

Eventos de extinción desde hace 100 Ma: patrones, causas y efectos

Molina, Eustoquio

Departamento de Ciencias de la Tierra e IUCA, Universidad de Zaragoza, 50009 Zaragoza, España,
Email: emolina@unizar.es

INTRODUCCIÓN

El fenómeno de la extinción ha sido objeto de estudio desde el siglo XVIII por ciertos naturalistas, tales como Georges Louis Leclerc (Buffon) y Georges Cuvier, dando lugar al paradigma catastrofista. En el pasado los naturalistas estaban muy influenciados por la interpretación literal de la Biblia, el diluvio universal habría provocado extinciones y todavía en el siglo XIX el fundador de la Micropaleontología, Alcide d'Orbigny, proponía la existencia de 27 extinciones totales seguidas de otras tantas creaciones. El paradigma catastrofista fue reemplazado por el uniformitarista, que también aceptaba el concepto de extinción. Así Charles Darwin, en 1859, sugería la sucesiva extinción gradual de las especies y proponía que la selección natural la explicaba adecuadamente, atribuyendo los eventos de extinción a imperfecciones del registro fósil. Desde entonces pocos investigadores se interesaron por la extinción, hasta que el alemán Otto Schindewolf hacia 1963 defendió el neocatastrofismo, que culminaría con la teoría impactista de Álvarez et al. (1980), proponiendo los impactos de grandes meteoritos como causa de extinción. Desde entonces muchos geólogos y paleontólogos se han interesado por los patrones de extinción en los diferentes grupos de organismos animales y vegetales, por las causas que desencadenaron y completaron los distintos eventos, así como por los efectos en los ambientes del pasado (Raup, 1991; Ward, 1994; Álvarez, 1997; Hallan y Wignall, 1997; Palmer, 2003; Molina, 2006, 2007, 2015, entre otros muchos).

Jack Sepkoski, en la década de 1980, recopiló muchos datos que ponían de manifiesto que a lo largo de las épocas geológicas la mayoría de las especies se han extinguido, en un proceso constante y aleatorio denominado extinción de fondo; así como que las especies han ido evolucionando y se han ido renovando, de tal forma que la diversidad ha ido aumentando. Sin embargo, esta tendencia al aumento de la diversidad se ha visto interrumpida por una serie de eventos, en los cuales se han extinguido un porcentaje más o menos alto de especies y en un periodo de tiempo más o menos breve. En este sentido, se han producido cinco grandes extinciones en masa, que han acontecido a finales del Ordovícico, del Frasnense (Devónico Superior), del

Pérmico, del Triásico y del Cretácico; además se han producido otros muchos eventos de extinción de menor magnitud.

Desde hace unos 100 Ma se han producido una serie de eventos que han sido objeto de nuestro interés: límite Cenomaniense/Turonense (C/T), límite Cretácico/Paleógeno (K/Pg), límite Paleoceno/Eoceno (P/E), tránsito Eoceno medio-Eoceno superior o Bartonense-Priabonense (BRT-PRB), límite Eoceno/Oligoceno (E/O), Pleistoceno (Q1) y la sexta gran extinción en masa que está aconteciendo en el Holoceno (Q2). Los foraminíferos, tanto planctónicos como bentónicos, son los “cobayas” que nos han permitido establecer los patrones de extinción a una escala de alta resolución, lo cual resulta muy difícil con otros grupos de fósiles de mayor tamaño. Estas investigaciones, integradas con otros datos geológicos y paleontológicos, nos han permitido precisar los patrones y deducir las causas y efectos de la mayor parte de los eventos que a continuación detallamos.

EVENTO DEL LÍMITE CENOMANIENSE/TURONIENSE

El límite C/T datado en 93,9 Ma coincide con un evento de extinción relacionado con un suceso anóxico conocido como *Oceanic Anoxic Event 2* (OAE2) o evento Bonarelli, que está muy bien representado en Italia, así como en muchos cortes marinos distribuidos por todo el mundo. Se trata de unas facies arcillosas oscuras muy ricas en materia orgánica, que presentan disolución de carbonatos. Este evento, ocurrido en el Cretácico, duró aproximadamente medio millón de años afectando a muchos grupos de microorganismos, de invertebrados marinos y a algunos vertebrados como los reptiles Ichthyosauria.

