

Causas de los principales eventos de extinción en los últimos 66 millones de años

Eustoquio Molina

Departamento de Ciencias de la Tierra. Facultad de Ciencias
Universidad de Zaragoza. E-50009 Zaragoza

Premio a la Investigación de la Academia 2007. Sección de Naturales.

Resumen

Se revisan las causas de los principales eventos de extinción acontecidos en los últimos 66 millones de años, desde el límite Cretácico/Paleógeno hasta la actualidad. Se integran los resultados obtenidos a partir del estudio de las asociaciones de foraminíferos con otros datos paleontológicos y geológicos. La extinción en masa del límite Cretácico/Paleógeno fue desencadenada por una causa extraterrestre, tal como el impacto de un enorme meteorito en la península de Yucatán, que produjo una súbita catástrofe global. Los eventos de extinción de los límites Paleoceno/Eoceno, Eoceno medio-Eoceno superior y Eoceno/Oligoceno fueron muy probablemente desencadenados por causas geológicas. El del límite Paleoceno/Eoceno por la abertura del Atlántico Norte y el cierre del Tetis por el Este que generó cambios en las corrientes oceánicas y probablemente un intenso vulcanismo produciendo efecto invernadero y un evento hipertermal. Los del Eoceno medio-Eoceno superior y Eoceno/Oligoceno por el aislamiento de la Antártida que incrementó el efecto albedo y produjo un gran descenso de la temperatura, desarrollando los casquetes polares y la psicosfera. La extinción en masa del Cuaternario ha sido desencadenada por una causa biológica, tal como la extraordinaria proliferación de la especie humana, que está realizando una intensa sobreexplotación, introduciendo especies exóticas y destruyendo los hábitat naturales.

Abstract

A revision of the main Paleogene extinction events recorded in the last 66 million years, from the Cretaceous/Paleogene boundary to Recent is carried out. This revision integrates the results gained from the study of the foraminiferal assemblages with other paleontological and geological data. The mass extinction at the Cretaceous/Paleogene boundary was triggered by an extraterrestrial cause, such as the impact of an enormous meteorite in the Yucatan peninsula, which produced a sudden global catastrophe. The extinction events at the Paleocene/Eocene, Eocene middle/late and Eocene/Oligocene boundaries were very probably triggered by geological causes. The Paleocene/Eocene event by the opening of the North Atlantic and the closure of the Tethys by the East that generated changes in the oceanic currents and probably an intensive volcanism, producing green house effect and a hiperthermal event. The middle Eocene-late Eocene and Eocene/Oligocene events by the isolation of the Antarctic that increased the albedo effect and generated a great decrease in temperature, developing the ice caps and the psicosphere. The mass extinction in the Quaternary has been triggered by the extraordinary proliferation of the human species, which is accomplishing an intense overexploitation, inserting exotic species and destroying the natural habitats.

1 Introducción

Las especies llegan a su fin normalmente según un proceso denominado de extinción de fondo, desapareciendo sus poblaciones de una forma más o menos lenta y continua a lo largo de los tiempos geológicos. Además, hay periodos de tiempo en los que la tasa de extinción no es constante y se acelera, dando lugar a eventos de extinción en masa en los que muchas especies (aproximadamente más del 30 %) de distintos grupos y de hábitat muy diferentes desaparecen en un corto periodo de tiempo geológico. Esto constituye una alternancia de patrones macroevolutivos (Jablonski, 1986). En el caso de la extinción en masa se diferencian fundamentalmente dos patrones: extinción en masa gradual y extinción en masa catastrófica (súbita), dependiendo de si ésta se produce gradualmente a lo largo de un periodo de tiempo geológicamente corto o de forma súbita (instantánea a escala geológica). La duración de una extinción en masa gradual larga puede llegar al millón de años, aunque lo más frecuente son los eventos de extinción en masa corta que duran alrededor de 100.000 años. Por el contrario, el patrón de extinción en masa súbita puede acontecer tan solo en unos pocos años (Molina 2006).

Las causas de las extinciones son diversas y aún no existe un consenso amplio sobre cuáles son las causas que produjeron la mayoría de los eventos de extinción. Las causas que no intervinieron en los eventos de los últimos 66 Ma, o aquellas que son simplemente disparatadas o poco plausibles, no se discuten en esta revisión. Una excelente revisión histórica, analizando causas como el Diluvio Universal, ha sido realizada por Sequeiros (2002). El patrón de extinción de cada evento ilustra sobre las posibles causas de extinción, ya que la duración y la magnitud de cada evento de extinción requieren causas diferentes. Durante las largas etapas de extinción de fondo, rasgos tales como desarrollo larvario planctónico, amplia distribución geográfica y alta riqueza específica favorecen la supervivencia de especies y géneros. La extinción de fondo sería debida principalmente a causas de tipo biológico, como la competencia y el endemismo o el reemplazo evolutivo de ancestros-descendientes. Las causas biológicas no parecen haber originado eventos de extinción en masa a lo largo de los tiempos geológicos, pero los datos científicos recientes ponen de manifiesto un evento de extinción en masa causado por la competencia de la especie humana con otras especies debido a su extraordinaria proliferación. Casi todos los eventos de extinción en masa parecen haber sido desencadenados por causas de mayor relevancia de tipo geológico o extraterrestre que produjeron cambios en toda la Tierra. Los cambios medioambientales han de ser geográficamente amplios, ecológicamente severos y relativamente rápidos para que las faunas no emigren o se acomoden a los nuevos ambientes. Según Wignall (2004) entre las causas más frecuentes se han citado principalmente el vulcanismo masivo, los cambios del nivel del mar, la anoxia marina, el calentamiento global, el enfriamiento global, la ruptura de la productividad marina, el impacto de grandes meteoritos y el efecto de radiaciones (ej., supernovas, explosiones de rayos gamma).

Probar qué causó un evento de extinción acontecido hace millones de años no es fácil, especialmente en el caso de causas como las radiaciones solares o cósmicas. La relación de causa y efecto solo puede ser postulada cuando existe coincidencia y correlación plausible con un patrón de extinción. Lógicamente, la causa no puede ocurrir después del efecto y esto requiere dataciones muy precisas, que en muchos eventos aún no se han logrado. Demostrar las causas de los eventos de extinción requiere encontrar causas desencadenantes y causas próximas con un mecanismo de

extinción plausible. Las causas próximas suelen ser los factores limitantes, siendo el factor temperatura omnipresente en casi todos los eventos y para algunos la principal causa de extinción (Stanley, 1984). Las causas próximas pueden llegar a ser muy particulares y de naturaleza muy diferente a la causa desencadenante. Uno de los mejores ejemplos de causa desencadenante fue la hipótesis de Álvarez *et al.* (1980) que propuso el impacto de un enorme meteorito para el evento del límite Cretácico/Paleógeno y como causas próximas los cambios ambientales generados, principalmente de luminosidad y temperatura, que provocaron el cese temporal de la actividad fotosintética y la extinción de muchas especies. Esta hipótesis despertó el interés por el tema de las extinciones y generó una gran cantidad de investigaciones sobre las causas de este y otros eventos de extinción. Actualmente se considera una teoría solidamente documentada, ya que se han encontrado numerosas pruebas del impacto, tales como exceso de iridio, cuarzos de choque, microtectitas, espinelas de níquel y, especialmente, el cráter de impacto en la península de Yucatán. Además, el registro fósil ofrece evidencias circunstanciales como es el súbito patrón de extinción que sugiere una catástrofe geológicamente instantánea.

Por otra parte, la diferencia entre los términos desaparición y extinción puede provocar confusión, ya que suelen ser usados con el mismo significado. Sin embargo, el término desaparición debe usarse cuando se trata de la desaparición de una población local de una especie, mientras que extinción debe utilizarse para aquellos casos en que desaparecen todas las poblaciones a escala mundial y esto ocurre cuando muere el último ejemplar de la especie. La causa de la muerte del último ejemplar de una especie o subespecie puede llegar a ser conocida en algunos casos recientes, como se sabe que ocurrió en el caso del bucardo (*Capra pyrenaica pyrenaica*), cuyo último ejemplar murió aplastado por la caída de un árbol en el Parque Nacional de Ordesa el día 6 de enero de 2000. Según Canudo (2005) es absurdo considerar la caída de un abeto como la causa de extinción del bucardo. Ahora bien, las causas de extinción comprenden desde la causa desencadenante hasta la causa más próxima, aunque ésta sea irrelevante y muy diferente de la causa desencadenante, pero es interesante conocer en detalle el mecanismo de extinción en el que se suceden varias causas o factores que van limitando la distribución de las poblaciones. Sin embargo, no hay que confundir la sucesión de una serie de causas interrelacionadas con la “teoría” de las múltiples causas. No es plausible que existan múltiples causas desencadenantes de distinta naturaleza y generen un mismo evento de extinción, como ha sido propuesto para el límite Cretácico/Paleógeno por Keller (2001).

Según Sepkoski (1993), que ha contabilizado las distintas extinciones a lo largo de la historia de la Tierra, se han producido cinco grandes eventos de extinción en masa, los acaecidos a finales del Ordovícico, del Frasnense (Devónico Superior), del Pérmico, del Triásico y del Cretácico; así como otro que está aconteciendo actualmente y que se denomina la sexta extinción en masa. Además, ha habido otros muchos eventos de extinción de menor magnitud que los anteriores. El objetivo del presente trabajo es revisar los principales eventos de extinción acontecidos en los últimos 66 millones de años (Cretácico/Paleógeno (K/Pg), Paleoceno/Eoceno (P/E), Eoceno medio-Eoceno superior o Bartonense/Priabonense (B/P), Eoceno/Oligoceno (E/O) y Actualidad (Q), evaluando la magnitud de cada evento, analizando los patrones de extinción y especialmente discutiendo las causas que los han desencadenado.

2 Material y métodos

Los cortes y sondeos estudiados en que se basa esta revisión, se localizan en varios países y océanos. En España se sitúan en Agost, Alamedilla, Aspe, Arguis, Artieda, Campo, Caravaca, El Navazuelo, Fuente Caldera, Molino de Cobo, Osinaga, Torre Cardela 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 Bochil, Coxquihui, El Mimbral, El Mulato, Guayal, 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. Además, dado que se trata de un trabajo de revisión, se han considerado datos del estudio de otros cortes, realizados por otros investigadores y publicados en revistas de prestigio.

Se realizaron distintos tipos de muestreos dependiendo de la precisión requerida en cada caso y de la tasa de sedimentación de cada corte o sondeo. Los muestreos menos detallados se realizaron tomando muestras a intervalos métricos, siendo en general muestreos de reconocimiento. Los tramos donde se localizan los eventos de extinción se muestrearon con mayor detalle en intervalos inferiores a 20 cm, que se consideran muestreos de alta resolución. En los niveles más próximos a cada evento, se llegaron a tomar muestras continuas con una resolución máxima de cada dos centímetros. Dado que esta resolución tan alta supera el intervalo normal de bioturbación, se han tenido muy en cuenta los procesos tafonómicos de reelaboración e infiltración.

En el laboratorio las muestras margosas o arcillosas se disgregaron con agua y se levigaron con tamices de distinta luz de malla, estudiándose la fracción mayor de 150 μm , 100 μm o 63 μm según el tamaño de los foraminíferos en cada corte y evento. De la mayoría de las muestras se realizaron estudios cuantitativos, separando una fracción representativa de más de 300 ejemplares, utilizando un microcuarteador tipo Otto, y revisando posteriormente el resto de la muestra para encontrar las especies menos frecuentes.

