretacea* y *Guembelitra trifolia*, proliferaron en la etapa de supervivencia gracias a su carácter oportunista. Las especies de extinción aplazada: *Hedbergella monmouthensis*, *Hedbergella holmdelensis*, *Heterohelix navarroensis* y *Heterohelix globulosa*, eran de pequeño tamaño, sobrevivieron inicialmente y se extinguieron poco después. Por lo tanto, en este evento se produce la mayor renovación morfológica de toda la historia de los foraminíferos planctónicos, desapareciendo las formas con dos carenas y tegilla.

Las especies progenitoras que aparecieron en la base del Paleógeno fueron: *Chiloguembelina morsei*, *Chiloguembelina midwayensis*, *Eoglobigerina eobulloidis*, *Eoglobigerina microcellulosa*, *Eoglobigerina praeedita*, *Eoglobigerina simplicissima*, *Eoglobigerina spiralis*, *Globanomalina archeocompressa*, *Globanomalina compressa*, *Parasubbotina moskvini*, *Praemurica pseudoinconstans*, *Praemurica taurica*, *Woodringina claytonensis* y *Woodringina hornerstownensis*. Estas especies son muy cosmopolitas, ya que casi todas se encuentran en la mayoría de los cortes estudiados.

Además, existen varias especies progenitoras pioneras que se extinguieron antes de finalizar la etapa de recuperación, como: *Globoconusa alticonusa*, *Globoconusa fodina*, *Globoconusa cf. fringa*, *Globoconusa minutula*, *Parvularugoglobigerina umbrica*, *Parvularugoglobigerina longiapertura*, *Parvularugoglobigerina perexigua*, *Parvularugoglobigerina sabina*, *Parvularugoglobigerina cf. hemisphaerica* y *Parvularugoglobigerina eugubina*.

Taxones de tipo Lázaro no parecen existir entre los foraminíferos planctónicos, ya que la extinción fue tan masiva que quedaron pocas especies susceptibles de desarrollar esta estrategia. Sin embargo, es muy frecuente entre los pequeños foraminíferos bentónicos que vivían en los fondos marinos profundos (Coccioni & Galeotti, 1994; Peryt *et al.*, 2002; Alegret *et al.*, 2003). Este grupo fue menos afectado por el evento K/Pg debido a que su alimentación no dependía directamente de la fotosíntesis al vivir en la zona afótica, así en el corte de Agost se aprecia que muchas especies se comportaron como especies Lázaro y volvieron a aparecer durante la etapa de recuperación. En el Golfo de México y Atlántico NO, las especies Lázaro suelen ser epifaunales como *Cibicidoides dayi*, *Nuttallides florealis*, etc. Sin embargo, en el área del Tetis hay bastantes infaunales que se comportaron como especies Lázaro: *Arenobulimina truncata*, *Bolivinoidea delicatulus*, *Gaudryina pyramidata*, *Oridorsalis umbonatus* y *Praebulimina reussi*. Ahora bien, hay que tener en cuenta que también el factor disolución de carbonatos condiciona la ausencia de estas especies en la arcilla del límite K/Pg en los cortes marinos profundos.

El patrón de extinción de los foraminíferos planctónicos es en masa catastrófica, pues desaparecieron súbitamente el 90% de sus especies. La etapa de extinción, extremadamente corta, sería del orden de años, ya que en los cortes alejados del lugar de impacto la sedimentación es tan solo de pocos milímetros y se limita al nivel rojo-amarillento. La etapa de supervivencia es muy neta y abarca el intervalo temporal de la arcilla oscura de la Biozona de *Guembelitra cretacea*, que representa unos 10.000 años, de acuerdo con la cantidad de Helio-3 contenido en esta capa, teniendo en cuenta que dicho isótopo cae a la Tierra a un ritmo constante dentro de las partículas de polvo cósmico (Mukhopadhyay *et al.*, 2001) y se ha comprobado con calibraciones biomagnetoestratigráficas de alta resolución (Arenillas *et al.*, 2004). La etapa de recuperación fue más larga, pues los foraminíferos planctónicos no alcanzan su tamaño normal hasta la parte inferior de la Zona de *Parasubbotina pseudobulloidis* y la potencia de sedimentos acumulados es mucho mayor. Esta etapa duraría unos 100.000 años, produciéndose una gran diversificación en las asociaciones de foraminíferos planctónicos, aunque sin alcanzar nunca la diversidad previa al impacto.

La causa que desencadenó el evento de extinción fue seguramente el impacto de un gran meteorito de aproximadamente 10 km de diámetro en la Península de Yucatán,

donde se encuentra un cráter enterrado (Chicxulub) de unos 170 km de diámetro. Otros cráteres como Manson, Kara, Kamensk, etc, que fueron también atribuidos al límite K/Pg han sido posteriormente datados como de otras edades. En los cortes estudiados aparecen varias evidencias del impacto (anomalía de iridio, microtectitas, espine-las de níquel, cuarzos con metamorfismo de choque, etc) que se concentran en un solo nivel en los cortes alejados del Golfo de México. Dicho nivel coincide exactamente con la extinción en masa y puede establecerse la relación de causa y efecto, dado que es la explicación más plausible. Los ambientes más afectados fueron los terrestres y los marinos pelágicos, y la catástrofe fue tan súbita que no hubo tiempo para que actuara la selección natural. Los isótopos de carbono y de oxígeno indican que se produjo un gran descenso de la productividad y de la temperatura. La vaporización del meteorito y del material impactado, así como el humo de los incendios produjo un oscurecimiento global de la atmósfera durante varios meses que provocó el cese de la fotosíntesis y un gran descenso de la temperatura (“invierno de impacto”). El registro paleobotánico parece mostrar pocas extinciones, pero sí grandes cambios paleoambientales que incluye la deforestación y brusco descenso temporal de la diversidad (efecto Lázaro), dominando durante la etapa de supervivencia unas pocas especies oportunistas de tipo desastre, principalmente de helechos (Orth *et al.*, 1981). Además, hay evidencias de lluvia ácida y de anoxia o hipoxia en los fondos marinos. El impacto produjo enormes olas tsunami en el área del Golfo de México, la desestabilización y ruptura de la plataforma marina, generando una megaturbidita, que en algunos cortes cubanos llega a ser un enorme olistostroma y a alcanzar cientos de metros de potencia (Alegret *et al.*, 2005a).

Estos súbitos cambios paleoambientales explican la gran magnitud de la extinción en masa. El patrón de extinción en masa catastrófica identificado en foraminíferos planctónicos es, quizás, extrapolable al resto de los grupos involucrados en esta extinción cuyo registro fósil no es tan bueno. Algunos autores han atribuido este evento de extinción a un intenso vulcanismo en el Deccan (India). Sin embargo, se ha documentado que este vulcanismo comenzó bastante antes y su máximo fue entre 1 y 0,5 millones de años antes del límite K/Pg (Venkatesan *et al.*, 1993). Ahora bien, lo más significativo es que el patrón de extinción observado en los foraminíferos no concuerda con este tipo de causa, ya que en su caso debería ser gradual en vez de en masa súbita y, además, no se observan extinciones en coincidencia con el máximo del vulcanismo previo al límite K/Pg.

Se han propuesto muchas otras causas, entre ellas, con frecuencia la eustática, pero ésta no explica suficientemente la extinción en masa en los ecosistemas marinos pelágicos y menos aún en los continentales. Esta extinción es una de las mayores extinciones en masa que se han producido en

el pasado y no resulta plausible la interpretación de algunos autores de que, por ejemplo, los dinosaurios se extinguieran gradualmente, sin una gran causa aparente, siendo un grupo muy bien adaptado durante cientos de millones de años y que estaba en su máxima diversidad en los dos últimos millones de años del Cretácico (Fastovsky *et al.*, 2004). Y tampoco resulta plausible que lograran sobrevivir a un evento de gran magnitud, como el impacto del K/Pg, para extinguirse, sin causa aparente, poco después.