Los foraminíferos planctónicos y pequeños bentónicos han sido estudiados por Carlos A. Sánchez Quiñónes en su tesis doctoral defendida en 2014. Los cortes estudiados (Oued Bahloul en Túnez y El Chorro y Baños de la Hedionda en España) le han permitido poder establecer los patrones de extinción de los foraminíferos. En el corte de El Chorro el evento anóxico tiene dos metros de potencia, en los cuales los foraminíferos calcíticos están ausentes debido a las condiciones anóxicas y de disolución de carbonatos, encontrándose solo algunos foraminíferos aglutinados y radiolarios. Los foraminíferos bentónicos indican baja oxigenación de las aguas del fondo marino, incluso 40 cm por debajo del OEA2 las formas trocoespiraladas disminuyen de tamaño. Los foraminíferos planctónicos parecen extinguirse súbitamente en la base del evento anóxico (Sánchez-Quiñónes et al., 2010) y un patrón similar de extinción de los foraminíferos se observa en el corte de Baños de la Hedionda (Reolid et al., in prep.). Sin embargo, el intervalo anóxico en el corte de Oued Bahloul en

Túnez no presenta tanta disolución, tiene mayor potencia (> 30 m) y el patrón de extinción puede observarse con bastante detalle que se produce en los 6 m inferiores. Esta extinción supuso el 25% de las especies de foraminíferos planctónicos de aguas más profundas, pertenecientes a los géneros carenados (*Rotalipora*, *Praeglobotruncana* y *Thalmaninella*) y planoespiralados (*Globigerinelloides*), que se extinguieron gradualmente en la parte inferior de la Formación Bahloul (parte superior de la Biozona de *Rotalipora cushmani* y parte inferior de la biozona de *Whiteinella archaeocretacea*). Además, se produjo la proliferación de género oportunista *Hedbergella*, junto con la proliferación de bulimínidos y la desaparición de aproximadamente el 40% de los foraminíferos bentónicos. En consecuencia, este patrón de extinción puede ser calificado de gradual rápido, según la propuesta terminológica para los eventos de extinción realizada por Molina (2015).

Este evento fue utilizado por David Raup y Jack Sepkoski en 1986 para documentar una ciclicidad de 26,2 Ma de eventos de extinción. Además, fue puesto por Erle Kauffman en 1988 como ejemplo de extinción escalonada. Para ambos modelos los eventos de extinción del Eoceno superior también fueron sugeridos como ejemplo y los escalones habrían sido producidos por el impacto periódico de meteoritos o cometas, pero estas hipótesis nunca han sido confirmadas. De los supuestos escalones el evento más relevante sería el acontecido en el límite C/T, que es considerado un evento anóxico relacionando con efecto invernadero, aumento de la temperatura y una gran subida del nivel del mar; todo lo cual sería desencadenado por vulcanismo intensivo en los fondos oceánicos, que habría liberado los gases de efecto invernadero.

EVENTO DEL LÍMITE CRETÁCICO/PALEÓGENO

El límite K/Pg fue definido en el corte de El Kef, Túnez (Molina et al., 2006) y está datado en 66,0 Ma. Este evento es bien conocido como la quinta gran extinción en masa que produjo la extinción de los dinosaurios y animales invertebrados, tales como los ammonites, belemnites y rudistas. Otros muchos grupos de organismos fueron afectados en una extinción en masa, cuyo desencadenante fue el impacto de un gran meteorito (Álvarez et al., 1980). Este evento coincide precisamente con el límite que fue definido en la base de una arcilla oscura, que presenta un nivel rojo amarillento de pocos milímetros que contiene las evidencias de impacto, tales como un enorme exceso de iridio, cuarzos de choque, espinelas de níquel y microtectitas. El enorme meteorito impactó en la costa norte de la península de Yucatán, produciendo un enorme cráter, tsunami en el golfo de México y en el océano Atlántico y evidencias proximales como brecha de impacto, tsunamitas e incluso olistostromas.