Las investigaciones propias del grupo de Micropaleontología de la Universidad de Zaragoza se han basado en el estudio de los foraminíferos, pero también se han considerado datos de otros grupos paleontológicos. Sin embargo, no todos los grupos paleontológicos permiten conocer con igual precisión sus patrones de extinción para inferir las causas de su extinción, ya que se precisan estudios bioestratigráficos muy detallados que en muchos grupos no son posibles debido principalmente a su gran tamaño. Además, muchos grupos estuvieron restringidos a determinados ambientes o fosilizaron muy raramente, por lo que es difícil establecer sus patrones de extinción. El ejemplo más evidente lo constituye el registro fósil de los dinosaurios, que suele ser tan deficiente que ha ocasionado un intenso debate sobre si se extinguieron de forma gradual o catastrófica. Debido a su escasez, el estudio bioestratigráfico de los dinosaurios está muy afectado por el llamado “efecto Signor-Lipps” (Signor y Lipps, 1982). Por el contrario, los foraminíferos, debido a su pequeño tamaño, amplia distribución y abundancia en los ambientes oceánicos, desempeñan el papel de cobayas fósiles, ya que son enormemente útiles y permiten estudiar en detalle los patrones a partir de las cuales se pueden deducir las causas de extinción, especialmente en los eventos del Paleógeno (Molina, 2006).

3 Extinción del límite Cretácico/Paleógeno (5ª gran extinción en masa)

El evento del límite K/Pg constituye una de las crisis de extinción más relevantes de la historia geológica. Se conoce desde el siglo XIX y se ha utilizado para marcar el límite entre el Cretácico y el Paleógeno. El evento del límite K/Pg se conoce también como límite Cretácico/Terciario (K/T), pero oficialmente el Sistema equivalente del Cretácico es el Paleógeno, siendo el Terciario un término de uso informal. La extinción de los dinosaurios permitió la gran diversificación de los mamíferos en el Paleógeno, los cuales se expandieron por toda la Tierra y han caracterizado las faunas del Terciario, aunque hay que precisar que muchos de los clados de mamíferos aparecieron ya en el Cretácico Superior y la gran diversificación de especies no se produjo hasta el comienzo del Eoceno. El evento de extinción del límite K/Pg ha sido el más intensamente estudiado de los cinco grandes eventos de extinción en masa por ser el más reciente y por presentar el registro fósil mejor conservado.

Los dinosaurios son el grupo emblemático de este evento de extinción, pero también se extinguieron todas las especies de ammonites, belemnites y algunos grupos de bivalvos (rudistas e inocerámidos). Los bivalvos inocerámidos tuvieron una gran crisis de extinción en la base del Maastrichtiense superior, unos tres millones de años antes del límite K/Pg, pero la última especie (*T. argentea*) se extinguió en el evento del límite K/Pg (MacLeod, 1994). Los rudistas ocupaban similares nichos ecológicos que los corales y como el registro de los arrecifes es bastante discontinuo, se pensó que se habían extinguido de forma escalonada antes del límite K/Pg, pero Steuber *et al.* (2002) han puesto de manifiesto la extinción catastrófica en el Caribe en coincidencia con el impacto meteorítico del límite K/Pg. Los bivalvos que se extinguieron en el límite K/Pg no muestran selectividad, lo que es indicativo de la rapidez y severidad de este evento (McClure y Bohonak, 1995). Los belemnites tienen un registro fósil poco conocido pero no se suele cuestionar que su extinción se produjera en el límite K/Pg. Por el contrario, durante algunos años se cuestionó que la extinción de los ammonites, que tienen un registro bastante bueno, coincidiera con el límite. Se ponía como ejemplo el patrón de extinción de ammonites identificado en cortes del Golfo de Vizcaya (Norte de España y Sur de Francia). Sin embargo, estos cortes fueron estudiados posteriormente con mayor intensidad por Ward *et al.* (1991), encontrando ammonites en la parte superior del Cretácico, donde anteriormente parecía que ya no existían, y demostrando estadísticamente que su extinción coincidía con el límite K/Pg. El registro paleobotánico parece mostrar pocas extinciones, pero sí grandes cambios paleoambientales en el límite K/Pg, que incluye la deforestación y brusco descenso temporal de la diversidad (efecto Lázaro), dominando durante la crisis unas pocas especies oportunistas de tipo desastre, principalmente de helechos (Orth *et al.*, 1981).

La extinción del límite K/Pg ha despertado un gran interés científico y social al ser la primera atribuida al impacto de un gran meteorito. La hipótesis fue inicialmente propuesta por De Laubenfels (1956), pero este autor no pudo aportar evidencias del impacto. Las primeras evidencias las proporcionaron Álvarez *et al.* (1980), documentando la colisión de un enorme meteorito de unos 10 km de diámetro, que habría producido una extinción en masa catastrófica en el límite K/Pg. Esta teoría impactista ha sido corroborada 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. Esta evidencia fue encontrada en un pequeño 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 y Hertogen (1980) en Caravaca (España). Además, se han encontrado otras evidencias geoquímicas y petrológicas en la base del límite K/Pg, como microtectitas, espinelas de níquel, cuarzos de choque, etc. Estas evidencias microscópicas sumadas al hallazgo de una gran estructura de impacto en la península de Yucatán, las evidencias sedimentológicas de olas *tsunami* asociadas a gigantescos flujos de gravedad, y la datación en 65,5 Ma por $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ de los vidrios de impacto, han permitido verificar la teoría impactista.

La escasez de restos de dinosaurios en el registro fósil parecía indicar que se habían extinguido gradualmente y se han aducido muchas causas para explicar este patrón de extinción, pero la mayoría no explican adecuadamente su extinción. Muchas de estas causas son tan ilógicas y poco plausibles que su discusión no resulta procedente. Por ejemplo, afirmar que se extinguieron a causa del envenenamiento por comer plantas con flores, cuando la aparición de éstas se produjo muchos millones de años antes. Si el patrón de extinción fuera gradual, el vulcanismo explicaría mejor la extinción de los dinosaurios que el impacto meteorítico, pero si el impacto meteorítico sólo fue el golpe de gracia de un grupo en declive, tal como ha sido también propuesto, esto indicaría la validez de la teoría impactista. Si en este evento no hubiera desaparecido hasta la última población de dinosaurios, muy probablemente se habrían recuperado, como les ocurrió a los foraminíferos planctónicos que sobrevivieron menos del 10% de las especies y se volvieron a diversificar tanto como estaban. No resulta plausible que logran sobrevivir, tal como algunos paleontólogos sugieren, a un evento de gran magnitud como el impacto del K/Pg, que afectó a tantos grupos tan diferentes, para luego extinguirse en la base del Terciario sin una causa aparente ni existir un evento relevante. Decir que los dinosaurios no avianos sobrevivieron es una afirmación extraordinaria que requiere pruebas extraordinarias, pero sólo se han encontrado en la base del Paleógeno algunos restos muy fragmentarios, que son considerados reelaborados alocrónicamente. Este tipo de cuestiones sobre si los dinosaurios se extinguieron antes o después del límite K/Pg, son consecuencia del deficiente registro fósil de los dinosaurios, los cuales incluyen taxones muy grandes y escasos, que se encuentran en sedimentos continentales que no permiten establecer las precisiones cronológicas que requiere el análisis de este evento. No obstante, los datos más recientes indican que los dinosaurios eran un grupo muy bien adaptado durante cientos de millones de años, que estaba en su máxima diversidad al final del Cretácico Superior (Campaniense y Maastrichtiense) (Fastovsky *et al.*, 2004) y que se extinguió de forma brusca en el límite K/Pg (Pearson *et al.*, 2001).

Los foraminíferos debido a su pequeño tamaño y abundancia, permiten analizar con mucho más detalle la cronología de este evento en sedimentos marinos (Molina, 2006). Los cortes donde más detalladamente se estudió este evento (Gubbio, Caravaca y El Kef) están constituidos por rocas de origen marino profundo, carecen de restos fósiles de dinosaurios y son muy escasos los de otros grupos de vertebrados o invertebrados, pero son muy abundantes los foraminíferos planctónicos y pequeños bentónicos. El evento del límite K/Pg es uno de los mejor estudiados y mejor datados. 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) (Molina *et al.* 2006a). Los pequeños

foraminíferos bentónicos que vivían en los fondos oceánicos batiales y abisales fueron afectados de forma geológicamente instantánea (Coccioni y Galeotti, 1994), extinguiéndose aproximadamente el 15% de las especies, pero no sufrieron extinción en masa y muestran un acusado efecto Lázaro. Las asociaciones cambiaron, los infaunales fueron más afectados que los epifaunales debido a la menor disponibilidad de alimento que les caía de los medios planctónicos (Peryt *et al.*, 2002; Alegret *et al.*, 2003; Alegret y Thomas, 2005). En consecuencia, el evento del límite K/Pg no provocó cambios de temperatura ni de anoxia en los grandes fondos oceánicos, sino que afectó principalmente a los organismos que vivían en la zona fótica de las plataformas.

La metodología que se emplea en el estudio de los foraminíferos planctónicos y su excelente registro fósil, permiten establecer con mucha precisión el patrón de extinción y deducir la causa desencadenante más plausible del mismo. 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 y Premoli Silva, 1964). Posteriormente, cuando se iniciaron los estudios de alta resolución el patrón pareció ser gradual; para unos autores 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 y Lamolda, 1999; Arz *et al.*, 1999a,b, 2000; Arenillas *et al.*, 2000a,b, 2004). Sin embargo, algunos aún mantienen que el patrón de extinción es en masa gradual (Keller *et al.*, 1995; Keller, 2001).

Los cortes del límite K/Pg más apropiados para estudiar el patrón de extinción de los foraminíferos se encuentran en Túnez, en España y en Francia, y los mejores para estudiar las evidencias del impacto meteorítico se encuentran en los alrededores de la Península de Yucatán y en el Golfo de México. Los cortes de Ain Settara, Ellès, Caravaca, Zumaya, Bidart, El Mulato y Bochil han sido propuestos como cortes auxiliares del estratotipo del límite K/Pg (Molina *et al.*, 2008). En todos estos cortes se ha constatado que los foraminíferos planctónicos habían alcanzado el mayor tamaño y diversidad de su historia al final del Cretácico, que muestran un patrón de extinción en masa catastrófica, afectando a más del 70% de las especies, y que se extinguieron súbitamente en coincidencia con el nivel que contiene las evidencias de impacto meteorítico. La presencia en la base del Paleógeno de ejemplares de algunas especies cretácicas de pequeño tamaño se debe a la reelaboración alocrónica (Kaiho y Lamolda, 1999), que estarían retrabajadas por bioturbación. Además, no se encuentran en la base del Paleógeno de todos los cortes continuos del tránsito K-Pg y suelen tener diferente conservación o color (Arz *et al.*, 1999a,b). En consecuencia, si se descuentan las especies de supervivencia dudosa, la extinción en masa afectó aproximadamente al 90% de las especies de foraminíferos planctónicos.

El patrón de extinción de los foraminíferos planctónicos es por tanto en masa catastrófica, ya que desaparecieron súbitamente el 90% de sus especies. La catástrofe fue tan súbita que no hubo tiempo para que actuara la selección natural. La etapa de extinción fue extremadamente corta y 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 concentra en el nivel rojo-amarillento. La etapa de recuperación fue bastante larga, ya que los foraminíferos planctónicos no alcanzan su tamaño normal hasta la parte inferior de la Zona de *Parasubbotina pseudobulloides*, produciéndose una gran diversificación en las asociaciones de foraminíferos planctónicos, aunque sin alcanzar nunca la diversidad previa al impacto. En esta crisis de extinción, como ocurre generalmente, se

produjo la eliminación de las formas más grandes y especializadas de estrategia K, quedando formas pequeñas y oportunistas de estrategia r, lo cual fue interpretado por Pinna (1988) como la causa directa de la crisis biológica. Esta interpretación es errónea porque confunde la causa con los efectos, ya que esta alternancia de estrategias se produce como consecuencia de la extinción en masa y por tanto es claramente posterior a la causa desencadenante.