EVENTO DEL LÍMITE PALEOCENO/EOCENO

El límite Paleoceno/Eoceno (P/E) ha sido recientemente definido en el corte de Dababiya (Egipto) y data-do en hace 55,8 Ma (Luterbacher *et al.*, 2004). El criterio utilizado es una anomalía negativa del $\delta^{13}\text{C}$ en cuya base se produce un evento de extinción de los foraminíferos bentónicos. Esta crisis es una de las más relevantes de la historia de los pequeños foraminíferos que vivían en los fondos marinos batiales y abisales (Kennet & Stott, 1991; Thomas & Shackleton, 1996) y parece haber sido provocada por un fuerte aumento de la temperatura oceánica (Sloan *et al.*, 1992; Owen & Rea, 1992). Este evento fue pronto identificado en varios cortes de la península Ibérica (Canudo & Molina, 1992; Molina *et al.*, 1994; Arenillas & Molina, 1996; Orue-Etxebarria *et al.*, 1996, 2004). Sus efectos en los medios continentales son conocidos desde antiguo, pero no por las extinciones sino por la diversificación de faunas y floras terrestres. En el siglo XIX Lemoine y posteriormente especialistas en vertebrados fósiles, como Teilhard de Chardin, Russell y otros, pusieron de manifiesto la existencia hacia el límite P/E de una gran radiación evolutiva de los mamíferos, conocida como “evento de dispersión de los mamíferos”. En el curso de este evento, se produjo el intercambio de faunas de mamíferos entre Asia, Norteamérica y Europa a través de puentes paleogeográficos localizados en Bearing y en el Atlántico Norte (Clyde & Gingerich, 1998). Durante el proceso aparecieron muchos órdenes de mamíferos modernos, especialmente primates, murciélagos, artiodáctilos, perisodáctilos y proboscídeos. Y a partir de entonces evolucionaron mamíferos de gran tamaño y ocuparon muchos nichos ecológicos que habían dejado vacantes los dinosaurios. Además, se produjo una fuerte migración de especies tropicales y subtropicales hacia latitudes más frías; por ejemplo, la vegetación tropical-subtropical dominada por especies de selva húmeda se extendió hacia los polos hasta los 50-60° de latitud.

Estas migraciones hacia latitudes más altas se han identificado también en los medios marinos. Los foraminíferos planctónicos se diversificaron rápidamente, se registra un acmé de *Acarinina* (*Acarinina sibaiaensis* y *Acarinina africana*) y una relevante migración desde latitudes tropi-

cales hacia altas latitudes, que fue pronto identificada en varios cortes españoles (Canudo *et al.*, 1995; Arenillas & Molina, 1996; Arenillas *et al.*, 1999; Molina *et al.*, 1999). Algo similar ocurrió en los dinoflagelados, que registran un acmé del género *Apectodinium*, y en los nanofósiles calcáreos que experimentaron una acusada diversificación específica. Además, en los medios de plataforma, los macroforaminíferos bentónicos (*Nummulites*, *Alveolina*, etc) se diversificaron también mucho al tiempo que aumentaba considerablemente su tamaño en la base del Ilerdiense (Orue-Etxebarria *et al.*, 2001).

El estudio de algunas localidades de la península Ibérica ha sido crucial para el adecuado conocimiento del evento del P/E. En Alamedilla (Granada), Caravaca (Murcia) y Zumaya (Guipúzcoa) existe un potente nivel de arcilla en cuya base se advierte la extinción en masa rápida de los pequeños foraminíferos bentónicos. En dicho nivel se observa un enorme descenso en la abundancia absoluta de foraminíferos planctónicos, cuyos conchas se disolverían al caer a los fondos batiales y abisales. Además este estudio se basa en otros cortes en Possagno (Italia) y Dababiya (Egipto). Los cortes españoles son muy continuos y han servido para estudiar detalladamente el evento, pero el estratotipo de límite P/E ha sido finalmente definido en un corte recientemente encontrado en Dababiya cerca de Luxor (Egipto) en la base de un canal que parece coincidir con un pequeño hiato.

El grupo más afectado en este evento fue el de los foraminíferos bentónicos de los medios oceánicos batiales y abisales, que sufrieron una crisis que puede calificarse de extinción en masa gradual, aunque fuera relativamente rápida. El corte de referencia para esta crisis es el de Zumaya, donde se han estudiado con mayor detalle los niveles donde se registra el evento de extinción (Ortiz, 1995; Schmitz *et al.*, 1997). En la crisis del límite P/E se extinguieron aproximadamente el 50% de las especies, el 20% de los géneros y el 10% de las familias de pequeños foraminíferos bentónicos. Puesto que este tipo de foraminíferos resultó mucho menos afectado en el evento del límite K/Pg, la causa que desencadenó el evento P/E debió ser muy diferente de la de aquél.

Los taxones que se extinguieron en los medios profundos como el de Zumaya fueron: *Stensioina beccarii-formis*, *Gyroidinoides quadratus*, *Dorothia trochoides*, *Neoflabellina semireticulata*, *Bolivinoidea delicatulus*, *Aragonia velascoensis*, *Neoflabellina jarvisi*, *Cibicidoides hyphalus*, *Cibicidoides velascoensis*, *Cibicidoides dayi*, *Coryphostoma midwayensis*, *Gyroidinoides globosus*, *Osangularia velascoensis*, *Pullenia coryelli*, *Remesella varians*, *Tritaxia globulifera*, etc. Dichas formas eran, sobre todo, especies de concha calcítica parte de las cuales habían superado la crisis del límite K/Pg. En cortes correspondientes a paleoambientes de menor profundidad como el de Dababiya, no vivían muchas de estas especies y entre las que se extinguieron allí hay que mencionar a *Angulogavelinella*

avnimelechi, que es la más característica de dichos medios. Como taxones de extinción aplazada, el más claro parece ser *Anomalinoidea aegyptiacus*, tal y como se aprecia en el corte de Dababiya (Alegret *et al.*, 2005b). Los taxones desastre en este evento, donde la disolución de carbonatos parece haber sido un factor decisivo, fueron evidentemente los de concha aglutinada que medraron muy bien al tener menor competencia por los recursos tróficos y poder vivir en ambientes por debajo del nivel de disolución de la calcita. En medios batiales, que fueron menos afectados, se encuentra *Aragonia aragonensis*, cuyo acmé es considerado un indicador de eventos hipertermales. Entre los taxones progenitores se encuentran los bulimínidos (*Bulimina tuxpamensis*, etc), que aparecieron antes de que se recuperasen totalmente las condiciones ambientales. Como taxón progenitor pionero podría considerarse a *Turrilina brevispira* en Dababiya. Los taxones Lázaro fueron muy frecuentes en este evento, pues un alto número de especies de concha calcítica volvieron a aparecer cuando se restablecieron las condiciones ambientales normales, como *Nuttallides truempyi*, *Cibicidoides pseudoacutus* y *Bulimina midwayensis*. Los taxones supervivientes fueron en su mayor parte de concha aglutinada.

La etapa de extinción fue muy corta, ya que está representada por unos 50 cm de espesor de margas en cortes como Zumaya, Alamedilla y Caravaca, lo cual representa aproximadamente unos 30.000 años. Se trata, por tanto, de un patrón de extinción en masa gradual, relativamente rápido. La etapa de supervivencia está representada por un intervalo de arcilla que en dichos cortes tiene una potencia aproximadamente 20 veces mayor que la del límite K/Pg y, por tanto, debió durar unos 200.000 años. La etapa de recuperación fue relativamente corta, dado que sobrevivieron muchas especies al evento y se restablecieron pronto las condiciones ambientales normales. Esta etapa finalizó cuando cesó la migración hacia altas latitudes y el acmé de *Acarinina*, restableciéndose la temperatura normal, y se estima que pudo tener una duración de aproximadamente 100.000 años.

El análisis isotópico de oxígeno muestra que, en la transición P-E, se produjo la mayor subida de temperatura de todo el Terciario. Además, justo en el límite P/E la temperatura se incrementó mucho más produciéndose un evento hipertermal (Thomas & Zachos, 2000; Thomas, 2003). La causa que provocó este intervalo cálido podría ser un incremento de las radiaciones cósmicas, pero esto es difícil demostrarlo con las técnicas actuales. Por tanto, de momento, lo más plausible es relacionarlo con la tectónica de placas, por una parte la apertura del Atlántico norte, que generó un intenso vulcanismo, y por otra parte el cierre del Mar del Tetis debido al progresivo desplazamiento de la placa Índica hacia la Asiática y de la Africana hacia la europea, podrían haber desencadenado este evento. Así el mecanismo podría ser el siguiente: los cambios paleogeográficos generaron vulcanismo, restringieron la corriente del Tetis e incrementaron la salinidad

de este mar, modificando las corrientes marinas globales y pasando así de un sistema de circulación termohalina a un sistema halothermal. Esto produjo una elevación de la temperatura de los fondos marinos que desestabilizó los hidratos de metano, se liberó una gran cantidad de metano y, por tanto, de carbono orgánico ^{12}C , pasando a la atmósfera junto con su producto de oxidación, el dióxido de carbono produciendo un acusado efecto invernadero (Dickens *et al.*, 1997). Como consecuencia del efecto invernadero se alcanzó la temperatura media global más alta de todo el Cenozoico. El fuerte cambio negativo de los isótopos del carbono indican que se liberaron grandes cantidades de carbono orgánico a los reservorios oceánico y atmosférico. El metano y el dióxido de carbono produjeron un intenso efecto invernadero y una brusca subida de temperatura dando lugar al evento hipertermal del P/E. En el proceso la temperatura de la superficie del Océano Antártico parece que se incrementó hasta alcanzar los 18°C , aumentando alrededor de 10°C . Los fondos oceánicos se volvieron anóxicos o hipóxicos y el nivel de compensación de la calcita subió varios cientos de metros. Esto generó el depósito de la potente capa de arcilla del límite P/E. En los niveles margosos subyacentes es donde se registra la extinción de los pequeños foraminíferos bentónicos batiales y abisales, y resulta plausible establecer la relación de causa y efecto entre el evento hipertermal, la anoxia, la subida del nivel de compensación de la calcita, y la extinción de los foraminíferos calcáreos bentónicos batiales y abisales.