Los mejores cortes para estudiar el patrón de extinción de los foraminíferos son los distales, tales como los situados en Túnez, España e Italia, en los cuales existe un registro continuo. El límite K/Pg en Gubbio (Italia) está muy condensado, pero Luterbacher y Premoli Silva en 1964 definieron una biozona de tan solo algunos centímetros de potencia para caracterizar a la arcilla del límite del Paleoceno basal. En este nivel fue donde Álvarez et al. (1980) encontraron por primera vez la anomalía de iridio. El mismo año Smit y Hertogen encontraron la anomalía en el corte de Caravaca y después en Agost (España), confirmando la teoría impactista. En estos cortes la arcilla del límite es más potente y permitió confirmar que el patrón de extinción de los foraminíferos planctónicos es súbito (Molina et al., 1996, 1998, 2005). En Túnez el tránsito Cretácico-Paleógeno es muy continuo y más potente, concretamente en los cortes de El Kef, Aïn Settara y Elles, que también permitieron reconocer el mismo patrón súbito (Arz et al., 1999; Arenillas et al., 2000a,b). En todos los cortes citados y en otros del Tethys (Zumaya, Bidart, etc.), el 91% de los foraminíferos planctónicos se extinguieron súbitamente en coincidencia con el nivel rojo amarillento en el que se acumulan las evidencias de impacto meteorítico. La extinción afectó de forma masiva a los globotruncánidos grandes y carenados, que eran de estrategia K y estaban adaptadas a las aguas profundas de bajas latitudes. Sobrevivieron principalmente algunos heterohelícidos pequeños y seriados, que eran de estrategia r y estaban más adaptados a altas latitudes. Los pequeños foraminíferos bentónicos que vivían en los grandes fondos marinos fueron mucho menos afectados, pero las pocas especies que se extinguieron lo hicieron también en coincidencia con el nivel de las evidencias de impacto meteorítico (Alegret et al., 2003; Alegret en Molina et al., 2006a). Por lo tanto, este patrón de extinción puede ser calificado de súbito (Molina, 2015).

Actualmente está muy bien documentado que la causa desencadenante fue el impacto de un gran meteorito en el norte de la península de Yucatán que produjo un cráter de unos 170 km de diámetro. El impacto habría producido grandes cambios de temperatura, lluvia ácida, oscurecimiento global y otros efectos catastróficos de escala global. Dado que el patrón de extinción súbito coincide exactamente con el nivel de evidencias de impacto, existe un consenso bastante amplio por establecer la relación de causa y efecto entre impacto y extinción. Sin embargo, algunos investigadores se creen el patrón gradual de extinción de Gerta Keller, que es erróneo debido al efecto Signor-Lipps, y prefieren pensar que la causa desencadenante fue el vulcanismo masivo en el Deccan (India).

EVENTO DEL LÍMITE PALEOCENO/EOCENO

El límite P/E fue definido en el corte de Dababiya (Egipto) y datado en 56,0 Ma. El criterio utilizado fue una anomalía negativa del $\delta^{13}\text{C}$ que coincide con una crisis de extinción en masa de los pequeños foraminíferos bentónicos batiales y abisales (Alegret et al. 2005). Este evento se caracteriza por un calentamiento global que tuvo un evento hipertermal justo en el límite P/E. Para la mayoría de los organismos el aumento de temperatura fue beneficioso y se diversificaron mucho casi todos los animales y plantas. Lemoine en el siglo XIX, así como Teilhard de Chardin y Russell en el siglo XX pusieron de manifiesto una gran radiación de mamíferos, denominada “evento de dispersión de mamíferos”, que ocuparon muchos de los nichos ecológicos que habían dejado vacantes los dinosaurios. La vegetación tropical-subtropical se extendió hacia los polos y lo mismo ocurrió con casi todas las especies animales.

Los foraminíferos planctónicos, especialmente los acaríninidos y muchos morozóvelidos, también se diversificaron y migraron hacia altas latitudes, lo cual ha sido documentado en varios cortes españoles, tales como Alamedilla (Granada), Caravaca (Murcia) y Zumaya (Guipúzcoa), donde se observa su apogeo en relación con la arcilla del límite y no se producen extinciones significativas (Canudo y Molina, 1992; Molina et al., 1994, 1999; Arenillas y Molina, 1996, 2000). Sin embargo, los pequeños foraminíferos bentónicos batiales y abisales fueron muy afectados, extinguiéndose casi la mitad de las especies a escala mundial. Concretamente en el corte de Alamedilla se observa la extinción del 37% de las especies en un intervalo de 30 cm por debajo de la arcilla disóxica con disolución de carbonatos, y un patrón similar se observa también en Caravaca y Zumaya (Schmitz et al., 1997; Alegret et al., 2009, 2010; Zili et al., 2009). Las formas que se extinguieron eran principalmente especies con conchas calcíticas, muchas de las cuales habían sobrevivido a la crisis del límite K/Pg. El evento de extinción de los pequeños foraminíferos bentónicos presenta un patrón de extinción gradual rápido, que aconteció en aproximadamente 100.000 años (Molina, 2015).