La causa desencadenante del evento de extinción K/Pg fue seguramente el impacto de un gran meteorito de aproximadamente 10 km de diámetro en la Península de Yucatán, donde se encuentra un enorme cráter enterrado que se ha denominado Chicxulub y que tiene unos 170 km de diámetro. En los cortes estudiados aparecen varias evidencias del impacto (anomalía de iridio, microtectitas, espinelas de níquel, cuarzos con metamorfismo de choque, etc.) que se concentran en un solo nivel en los cortes alejados del Golfo de México (Smit, 1999; Arz *et al.*, 2004; Arenillas *et al.*, 2006). Dicho nivel coincide exactamente con la extinción en masa y puede establecerse la relación de causa y efecto, ya que también es la explicación más plausible. El mecanismo de extinción parece simple, pero es complejo y se han propuesto una serie de causas próximas desencadenadas por el impacto meteorítico. El impacto produjo enormes olas tsunami en el área del Golfo de México, la desestabilización y ruptura de las 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). Los isótopos de carbono indican que se produjo un gran descenso de la productividad. La vaporización del meteorito y del material impactado, así como el humo de los incendios (Wolbach *et al.*, 1985) produjo un oscurecimiento global de la atmósfera durante varios meses que provocó el cese de la fotosíntesis y un gran descenso de la temperatura (Pollack *et al.*, 1983). Además, hay evidencias de lluvia ácida y de anoxia o hipoxia en los fondos marinos. La oxidación atmosférica del ácido sulfúrico y nítrico generados por la naturaleza evaporítica de las rocas impactadas produciría lluvia ácida, la cual habría contribuido a una reducción del pH de la superficie de los océanos y afectado a las conchas de los organismos calcáreos (Sigurdsson *et al.* 1991; D'Hondt *et al.*, 1994), pero esta sería una más de las causas próximas que produjeron la extinción en masa.

Los rápidos cambios paleoambientales sobrepasaron los límites de tolerancia ecológica de muchas especies, actuando como causas próximas y explicando la gran magnitud de la extinción en masa. Los ambientes más afectados fueron los terrestres y los marinos someros. El plancton marino calcáreo sufrió la mayor crisis de su historia, iniciando una ruptura muy relevante de la cadena trófica en los ambientes planctónicos. El patrón de extinción en masa catastrófica identificado en foraminíferos planctónicos es seguramente extrapolable al resto de los grupos involucrados en esta extinción cuyo registro fósil no es tan bueno. Muchos de los grupos afectados por la extinción estaban muy diversificados y si el impacto meteorítico les afectó tan catastróficamente los otros grupos debieron ser afectados al mismo tiempo. El hecho de que ciertos grupos estuvieran en regresión es irrelevante para deducir la causa, pues siempre hay unos grupos que están en regresión y otros en diversificación. Los foraminíferos planctónicos no muestran evidencias de que el ecosistema cambiara gradualmente y esto no concuerda con que otros estuvieran en regresión y que el meteorito les hubiera dado el "tiro de gracia". Esta metáfora es más adecuada para una causa próxima que para una causa desencadenante.

Algunos autores han atribuido este evento de extinción a un intenso vulcanismo en el Decan (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). Lo más significativo para refutar esta hipótesis es que el patrón de extinción observado no concuerda con este tipo de causa, ya que el patrón debería haber sido gradual en vez de en masa súbito, y, además, no se observan extinciones en coincidencia con el máximo del vulcanismo previo al límite K/Pg. Se han propuesto muchas otras causas, destacando los cambios eustáticos. Sin embargo, esta hipótesis no explica suficientemente bien la extinción en masa en los ecosistemas marinos pelágicos y menos aún en los continentales, ya que los cambios del nivel del mar afectan principalmente a los medios litorales. Algunos autores como Keller (2001) han propuesto que este evento fue desencadenado por múltiples causas (vulcanismo, impacto meteorítico y cambio eustático) que actuaron simultáneamente. Sin embargo, no resulta plausible que causas desencadenantes de distinta naturaleza generen un mismo evento de extinción, ya que metodológicamente no son necesarias tantas causas desencadenantes para explicar el evento ni es la hipótesis más sencilla. Por el contrario, la hipótesis de Keller parece una falta de rigor de sus datos o de su interpretación.

4 Evento del límite Paleoceno/Eoceno

Este evento es conocido desde antiguo pero no por las extinciones acontecidas sino por la extraordinaria diversificación de faunas y floras terrestres. Desde el siglo XIX los paleontólogos de vertebrados han puesto de manifiesto la existencia hacia el límite P/E de una gran radiación evolutiva, conocida como "evento de dispersión de los mamíferos". Durante este episodio, se produjo el intercambio de faunas de mamíferos entre Asia, Norteamérica y Europa a través de puentes paleogeográficos localizados en el estrecho de Bering y en el Atlántico Norte (Clyde y Gingerich, 1998), aumentando fuertemente la diversidad y dando lugar a la Era de los mamíferos. Aparecieron muchos órdenes de mamíferos modernos, especialmente de primates (prosimios), murciélagos, artiodáctilos, perisodáctilos y proboscídeos. Evolucionaron mamíferos de gran tamaño y ocuparon muchos nichos ecológicos que habían quedado vacantes desde la extinción de los dinosaurios. Por otra parte, los cocodrilos típicos de medios cálidos se extendieron hasta llegar a Canadá. En general, se produjo una fuerte migración de especies tropicales y subtropicales hacia latitudes más altas; por ejemplo, la vegetación tropical-subtropical dominada por especies de selva húmeda se extendió hacia los polos hasta los 50-60° de latitud. Los datos de esporomorfos (polen y esporas) del Norte del Golfo de México indican que la diversidad aumentó durante aproximadamente un 1 Ma y a continuación se produjo una extinción de aproximadamente el 20% de la palinoflora paratropical (Harrington y Jaramillo, 2007).

Las migraciones hacia latitudes más altas se han identificado también en otros grupos que vivían en ambientes marinos. Los foraminíferos planctónicos se diversificaron, registrándose un acmé de acarinínidos y evolucionaron varias especies de corta duración (*Acarinina sibaiyaensis*, *Acarinina africana* y *Morozovella allisonensis*). Esta relevante migración desde latitudes tropicales hacia altas latitudes fue pronto identificada en varios cortes españoles (Canudo *et al.*, 1995; Arenillas y Molina, 1996; Arenillas *et al.*, 1999; Molina *et al.*, 1999). Los nanofósiles calcáreos experimentaron una acusada diversificación específica y no sufrieron una crisis de extinción. En este caso, el evento se caracteriza por la emergencia evolutiva y la

desaparición de especies de morfología poco habitual, tales como *D. anartios*, *D. areneus* y *Romboaster*. Taxones oligotróficos como *Sphenolithus*, *Zyghablithus*, *Octolithus* y *Faxiculithus* exhiben un fuerte descenso en abundancia, mientras que aumentan las formas resedimentadas. Estos cambios reflejan un aumento de nutrientes y un aumento de sedimentación terrígena siliciclástica (Agnini *et al.*, 2007). Por otra parte, los dinoflagelados registran un acmé del género *Apectodinium*, que indica que también fueron afectados, si bien no sufrieron una crisis de extinción. Este acmé, similar al de los foraminíferos planctónicos, supuso una migración de tipo global debida al aumento de temperatura. La magnitud de este acmé no tiene precedente en el grupo de los dinoflagelados (Crouch *et al.*, 2001). Además, en los medios marinos someros de plataforma, los macroforaminíferos bentónicos (*Alveolina*, *Nummulites*, etc.) también se diversificaron mucho y aumentaron considerablemente de tamaño desde la base del Ilerdiense, como se ha podido comprobar en el corte de Campo en Huesca (Orue-Etxebarria *et al.*, 2001). En este mismo corte se ha comprobado que las altas temperaturas de las latitudes bajas dificultaron el crecimiento de los corales, que son muy sensibles al factor temperatura, mientras que las latitudes medias fueron entonces favorables para su desarrollo (Scheibner *et al.*, 2007).

El límite P/E ha sido definido en el corte de Dababiya (Egipto) y datado en hace 55,8 Ma. El criterio de correlación utilizado es una anomalía negativa del $\delta^{13}\text{C}$ en cuya base se produce un evento de extinción de los foraminíferos bentónicos (Alegret *et al.*, 2005b). Esta crisis es una de las más grandes de la historia de los pequeños foraminíferos que vivían en los fondos marinos batiales y abisales (Kennet y Stott, 1991; Thomas y Shackleton, 1996) y habría sido provocada por un fuerte aumento de la temperatura de los fondos oceánicos (Sloan *et al.*, 1992; Owen y Rea, 1992). Este evento ha sido identificado en varios cortes españoles (Canudo y Molina, 1992; Molina *et al.*, 1994; Arenillas y Molina, 1996; Orue-Etxebarria *et al.*, 2004) y el estudio de estos cortes ha sido crucial para el adecuado conocimiento del evento del límite P/E, ya que son muy continuos y han permitido estudiarlo muy detalladamente. Otros cortes que han permitido averiguar las causas de este evento fueron los de Possagno (Italia) y Dababiya (Egipto). En Alamedilla (Granada), Caravaca (Murcia) y Zumaya (Guipúzcoa) existe un potente nivel de arcilla en cuya base se ha reconocido detalladamente la extinción en masa rápida de los pequeños foraminíferos bentónicos. En coincidencia con el evento se observa un enorme descenso en la abundancia absoluta de foraminíferos planctónicos en los sedimentos profundos, debido probablemente a que sus conchas se disolverían al caer a los fondos batiales y abisales, como efecto de la subida del nivel de compensación de la calcita (Molina *et al.*, 1994, 1999; Arenillas y Molina 1996, 2000; Alegret *et al.*, 2005b).

Los ostrácodos que vivían en los fondos marinos junto con los pequeños foraminíferos bentónicos no muestran una extinción en masa tan relevante, aunque un porcentaje importante de las especies se extinguieron en coincidencia con el evento (Guernet y Molina, 1997) y sus asociaciones muestran grandes cambios. La estable fauna Paleocena dominada por ostrácodos fuertemente calcificados, principalmente taxones epifaunales, fue reemplazada en aproximadamente 10.000 años por una asociación de formas pequeñas, de pared fina, oportunistas y generalistas, que persistieron durante 25.000 a 40.000 años. Posteriormente, las faunas de ostrácodos se recuperaron volviendo las faunas comunes batiales, aunque las especies estaban menos calcificadas y eran más pequeñas que antes del evento (Steineck y Thomas, 1996). Los ostrácodos de paleoambientes sublitorales en Egipto sugieren cambios eustáticos en coincidencia con el evento. Aproximadamente 60.000 años antes del límite P/E hubo

una rápida caída del nivel del mar de unos 15 m, que fue seguida por una subida de unos 20 m durante el evento (Speijer y Morsi, 2002). La caída del nivel del mar se suele manifestar en los cortes españoles marinos profundos por una turbidita distal y la subida del nivel corresponde a una arcilla de color rojo en Alamedilla y Zumaya y gris en Caravaca.