Entre las causas desencadenantes de este evento de extinción algunos autores han propuesto que fue debida al impacto de un meteorito. Uno de los principales argumentos sería la presencia en el corte de Zumaya de una pequeña y enigmática anomalía de iridio encontrada por Schmitz *et al.* (1997), que otros autores (Kent *et al.*, 2003) han interpretado como debida al impacto de un meteorito. Sin embargo, en el nivel de la anomalía, tanto en Zumaya como en Alamedilla, se han buscado intensamente otras evidencias de impacto meteorítico (espinelas de níquel, microtectitas, etc) y no se han encontrado (Schmitz *et al.*, 2004). Pero lo más concluyente es que no existe coincidencia entre el la pequeña anomalía de iridio y el intervalo de extinción de los foraminíferos bentónicos, ya que la pequeña y enigmática anomalía de iridio es previa a la extinción. Por el contrario, la extinción coincide con los cambios isotópicos del carbono y del oxígeno y resulta más plausible atribuir la extinción de los pequeños foraminíferos batiales y abisales al brusco calentamiento hipertermal de los fondos oceánicos.

EVENTOS DEL EOCENO SUPERIOR

Entre la transición Eoceno medio-Eoceno superior hasta el límite Eoceno/Oligoceno, se produjeron varios even-

tos que afectaron a muchos grupos de organismos, tanto marinos como continentales. A grandes rasgos, se podría considerar como un solo evento de extinción en masa gradual que habría durado casi 10 millones de años, desde el Eoceno medio hasta el Oligoceno inferior, y se suele relacionar con un descenso prolongado de la temperatura global. Ahora bien, ¿existe un único patrón de extinción en masa gradual tan prolongado? ¿Qué desencadenó el descenso de temperatura? ¿Tuvieron algo que ver los impactos meteoríticos? Para responder a estas y otras interesantes cuestiones conviene analizar separadamente tres eventos: el evento de extinción de la transición Eoceno medio-Eoceno superior, el evento de extinción del límite Eoceno/Oligoceno y, entre ambos eventos de extinción, los eventos de impacto del Priaboniense medio.

EVENTO DE EXTINCIÓN DE LA TRANSICIÓN DEL EOCENO MEDIO-EOCENO SUPERIOR

Este evento de extinción ocurrió alrededor del límite Bartonense/Priaboniense (B/P), cuya cronología es mal conocida, ya que aún no se ha definido el estratotipo de límite entre estos pisos, y en términos de edad absoluta el evento se sitúa muy imprecisamente alrededor de los 38 Ma (Luterbacher *et al.*, 2004). Los foraminíferos planctónicos sufrieron una de las crisis principales de su historia, tras la mayor de todas que fue la del límite K/Pg. La incidencia de este evento en otros grupos es peor conocida, siendo los moluscos uno de los más afectados, pues en la costa Oeste de Norteamérica desaparecieron el 100% de las especies tropicales (Hickman, 2003).

Los cortes estudiados en este trabajo se sitúan principalmente en el Pirineo (Arguis y Artieda) y en las Cordilleras Béticas (Torre Cardela y Aspe). Además, se han estudiado varios sondeos del DSDP-ODP, especialmente el Sitio 94 y el Sitio 612. Estos sondeos muestran la existencia de un hiato justo en la transición Eoceno medio-Eoceno superior (Molina *et al.*, 1993) lo que impide el estudio detallado del patrón de extinción de los foraminíferos. El mejor corte estudiado, que puede ser considerado como corte de referencia está situado al Norte de la provincia de Granada, cerca del pueblo de Torre Cardela (Gonzalvo & Molina, 1992, 1996). Las figuras de estas publicaciones muestran muy bien el patrón de extinción gradual lenta, la duración de las etapas y las estrategias de supervivencia de las distintas especies.

En latitudes subtropicales, donde se situaría el corte de Torre Cardela, se produjo la extinción de los truncorotalidos, lo que supone la extinción de una de las ocho familias que existían, constituyendo el 12,5%. Esto supuso la extinción de tres géneros (*Truncorotaloides*, *Acarinina* y *Morozovella*) de los 16 que vivían, es decir el 19% de extinción genérica. La riqueza específica dis-

minuyó un 25% ya que se extinguieron 9 de las 36 especies identificadas. Las especies extintas son formas de tamaño grande, periferia carenada y de pared muricada, concretamente: *Truncorotaloides topilensis*, *Morozovella lehneri*, *Truncorotaloides libyaensis*, *Acarinina bullbrooki*, *Turborotalia cerroazulensis*, *Acarinina spinuloinflata*, *Morozovella spinulosa*, *Morozovella hungarica* y *Truncorotaloides rohri*. Además, existen otras tres especies (*Acarinina rotundimarginata*, *Globigerapsis subconglobata* y *Porticulasphaera mexicana*) que pueden considerarse como de extinción aplazada y que no se han contabilizado en el 25% mencionado.

Los taxones desastre son difíciles de identificar. Algunas especies como *Dentoglobigerina eocaena* y *Globorotaloides suteri* alcanzan su máxima abundancia en la etapa de supervivencia y parecen ser las especies desastre, en cuyo caso se trataría de formas de gran talla, al contrario de lo que ocurrió en el límite K/Pg. Como taxones Lázaro se puede considerar la especie *Hantkenina alabamensis* que es una especie de latitudes cálidas, lo cual refleja un descenso de temperatura durante el evento. Los taxones supervivientes son mayoritarios y comprenden las formas más cosmopolitas, entre las que destacan las especies: *Subbotina hagni*, *Subbotina linaperta*, *Pseudohastigerina micra*, *Streptochilus cubensis*, *Globigerina praebulloides*, *Dentoglobigerina corpulenta*, *Catapsidrax unicavus*, etc.

La etapa de extinción se extendería desde la desaparición de *Truncorotaloides topilensis*, en la parte superior de la Biozona de *Acarinina bullbrooki*, ya que a partir de ese momento las especies que se extinguen no se sustituyen en el proceso normal de extinción de fondo (Gonzalvo & Molina, 1992, 1996). La etapa de extinción fue larga y, según la tasa de sedimentación, duraría unos 700.000 años hasta la desaparición de *Truncorotaloides rohri*, en el techo de la biozona homónima. La etapa de supervivencia duraría unos 300.000 años hasta que se extinguieron los tres taxones de extinción aplazada. La etapa de recuperación no está bien definida porque existe poca especiación, pero se estima que se tardó aproximadamente unos 200.000 años en volver a una situación normal, si bien la diversidad nunca llegó a recuperarse totalmente.

La causa desencadenante de la extinción, al margen de la radiación cósmica, que no puede demostrarse por ahora en el registro estratigráfico, pudo ser la separación de las placas Antártica y Australiana, con el consiguiente establecimiento de una corriente circum-antártica. Esto provocaría la aparición de hielo permanente en el polo Sur; la acumulación de hielo y nieve produciría un aumento del efecto albedo, que haría descender la temperatura media del planeta. El $\delta^{18}\text{O}$ acusa un descenso acentuado e indica el inicio de una glaciación antártica (Shackleton & Kennett, 1975; Livermore *et al.*, 2005; Tripathi *et al.*, 2005). El $\delta^{13}\text{C}$, por su parte, muestra una ligera disminución de la productividad.

En este evento no se han encontrado evidencias de impactos meteoríticos, a pesar de que algunos investigadores merced a correlaciones imprecisas han propuesto que esta sería la causa. Por tanto, la causa geológica anteriormente expuesta resulta ser la más plausible, ya que explica el origen del enfriamiento climático que provocaría la extinción gradual de especies de foraminíferos planctónicos más especializadas y adaptadas a medios cálidos. Además, esta causa explica muy plausiblemente la gran crisis que sufrieron los moluscos tropicales de la costa Oeste de Norteamérica.

EVENTO DE EXTINCIÓN DEL LÍMITE EOCENO/OLIGOCENO

Este evento de extinción ha servido como criterio para definir el límite Eoceno/Oligoceno (E/O), que corresponde al límite Priabonense/Rupeliense y se ha datado en 33,9 Ma (Luterbacher *et al.*, 2004). En este sentido, la extinción de los últimos hantkenínidos fue propuesto como el principal criterio de correlación y caracterización (Premoli Silva *et al.* (eds.), 1988) y el estratotipo del límite E/O fue definido formalmente en el corte de Massignano, Italia. Previamente se propusieron los cortes españoles de Torre Cardela, Molino de Cobo y Fuente Caldera (Molina, 1986) que presentan una mayor potencia en la transición Eoceno-Oligoceno, lo que permite estudiar con mayor resolución el proceso de extinción de los foraminíferos planctónicos. Además, se han estudiado sondeos del DSDP-ODP, pero suelen estar afectados por fenómenos de condensación, hiatus o disolución (Molina *et al.*, 1993).