La causa desencadenante más plausible fue propuesta por Owen y Rea en 1992: la apertura del Atlántico norte, generó un intenso vulcanismo, un aumento de la actividad hidrotermal, liberó grandes cantidades de dióxido de carbono, produciendo efecto invernadero y un aumento gradual de la temperatura. Además, Dickens y otros propusieron en 1997 que cuando el calentamiento afectó a los fondos marinos se liberaron los hidratos de metano y se produjo un rápido evento hipertermal. Así se alcanzó la temperatura más alta de todo el Terciario, 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.

EVENTO DEL TRÁNSITO EOCENO MEDIO–EOCENO SUPERIOR (BARTONIENSE-PRIABONIENSE)

Es el evento peor conocido entre los aquí descritos y el límite entre los pisos Bartonien/Priabonien aún no ha sido definido oficialmente, aunque se sitúa muy imprecisamente alrededor de los 38 Ma. Prothero en 1994 describe la transición Eoceno-Oligoceno como un “paraíso perdido”, en el que se extinguen muchos organismos continentales desde que se inicia el enfriamiento en el Eoceno medio. En los medios marinos, otros como Hansen en 1987 y Hickman en 2003, pusieron de manifiesto la extinción de muchos moluscos de aguas cálidas. Hallock y otros en 1991 indicaron que muchas especies de macroforaminíferos también se extinguieron en este evento.

Los foraminíferos planctónicos sufrieron una de las crisis principales de su historia. Las especies muricadas y carenadas del género *Morozovelloides* se extinguieron, así como la mayoría de las especies del género *Acarinina*. El patrón de extinción gradual lento del 33% de las especies se ha puesto de manifiesto en el corte de Torre Cardela en la provincia de Granada (Gonzalvo y Molina 1996). El patrón de extinción muestra dos escalones de intensidad, al principio en que se extingue el género *Orbulinoides* y al final en que se extinguen las formas muricadas y carenadas. El largo proceso de extinción se registra en 35 m, que suponen 2 Ma, desde hace 40 a 38 Ma, y puede ser considerado como una extinción gradual lenta (Molina, 2015).

La causa desencadenante de este evento sería el aislamiento de la Antártida, que dio lugar al establecimiento de una corriente circum-antártica y generó un enfriamiento climático en aquel continente. Según Shackleton y Kennett en 1975, al cubrirse el polo sur de nieve y hielo permanente se produjo efecto albedo y el enfriamiento se hizo global generando una glaciación. Por tanto, estas causas geológicas produjeron la extinción gradual de las especies adaptadas a medios cálidos.

EVENTO DEL LÍMITE EOCENO/OLIGOCENO

El límite E/O fue definido en Massignano (Italia) en el nivel donde se produce la extinción de los hantkenínidos (foraminíferos planctónicos) y ha sido datado en 33,9 Ma. Los mamíferos son uno de los grupos que más fueron afectados, sufriendo una gran renovación denominada “gran ruptura faunística de Stehlin” que ha sido muy bien documentada en Europa por Hartenberger en 1998. Por otro lado, Hickman en 2003 encontró en América que los moluscos tropicales muestran otro evento de extinción al comienzo de la glaciación Oi-1, que se produjo en el Oligoceno basal.

Los foraminíferos planctónicos estudiados en los cortes granadinos de Torre Cardela, Fuente Caldera y Molino de Cobo (Martínez Gallego y Molina, 1975; Molina, 1986; Molina et al., 1988, 1993, 2006) y en Massignano (Gonzalvo y Molina, 1992) se extinguen de forma gradual en un intervalo de 1 m de potencia que representa aproximadamente 40.000 años. La extinción afectó al 31% de las especies que existían, primero se extinguieron los turborotálidos carenados y después los hantkenínidos espinosos, que estaban adaptados a aguas cálidas. Por tanto, el patrón es claramente de extinción en masa gradual rápida (Molina, 2015).