El grupo emblemático y más afectado en este evento fue el de los pequeños foraminíferos bentónicos de los medios oceánicos batiales y abisales, que sufrieron una crisis de extinción en masa gradual que fue relativamente rápida (Molina, 2006). En el corte de Zumaya se han estudiado con mucho detalle los niveles donde se registra el evento de extinción (Ortiz, 1995; Schmitz *et al.*, 1997) y se ha determinado que se extinguieron aproximadamente el 50% de las especies, el 20% de los géneros y el 10% de las familias de los foraminíferos bentónicos que vivían en los grandes fondos oceánicos. Dado que este tipo de foraminíferos resultó mucho menos afectado en el evento del límite K/Pg, la causa que desencadenó el evento P/E parece haber sido muy diferente de la de aquél. La etapa de extinción de este evento de extinción fue muy corta, ya que está registrada en unos 50 cm de espesor de margas en los cortes de Zumaya, Alamedilla y Caravaca, lo cual representa aproximadamente unos 30.000 años y resulta un patrón de extinción en masa gradual relativamente rápido. La arcilla del límite en estos cortes tiene una potencia aproximadamente 20 veces mayor que la del límite K/Pg. La recuperación terminó cuando cesó la migración hacia altas latitudes, restableciéndose la temperatura normal. Los análisis isotópicos del oxígeno indican que en el tránsito P-E se produjo la mayor subida de temperatura global de todo el Terciario. Además, justo en el límite P/E la temperatura aumentó mucho produciéndose un evento hipertermal. El fuerte cambio negativo de los isótopos del carbono indica que se liberaron grandes cantidades de carbono orgánico a los reservorios oceánico y atmosférico.

En el momento actual no existe un consenso sobre la causa que desencadenó el aumento de temperatura y el evento de extinción. Algunos autores han propuesto que fue debida al impacto de un meteorito, basándose principalmente en 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 se han buscado intensamente otras evidencias de impacto meteorítico (espinelas de níquel, microtectitas, etc.) y no se han encontrado ni en Zumaya ni en Alamedilla. Además, no existe coincidencia entre la anomalía de iridio y el intervalo de extinción de los foraminíferos bentónicos, ya que la pequeña y enigmática anomalía de iridio es más antigua y no coincide con el evento de extinción. Sin embargo, se han encontrado evidencias de volcanismo explosivo en un corte danés que parece correlacionarse bastante bien con el límite P/E definido en Egipto y con el comienzo del evento en los cortes españoles de Alamedilla, Caravaca y Zumaya (Schmitz *et al.*, 2004). Además, existen evidencias de niveles volcánicos en el Caribe. La causa que provocó el aumento de temperatura podría ser un incremento de las radiaciones cósmicas, pero esto es difícil demostrarlo con las técnicas actuales. Sin embargo, algunos han propuesto que el aumento de temperatura sería de origen astronómico, debido a la coincidencia del evento con un ciclo de excentricidad máxima de la órbita de la Tierra (Lourens *et al.*, 2005).

Con los datos actuales, la explicación más plausible sugiere que el aumento de temperatura fuera desencadenado por la apertura del Atlántico Norte, que generó un intenso vulcanismo y un aumento de la actividad hidrotermal liberando grandes

cantidades de CO₂ (Owen y Rea, 1992), y el cierre del Mar del Tetis por el Este debido al desplazamiento de la placas índica y africana hacia la euroasiática. El cierre del Mar del Tetis provocó un cambio en el modelo de circulación oceánica, pasando de un sistema de circulación termohalina, en el que las aguas profundas son generadas en las regiones polares, a un sistema halotermal, en el que las aguas profundas oceánicas fueron generadas en la región tropical del Mar del Tetis. Esto generó una elevación gradual de la temperatura de los fondos marinos hasta alcanzar un umbral, desestabilizando los hidratos de metano y liberando una gran cantidad de metano y, por tanto, de carbono orgánico ¹²C. El incremento de metano en la atmósfera junto con su producto de oxidación, el dióxido de carbono, produjo un acusado efecto invernadero (Sloan *et al.*, 1992; Dickens *et al.*, 1997), dando lugar a un rápido evento hipertermal (Arenillas *et al.*, 1999; Arenillas y Molina, 2000; Thomas y Zachos, 2000; Thomas, 2003), alcanzándose la temperatura más alta de todo el Terciario. La temperatura de la superficie del Océano Antártico parece que se incrementó hasta alcanzar los 18° C, aumentando alrededor de 10° C y llegando a ser prácticamente subtropical (Sluijs *et al.*, 2006). Los fondos oceánicos se volvieron anóxicos o hipóxicos, el nivel de compensación de la calcita subió varios cientos de metros y se produjo una subida del nivel del mar. Esto generó el depósito de la potente capa de arcilla del límite P/E en cuya base se produce el evento de extinción. En consecuencia, resulta plausible establecer la relación de causa y efecto entre el evento hipertermal, la transgresión, la anoxia, la subida del nivel de compensación de la calcita, y la extinción en masa de los foraminíferos calcáreos bentónicos que vivían en los fondos marinos batiales y abisales.

5 Extinciones masivas del Eoceno superior

Durante el Eoceno superior, se produjeron varios eventos de extinción que afectaron a muchos grupos paleontológicos, tanto marinos como continentales. Algunos lo consideran como un sólo episodio de extinción en masa gradual que habría durado casi 10 millones de años, desde el Eoceno medio hasta el Oligoceno inferior, pero resulta controvertido que exista un único patrón de extinción en masa gradual tan prolongado. Las principales causas de extinción propuestas son un prolongado descenso de la temperatura (Stanley, 1984) y varios impactos meteoríticos (Ganapathy, 1982; Álvarez *et al.*, 1982). Hay que destacar que el descenso de la temperatura se inició antes del primer evento de impacto, por lo que la causa desencadenante del descenso de la temperatura y de las extinciones previas no pudieron ser los impactos. El registro fósil pone de manifiesto que las extinciones se concentraron en dos eventos: en el tránsito Eoceno medio-Eoceno superior y en el límite Eoceno/Oligoceno.

5.1 Evento de extinción del tránsito Eoceno medio-Eoceno superior

La incidencia de este evento en la mayor parte de los grupos paleontológicos es poco conocida. Varios grupos tanto marinos como continentales muestran altas tasas de extinción, siendo las especies tropicales las más afectadas (Prothero y Berggren, 1992). La distribución estratigráfica de las especies de moluscos en la parte del Golfo de

México de EE UU muestran un patrón gradual de extinción desde la parte más alta del Eoceno medio hasta el Oligoceno, con un máximo de extinción en el tránsito Eoceno medio-Eoceno superior. Aunque ocurrieron varias transgresiones y regresiones durante este intervalo en este área, no existe correlación entre las extinciones de moluscos y la reducción del área de la plataforma. El descenso de temperatura parece ser la causa próxima de estas extinciones, debido a la selectiva extinción de los taxones de bivalvos y gasterópodos de aguas cálidas (Hansen, 1987). Asimismo, en la costa Oeste de Norteamérica se ha evidenciado que desaparecieron el 100% de las especies de moluscos tropicales (Hickman, 2003). Además, el patrón de extinción de los foraminíferos bentónicos de los estados al Norte del Golfo de México también sugieren una relación entre las extinciones y el deterioro climático (Gaskell, 1991). Después de que los foraminíferos alcanzaran uno de sus máximos de diversidad durante el Eoceno medio, muchas especies de *Alveolina* y *Nummulites*, que eran taxones de estrategia K, se extinguieron al final de este evento (Hallock *et al.*, 1991). En general, se puede afirmar que las extinciones comenzaron antes del límite Bartonense/Priabonense (B/P), pero su cronología es mal conocida todavía. De hecho, aún no se ha definido el estratotipo de límite entre ambos pisos. En términos de edad absoluta, el evento se sitúa muy imprecisamente alrededor de los 38 Ma.

Los foraminíferos planctónicos iniciaron una de las crisis principales de su historia, tras la mayor de todas que fue la del límite K/Pg. Los taxones muricados (*Morozovella* y *Acarinina*), que eran muy abundantes y estaban muy diversificados durante el Eoceno medio, se extinguieron de forma escalonada en el tránsito B/P. La causa próxima más probable fue el progresivo enfriamiento climático, que generó un mecanismo de extinción relacionado con el aumento de la productividad en las aguas superficiales y el deterioro de la simbiosis con algas (Wade, 2004). El mejor corte estudiado es el de Torre Cardela, situado al Norte de la provincia de Granada (Gonzalvo y Molina, 1992, 1996). En este corte se ha podido reconocer muy bien el lento patrón de extinción gradual y la duración de las etapas de extinción de las distintas especies, mostrando un patrón similar al encontrado en el corte de Artieda (Zaragoza). En estas latitudes se observa la extinción de los truncorotaloides, lo que constituye la extinción de una de las ocho familias que existían (12,5%), y la extinción de tres (*Truncorotaloides*, *Acarinina* y *Morozovella*) de los 16 géneros que vivían (19%). La riqueza específica disminuyó un 25%, ya que se extinguieron 9 de las 36 especies identificadas. La etapa de extinción se extendería desde la desaparición de *Truncarotaloides topilensis*, en la parte superior de la Biozona de *Acarinina bullbrooki*, ya que a partir de ese momento las especies que fueron extinguiéndose no fueron sustituidas durante el proceso normal de extinción de fondo (Gonzalvo y Molina, 1992, 1996). La etapa de extinción fue larga y, de acuerdo a la tasa de sedimentación calculada en los diferentes cortes, duró unos 700.000 años hasta la desaparición de *Truncorotaloides rohri*, en el techo de esta biozona (Molina, 2006).

La causa desencadenante de la extinción parece ser la separación de las placas antártica, australiana y americana, que dio lugar al establecimiento de una corriente circum-antártica, el aislamiento climático efectivo de la Antártida generó un enfriamiento climático en aquella región. Esto provocó la aparición de hielo permanente en el polo Sur. La acumulación de hielo y nieve produjo un aumento progresivo del efecto albedo, que reflejaba los rayos solares e hizo descender considerablemente la temperatura media del planeta. Este proceso se ha evidenciado analizando el $\delta^{18}\text{O}$, que presenta un descenso acentuado e indica el inicio de una glaciación antártica (Shackleton y Kennett, 1975; Livermore *et al.*, 2005; Tripathi *et al.*, 2005). Este episodio

de enfriamiento no ha podido ser relacionado con eventos de impacto meteorítico, ya que no existen niveles con evidencias de impacto, pero algunos investigadores basándose en correlaciones imprecisas han propuesto que los impactos serían la causa desencadenante. Sin embargo, está muy bien documentado actualmente que los impactos meteoríticos ocurrieron varios millones de años después durante el Priaboniense medio. Por tanto, la causa geológica, es decir, la separación de la Antártida anteriormente expuesta, parece ser la causa desencadenante más plausible, ya que explica el origen del enfriamiento climático que provocó la extinción gradual de especies de grupos especializados y adaptados a medios cálidos.

5.2 Evento de extinción del límite Eoceno/Oligoceno

Uno de los grupos más afectados y emblemáticos de este evento de extinción es el de los mamíferos, que sufrieron una gran renovación, muy bien registrada en Europa y que ha sido denominada la “gran ruptura faunística de Stehlin”. Esta ruptura supuso la extinción de muchos de los taxones de mamíferos endémicos europeos y su sustitución por inmigrantes asiáticos, lo cual afectó también al resto de la fauna y de la flora. Aproximadamente el 60% de los mamíferos europeos se extinguieron y fueron reemplazados por rinocerontes, rumiantes primitivos y modernos carnívoros. La causa desencadenante de estos cambios parece directamente relacionada con el cierre del estrecho de Turgai, que ocurrió en la misma época en que se formó el casquete de hielo de la Antártica. Este acontecimiento hizo bajar el nivel del mar y generó un puente entre Europa y Asia, terminando con el aislamiento paleogeográfico de Europa y permitiendo las migraciones de especies entre ambos continentes. La invasión de especies exóticas en Europa provocó la extinción de muchas autóctonas, debido a mecanismo de competencia interespecífica, extinguiéndose aquellas adaptadas a temperaturas más cálidas.