Entre los grupos más afectados y emblemáticos de este evento de extinción se encuentran los mamíferos, que sufrieron una gran renovación, muy bien documentada en Europa, donde es conocida como la “gran ruptura faunística de Stehlin”. Esta supuso la extinción de la mayoría de los taxones de mamíferos endémicos europeos y su sustitución por inmigrantes asiáticos, lo cual afectó también al resto de la fauna y a la flora. La causa de estos cambios parece directamente relacionada con el cierre del estrecho de Turgai, que supuso la unión de Europa y Asia, terminando con el aislamiento paleogeográfico de Europa, lo que permitió las migraciones de especies entre ambos continentes. Por otra parte, en la costa oeste de EE.UU., se ha puesto de manifiesto otro evento abrupto de extinción de moluscos (Hickman, 2003).

El corte de referencia para el estudio de los foraminíferos planctónicos es el de Fuente Caldera (Molina, 1986; Molina *et al.*, 2006), si bien en los de Torre Cardela (Martínez Gallego & Molina, 1975) y Molino de Cobo (Molina *et al.*, 1988), también situados al norte de la provincia de Granada, el intervalo del límite está muy expandido y bien expuesto. En las figuras de las publicaciones citadas se pueden apreciar la duración de las etapas, el pa-

trón de extinción y las estrategias de supervivencia de las especies. El evento está caracterizado por la extinción de los hantkenínidos, lo que supone el 17% de extinción familiar (una de las seis familias que existían). Se extinguieron tres géneros. *Hantkenina*, *Cribrohantkenina* y *Turborotalia*, es decir el 38% de los existentes. Las especies que se extinguieron suponen un 23%, desapareciendo *Turborotalia cocoaensis*, *Turborotalia cunialensis*, *Hantkenina alabamensis*, *Hantkenina brevispina* y *Cribrohantkenina lazzarii*. Además, *Pseudohastigerina micra* también parece extinguirse porque los morfotipos supervivientes asignados a dicha especie, tienen un tamaño mucho menor y pertenecerían muy probablemente a una especie diferente.

Como especies de extinción aplazada podrían considerarse las pequeñas *Pseudohastigerina barbadoensis* y *Pseudohastigerina nagewichiensis*. Las especies cuya frecuencia aumenta y que podrían considerarse especies desastre son *Dentoglobigerina gortanii* y *Globorotaloides suteri*. Las especies progenitoras son de pequeño tamaño (*Globigerina officinalis* y *Globigerina anguliofficialis*) y pared microperforada (*Tenuitella angustiumbilitata*). No parecen existir especies progenitoras pioneras que se extingan pronto. Las especies Lázaro son poco frecuentes y sólo se identificaron *S. angiporoides* y *D. praeturritilina*. Los taxones supervivientes son mayoría y comprenden las formas más cosmopolitas, entre ellas bastantes de las que también sobrevivieron a la extinción de la transición Bartonense-Priabonense: *Subbotina linaperita*, *Streptochilus cubensis*, *Globigerina praebulloidis*, *Dentoglobigerina corpulenta*, *Catapsidrax unicavus*, etc.

La etapa de extinción comenzaría con la desaparición de *Turborotalia cocoaensis* y finalizaría con la de *Cribrohantkenina lazzarii*. Esta etapa fue bastante corta, duraría unos 40.000 años, según las tasas de sedimentación. En algunos cortes poco expandidos como el de Massignano (Gonzalvo & Molina, 1992) resulta difícil de reconocer. Las etapas de supervivencia y recuperación están poco definidas y podrían durar unos 300.000 años y unos 200.000 años respectivamente.

La causa desencadenante debió ser la misma que provocó el progresivo enfriamiento iniciado con la formación de la corriente circum-antártica, que podría haberse acentuado por la unión de Europa y Asia. Este enfriamiento prolongado habría dado lugar a la formación de un casquete de hielo en la Antártida (Livermore *et al.*, 2005) y a la formación de una psicrosfera (capa de agua fría de los fondos oceánicos), culminando el enfriamiento en este evento. En el límite Eoceno/Oligoceno tampoco se encontraron evidencias de impacto meteorítico. El patrón de extinción es muy parecido al de la transición B-P, extinguiéndose también gran parte de las especies de aguas cálidas, algunas de las cuales habían logrado sobrevivir en aquel evento. Por tanto, en el Oligoceno basal queda una fauna muy poco diversificada y típica de aguas templadas o frías. En consecuencia, la causa geológica que

desencadenó este evento de extinción parece ser también la causa geológica que provocó un nuevo pulso de enfriamiento climático.

EVENTOS DE IMPACTO DEL PRIABONIENSE MEDIO

Las evidencias de impacto del Priabonense medio son bien conocidas desde hace bastante tiempo por el hallazgo de microtectitas en el Caribe y Golfo de México (Glass *et al.*, 1973). Además, el hallazgo de una anomalía de iridio llevó a algunos autores a proponer un impacto hace 34 Ma. y relacionarlo con la extinción del Eoceno terminal (Ganapathy, 1982; Alvarez *et al.*, 1982). Las microtectitas se extienden por el Atlántico Norte como pusieron de manifiesto numerosos sondeos del DSDP-ODP (Keller *et al.*, 1987; Molina *et al.*, 1993). Diferentes estudios muestran que los impactos fueron anteriores y algunos autores propusieron para el Eoceno superior un patrón de extinción en masa escalonada, atribuyendo los escalones de extinción a impactos de cometas o meteoritos (Keller, 1986; Hut *et al.*, 1987; Kauffman, 1988). En el corte de Massignano (Italia) se identificaron tres niveles de iridio (Montanari *et al.*, 1993) mientras que en la mayoría de los sondeos del DSDP-ODP aparecen uno, dos o como máximo tres niveles de microtectitas; sin embargo, Hazel (1989), usando técnicas de correlación gráfica, concluyó que había por lo menos seis niveles de impacto. El estudio de los sondeos del Atlántico, Índico y Pacífico, así como de los cortes italianos y españoles, ha permitido reducir a tres estos posibles niveles de impacto, que pronto fueron precisamente datados con foraminíferos planctónicos, comprobándose que no coincidían con los niveles de extinción (Gonzalvo & Molina, 1992) y concluyendo que estos impactos no habían producido extinciones de foraminíferos planctónicos (Molina *et al.*, 1993, 2006).

Recientemente se hallaron nuevas evidencias de impacto, como cuarzos con metamorfismo de choque (Glass & Wu, 1993; Clymer *et al.*, 1996) y espinelas ricas en níquel (Pierrard *et al.*, 1998; Molina *et al.*, 2006). Además, se localizaron varios cráteres del Priabonense medio, como el de Popigai en Siberia de 100 km de diámetro (Bottomley *et al.*, 1993), el de Chesapeake Bay en la plataforma oriental de Norteamérica, de 90 km de diámetro (Koeberl *et al.*, 1996), y el de Toms Canyon también en la plataforma oriental de Norteamérica, de 20 km de diámetro (Poag & Poppe, 1998). La correlación de estos cráteres de impacto con sus depósitos de eyecta ha sido establecida por Poag *et al.* (2003) confirmando el impacto de tres grandes meteoritos alrededor de hace 35,6 Ma.

En consecuencia, estos datos confirman que no existe coincidencia entre los niveles con evidencias de impacto y los niveles de extinción, ya que las extinciones se produjeron en el tránsito Eoceno medio-superior y en el límite

Eoceno/Oligoceno, mientras que las evidencias de los impactos se concentran en el Priaboniense medio. Por tanto, en el Eoceno superior no existe correlación y no puede establecerse la relación de causa y efecto entre impactos y extinciones. Algunos autores han sugerido que el enfriamiento global fue acelerado por los impactos (Wonhof *et al.*, 2000), pero los datos isotópicos no apoyan tal aceleración (Livermore *et al.*, 2005). Parece evidente, pues, que los meteoritos que impactaron alrededor de los 35 Ma no fueron lo suficientemente grandes para provocar una catástrofe de alcance global y las áreas afectadas debieron ser rápidamente recolonizadas.

Los impactos del Priaboniense medio, que por su proximidad fueron interpretados como un único evento, que supuestamente habría causado una extinción masiva, constituyeron un evento clave junto con el del límite K/Pg para proponer una periodicidad de los eventos de extinción. En este sentido, ha habido un gran debate sobre la periodicidad de las extinciones, ya que la periodicidad implicaba que todos los eventos de extinción podrían haber sido desencadenados por impactos meteoríticos. Los primeros en proponer una periodicidad fueron Fischer & Arthur (1977) que propusieron una ciclicidad de 32 Ma, pero el debate no se produjo hasta que Raup & Sepkoski (1984, 1986) propusieron una periodicidad de 26 Ma. Si estas periodicidades se hubieran confirmado, la causa desencadenante de todas las extinciones en masa podría ser de tipo extraterrestre. Algunos llegaron incluso a proponer que Némesis, una supuesta estrella compañera del Sol, pasaría periódicamente por la nube de Oort provocando la caída de meteoritos en la Tierra. Esta hipótesis no ha podido ser comprobada y las recientes precisiones en la escala geológica permiten descartar la supuesta periodicidad, pues al menos los eventos estudiados en este trabajo no muestran ninguna periodicidad.