La causa desencadenante fue la misma que afectó al evento anterior, es decir el aislamiento de la Antártida que provocó un nuevo pulso de enfriamiento que culminó en el Oligoceno inferior. Además, se cerró el estrecho de Turgai entre Europa y Asia, lo cual produjo el gran intercambio faunístico de la “gran ruptura faunística de Stehlin”. Tras la propuesta de la teoría impactista por Álvarez y otros en 1980, se propuso que este evento también habría sido desencadenado por impactos de meteoritos o cometas de forma periódica y cíclica, ya que en el Eoceno superior existen al menos tres eventos de impacto muy bien documentados. Sin embargo, las extinciones no coinciden con los impactos, ya que se sitúan en el Priaboniense medio y no se puede establecer la relación de causa y efecto (Molina et al., 1993, 2006b). Los meteoritos no fueron lo suficientemente grandes ni la catástrofe de alcance mundial para producir extinción en masa.

EVENTO DE EXTINCIÓN DEL PLEISTOCENO

El Cuaternario está caracterizado por una serie de glaciaciones y su base se ha definido recientemente en 2,58 Ma. Durante el Pleistoceno (2,58-0,0117 Ma) la megafauna muestra bastantes fluctuaciones y una considerable pérdida de diversidad de los grandes vertebrados, extinguiéndose muchos que habían evolucionado en el Terciario y sustituido a los dinosaurios. La inicial dispersión de los homínidos en Eurasia hace aproximadamente 1,5 Ma no parece haber tenido una influencia tan relevante en la extinción de la megafauna como los cambios climáticos (Palombo, 2014). En las regiones frías del hemisferio norte evolucionó una fauna de grandes mamíferos peludos, tales como los mamuts, que sobrevivieron a los periodos interglaciares. En América el cierre del istmo de Panamá hace unos 3 Ma generó un gran intercambio faunístico que produjo más diversidad y extinción en América del sur. En Australia, la mayor parte de las extinciones de la megafauna se produjeron antes de la llegada de los homínidos hace 0,046 Ma (Wroe et al., 2013).

En los fondos marinos (600-4000m) en el Plioceno superior hace 3,6 Ma se inició una extinción en masa de seis familias de foraminíferos (105 especies), sobreviviendo una sola especie hasta la actualidad. Esta extinción tuvo su auge durante el Pleistoceno medio (1,2-0,55 Ma) en que se extinguieron 76 de las 105 especies (Hayward et al., 2012). Esta extinción afectó aproximadamente al 20% de los foraminíferos bentónicos batiales y abisales, se trata claramente de una extinción en masa gradual lenta, que duró casi 3 Ma y tuvo varios escalones o pulsaciones de intensidad siendo el más intenso el del Pleistoceno medio.

La causa desencadenante de estas extinciones fueron las grandes variaciones orbitales (Milankovitch) de la Tierra que produjeron los cambios climáticos de las glaciaciones cuaternarias, especialmente la transición climática del Pleistoceno medio, que pasó de ciclos cortos de 0,04 Ma a ciclos largos de 0,1 Ma. En los medios marinos descendió la temperatura del fondo, aumentó la disolución de carbonatos y declinó el suministro de alimento de fitoplancton fuente de los detritos del que se alimentaban los foraminíferos bentónicos. En los medios terrestres los periodos glaciares fueron los que más extinciones causaron, aunque muchas especies de la megafauna sobrevivieron, algunas aisladas, hasta que el *Homo sapiens* produjo su extinción en el siguiente evento.

EVENTO DE EXTINCIÓN EN MASA ACTUAL

Este evento es conocido como la sexta gran extinción en masa, que fue popularizada por Leakey y Lewin en 1995 y ha sido puesta de manifiesto también en Aragón (Molina y Lorente, 2000). La extinción está ocurriendo desde que la especie humana salió de África para extenderse por todo el mundo y se puede dividir en tres fases (Molina, 2008). La primera comenzó cuando los primeros *Homo sapiens* se dispersaron fuera de África hace unos 100.000 años, la segunda comenzó con el Holoceno al desarrollarse la agricultura hace unos 10.000 años y la tercera comenzó con el Antropoceno y con el calentamiento climático actual.

En África y Eurasia la fauna ya estaba adaptada a la coexistencia con los homínidos, pero los Neandertales se extinguieron unos 10.000 años después de que los *H. sapiens* llegaran a Europa y otros grandes mamíferos también se extinguieron. En Australia las últimas extinciones de la megafauna se produjeron hace unos 40.000 años cuando llegaron los humanos modernos y les dieron “el golpe de gracia” (Elias y Schreve, 2013). Lo mismo ocurrió en América desde hace unos 12.500 años, en Madagascar hace unos 2.000 años y en Nueva Zelanda hace tan solo unos 1.000 años. La mayoría de los grandes mamíferos peludos se extinguieron a final del últi-