En la costa Oeste de EE UU, se ha puesto de manifiesto un evento de extinción de moluscos en el tránsito Eoceno-Oligoceno (Hickman, 2003). En la llanura costera del Norte del Golfo de México la renovación de los moluscos fue del 90%. Estudios paleoclimáticos sobre otolitos de peces sugieren que los inviernos llegaron a ser 4°C más fríos y esto parece que fue más importante para la extinción de los moluscos que el cambio medio anual de temperatura (Ivany *et al.*, 2000). Otros estudios cerca de Eugene (Oregón) sobre invertebrados y floras muestran enfriamiento climático y sequía gradual a lo largo del tránsito Eoceno-Oligoceno (Retallack *et al.*, 2004). Los foraminíferos muestran selectividad en su extinción, siendo más afectados en este evento los de concha calcárea que los aglutinados a diferencia de lo que sucedió en el límite K/Pg (Banerjee y Boyajian, 1996).

El patrón de extinción de los mamíferos, moluscos y floras parece ser gradual rápido y su cronología aún no está bien establecida. Los especialistas en macroforaminíferos suelen considerar que los discociclínidos se extinguieron en el límite E/O. El evento de extinción de los foraminíferos planctónicos ha permitido definir el límite E/O, que corresponde al límite Priaboniense/Rupeliense y se ha datado en 33,9 Ma. Concretamente la extinción de los últimos hantkenínidos fue utilizada 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). Los cortes españoles de Torre Cardela, Molino de Cobo y Fuente Caldera presentan una mayor potencia en la transición Eoceno-Oligoceno, lo que permite estudiar con mayor resolución la extinción de los foraminíferos planctónicos y de los discociclínidos, evidenciando que este grupo de macroforaminíferos se extinguió posteriormente en coincidencia con una caída del nivel del mar (Molina, 1986; Molina *et al.*, 1988, 1993).

Los mejores cortes españoles para el estudio de los foraminíferos planctónicos son Fuente Caldera (Molina, 1986; Molina *et al.*, 2006b), Molino de Cobo (Molina *et al.*, 1988) y Torre Cardela (Martínez Gallego y Molina, 1975), situados al Norte de la provincia de Granada, en los que el intervalo del límite está muy expandido, bien expuesto, se pueden apreciar el patrón de extinción y la duración de las etapas. El evento se caracteriza por la extinción de los hantkenínidos, lo que supone el 17% de extinción familiar, ya que se extinguió una de las seis familias que existían. Se extinguieron tres géneros. *Hantkenina*, *Cribohantkenina* y *Turborotalia*, es decir el 38% de los existentes. La etapa de extinción comenzaría con la desaparición de *Turborotalia cocoaensis* y finalizaría con la de *Cribohantkenina lazzarii*. Esta etapa fue bastante corta, alrededor de unos 40.000 años según las tasas de sedimentación (Molina, 2006). Sin embargo, en algunos cortes poco expandidos como el estratotipo de Massignano resulta difícil establecer la duración de esta etapa (Gonzalvo y Molina, 1992).

La causa desencadenante de este evento de extinción seguramente fue la misma que provocó el progresivo enfriamiento iniciado con la formación de la corriente circum-antártica, que pudo haberse acentuado por la unión de Europa y Asia. Este enfriamiento prolongado, acentuado por el efecto albedo, dio lugar al desarrollo de un casquete de hielo en la Antártida (Livermore *et al.*, 2005) y a un cambio de las corrientes oceánicas que dio lugar al establecimiento de una capa de agua fría en los fondos oceánicos denominada psicrosfera. Según los datos de isótopos del oxígeno el enfriamiento culminó en el límite E/O. 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. Finalmente, en el Oligoceno basal quedó una fauna muy poco diversificada y típica de aguas templadas o frías. En consecuencia, la causa que desencadenó este evento de extinción parece ser también la misma causa geológica de la separación de la Antártida de Australia y de América del Sur, que provocó un nuevo pulso de enfriamiento climático probablemente acentuado en este caso por la unión de Europa y Asia.

Ahora bien, antes de que la cronología del Eoceno superior fuera bien conocida se propuso que la causa que desencadenó estas extinciones fueron impactos de grandes meteoritos o cometas. Sin embargo, en el evento E/O no se han encontrado evidencias de impacto meteorítico. Las evidencias de impacto se encuentran en el Priaboniense medio, siendo bien conocidas desde hace bastante tiempo por el hallazgo de microtectitas en el Caribe y Golfo de México (Glass *et al.*, 1973). Inicialmente, las evidencias de impacto fueron interpretadas, por su proximidad temporal, como un único evento, que supuestamente habría causado una extinción masiva. En este sentido, el hallazgo de una anomalía de iridio llevó a algunos autores a suponer que el impacto de un gran meteorito se habría producido hace 34 Ma en coincidencia con la extinción del Eoceno terminal (Ganapathy, 1982; Álvarez *et al.*, 1982). Posteriormente, se propuso 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). Sin embargo, se puso de manifiesto que los impactos fueron

anteriores a las extinciones (Keller *et al.*, 1987) y el estudio de muchos cortes y sondeos oceánicos permitió a Molina *et al.* (1993) falsar el modelo de extinción escalonada producido por lluvia de cometas.

En el corte estatotípico 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. Los sondeos de los fondos oceánicos, así como los cortes italianos y españoles, han sido precisamente datados con foraminíferos planctónicos, comprobándose que las evidencias de impacto no coinciden con los niveles de extinción y concluyendo que estos impactos no produjeron extinciones de foraminíferos planctónicos (Gonzalvo y Molina, 1992; Molina *et al.*, 1993). Posteriormente se han encontrado nuevas evidencias de impacto, como cuarzos con metamorfismo de choque y espinelas ricas en níquel (Clymer *et al.*, 1996; Pierrard *et al.*, 1998; Molina *et al.*, 2006b). Además, se localizaron varios cráteres del Priaboniense medio, como el de Popigai en Siberia de 100 km de diámetro, el de Chesapeake Bay en la plataforma oriental de Norteamérica, de 90 km de diámetro, y el de Toms Canyon también en la plataforma oriental de Norteamérica, de 20 km de diámetro. La correlación y cronología de estos cráteres ha sido establecida por Poag *et al.* (2003) confirmando el impacto de tres grandes meteoritos alrededor de hace 35,6 Ma.

Las recientes precisiones cronológicas 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 B/P y en el límite E/O, 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. Sin embargo, algunos autores han sugerido que el enfriamiento global fue acelerado por los impactos (Wonhof *et al.*, 2000; Bodiselitsh *et al.*, 2004), aunque los datos isotópicos no apoyan dicha aceleración (Livermore *et al.*, 2005). Además, algunos han propuesto que los impactos podrían haber desencadenado una extinción retardada (Coccioni *et al.* 2000). Ahora bien, lo más plausible es que los meteoritos que impactaron alrededor de los 35 Ma no fueran lo suficientemente grandes como para provocar una catástrofe de alcance global y las áreas afectadas debieron ser rápidamente recolonizadas. Los impactos de meteoritos inferiores a aproximadamente 5 km de diámetro sólo causarían algunas extinciones a escala local y los efectos serían menores cuando el impacto se produce en el océano.

6 Extinción del Cuaternario (6ª gran extinción en masa)

Una de las cuestiones más debatidas sobre la extinción del Cuaternario es si la extinción de muchas especies de la megafauna pleistocena fue causada por los humanos o por el cambio climático, ya que además de los cambios de temperatura de las glaciaciones cuaternarias se ha producido una extraordinaria proliferación de la especie humana. Por otra parte, recientemente se ha descubierto un posible “impacto” meteorítico, probablemente un cometa más grande que el de Tunguska, y que ocurrió sobre Canadá hace 12.900 años. alguna de éstas tres (proliferación humana, cambio climático o impacto meteorítico) debe ser la causa desencadenante y la respuesta se

encuentra en los datos paleontológicos del Pleistoceno y Holoceno, así como en los datos actuales de tipo climatológico, ecológico, biológico y arqueológico.

Muy recientemente, a finales de mayo de 2007, R. B. Firestone y otros investigadores han presentado varias comunicaciones en un congreso de la *American Geophysical Union* celebrado en Acapulco, proponiendo que la explosión de un cometa sobre Canadá hace 12.900 años fue la causa desencadenante. La evidencia sería un nivel carbonoso con iridio que constituiría el eyecta y que parece encontrarse en unos 50 yacimientos de Norteamérica. La edad coincide con el abrupto inicio del enfriamiento *Younger Dryas*, por lo que suponen que pudo desencadenar este enfriamiento, haber dado lugar a la desaparición de la cultura Clovi y haber contribuido a la extinción de la megafauna norteamericana (mamuts, mastodontes, perezosos gigantes, caballos, camellos, muchos pequeños mamíferos y pájaros). Esta propuesta es muy controvertida, ya que de momento no está bien documentada y no parece plausible que desencadenara la sexta extinción en masa.

Los cambios climáticos en el Cuaternario son muy relevantes y el factor temperatura parece ser una causa fundamental para explicar las extinciones. En general, los descensos de temperatura son los que normalmente producen extinciones y el comienzo de las glaciaciones afectó especialmente a la megafauna que muestra una considerable pérdida de diversidad hace aproximadamente 1 millón de años (Azanza *et al.*, 2000). Sin embargo, este evento de extinción no fue tan relevante como el del límite Eoceno/Oligoceno, probablemente porque a comienzos del Cuaternario la temperatura media de partida no era tan elevada y el enfriamiento es bastante gradual desde hace 2.6 a 1 Ma. Este evento de extinción no suele considerarse como parte de la sexta extinción en masa y no tuvo la magnitud suficiente para ser considerado una extinción en masa. Transcurrió mucho tiempo hasta que el gran evento de extinción se produce tras las glaciaciones y, además, la causa desencadenante de la sexta extinción parece ser de tipo biológico: la proliferación humana. Las glaciaciones cuaternarias produjeron principalmente cambios del nivel del mar y provocaron migraciones latitudinales de la fauna y flora para mantener su adaptación al factor temperatura. La gran variabilidad climática dio lugar a una alta diversidad específica. En las regiones frías evolucionó una fauna de grandes mamíferos peludos, tales como los mamuts, que sobrevivieron a los periodos interglaciares. Hace unos 100.000 años los continentes estaban poblados con más de 150 géneros de megafauna (animales mayores de 44 kg), pero hace 10.000 años, al menos 97 de esos géneros se habían extinguido (Barnosky *et al.*, 2004).

La sexta extinción se puede dividir en tres fases: la primera comenzó cuando los primeros humanos se dispersaron a diferentes partes del mundo hace unos 100.000 años, la segunda comenzó con el inicio de la agricultura hace unos 10.000 años y la tercera con el cambio climático actual. La primera fase comenzó después de que *Homo sapiens* evolucionara en África y comenzara a dispersarse por todo el mundo. En África y Eurasia la fauna ya estaba adaptada a la coexistencia con los homínidos y sufrió una extinción menor y gradual, paralela a la evolución de los humanos modernos. Los Neandertales se extinguieron entre hace 33.000 y 24.000 años, unos 10.000 años después de que los *H. sapiens* llegaran a Europa. En esta época del último periodo glacial no hay ningún evento climático extremo que coincida con su extinción (Tzedakis *et al.*, 2007). En consecuencia, muy probablemente la extinción de los Neandertales en la península ibérica fue causada por la competencia ecológica con nuestra propia especie más inteligente, competitiva y mejor adaptada. En Australia, las extinciones se produjeron con la llegada de los humanos modernos hace unos 40.000 años y sobrevivieron sólo cuatro especies de canguros de entre las grandes especies de

marsupiales, los cuales habían ocupado los nichos ecológicos que en otros continentes habían ocupado los mamíferos placentarios.