CONCLUSIONES

Los foraminíferos planctónicos alcanzaron su máxima diversidad a finales del Cretácico y sufrieron la mayor crisis de su historia en el límite Cretácico/Paleógeno, después se recuperaron alcanzando otro máximo de diversidad en el Eoceno inferior y medio, aunque la diversidad específica nunca llegó a ser tan alta como la del Cretácico Superior. Desde el Eoceno medio la diversidad se fue reduciendo al extinguirse las especies de morfología más compleja y adaptadas a aguas cálidas. Como resultado, el Oligoceno inferior fue un intervalo de tiempo de muy baja diversidad de foraminíferos planctónicos y coincide con la fase más fría del Paleógeno. Las especies que se extinguieron en los diferentes eventos de extinción fueron las más especializadas, adaptadas a los medios más profundos y latitudes más cálidas. Tras los eventos de extinción predominaron las formas generalistas, que lentamente fueron

especializándose y recolonizando los medios más profundos. En consecuencia, se alternaron periodos politáxicos con una gran cantidad de especialistas (Cretácico Superior, Paleoceno superior-Eoceno medio) y periodos oligotáxicos con pocas especies generalistas (Paleoceno inferior y Oligoceno inferior).

Los eventos de extinción en el Paleógeno (límite K/Pg, límite P/E, límite B/P, límite E/O) ocurrieron hace 65, 55,8, 38 y 33,9 Ma respectivamente y, por tanto, no encajan en los modelos de extinción periódica. Las evidencias de impacto meteorítico indican que los grandes impactos ocurrieron hace 65 y alrededor de 35 Ma. Los grandes impactos meteoríticos fueron una causa desencadenante de extinción en masa, como se ha comprobado en el límite Cretácico/Paleógeno. Sin embargo, en el Paleógeno no existen otros eventos de extinción en masa para los que se haya demostrado la relación de causa y efecto entre impactos meteoríticos y extinciones en masa.

Los ejemplos que acaban de exponerse indican que las causas desencadenantes son diferentes en cada evento de extinción (Tabla 1). Sin embargo, el factor temperatura resulta ser uno de los más determinantes y omnipresentes: los descensos globales suelen producir extinción y los aumentos suelen generar mayor diversidad de especies. Dado que en los trópicos se acumula la mayor diversidad de formas especializadas, esas zonas se convierten en una trampa letal durante los grandes descensos globales de temperatura, ya que las especies que habitan allí no pueden migrar para mantener su temperatura óptima, salvo colonizando nichos más profundos, aunque éste fenómeno requiere un cierto tiempo de evolución para adaptarse a la mayor presión hidrostática. En cambio, los aumentos de temperatura pueden soslayarse principalmente mediante el desplazamiento de las especies hacia latitudes más altas. En ciertos medios, el aumento de temperatura pudo causar también extinciones, como ocurrió en los fondos oceánicos en el límite Paleoceno/Eoceno. En líneas generales, las causas desencadenantes pueden ser de tipo biológico, geológico o extraterrestre. Las causas biológicas (competencia, endemismo) actúan principalmente a nivel de extinción de fondo, mientras que las extinciones en masa suelen estar desencadenadas por causas geológicas (tectónica de placas que genera vulcanismo, eustasia y otros fenómenos) y extraterrestres (impactos de grandes meteoritos y posiblemente radiaciones cósmicas y solares).

La terminología que se utiliza generalmente para denominar los patrones de extinción en masa: gradual, escalonada, catastrófica, es imprecisa y no refleja suficientemente bien los procesos. El patrón de extinción en masa escalonada, que fue propuesto para las extinciones del Eoceno superior y supuestamente producido por varios impactos de meteoritos o cometas, ha sido refutado. El patrón escalonado puede ser el resultado de unir eventos diferentes o de representar un mismo patrón de extinción gradual lento que no requiere ser constante en intensidad. Por ello se

EVENTOS	Cretácico/Paleógeno Maastrichtense/Daniense	Paleoceno/Eoceno Thanetiense/Ypresiense	Eoceno medio/Eoceno. superior Bartoniense/Priaboniense	Eoceno superior Priaboniense medio	Eoceno/Oligoceno Priaboniense/Rupeliense
Edad absoluta	K/Pg = 65 Ma.	P/E = 55,8 Ma	B/P – Alrededor de 38 Ma	Alrededor de 35 Ma	E/O = 33.9 Ma
Corte de referencia español	Agost	Zumaya	Torre Cardela	Fuente Caldera	Fuente Caldera
Otros cortes españoles estudiados	Caravaca, Zumaya	Alamedilla, Caravaca	Aspe, Artieda, Arguis	Molino de Cobo	Torre Cardela, Molino de Cobo
Cortes extranjeros estudiados	Túnez, México, Cuba, Francia	Possagno (It.), Dababiya (Egipto)	ODP-DSDP	Massignano (Italia), ODP-DSDP	Massignano (Italia), ODP-DSDP
Causas extraterrestres	Impacto meteorítico >10km	¿cometa?	No encontradas	Impactos meteoríticos < 3km	No encontradas
Evidencias extraterrestres	Ir, microtect., espinel., Q choque	Ir enigmático en Zumaya	No encontradas	Espinelas Ni, microtect., Ir., etc.	No encontradas
“ “ (niveles de iridio)	1 nivel	¿1 nivel?	No encontradas	1-3 niveles	No encontrados
“ “ (cráteres de imp.)	Chicxulub	No encontradas	No encontradas	Chesapeake, Popigai, Toms.	No encontrados
Causas geológicas	¿Volcanismo máximo anterior?	Abertura Atlántico N. (volcanis.)	Separación Antártica (corr.circum.)	Separación Antártica (continúa)	Unión de Europa y Asia
Evidencias geológicas	Megaturbidita y arcilla	Calcarenita y arcilla	Arcilla	Sin cambio litológico	Arcilla
Factor eustático	¿Descenso?	Descenso y ascenso	Posible descenso	Continúa el descenso	Descenso
Factor temperatura	Brusco ascenso y descenso	Evento hipert. (efecto invernal.)	Descenso acentuado	Continúa el descenso	Descenso muy acentuado
Factores químicos	Strangelove oceans, lluvia ácida	Anoxia, hidratos de metano ↑	CO ₂ bajo	Normal	CO ₂ bajo
Factor productividad	Fuerte disminución δ ¹³ C	Fuerte disminución δ ¹³ C	Ligera disminución δ ¹³ C	Normal	Ligera disminución δ ¹³ C
Ambientes más afectados	Terrestres y pelágicos	Batales y abisales	Nerfíticos y pelágicos	Ninguno	Terrestres y pelágicos
Causas biológicas	Selección natural mínima	Mucha competencia y selección	Mucha competencia y selección	Normal	Mucha competencia y selección
Organismos más afectados	Dinos., ammon., belemn., rudist.	Microforaminíferos bentónicos	¿Moluscos tropicales?	Ninguno	Mamíferos (“Gran ruptura”)
Extinción de familias	4 de 7 = 57% (Foram. planct.)	10% (Microforam. bentónicos)	1 de 8 = 12,5% (Foram. planct.)	0 de 7 = 0% (Foram. planct.)	1 de 6 = 17% (Foram. planct.)
Extinción de géneros	16 de 19 = 81% (Foram. planct.)	20% (Microforam. bentónicos)	3 de 16 = 19% (Foram. planct.)	0 de 11 = 0% (Foram. planct.)	3 de 8 = 38% (Foram. planct.)
Extinción de especies	60 de 66 = 90% (Foram. planct.)	50% (Microforam. bentónicos)	9 de 36 = 25% (Foram. planct.)	0 de 24 = 0% (Foram. planct.)	6 de 26 = 23% (Foram. planct.)
Patrones de extinción	Masa súbita (Globostruncan., etc)	Masa gradual rápida (foram. bent.)	Masa gradual lenta (Truncorotali.)	De fondo	M. gradual rápida (Hamk. y Turbo.)
Taxones extintos	60 (G. arca, etc.)	Si. beccarifor., Ang. avimel., etc.	9 (Truncorot., Acarin., Morozov.)		6 (H. alab., C. lazza., T. cuni., etc)
Taxones extinción aplazada	4 (H. holmdelensis, etc)	Anomalinoidea aegyptiacus, etc.	3 (A. rotundimarginata, etc)		2 Pseudohastigerina < 63 μm
Taxones desastre	2 (G. cretacea y G. trifolia)	Agutinados y A. aragonensis	2 (D. eocaena y G. suteri)		2 (G. gortanii y G. suteri)
Taxones progenitores	16 (G. alabamensis, etc)	Bulminidos, etc.	4 (P. semiinvoluta, etc)		1 (T. angustumbilicata)
Taxones progenitores pioneros	10 (P. umbrica, etc)	Turrilina brevispira, etc.	No parecen existir		No parecen existir
Taxones Lázano	Muchos microforam. bentónicos	Caléticos (Cib. pseudoacut., etc)	1 (H. alabamensis)		2 (S. angiporoides y D. praeturrit.)
Taxones supervivientes	6 (H. monmouthensis, etc)	Nuttallides truempyi, etc.	19 (S. hagni, S. linaperta, etc)		20 (D. eocaena, etc)
Etapa de extinción	Instantánea (pocos años)	Corta (30.000 años)	Larga (700.000 años)	No hay	Corta (40.000 años)
Etapa de supervivencia	10.000 años	200.000 años	300.000 años	No hay	300.000 años
Etapa de recuperación	100.000 años (Gran diversific.)	100.000 años (Poca diversificac.)	200.000 años (Poca diversificac.)	No hay (Nula diversificac.)	200.000 años (Poca diversificac.)