mo periodo glacial, pero algunos Mamut sobrevivieron aislados hasta hace tan solo 4.000 años (Pastor y Moen, 2004). La segunda fase comenzó hace unos 10.000 años con la invención y desarrollo de la agricultura y la ganadería, que permitió superar el límite natural de los ecosistemas locales y comenzar a superpoblar. La tercera fase se ha iniciado con el desarrollo de la industria, quemando los combustibles fósiles y generando calentamiento global. La acción destructora de la especie humana sobre la naturaleza suele tener tres modalidades principales: sobreexplotación (caza y pesca), introducción (invasión) de especies exóticas y destrucción de hábitat naturales. Así se ha extinguido la mayor parte de la megafauna que había sobrevivido a la extinción del Pleistoceno. Según Sepkoski y otros actualmente se extinguen unas 100 especies diarias de todo tipo de organismos, pero la diversidad aún es alta y la sexta extinción en masa aún no se ha completado, aunque el patrón de extinción parece ser en masa gradual rápido.

La causa desencadenante de este evento está muy bien conocida y es de tipo biológico: la extraordinaria proliferación de la especie humana. La superpoblación y el modo de vida no sostenible tienen unos efectos muy destructivos sobre el medio ambiente, la flora y la fauna. Existe un gran consenso de que el reciente calentamiento global está causado por el hombre, como ponen de manifiesto los informes del IPCC de la ONU. Debido al calentamiento se están derritiendo los glaciares y la consiguiente subida del nivel del mar tendrá efectos muy catastróficos sobre nuestra civilización. El hombre es una especie muy oportunista que puede que no llegue a extinguirse pronto, pero el colapso de nuestra civilización parece inevitable si no se ponen los medios necesarios para detener esta sexta extinción en masa.

CONCLUSIONES

Los eventos expuestos indican que los patrones de extinción en masa pueden ser de varios tipos: extinción en masa súbita, extinción en masa rápida y extinción en masa lenta. La extinción en masa súbita ocurre casi instantáneamente a la escala geológica y el proceso dura algunos años o décadas (K/Pg). La extinción en masa rápida ocurre gradualmente en periodos de corta duración de alrededor de 0,1 Ma (C/T, P/E, E/O y Q2). La extinción en masa lenta ocurre de forma más o menos gradual en periodos de larga duración de alrededor de 1 Ma (BRT-PRB y Q1). El modelo de extinciones escalonadas propuesto por algunos autores podría asimilarse a la extinción en masa lenta, cuyo proceso gradual puede tener distintas pulsaciones de intensidad. Sin embargo, en otros casos se trata de eventos de extinción próximos pero distintos.

Los eventos aquí estudiados ocurrieron hace 93,9, 66,0, 56,0, 40-38, 33,9, 2,58-0,55 y 0,1 Ma, la mayor parte de estos eventos fueron utilizados por algunos autores para proponer una ciclicidad, causada por impactos meteoríticos, que evidentemente no existe. Los impactos meteoríticos son una causa desencadenante excepcional de extinción en masa, que solo ha sido bien documentada en el K/Pg. Sin embargo, los impactos meteoríticos en el Eoceno superior y los cometas en el Cuaternario no tuvieron la suficiente magnitud para provocar una catástrofe global.

En definitiva, las causas desencadenantes han de ser compatibles con los patrones de extinción y son de tres tipos: extraterrestres (impactos de grandes meteoritos, variaciones astronómicas), geológicas (tectónica que genera vulcanismo y otros fenómenos) y biológicas (enorme proliferación de una especie). Las causas biológicas de competición y selección natural son las que actúan normalmente produciendo la extinción de fondo. La extraordinaria proliferación de la especie humana, que está desencadenando una extinción en masa, es una causa muy excepcional. Una vez desencadenado un evento de extinción, existen unas causas próximas que completan el proceso, entre ellas el cambio climático está siempre presente. Otras causas próximas son la anoxia en los fondos oceánicos, la lluvia ácida y los cambios de nivel del mar, entre otras.