Después del último periodo glacial hace unos 10.000 años *Mammuthus* y *Megaloceros* desaparecieron de la mayor parte del mundo, pero algunos sobrevivieron aislados hasta su extinción varios miles de años después. El “alce” gigante que desapareció de Irlanda hace 10.600 años persistió en una isla hasta su extinción hace unos 7.000 años. El mamut sobrevivió en la isla de Wangler y se extinguió hace tan sólo unos 4.000 años (Pastor y Moen, 2004). El aislamiento ha permitido a algunas poblaciones sobrevivir durante algún tiempo, pero tan pronto como a la isla llegan predadores, estas poblaciones que no han desarrollado defensas son exterminadas rápidamente. Estos casos son muy evidentes en el Cuaternario, cuando el hombre ha introducido especies exóticas o ha cazado intensivamente, exterminando especies que estaban aisladas. Ahora bien, el fin de las glaciaciones supuso el declive de los grandes mamíferos peludos, pero su extinción se produjo después debido seguramente a la acción humana.

Asimismo, muchas otras especies se extinguieron en todo el mundo después de la llegada del *H. sapiens*. Se extinguieron especialmente las de mayor tamaño, es decir, aquellas que fueron cazadas de forma no sostenible y no habían tenido antes un depredador tan inteligente. Los datos paleontológicos del registro fósil indican que el *H. sapiens* llegó a Norteamérica hace unos 12.500 años, produciendo la extinción de gran parte de la fauna pleistocena (mamuts, mastodontes, tigres dientes de sable, etc.), como se pudo comprobar en Rancho La Brea y otros conocidos yacimientos americanos. En Sudamérica se extinguieron grandes mamíferos, los cuales habían alcanzado un gran desarrollo y una buena adaptación (gliptodontes, megaterios, milodones, toxodones, etc.). En muchas islas, la llegada del *H. sapiens* fue más tardía y también coincidió con la extinción de especies de gran tamaño, como ocurrió en las islas del Caribe hace 8.000 años. Por tanto, en aproximadamente 4.500 años, a medida que avanzaba la colonización humana, se extinguieron casi todos los grandes mamíferos pleistocenos que habían evolucionado aisladamente en América. A pesar de que la principal fase de extinción coincide con el final de la última glaciación, fue la caza humana intensiva y no sostenible lo que produjo la extinción de los grandes mamíferos, ya que la extinción se inició antes de que finalizarán las glaciaciones y acabo después de este cambio climático. El efecto del cambio de temperatura no explica suficientemente bien la extinción, ya que la amplitud latitudinal de América es tan grande que aquellos que habitaban en latitudes bajas no deberían haber sido afectados y muchos otros podrían haber migrado para mantener su temperatura de supervivencia. Además, si antes hubiera comenzado otra glaciación, probablemente se habrían recuperado y no se habrían extinguido.

En Nueva Zelanda, en ausencia de mamíferos, las aves tomaron los nichos que comúnmente fueron ocupados en otras partes por los mamíferos. Una decena de moas (grandes pájaros no voladores) se extinguieron unos cien años después de que los maoríes colonizaran Nueva Zelanda, en una de las extinciones más contundentes, acaecidas hace tan sólo un milenio (Holdaway y Jacomb, 2000). Un caso similar ocurrió en la isla de Madagascar, que también tenía una fauna endémica muy diferenciada del continente africano y donde las extinciones se retrasaron hasta hace unos 2.000 años en que fue colonizada por los humanos.

La segunda fase comenzó hace unos 10.000 años con la invención y desarrollo de la agricultura, que representa un cambio ecológico muy relevante. Así el *H. sapiens* dejó

de vivir dentro de los ecosistemas locales, labrando la tierra para que produzca una o dos cosechas anuales y fomentando el desarrollo de unas pocas especies de plantas y animales domesticados. La agricultura y la ganadería permitieron superar el límite natural de los ecosistemas locales, adaptándolo al tamaño de las poblaciones humanas, las cuales pasaron de una población mundial de menos de 10 millones de personas a los 6.000 millones actuales. Esta explosión demográfica, especialmente acentuada en los dos últimos siglos como consecuencia de la revolución industrial, está produciendo la extinción ahora también de otras especies de tamaño pequeño.

La acción destructora del *H. sapiens* sobre la naturaleza suele tener tres modalidades: sobreexplotación (caza y pesca), introducción (invasión) de especies exóticas y destrucción de hábitat naturales (Leakey y Lewin, 1995, Vermeij, 2004). La caza por motivos principalmente alimenticios puede ser muy intensiva como ocurrió en Norteamérica de 1870 a 1875 cuando se mataron cerca de 10 millones de búfalos. Otras especies fueron cazadas hasta su extinción, tales como el dodo (*Raphus cucullatus*), pariente de las palomas de un metro de altura que se extinguió en Isla Mauricio hacia 1693, y la gran alca (*Pinguinus impennis*), de 75 cm de altura que se extinguió en la isla Eldey (Islandia) el 3 de julio de 1844. Otras veces las causas más próximas de extinción son menos necesarias que las alimenticias, siendo mera diversión o incluso pseudocientíficas, abarcando desde la caza de mariposas por coleccionistas, caza deportiva y hasta la matanza de rinocerontes para pulverizar el cuerno por sus supuestos efectos afrodisíacos. Por otro lado, la pesca intensiva y no sostenible está agotando gran parte de los caladeros y provocando desequilibrios en los ecosistemas marinos, que además se ven afectados por la contaminación debida a la erosión del suelo y el arrastre de los desechos agrícolas e industriales.

La segunda modalidad destructora consiste en la introducción de especies foráneas en ecosistemas nuevos para ellas. Las migraciones humanas y los intercambios comerciales han producido la diseminación de especies exóticas que compiten y producen la extinción de especies nativas. Ejemplos muy conocidos de especies exóticas son la introducción de los conejos y de la chumbera en Australia y Nueva Zelanda, el cangrejo americano y el mejillón cebrado en Europa, etc. Estas especies más oportunistas pueden provocar grandes daños y la extinción de otras, disminuyendo grandemente la biodiversidad global.

La tercera consiste en la destrucción de los hábitat naturales debido a la necesidad de alimentar y alojar a tanta población que crece de forma logarítmica, para lo cual se despejan terrenos y se destruyen bosques en los que existía una gran biodiversidad. Las selvas tropicales son los lugares donde existe una mayor biodiversidad, ya que las benignas temperaturas permiten una mayor cantidad de nichos ecológicos. La madera se utiliza para materiales de construcción y combustión. La tala y la quema de estos bosques está produciendo la extinción de muchas especies. Los expertos han estimado que se extinguen aproximadamente 30.000 especies cada año en todo el mundo. Ahora la mayor parte de ellas son de pequeño tamaño, se producen en las regiones tropicales que tenían mayor diversidad y su extinción suele pasar desapercibida. Según Sepkoski (1997) se extinguen cerca de 100 especies diarias mientras que la tasa de extinción a lo largo de la historia de la Tierra fue de tan solo 2 o 3 especies diarias. En Aragón la tasa actual de extinción no parece ser tan alta, ya que se trata de una región habitada por el hombre desde hace mucho tiempo, pero son muy conocidos diversos casos de especies o subespecies extintas recientemente, como el bucardo, y existen otras especies en peligro de extinción (Molina y Lorente, 2000).

La tercera fase de extinción acaba de comenzar con el cambio climático inducido por la quema de los combustibles fósiles. La enorme proliferación de la especie humana y el desarrollo del modo de vida de la sociedad de consumo, requiere una gran cantidad de energía, para lo cual además de la madera de los bosques se utilizan los combustibles fósiles lo que modifica aún más el ambiente produciendo gases de efecto invernadero. El dióxido de carbono y el metano generado por la actividad humana, sobre todo por la quema de los combustibles fósiles, está haciendo subir la temperatura del planeta y cambiando el clima. El cambio climático global por efecto de las actividades humanas está siendo evaluado por el IPCC (Panel Internacional sobre Cambio Climático) constituido por unos 2500 científicos, que han dictaminado que un cambio discernible de influencia humana sobre el clima global ya es evidente. Según el IPCC, la temperatura de la superficie terrestre ha aumentado aproximadamente 0,6° C en el último siglo y se predice un aumento de 4° C para 2100 (Thuiller, 2007). Esta subida se ha detectado a pesar de que el ciclo solar se encuentra en una fase de enfriamiento. El aumento global de temperatura supone el comienzo de una tercera fase de extinción que puede ser la más destructiva y afectar a la especie humana, ya que ahora existe una superpoblación de muchas áreas costeras, que se inundarán al subir el nivel del mar cuando se derritan los glaciares y gran parte de los casquetes polares. Los datos de los satélites muestran que desde 1990 el nivel del mar ha subido 3,3 mm cada año y aún el deshielo de la Antártida y Groenlandia no ha hecho más que comenzar. La inundación de áreas costeras muy pobladas puede provocar grandes desequilibrios y guerras que pueden llevar a la culminación de la sexta extinción en masa y al colapso de nuestra civilización.

En consecuencia, la principal causa desencadenante de la extinción Cuaternaria es sin duda de tipo biológico: la extraordinaria proliferación humana. La superpoblación y el modo de vida no sostenible tienen efectos muy destructivos. Los cambios de temperatura de las glaciaciones provocaron la evolución de unas especies y la extinción de otras, pero en general aumentó la diversidad y no puede considerarse que las glaciaciones supusieran un gran evento de extinción. Sin embargo, las poblaciones de ciertas especies adaptadas a climas fríos se redujeron al cesar las glaciaciones y el hombre las ha exterminado allí donde habían quedado aisladas. La actual subida de temperatura producida por la actividad humana, si no se frena a tiempo puede suponer la aceleración y culminación del evento de extinción en masa. El hombre está alterando el equilibrio de los ecosistemas y provocando la rápida extinción de especies que habían coevolucionado durante mucho tiempo, produciendo cascadas de coextinción. Por ejemplo, cuando una planta se extingue suele acarrear la extinción de animales que han coevolucionado con ella. Las acciones emprendidas para la conservación de la biodiversidad se muestran claramente insuficientes, cada día se extinguen más especies y se intensifica el cambio climático. Por lo tanto, se necesitan acciones más intensas dirigidas a la conservación y reciclado para fomentar un desarrollo sostenible y la preservación de los ecosistemas con las especies que han evolucionado en ellos.

7 Conclusiones

Los ejemplos expuestos indican que las causas desencadenantes son diferentes en cada evento de extinción. La periodicidad de los eventos de extinción defendida por

algunos investigadores, que estaría ligada al impacto periódico de grandes meteoritos, no se ha podido comprobar en el registro fósil de los últimos 66 Ma. En líneas generales, las causas desencadenantes pueden ser de tipo biológico, geológico o extraterrestre. Las causas biológicas (competencia, endemismo) actúan principalmente en la extinción de fondo, mientras que las extinciones en masa suelen estar desencadenadas por causas geológicas (tectónica de placas que genera cambios de corrientes, cambios climáticos, vulcanismo y otros fenómenos) y extraterrestres (impactos de grandes meteoritos y posiblemente radiaciones cósmicas y solares). En los eventos estudiados se ha puesto de manifiesto una única causa desencadenante y una sucesión de causas próximas que forman parte del mecanismo de extinción complejo.

Entre las causas próximas de extinción el factor temperatura resulta ser uno de los más determinantes y omnipresentes. Para ciertos investigadores es la causa dominante, ya que los descensos globales suelen producir extinción, pero los aumentos suelen generar mayor diversidad de especies. Dado que en los trópicos se acumula la mayor diversidad de formas especializadas, estas zonas se convierten en una trampa letal durante los grandes descensos globales de temperatura. Esto es debido a que las especies que habitan allí no pueden migrar para mantener su temperatura óptima, salvo colonizando nichos oceánicos más profundos, aunque este 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. Sin embargo, el aumento de temperatura pudo causar también extinciones en ciertos medios, como ocurrió en los fondos oceánicos en el límite P/E.