Tabla 1. Síntesis comparativa de los principales eventos del Paleógeno.
Comparative synthesis of the main Paleogene events.

propone una nueva terminología: extinción en masa lenta, extinción en masa rápida y extinción en masa súbita. De acuerdo con los eventos de éste estudio, la extinción en masa gradual lenta duraría más de 100.000 años (transición B/P) y podría llegar a unos pocos millones de años. La extinción en masa gradual rápida es propia de eventos relativamente cortos, el proceso duraría menos de 100.000 años (límites P/E y E/O) y se aprecia bien en cortes continuos y potentes, mientras que en los condensados podría aparecer como súbita. Por último, la extinción en masa súbita acontecería de forma prácticamente instantánea, el proceso duraría pocos años (límite K/Pg) y sólo puede ser confirmado en cortes continuos y expandidos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los miembros del equipo de Micropaleontología de la Universidad de Zaragoza (I. Arenillas, J.A. Arz, C. Gonzalvo, L. Alegret, S. Ortiz, L.E. Cruz y R. Fenero), así como a J. García Alcalde, M. Lamolda y X. Orue-Etxebarria, sus valiosas sugerencias y correcciones que han permitido mejorar el manuscrito. Este trabajo ha sido realizado en el marco del proyecto CGL2004-00738/BTE del Ministerio de Ciencia y Tecnología y del grupo consolidado E05 subvencionado por el Gobierno de Aragón.

BIBLIOGRAFÍA

- Agustí, J. (ed.) 1996. *La lógica de las extinciones*. Metatemas 42, Tusquets Editores, Barcelona, 227 pp.
- Alegret, L., Molina, E. & Thomas, E. 2003. Benthic foraminiferal turnover across the Cretaceous/Paleogene boundary at Agost (southeastern Spain): paleoenvironmental inferences. *Marine Micropaleontology*, **48**, 251-279.
- Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A., Díaz, C., Grajales, M., Meléndez, A., Molina, E., Rojas, R. & Soria, A.R. 2005a. Cretaceous/Paleogene boundary deposits at Loma Capiro, central Cuba: Evidence for the Chicxulub impact. *Geology*, **33**, 721-724.
- Alegret, L., Ortiz, S., Arenillas, I. & Molina, E. 2005b. Paleoenvironmental turnover across the Paleocene/Eocene Boundary at the Stratotype section in Dababiya (Egypt) based on benthic foraminifera. *Terra Nova*, **17**, 526-536.
- Álvarez, L.W., Álvarez, W., Asaro, F. & Michel, H.V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, **208**, 1095-1108.
- Álvarez, W., Asaro, F., Michel, H.V. & Álvarez, L.W. 1982. Iridium anomaly approximately synchronous with terminal Eocene extinctions. *Science*, **216**, 886-888.
- Apellaniz, E., Baceta, J.I., Bernaola-Bilbao, G., Núñez-Betelu, K., Orue-Etxebarria, X., Pyros, A., Pujalte, V., Robin, E. & Rocchia, R. 1997. Analysis of uppermost Cretaceous-lowermost Tertiary hemipelagic successions in the Basque Country (western Pyrenees): evidence for a sudden extinction of more than half planktic foraminifer species at the K/T boundary. *Bulletin de la Société géologique de France*, **168**, 783-793.
- Arenillas, I. & Molina, E. 1996. Bioestratigrafía y evolución de las asociaciones de foraminíferos planctónicos del tránsito Paleoceno-Eoceno en Alamedilla (Cordilleras Béticas). *Revista Española de Micropaleontología*, **28**, 75-96.
- Arenillas, I., Molina, E. & Schmitz, B. 1999. Planktic foraminiferal and $\delta^{13}\text{C}$ isotopic changes across the Paleocene/Eocene boundary at Possagno (Italy). *International Journal of Earth Sciences*, **88**, 352-364.
- Arenillas, I., Arz, J.A., Molina, E. & Dupuis, Ch. 2000a. An independent test of planktic foraminiferal turnover across the Cretaceous/Paleogene (K/P) boundary at El Kef, Tunisia: catastrophic mass extinction and possible survivorship. *Micropaleontology*, **46**, 31-49.
- Arenillas, I., Arz, J.A., Molina, E. & Dupuis, Ch. 2000b. The Cretaceous/Tertiary boundary at Ain Settara, Tunisia: sudden catastrophic mass extinction in planktic foraminifera. *Journal of Foraminiferal Research*, **30**, 202-218.
- Arenillas, I., Arz, J.A. & Molina, E. 2004. A new high-resolution planktic foraminiferal zonation and subzonation for the lower Danian. *Lethaia*, **37**, 79-95.
- Arz, J.A., Arenillas, I., Molina, E. & Dupuis, Ch. 1999. Los efectos tafonómico y "Signor-Lipps" sobre la extinción en masa de foraminíferos planctónicos en el límite Cretácico/Terciario de Elles (Túnez). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **12**, 251-267.
- Arz, J.A., Arenillas, I., Molina, E. & Sepulveda, R. 2000. La estabilidad evolutiva de los foraminíferos planctónicos en el Maastrichtiense superior y su extinción en el límite Cretácico/Terciario de Caravaca, España. *Revista Geológica de Chile*, **27**, 27-47.
- Bottomley, R.J., York, D. & Grieve, R.A.F. 1993. Age of Popigai impact event using the ^{40}Ar - ^{39}Ar method. *24th Lunar and Planetary Science Conference, Houston, Texas*, 161.
- Canudo, J.I. & Molina, E. 1992. Planktic foraminiferal faunal turnover and bio-chronostratigraphy of the Paleocene-Eocene boundary at Zumaya (Northern Spain). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **5**, 145-157.
- Canudo, J.I., Keller, G. & Molina, E. 1991. Cretaceous/Tertiary boundary extinction pattern and faunal turnover at Agost and Caravaca, S.E. Spain. *Marine Micropaleontology*, **17**, 319-341.
- Canudo, J.I., Keller, G., Molina, E. & Ortiz, N. 1995. Planktic foraminiferal turnover and $\delta^{13}\text{C}$ isotopes across the Paleocene-Eocene transition at Caravaca and Zumaya, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **114**, 75-100.
- Chaloner, W.G. & Hallam, A. (eds.) 1989. Evolution and extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **325**, 241-488.
- Clyde W.C. & Gingerich, P.D. 1998. Mammalian community response to the latest Paleocene thermal maximum: an isotaphonomic study in the northern Bighorn Basin, Wyoming. *Geology*, **26**, 1011-1014.