REFERENCIAS

- Álvarez, L.W., 1997. *T. rex* and the Crater of Doom. Princeton University Press, 202 pp.
- Álvarez, L.W., Álvarez, W., Asaro, F., Michel, H.V., 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* 208, 1095-1108.
- Alegret, L., Molina, E., Thomas, E., 2003. Benthic foraminiferal turnover across the Cretaceous/Paleogene boundary at Agost (southeastern Spain): paleoenvironmental inferences. *Marine Micropaleontology* 48, 251-279.
- Alegret, L., Ortiz, S., Arenillas, I., Molina, E., 2005. Paleoenvironmental turnover across the Paleocene/Eocene Boundary at the Stratotype section in Dababiya (Egypt) based on benthic foraminifera. *Terra Nova* 17, 526-536.
- Alegret, L., Ortiz, S., Molina, E., 2009. Extinction and recovery of benthic foraminifera across the Paleocene-Eocene Thermal Maximum at the Alamedilla section (Southern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 279, 186-200.

- Alegret, L., Ortiz, S., Arenillas, I., Molina, E., 2010. What happens when the ocean is overheated? *Geological Society of America Bulletin* 122, 1616-1624.
- Arenillas, I., Molina, E., 1996. Bioestratigrafía y evolución de las asociaciones de foraminíferos planctónicos del tránsito Paleoceno-Eoceno en Alamedilla (Cordilleras Béticas). *Revista Española de Micropaleontología* 18, 75-96.
- Arenillas, I., Molina, E., 2000. Reconstrucción paleoambiental con foraminíferos planctónicos y cronoestratigrafía del tránsito Paleoceno-Eoceno de Zumaya (Guipúzcoa). *Revista Española de Micropaleontología* 32, 283-300.
- Arenillas, I., Arz, J.A., Molina, E., Dupuis, C., 2000a. An independent test of planktic foraminiferal turnover across the Cretaceous/Paleogene (K/P) boundary at El Kef, Tunisia: catastrophic mass extinction and possible survivorship. *Micropaleontology* 46, 31-49.
- Arenillas, I., Arz, J.A., Molina, E., Dupuis, C., 2000b. The Cretaceous/Tertiary boundary at Aïn Settara, Tunisia: sudden catastrophic mass extinction in planktic foraminifera. *Journal of Foraminiferal Research* 30, 202-218.
- Arz, J.A., Arenillas, I., Molina, E., Dupuis, C., 1999. Los efectos tafonómico y "Signor-Lipps" sobre la extinción en masa de foraminíferos planctónicos en el límite Cretácico/Terciario de Ellès (Túnicia). *Revista de la Sociedad Geológica de España* 12, 251-267.
- Canudo, J.I., Molina, E., 1992. Planktic foraminiferal faunal turnover and bio-chronostratigraphy of the Paleocene-Eocene boundary at Zumaya (Northern Spain). *Revista de la Sociedad Geológica de España* 5, 145-157.
- Elias, S., Schreve, D., 2013. Vertebrate records: Late Pleistocene megafaunal extinctions. *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier. 700-712.
- Gonzalvo, C., Molina, E., 1992. Bioestratigrafía y cronoestratigrafía del tránsito Eoceno-Oligoceno en Torre Cardela y Massignano (Italia). *Revista Española de Paleontología* 7, 109-126.
- Gonzalvo, C., Molina, E., 1996. Bioestratigrafía y cronoestratigrafía del tránsito Eoceno medio-Eoceno superior en la Cordillera Bética. *Revista Española de Micropaleontología* 27, 25-44.
- Hallan, A., Wignall, P., 1997. *Mass Extinctions and Their Aftermath*. Oxford University Press, 320 pp.
- Hayward, B.W., Kawagata, S., Sabaa, A.T., Grenfell, L., Van Kerckhoven, L., Johnson, K., Thomas, E., 2012. The last global extinction (mid-Pleistocene) of

deep-sea benthic foraminifera (Chrysaloganiidae, Ellipsoidinidae, Glandulodolosariidae, Plectofrondiculariidae, Stilostomellidae), their late Cretaceous-Cenozoic history and taxonomy. Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Special Publication 43, 408 pp.

Martínez Gallego, J., Molina, E., 1975. Estudio del tránsito Eoceno-Oligoceno con foraminíferos planctónicos al Sur de Torre Cardela (Provincia de Granada, Zona Subbética). Cuadernos de Geología 6, 177-195.

Molina, E., 1986. Description and biostratigraphy of the main reference section of the Eocene/Oligocene boundary in Spain: Fuente Caldera section. Developments in Paleontology and Stratigraphy 9, 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., 2007. Causas de los principales eventos de extinción en los últimos 66 millones de años. Revista de la Real Academia de Ciencias de Zaragoza 62, 37-64.