El impacto de un gran meteorito en la península de Yucatán está muy bien documentado que fue la causa desencadenante del evento de extinción en masa del límite K/Pg. Este impacto generó un enorme cráter, diseminó evidencias del impacto por todo el mundo (iridio, espinelas de níquel, microtectitas, cuarzos de choque, etc.), provocó cambios de temperatura y luminosidad de alcance global, alterando los ecosistemas terrestres y marinos de forma catastrófica. Estos drásticos cambios provocaron la extinción súbita y simultánea de muchas especies de distintos grupos de organismos, tanto en los ambientes marinos como en los continentales, siendo por su magnitud la segunda extinción en masa después de la del tránsito Pérmico/Triásico.

La apertura del Atlántico Norte y el cierre del Tetis por el Este, generarían cambios en las corrientes oceánicas y probablemente un vulcanismo intensivo, provocando un gran aumento de temperatura en el evento del límite P/E. La temperatura aumentaría hasta alcanzar un umbral que cambiaría el sistema de circulación termohalino a otro halotermal, desestabilizando los hidratos de metano acumulados en los fondos marinos. El metano y el dióxido de carbono producirían un intenso efecto invernadero y provocarían un rápido evento hipertermal. Este aumento de temperatura, que fue el mayor de todo el Terciario, generó anoxia en los océanos, la subida de la lisoclina y del nivel del mar, provocando una extinción en masa gradual rápida de los foraminíferos bentónicos batiales y abisales. No obstante, en la mayoría de los grupos estimuló su diversificación y migración a latitudes más altas.

La definitiva separación de la Antártida de América del Sur es la causa más probable que desencadenó las extinciones del Eoceno superior. La separación generó una corriente marina alrededor de la Antártida, que enfrió el clima de aquella región, dando lugar a nieves perpetuas en la Antártida. La formación del casquete antártico produjo un intenso efecto albedo, reflejando mayor cantidad de rayos solares y

generando un descenso de la temperatura global a lo largo de varios millones de años. La temperatura tuvo dos mínimos en el tránsito B/P y en el límite E/O, llegando a formarse los casquetes polares y la psicrosfera. La extinción en masa tuvo dos eventos en coincidencia con estos mínimos, siendo en masa lenta en el tránsito B/P y en masa rápida en el límite E/O, dando lugar a la extinción de muchas especies de distintos grupos que estaban adaptadas a climas cálidos y eran de estrategia K.

La enorme proliferación humana ha sido sin duda la causa que ha desencadenado la sexta extinción en masa en el Cuaternario más reciente. Se inició con la dispersión del *H. sapiens* por todo el mundo hace unos 100.000 años, se acentuó con el desarrollo de la agricultura hace unos 10.000 años y puede culminar con el cambio climático actual. El mecanismo de competición del *H. sapiens* sobre la naturaleza suele causar la extinción por medio de tres modalidades principales: sobreexplotación (caza y pesca), introducción (invasión) de especies exóticas y destrucción de hábitat naturales. La quema de los combustibles fósiles está generando demasiados gases de efecto invernadero, causando un aumento de temperatura que está produciendo el deshielo de glaciares y casquetes polares, lo cual provocará una gran subida del nivel del mar. Esta subida inundará extensas regiones costeras y muchas islas, generando migraciones y guerras que podrían ocasionar el colapso de nuestra civilización. Además, esta subida de temperatura provocará cambios en las corrientes oceánicas y puede acabar liberando los hidratos de metano acumulados en los fondos oceánicos y generando un evento hipertermal, como ocurrió en el límite P/E.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido realizado en el marco del proyecto Consolider CGL2007-63724/BTE del Ministerio de Ciencia y Tecnología y del grupo consolidado E05 subvencionado por el Gobierno de Aragón. Agradezco a los miembros de mi grupo sus valiosas investigaciones que han permitido precisar distintas causas de extinción. Especialmente a L. Alegret, I. Arenillas, B. Azanza, J.A. Arz, J.I. Canudo y G. Cuenca, que además han revisado el manuscrito y han contribuido a mejorarlo. Asimismo, agradezco a Leandro Sequeiros, académico correspondiente, sus valiosas sugerencias y correcciones.

Referencias

- Agnini, C., Fornaciari, E., Rio, D., Tateo, F., Backman, J. y Giusberti, L. 2007. Responses of calcareous annofossil assemblages, mineralogy and geochemistry to the environmental perturbations across the Paleocene/Eocene boundary in the Venetian Pre-Alps. *Marine Micropaleontology*, **63**, 19-38.
- Alegret, L., y Thomas, E. 2005. Cretaceous/Paleogene boundary bathyal paleoenvironments in the central North Pacific (DSDP Site 465), the Northwestern Atlantic (ODP Site 1049), the Gulf of Mexico and the Tethys: The benthic foraminiferal record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **224**, 563-82.
- Alegret, L., Molina, E. y 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. y 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. y 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. y Michel, H.V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, **208**, 1095-1108.
- Álvarez, W., Asaro, F., Michel, H.V. y 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. y 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. y Molina, E. 1996. Bioestratigrafía y evolución de las asociaciones de foraminíferos planctónicos del tránsito Paleoceno-Eoceno en Alamedilla (Cordilleras Béticas). *Revista Española de Micropaleontología*, **18**, 75-96.
- Arenillas I. y Molina E. 2000. Reconstrucción paleoambiental con foraminíferos planctónicos y cronoestratigrafía del tránsito Paleoceno-Eoceno de Zumaya (Guipúzcoa). *Revista Española de Micropaleontología*. **32(3)**, 283-300.
- Arenillas, I., Molina, E. y 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. y 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. y 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. y Molina, E. 2004. A new high-resolution planktic foraminiferal zonation and subzonation for the lower Danian. *Lethaia*, **37**, 79-95.
- Arenillas I, Arz J.A., Grajales M., Murillo G., Alvarez W., Camargo A., Molina E. & Rosales C. 2006. Chicxulub impact event is Cretaceous/Paleogene boundary in age: New micropaleontological evidence. *Earth and Planetary Science Letters*. **249**, 241-257.
- Arz, J. A., Arenillas, I., Molina, E., and Dupuis, C., 1999^a. Los efectos tafonómico y "Signor-Lipps" sobre la extinción en masa de foraminíferos planctónicos en el límite Cretácico/Terciario de Ellés (Tunisia). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **12 (2)**, 251-267.
- Arz, J. A., Arenillas, I. and Molina, E., 1999^b. Extinción de foraminíferos planctónicos en el tránsito Cretácico-Terciario de Zumaya (Guipúzcoa): ¿supervivencia o reelaboración? *Revista Española de Micropaleontología*, **31(3)**, 297-304.
- Arz, J. A., Alegret, L., and Arenillas, I., 2004. Foraminiferal biostratigraphy and paleoenvironmental reconstruction at Yaxcopoil-1 drill hole (Chicxulub crater, Yucatan Peninsula). *Meteoritics & Planetary Science*, **39(7)**, 1099-1111.
- Arz, J.A., Arenillas, I., Molina, E. y Sepulveda, R. 2000. La estabilidad evolutiva de los foraminíferos planctónicos en el Maastrichtense superior y su extinción en el límite Cretácico/Terciario de Caravaca, España. *Revista Geológica de Chile*, **27**, 27-47.
- Azanza, B., Alberdi, M.T. y Prado, J.L. 2000. Large mammal turnover pulses correlated to the latest Neogene glacial trends in Western Europe. En *Climates: past and present* (M.B. Hart ed.), Geological Society of London, Special Publication, **181**, 161-170.
- Banerjee A. y Boyajian, G. 1996. Changing biologic selectivity of extinction in the foraminifera over the past 150 m.y. *Geology*, **24(7)**, 607-610.
- Barnosky, A.D. Koch, P.L., Feranec, R.S., Wing, S.L. y Shabel, A.B. 2004. Assessing the causes of Late Pleistocene extinctions on the continents. *Science*. **306(5693)**, 70-75.
- Bodiselsch, B., Montanari, A., Koeberl, C. y Coccioni, R. 2004. Delayed climate cooling in the Late Eocene caused by multiple impacts: high-resolution geochemical studies at Massignano, Italy. *Earth and Planetary Science Letters*, **223**, 283-302.
- Canudo, J.I. 2005. Bucardos y meteoritos: la extinción de los dinosaurios. *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, **7**, 183-217.

- Canudo, J.I. y 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. y 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. y 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.
- Clyde W.C. y 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. y Montanari, A. 1996. Shocked quartz from the late Eocene: impact evidence from Massignano, Italy. *Geology*, **24**, 483-486.
- Coccioni, R. y Galeotti, S. 1994. K-T boundary extinction: geologically instantaneous or gradual event? Evidence from deep-sea benthic foraminifera. *Geology*, **22**, 779-782.
- Coccioni, R., Basso, D., Brinkhuis, H., Galeotti, S., Gardin, S., Monechi, S. y Spezzaferri, S. 2000. Marine biotic signal across a late Eocene impact layer at Massignano, Italy: evidence for long-term environmental perturbations? *Terra Nova*, **12**, 258-263.
- Crouch, E.M., Heilmann-Clausen, C., Brinkhuis, H., Morgans, H.E.G., Rogers, K.M., Egger, H. y Schmitz, B. 2001. Global dinoflagellate event associated with the late Paleocene thermal maximum. *Geology*, **29**(4), 315-318.
- De Laubenfels, M.W. 1956. Dinosaur extinction: one more hypothesis. *Journal of Paleontology*, **30**, 207-218.
- D'Hondt, S., Pilson, M.E.Q., Sigurdsson, H., Hanson, A.K. y Carey, S. 1994. Surface-water acidification and extinction at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Geology*, **22**, 983-986.
- Dickens, G.R., Castillo, M.M. y 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.
- Fastovsky, D.E., Huang, Y., Hsu, J., Martín-McNaughton, J., Sheehan, P.M. y Weishampel, D.B. 2004. Shape of Mesozoic dinosaurs richness. *Geology*, **32**, 877-880.
- Ganapathy, R. 1982. Evidence for a major meteorite impact on the earth 34 million years ago: Implications for Eocene extinctions. *Science*, **216**, 885-886.
- Gaskel, B.A. 1991. Extinction patterns in Paleogene benthic foraminiferal faunas: relationship to climate and sea level. *Palaios*, **6**(1), 2-16.
- Glass, B.P., Baker, R.N., Storzer, D. y Wagner, G.A. 1973. North American microtektites from the Caribbean Sea and Gulf of Mexico. *Earth and Planetary Science Letters*, **19**, 184-192.
- Gonzalvo, C. y 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. y Molina, E. 1996. Bioestratigrafía y cronoestratigrafía del tránsito Eoceno medio-Eoceno superior en la Cordillera Bética. *Revista Española de Micropaleontología*, **27**, 25-44.
- Guernet C. y Molina E. 1997. Les Ostracodes et le passage Paléocène-Eocène dans les Cordillères Bétiques (coupe de Caravaca, Espagne). *Geobios*. **30**(1), 31-43.
- Hallock, P., Premoli Silva, I. y Boersma, A. 1991. Similarities between planktonic and larger foraminiferal evolutionary trends through Paleogene paleocenanographic changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **83**, 49-64.
- Hansen, T.A. 1987. Extinction of late Eocene to Oligocene molluscs: relationship to sea area, temperature changes, and impact events. *Palaios*, **2**(1), 69-75.
- Harrington G.J. y Jaramillo, C.A. 2007. Paratropical floral extinction in the late Paleocene-early Eocene. *Journal of the Geological Society*, **164**(2), 323-332.
- Hickman, C.S. 2003. Evidence for abrupt Eocene-Oligocene molluscan faunal change in the Pacific Northwest. En: *From Greenhouse to Icehouse*. (Eds. Prothero, D. et al.), Columbia University Press, New York, 71-87.
- Holdaway, R.N. y Jacomb, C. 2000. Rapid extinction of the Moas (Aves: Dinornithiformes): model, text, and implications. *Science*, **287**, 2250-2254.
- Hut, P., Álvarez, W., Elder, W.P., Hansen, T., Kauffman, E.G., Keller, G., Shoemaker, E.M. y Weissman, P.R. 1987. Comet showers as a cause of mass extinctions. *Nature*, **329**, 118-126.
- Ivany, L.C., Patterson, W.P. y Lohmann, K.C. 2000. Cooler winters as a possible cause of mass extinctions at the Eocene/Oligocene boundary. *Nature*, **407**, 887-890.
- Jablonski, D. 1986. Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes. *Science*, **231**, 129-133.