- Clymer, A.K., Bice, D.M. & Montanari, A. 1996. Shocked quartz from the late Eocene: impact evidence from Masignano, Italy. *Geology*, **24**, 483-486.
- Coccioni, R. & Galeotti, S. 1994. K-T boundary extinction: geologically instantaneous or gradual event? Evidence from deep-sea benthic foraminifera. *Geology*, **22**, 779-782.
- De Laubenfels, M.W. 1956. Dinosaur extinction: one more hypothesis. *Journal of Paleontology*, **30**, 207-218.
- De Renzi, M. 1988. What Happens after extinctions? *Revista Española de Paleontología*, N° Extraordinario, 107-112.
- Dickens, G.R., Castillo, M.M. & Walker, J.C.G. 1997. A blast of gas in the latest Paleocene: Simulating first-order effects of massive dissociation of the oceanic methane hydrate. *Geology*, **25**, 259-262.
- Donovan, S.K. (ed.) 1989. *Mass extinctions. Processes and evidence*. Belhaven Press, London, 266 pp.
- Fastovsky, D.E., Huang, Y., Hsu, J., Martín-McNaughton, J., Sheehan, P.M. & Weishampel, D.B. 2004. Shape of Mesozoic dinosaurs richness. *Geology*, **32**, 877-880.
- Fischer, A.G. & Arthur, M.A. 1977. Secular variations in the pelagic realm. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, **25**, 19-50.
- Ganapathy, R. 1982. Evidence for a major meteorite impact on the earth 34 million years ago: Implications for Eocene extinctions. *Science*, **216**, 885-886.
- García-Alcalde, J. 2005. Extinciones en masa: muerte creadora de vida. *Naturaleza Aragonesa*, **14**, 15-26.
- Glass, B.P. & Wu, J. 1993. Coesite and shocked quartz discovered in the Australasian and North American microtektite layers. *Geology*, **21**, 435-438.
- Glass, B.P., Baker, R.N., Storzer, D. & Wagner, G.A. 1973. North American microtektites from the Caribbean Sea and Gulf of Mexico. *Earth and Planetary Science Letters*, **19**, 184-192.
- Glen, W. (ed.) 1994. *Mass-extinction debates: how science works in a crisis*. Stanford University Press, Stanford, 370 pp.
- Gonzalvo, C. & Molina, E. 1992. Bioestratigrafía y cronoestratigrafía del tránsito Eoceno-Oligoceno en Torre Cardela y Massignano (Italia). *Revista Española de Paleontología*, **7**, 109-126.
- Gonzalvo, C. & Molina, E. 1996. Bioestratigrafía y cronoestratigrafía del tránsito Eoceno medio-Eoceno superior en la Cordillera Bética. *Revista Española de Micropaleontología*, **27**, 25-44.
- Hallam, A. & Vignall, P. 1997. *Mass extinctions and their aftermath*. Oxford University Press, Oxford, 320 pp.
- Hazel, J.E. 1989. Chronostratigraphy of Upper Eocene Microspherules. *Palaios*, **4**, 318-329.
- Hickman, C.S. 2003. Evidence for abrupt Eocene-Oligocene molluscan faunal change in the Pacific Northwest. In: *From Greenhouse to Icehouse* (Eds. D. Prothero et al.) Columbia University Press, New York, 71-87.
- Hut, P., Álvarez, W., Elder, W.P., Hansen, T., Kauffman, E.G., Keller, G., Shoemaker, E.M. & Weissman, P.R. 1987. Comet showers as a cause of mass extinctions. *Nature*, **329**, 118-126.
- Kaiho, K. & Lamolda, M. 1999. Catastrophic extinction of planktonic foraminifera at the Cretaceous-Tertiary boundary evidenced by stable isotopes and foraminiferal abundance at Caravaca, Spain. *Geology*, **27**, 355-358.
- Kauffman, E.G. 1988. The dynamics of marine stepwise mass extinction. *Revista Española de Paleontología*, N° Extraordinario, 57-71.
- Kauffman, E.G. & Harries, P.J. 1996. Las consecuencias de la extinción en masa: predicciones para la supervivencia y regeneración en ecosistemas antiguos y modernos. In: *La lógica de las extinciones* (Ed. J. Agustí). Metatemas 42, Tusquets Editores, Barcelona, 17-64.
- Kauffman, E.G. & Walliser, O.H. (eds.) 1990. *Extinction Events in Earth History*. Lecture Notes in Earth Sciences. Springer-Verlag, Berlin, 432 pp.
- Keller, G. 1986. Stepwise mass extinctions and impact events: Late Eocene and early Oligocene. *Marine Micropaleontology*, **13**, 267-293.
- Keller, G. 1988. Extinction, survivorship and evolution of planktic foraminifers across the Cretaceous/Tertiary boundary at El Kef, Tunisia. *Marine Micropaleontology*, **13**, 239-263.
- Keller, G. 1989. Extended period of extinctions across the Cretaceous/Tertiary boundary in planktonic foraminifera of continental shelf sections: Implications for impact and volcanism theories. *Geological Society of America Bulletin*, **101**, 1408-1419.
- Keller, G. 2001. The end-cretaceous mass extinction in the marine realm: year 2000 assessment. *Planetary and Space Science*, **49**, 817-830.
- Keller, G., D'Hondt, S., Orth, C.J., Gilmore, J.S., Oliver, P.Q., Shoemaker, E.M. & Molina, E. 1987. Late Eocene impact microspherules: stratigraphy, age and geochemistry. *Meteoritics*, **22**, 25-60.
- Keller, G., Li, L. & MacLeod, N. 1995. The Cretaceous/Tertiary boundary stratotype section at El Kef, Tunisia: how catastrophic was the mass extinction? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **119**, 221-254.
- Kennet, J.P. & Stott, L.D. 1991. Abrupt deep-sea warming, palaeoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Palaeocene. *Nature*, **353**, 225-229.
- Kent, D.V., Cramer, B.S., Lanci, L., Wang, D., Wright, J.D. & Van der Voo, R. 2003. A case for a comet impact trigger for the Paleocene/Eocene thermal maximum and carbon isotope excursion. *Earth and Planetary Science Letters*, **211**, 13-26.
- Koeberl, C., Poag, C.W., Reimold, W.U. & Brandt, D. 1996. Impact origin of the Chesapeake Bay structure and the source of the North American tektites. *Science*, **271**, 1263-1266.
- Lamolda, M. A. Orue-Etxebarria, X. & Proto-Decima, F. 1983. The Cretaceous-Tertiary boundary in Sopelana (Biscay, Basque Country). *Zitteliana*, **10**, 663-670.
- Lawton, J.H. & May, R.M. (eds.) 1995. *Extinction rates*. Oxford University Press, Oxford, 233 pp.
- Livermore, R., Nankivell, A., Eagles, G. & Morris, P. 2005. Paleogene opening of Drake Passage. *Earth and Planetary Science Letters*, **236**, 459-470.