Molina, E., 2008. Etapas y causas de la sexta extinción en masa. Actas X Jornadas Aragonesas de Paleontología, 187-203.

Molina, E., 2015. Evidence and causes of the main extinction events in the Paleogene based on extinction and survival patterns of foraminifera. Earth-Science Reviews 140, 166-181.

Molina, E., Lorente, J.M., 2000. Causas e incidencias de la última extinción en masa en Aragón. Naturaleza Aragonesa 6, 20-25.

Molina, E., Keller, G., Madile, M., 1988. Late Eocene to Oligocene events: Molino de Cobo, Betic Cordillera, Spain. Revista Española de Micropaleontología 20, 491-514.

Molina, E., Gonzalvo, C., Keller, G. 1993. The Eocene-Oligocene planktic foraminiferal transition: extinctions, impacts and hiatuses. Geological Magazine 130, 483-499.

Molina, E., Canudo, J.I., Martínez, F., Ortiz, N., 1994. Integrated Stratigraphy across the Paleocene/Eocene boundary at Caravaca, Southern Spain. Eclogae Geologicae Helvetiae 87, 47-61.

- Molina, E., Arenillas, I., Arz, J.A., 1996. The Cretaceous/Tertiary boundary mass extinction in planktic foraminifera at Agost, Spain. *Revue de Micropaléontologie* 39, 225-243.
- Molina, E., Arenillas, I., Arz, J.A., 1998. Mass extinction in planktic foraminifera at the Cretaceous/Tertiary boundary in subtropical and temperate latitudes. *Bulletin de la Société géologique de France* 169, 351-363.
- Molina, E., Arenillas, I., Pardo, A., 1999. High resolution planktic foraminiferal biostratigraphy and correlation across the Paleocene/Eocene boundary in the Tethys. *Bulletin de la Société géologique de France* 170, 521-530.
- Molina, E., Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A., 2005. The Cretaceous/Paleogene boundary at the Agost section revisited: paleoenvironmental reconstruction and mass extinction pattern. *Journal of Iberian Geology* 31, 135-148.
- Molina E., Alegret L., Arenillas I., Arz J.A., Gallala N., Hardenbol J., Von Salis K., Steurbaut E., Vandenbeghe N., Zaghib-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, 263-278.
- Molina, E., Gonzalvo, C., Ortiz, S., 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.
- Palmer, T., 2003. *Perilous Planet Earth*. Cambridge University Press, 522 pp.
- Palombo, M.R., 2014. Deconstructing mammal dispersals and faunal dynamics in SW Europe during the Quaternary. *Quaternary Science Reviews* 96, 50-71.
- Pastor, J., Moen, R.A., 2004. Ecology of ice-age extinctions. *Nature* 431, 639-640.
- Raup, D.M., 1991. *Extinction: Bad Genes or Bad Luck?* Norton and Company, New York, 210 pp.
- Reolid, M., Sánchez-Quinónez, C.A., Alegret, L., Molina, E., 2015. Palaeoenvironmental turnover across the Cenomanian-Turonian transition in Oued Bahloul, Tunisia: Foraminifera and geochemical proxies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 417, 491-510.
- Sánchez-Quinónez C.A., Alegret L., Aguado R., Delgado A., Larrasoana J.C., Martín-Algarra A., O'Dogherty L., Molina E., 2010. Foraminíferos del tránsito

- Cenomaniense-Turonense en la sección de El Chorro, Cordilleras Béticas, sur de España. *Geogaceta* 49, 23-26.
- Schmitz, B., Asaro, F., Molina, E., Monechi, S., Von Salis, K., Speijer, R.P., 1997. High-resolution iridium, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, foraminifera and nannofossil profiles across the latest Paleocene benthic extinction event at Zumaya, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 133, 49-68.
- Ward, P., 1994. *The End of Evolution*. Bantam Books, 302 pp.
- Wroe, S., Field, J.H., Archer, M., Grayson, D.K., Price, G.J., Louys, J., Faith, J.T., Webb, G.E., Davidson, I., Mooney, S.D., 2013. Climate change frames debate over the extinction of megafauna in Sahul (Pleistocene Australia-New Guinea). *PNAS* 110, 8777-8781.
- Zili, L., Zagbib-Turki, D., Alegret, L., Arenillas, I., Molina, E., 2009. Foraminiferal turnover across the Paleocene/Eocene boundary at the Zumaya section, Spain: record of a bathyal gradual mass extinction. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 26, 729-744.