- Kaiho, K. y 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.
- 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. y Molina, E. 1987. Late Eocene impact microspherules: stratigraphy, age and geochemistry. *Meteoritics*, **22**, 25-60.
- Keller, G., Li, L. y 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. y 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. y 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.
- Lamolda, M. A. Orue-Etxebarria, X. y Proto-Decima, F. 1983. The Cretaceous-Tertiary boundary in Sopelana (Biscay, Basque Country). *Zitteliana*, **10**, 663-670.
- Leakey, R. y Lewin R. 1995. *The sixth extinction. Patterns of life and the future of humankind*. Doubleday, New York. 271 pp.
- Livermore, R., Nankivell, A., Eagles, G. y Morris, P. 2005. Paleogene opening of Drake Passage. *Earth and Planetary Science Letters*, **236**, 459-470.
- Lourens, L.J., Sluijs, A., Kroon, D., Zachos, J.C., Thomas, E., Rohl, U. y Bowles, J. 2005. Astronomical pacing of late Palaeocene to early Eocene global warming events. *Nature*, **435**, 1083-1087.
- Luterbacher, H.P. y Premoli Silva, I. 1964. Biostratigrafía del límite Cretáceo-Terciario nell'Appennino Centrale. *Rivista Italiana di Paleontología e Stratigrafía*, **70**, 67-128.
- MacLeod, K.G. 1994. Extinction of inoceramid bivalves in Maastrichtian strata of the Bay of Biscay region of France and Spain. *Journal of Paleontology*, **68(5)**, 1048-1066.
- McClure, M. y Bohonak, A.J. 1995. Non-selectivity in extinction of bivalves in the Late Cretaceous of the Atlantic and Gulf Coastal Plain of North America. *Journal of Evolutionary Biology*, **8(6)**, 779-787.
- Martínez Gallego, J. y 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. Pomeroy Ch. y Premoli Silva I.). Elsevier, Amsterdam, 53-63.
- Molina, E. 2006. Evidencias y causas de los principales eventos del Paleógeno basadas en los patrones de extinción y supervivencia de los foraminíferos. *Revista Española de Paleontología*, **21(2)**, 159-173.
- Molina, E. y Lorente JM. 2000. Causas e incidencias de la última extinción en masa en Aragón. *Naturaleza Aragonesa*, **6**, 20-25.
- Molina, E., Keller, G. y 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. y 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. y Ortiz, N. 1994. Integrated Stratigraphy across the Paleocene/Eocene boundary at Caravaca, Southern Spain. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **87**, 47-61.
- Molina, E., Arenillas, I. y 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. y 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. y 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. y 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., Alegret L., Arenillas I., Arz JA., Gallala N., Hardenbol J., Von Salis K., Steurbaut E., Vandenberghe N. y Zaghbib-Turki D. 2006a. The Global Boundary Stratotype Section and Point for the base of the Danian Stage (Paleocene, Paleogene, "Tertiary", Cenozoic) at El Kef, Tunisia: original definition and revision. *Episodes*, **29(4)**, 263-278.
- Molina, E., Gonzalvo, C., Ortiz, S. y Cruz, L.E. 2006b. 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.
- Molina E., Alegret L., Arenillas I., Arz JA., Gallala N., Grajales-Nishimura, J.M., Murillo-Muñeton, G. y Zaghbib-Turki D. 2008. The Global Boundary Stratotype Section and Point for the base of the Danian Stage (Paleocene, Paleogene, "Tertiary", Cenozoic) at El Kef, Tunisia: auxiliary sections and correlation. *Episodes*, (en prensa).
- Montanari, A., Asaro, F. Michel, H.V. y Kennett, J.P. 1993. Iridium anomalies of late Eocene age at Massignano (Italy), and ODP Site 689B (Maud Rise, Antarctic). *Palaios*, **8**, 430-437.
- Orth, C., Gilmore, J., Knight, J., Pillmore, C., Tschudy, R. y 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., Pujalte, V., Bernaola, G., Apellaniz, E., Baceta, J.I., Payros, A., Núñez-Betelu, K., Serra-Kiel, J. y 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., Dinarès-Turell, J., Apellaniz, E. y 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. y Rea, D.K. 1992. Sea floor hydrothermal activity links climate to tectonics: The Eocene CO₂ greenhouse. *Science*, **227**, 166-169.
- Pastor, J. y Moen, R.A. 2004. Ecology of ice-age extinctions. *Nature*, **431**, 639-640.
- Pearson, D.A., Schaefer, T., Johnson, K.R. y Nichols, D.J. 2001. Palynologically calibrated vertebrate record from North Dakota consistent with abrupt dinosaur extinction at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Geology*, **29(1)**, 39-42.
- Peryt, D., Alegret, L. y 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. y Montanari, A. 1998. Extraterrestrial Ni-rich spinel in upper Eocene sediments from Massignano, Italy. *Geology*, **26**, 307-310.
- Pinna, G. 1988. r e K selezione e le cause dirette delle crisi biologiche. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **27(1)**, 97-100.
- Poag, C.W., Mankinen, E. y Norris, R.D. 2003. Late Eocene Impacts: Geologic Record, Correlation and Paleoenvironmental Consequences. In: *From Greenhouse to Icehouse*. (Eds. Prothero, D. et al.). Columbia University Press, New York, 495-510.
- Pollack, J.B., Toon, O.B., Ackerman, T.P., McKay, C.P. y Turco, R.P. 1983. Environmental effects of an impact-generated dust cloud: implications for the Cretaceous-Tertiary extinctions. *Science*, **219**, 287-289.
- Premoli Silva, I., Coccioni, R. y Montanari, A. (eds.) 1988. The Eocene-Oligocene boundary in the Marche-Umbria basin Italy. *Proceedings of the Eocene-Oligocene Boundary Meeting*, Ancona, 1987. Annali/IUGS, 268 pp.
- Prothero, D.R. y Berggren, W.A. eds. 1992. *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton University Press. 568 pp.
- Retallack, G.J., Orr, W.N., Prothero, D.R., Duncan, R.A., Kester, P.R. y Ambers, C.P. 2004. Eocene-Oligocene extinction and paleoclimatic change near Eugene, Oregon. *GSA Bulletin*, **116(7-8)**, 817-839.

- Scheibner, C., Rasser, M.W. y Mutti M. 2007. The Campo section (Pyrenees, Spain) revisited: Implications for changing benthic carbonate assemblages across the Paleocene-Eocene boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **248**, 145-168.
- Schmitz, B., Asaro, F., Molina, E., Monechi, S., Von Salis, K. y 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. y 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.
- Sepkoski, J.J. 1993. Ten years in a library: new data confirm paleontological patterns. *Paleobiology*, **19**, 43-51.
- Sepkoski, J.J. 1997. Biodiversity: past, present and future. *Journal of Paleontology*, **71(4)**, 533-539.
- Sequeiros, L. 2002. *La extinción de las especies biológicas. Construcción de un paradigma científico*. Monografías de la Academia de Ciencias de Zaragoza, **21**, 85 p.
- Shackleton, N.J. y 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. y Lipps, J.H. 1982. Sampling bias, gradual extinction patterns and catastrophes in the fossil record. *Geological Society of America, Special Paper*, **190**, 291-296.
- Sigurðsson, H., Bonté, P., Turpin, L., Chaussidon, M., Metrich, N., Steinberg, M., Pradel, P. y D'Hondt, S. 1991. Geochemical constraints on source region of Cretaceous/Tertiary impact glasses. *Nature*, **353**, 839-842.
- Sloan, L.C., Walker, J.C.G., Moore, T.C. Jr., Rea, D.K. y Zachos, J.C. 1992. Possible methane-induced polar warming in the early Eocene. *Nature*, **357**, 320-322.
- Sluijs *et al.* (14 coautores y 302 científicos). 2006. Subtropical Arctic Ocean temperatures during the Paleocene/Eocene thermal maximum. *Nature*, **441(1)**, 610-613.
- 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. 1999. The global stratigraphy of the Cretaceous-Tertiary boundary impact ejecta. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.*, **27**, 75-113.
- Smit, J. y Hertogen J. 1980. An extraterrestrial event at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Nature*, **285**, 198-200.
- Speijer, R.P. y Morsi, A.M. 2002. Ostracode turnover and sea-level changes associated with the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Geology*, **30(1)**, 23-26.
- Stanley, SM. 1984. Temperature and biotic crises in the marine realm. *Geology*, **12**, 205-208.
- Steineck, P.L. y Thomas, E. 1996. The latest Paleocene crisis in the deep sea: ostracode succession at Maud Rise, southern ocean. *Geology*, **24(7)**, 583-586.
- Steuber, T., Mitchell, S.F., Buhl, D., Gunter, G. y Kasper, H.U. 2002. Catastrophic extinction of Caribbean rudist bivalves at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Geology*, **30(11)**, 999-1002.
- 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. Wing, S. *et al.*). Geological Society of America, Special Paper, **369**, 319-332.
- Thomas, E. y 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. y Zachos, J. C. 2000. Was the late Paleocene thermal maximum a unique event? *GFF*, **122**, 169-170.
- Thuiller, W. 2007. Climate change and the ecologist. *Nature*, **448**, 550-552.
- Tripathi, A., Backman, J., Elderfield, H. y Ferretti, P. 2005. Eocene bipolar glaciation associated with global carbon cycle changes. *Nature*, **436**, 341-346.
- Tzedakis, P.C., Hughen, K.A., Cacho, I. y Harvati, K. 2007. Placing late Neanderthals in a climatic context. *Nature*, **449**, 206-208.
- Venkatesan, T.R., Pande, K. y Gopalan K. 1993. Did Deccan volcanism pre-date the Cretaceous/Tertiary transition? *Earth and Planetary Science Letters*, **119**, 181-189.
- Vermeij, G.J. 2004. Ecological avalanches and the two kinds of extinctions. *Evolucionary Ecology Research*, **6**, 315-337.

- Wade, B.S. 2004. Planktonic foraminiferal biostratigraphy and mechanisms in the extinction of *Morozovella* in the late middle Eocene. *Marine Micropaleontology*, **51**, 23-38.
- Ward, P. D., Kennedy, W. J., MacLeod, K. G., and Mount, J. F., 1991. Ammonite and inoceramid bivalve extinction patterns in Cretaceous/Tertiary boundary sections of the Biscay region (southwestern France, northern Spain). *Geology*, **19**, 1181-1184.
- Wignall, P.B. 2004. Causes of mass extinctions. In: Taylor, P.D. ed. *Extinctions in the History of Life*. Cambridge University Press, 119-150.
- Wolbach, W.S., Lewis, R.S. y Anters, E. 1985. Cretaceous extinctions: Evidence for wildfires and search for meteoritic material. *Science*, **230**, 167-170.
- Wonhof, H.B., Smit, J., Brinkhuis, H. Montanari, A. y Nederbragt, A.J. 2000. Global cooling accelerated by early late Eocene impacts. *Geology*, **28**, 687-690.