- Luterbacher, H.P. & Premoli Silva, I. 1964. Biostratigrafía del límite Cretáceo-Terciario nell'Appennino Centrale. *Rivista Italiana di Paleontología e Stratigrafía*, **70**, 67-128.
- Luterbacher, H.P., Ali, J.R., Brinkhuis, H., Gradstein, F.M., Hooker, J.J., Monechi, S., Ogg, J.G., Powell, J., Rol, U., Sanfilippo, A. & Schmitz, B. 2004 The Paleogene Period. In: *A Geologic Time Scale 2004* (Eds. F. Gradstein, J. Ogg & A. Smith). Cambridge University Press, Cambridge, 384-408.
- Martínez Gallego, J. & Molina, E. 1975. Estudio del tránsito Eoceno-Oligoceno con foraminíferos planctónicos al Sur de Torre Cardela (Provincia de Granada, Zona Subbética). *Cuadernos de Geología*, **6**, 177-195.
- Molina, E. 1986. Description and biostratigraphy of the main reference section of the Eocene/Oligocene boundary in Spain: Fuente Caldera section. In: *Terminal Eocene Events* (Eds. Ch. Pomerol & I. Premoli Silva). Elsevier, Amsterdam, 53-63.
- Molina, E. (ed.) 1994. *Extinción y registro fósil*. Cuadernos Interdisciplinarios, **5**, 228 pp.
- Molina, E. 1995. Modelos y causas de extinción masiva. *Interciencia*, **20**, 83-89.
- Molina, E., Keller, G. & Madile, M. 1988. Late Eocene to Oligocene events: Molino de Cobo, Betic Cordillera, Spain. *Revista Española de Micropaleontología*, **20**, 491-514.
- Molina, E., Gonzalvo, C. & Keller, G. 1993. The Eocene-Oligocene planktic foraminiferal transition: extinctions, impacts and hiatuses. *Geological Magazine*, **130**, 483-499.
- Molina, E., Canudo, J.I., Martínez, F. & Ortiz, N. 1994. Integrated Stratigraphy across the Paleocene/Eocene boundary at Caravaca, Southern Spain. *Eclogae Geologicae Helveticae*, **87**, 47-61.
- Molina, E., Arenillas, I. & Arz, J.A. 1996. The Cretaceous/Tertiary boundary mass extinction in planktic foraminifera at Agost, Spain. *Revue de Micropaléontologie*, **39**, 225-243.
- Molina, E., Arenillas, I. & Arz, J.A. 1998. Mass extinction in planktic foraminifera at the Cretaceous/Tertiary boundary in subtropical and temperate latitudes. *Bulletin de la Société géologique de France*, **169**, 351-363.
- Molina, E., Arenillas, I. & Pardo, A. 1999. High resolution planktic foraminiferal biostratigraphy and correlation across the Paleocene/Eocene boundary in the Tethys. *Bulletin de la Société géologique de France*, **170**, 521-530.
- Molina, E., Alegret, L., Arenillas, I. & Arz, J.A. 2005. The Cretaceous/Paleogene boundary at the Agost section revisited: paleoenvironmental reconstruction and mass extinction pattern. *Journal of Iberian Geology*, **31**, 135-148.
- Molina, E., Gonzalvo, C., Ortiz, S. & Cruz, L.E. 2006. Foraminiferal turnover across the Eocene-Oligocene transition at Fuente Caldera, southern Spain: no cause-effect relationship between meteorite impacts and extinctions. *Marine Micropaleontology*, **58**, 270-286.
- Montanari, A., Asaro, F. Michel, H.V. & Kennett, J.P. 1993. Iridium anomalies of late Eocene age at Massignano (Italy), and ODP Site 689B (Maud Rise, Antarctic). *Palaaios*, **8**, 430-437.
- Mukhopadhyay, S., Farley, K.A. & Montanari, A. 2001. A short duration of the Cretaceous-Tertiary boundary event: Evidence from extraterrestrial Helium-3. *Science*, **291**, 1952-1955.
- Newman, M.E.J. & Palmer, R.G. 2003. *Modeling extinction*. Oxford University Press, Oxford, 102 pp.
- Nitecki, M.H. (ed.) 1984. *Extinctions*. The University of Chicago Press, Chicago, 354 pp.
- Orth, C., Gilmore, J., Knight, J., Pillmore, C., Tschudy, R. & Fassett, J. 1981. An iridium abundance anomaly at the palynological Cretaceous-Tertiary boundary in northern New México. *Science*, **214**, 1341-1342.
- Ortiz, N. 1995. Differential patterns of benthic foraminiferal extinctions near the Paleocene/Eocene boundary in the North Atlantic and the western Tethys. *Marine Micropaleontology*, **26**, 341-359.
- Orue-Etxebarria, X. 1997. El Kef blind text IV results. *Marine Micropaleontology*, **29**, 85-88.
- Orue-Etxebarria, X., Apellaniz, E., Baceta, J.L., Cocción, R., Di Leo, R., Dinarés-Turell, J., Galeotti, S., Monechi, S., Núñez-Betelu, K., Parés, J.M., Payros, A., Pujalte, V., Samsó, J.M., Serra-Kiel, J., Schmitz, B., & Tosquella, J. 1996. Physical and biostratigraphic analysis of two prospective Paleocene-Eocene Boundary Stratotypes in the intermediate-deep water Basque Basin, western Pyrenees: The Trabaka Pass and Ermua sections. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **201**, 1976-242.
- Orue-Etxebarria, X., Pujalte, V., Bernaola, G., Apellaniz, E., Baceta, J.I., Payros, A., Núñez-Betelu, K., Serra-Kiel, J. & Tosquella, J. 2001. Did the late Paleocene Thermal Maximum affect the evolution of larger foraminifers? Evidence from calcareous plankton of the Campo section (Pyrenees, Spain). *Marine Micropaleontology*, **41**, 45-71.
- Orue-Etxebarria, X., Bernaola, G., Baceta, J.L., Angori, E., Caballero, F., Monechi, S., Pujalte, V., Dinarés-Turell, J., Apellaniz, E. & Payros, A. 2004. New constraints on the evolution of planktic foraminifers and calcareous nannofossils across the Paleocene-Eocene boundary interval: the Zumaia section revisited. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **234**, 223-259.
- Owen, R.M. & Rea, D.K. 1992. Sea floor hydrothermal activity links climate to tectonics: The Eocene CO₂ greenhouse. *Science*, **227**, 166-169.
- Palmer, T. 1993. *Catastrophism, neocatastrophism and evolution*. SIS-The Nottingham Trent University, Nottingham, 110 pp.
- Palmer, T. 2003. *Perilous Planet Earth*. Cambridge University Press, Cambridge, 522 pp.
- Peryt, D., Alegret, L. & Molina, E. 2002. The Cretaceous/Paleogene (K/P) boundary at Ain Settara, Tunisia: restructuring of benthic foraminiferal assemblages. *Terra Nova*, **14**, 101-107.
- Pierrard, O., Robin, E., Rocchia, R. & Montanari, A. 1998. Extraterrestrial Ni-rich spinel in upper Eocene sediments from Massignano, Italy. *Geology*, **26**, 307-310.
- Poag, C.W. & Pope L.J. 1998. The Toms Canyon structure, New Jersey outer continental shelf: A possible late Eocene impact crater. *Marine Geology*, **145**, 23-60.

- Poag, C.W., Mankinen, E. & Norris, R.D. 2003. Late Eocene Impacts: Geologic Record, Correlation and Paleoenvironmental Consequences. In: *From Greenhouse to Icehouse*. (Eds. D. Prothero *et al.*) Columbia University Press, New York, 495-510.
- Premoli Silva, I., Coccioni, R. & Montanari, A. (eds.) 1988. The Eocene-Oligocene boundary in the Marche-Umbria basin Italy. *Proceedings of the Eocene-Oligocene Boundary Meeting*, Ancona, 1987. Annibali/IUGS, 268 pp.
- Raup, D.M. 1991. *Extinction. Bad genes or bad luck?* Norton & Company, New York, 210 pp.
- Raup, D.M. & Sepkoski, J.J., Jr. 1984. Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **81**, 801-805.
- Raup, D.M. & Sepkoski, J.J. Jr. 1986. Periodic extinctions of families and genera. *Science*, **231**, 833-836.
- Rivas, P. 2004. *La extinción en el seno de la macroevolución*. Discurso de recepción, Academia de Ciencias de Granada, 91 pp.
- Schmitz, B., Asaro, F., Molina, E., Monechi, S., Von Salis, K. & Speijer, R.P. 1997. High-resolution iridium, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, foraminifera and nannofossil profiles across the latest Paleocene benthic extinction event at Zumaya, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **133**, 49-68.
- Schmitz, B., Peucher-Ehrenbrink, B., Heilmann-Clausen, C., Aberg, G. & Lee, C-T.A. 2004. Basaltic explosive volcanism, but no comet impact, at the Paleocene-Eocene boundary: high-resolution chemical and isotopic records from Egypt, Spain and Denmark. *Earth and Planetary Science Letters*, **225**, 1-17.
- Sequeiros, L. 2002. *La extinción de las especies biológicas. Construcción de un paradigma científico*. Monografías de la Academia de Ciencias de Zaragoza, **21**, 85 pp.
- Shackleton, N.J. & Kennett, J.P. 1975. Paleotemperature history of the Cenozoic and the initiation of Antarctic glaciation: oxygen and carbon isotope analyses in DSDP Sites 277, 279 and 281. *Initial Reports of the DSDP*, **29**, 743-755.
- Signor, P.W. & Lipps, J.H. 1982. Sampling bias, gradual extinction patterns and catastrophes in the fossil record. *Geological Society of America, Special Paper*, **190**, 291-296.
- Sloan, L.C., Walker, J.C.G., Moore, T.C. Jr., Rea, D.K. & Zachos, J.C. 1992. Possible methane-induced polar warming in the early Eocene, *Nature*, **357**, 320-322.
- Smit, J. 1982. Extinction and evolution of planktonic foraminifera after a major impact at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Geological Society of America, Special Paper*, **190**, 329-352.
- Smit, J. 1990. Meteorite impact, extinctions and the Cretaceous-Tertiary Boundary. *Geologie en Mijnbouw*, **69**, 187-204.
- Smit, J. & Hertogen J. 1980. An extraterrestrial event at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Nature*, **285**, 198-200.
- Taylor, P.D. (ed.) 2004. *Extinctions in the History of Life*. Cambridge University Press, Cambridge, 191 pp.
- Thomas, E. 2003. Extinction and food at the sea floor: a high-resolution benthic foraminiferal record across the Initial Eocene Thermal Maximum, Southern Ocean Site 690. In: *Causes and Consequences of Globally Warm Climates of the Paleogene* (Eds. S. Wing *et al.*) Geological Society of America, Special Paper, **369**, 319-332.
- Thomas, E. & Shackleton, N.J. 1996. The Paleocene-Eocene benthic foraminiferal extinction and stable isotope anomalies. *Geological Society of America Special Publication*, **1001**, 401-441.
- Thomas, E. & Zachos, J. C. 2000. Was the late Paleocene thermal maximum a unique event? *GFF*, **122**, 169-170.
- Tripathi, A., Backman, J., Elderfield, H. & Ferretti, P. 2005. Eocene bipolar glaciation associated with global carbon cycle changes. *Nature*, **436**, 341-346.
- Venkatesan, T.R., Pande, K. & Gopalan K. 1993. Did Deccan volcanism pre-date the Cretaceous/Tertiary transition? *Earth and Planetary Science Letters*, **119**, 181-189.
- Ward, P. 1994. *The end of evolution. On mass extinctions and the preservation of biodiversity*. Bantam Books, New York, 302 pp.
- Wonhof, H.B., Smit, J., Brinkhuis, H. Montanari, A. & Nederbragt, A.J. 2000. Global cooling accelerated by early late Eocene impacts. *Geology*, **28**, 687-690.

Manuscrito recibido: 13 de Julio, 2006

Manuscrito aceptado: 10 de Octubre, 2006

