**REAL ACADEMIA DE CIENCIAS EXACTAS, FISICAS,
QUIMICAS Y NATURALES DE ZARAGOZA**

EVENTOS DE EXTINCIÓN DESDE EL CRETÁCICO A LA ACTUALIDAD: PATRONES, CAUSAS Y EFECTOS

DISCURSO DE INGRESO LEÍDO POR El ACADÉMICO ELECTO

Ilmo. Sr. D. EUSTOQUIO MOLINA MARTÍNEZ

*EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN SOLEMNE
CELEBRADO EL DÍA 16 DE JUNIO DEL AÑO 2016*

Y

DISCURSO DE CONTESTACIÓN POR EL

Ilmo. Sr. D. JUAN PABLO MARTÍNEZ RICA

ACADÉMICO NUMERARIO

ZARAGOZA

2016

**REAL ACADEMIA DE CIENCIAS EXACTAS, FISICAS,
QUIMICAS Y NATURALES DE ZARAGOZA**

EVENTOS DE EXTINCIÓN DESDE EL CRETÁCICO A LA ACTUALIDAD: PATRONES, CAUSAS Y EFECTOS

DISCURSO DE INGRESO LEÍDO POR El ACADÉMICO ELECTO

Ilmo. Sr. D. EUSTOQUIO MOLINA MARTÍNEZ

*EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN SOLEMNE
CELEBRADO EL DÍA 16 DE JUNIO DEL AÑO 2016*

Y

DISCURSO DE CONTESTACIÓN POR EL

Ilmo. Sr. D. JUAN PABLO MARTÍNEZ RICA

ACADÉMICO NUMERARIO

ZARAGOZA

2016

Depósito legal: Z 807-2016

Imprime:
Talleres Gráficos Edelvives

EVENTOS DE EXTINCIÓN DESDE EL CRETÁCICO A LA ACTUALIDAD: PATRONES, CAUSAS Y EFECTOS

POR EL

Ilmo. Sr. D. EUSTOQUIO MOLINA MARTÍNEZ

Preámbulo

Excelentísimo Señor Presidente de la Real Academia de Ciencias de Zaragoza,

Ilustrísimos Señores Académicos,

Señoras y Señores:

En primer lugar, quiero manifestar mi más profundo agradecimiento, tanto al presidente, como a todos los miembros académicos por el honor de haberme elegido y, especialmente, a los integrantes de la Sección de Ciencias Naturales por haberme propuesto previamente como académico. No es la primera vez que la Academia de Ciencias de Zaragoza me distingue con sus honores, ya que el 25 de septiembre de 2007, siendo presidente Horacio Marco Moll, acordó el concederme su Premio de Investigación 2006–2007 en la Sección de Ciencias Naturales, por lo que también estoy muy agradecido. Además, creo conveniente poner de manifiesto que con el presidente siguiente, Luis Joaquín Boya Balet, he tenido el honor de compartir muchas actividades dirigidas a la divulgación y defensa de la ciencia dentro del Seminario Interdisciplinar de la Universidad de Zaragoza.

Intentaré ser merecedor de la medalla número 12 que llevó el prestigioso naturalista aragonés, Pedro Ferrando Mas, que fue miembro fundador de la Academia de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales de Zaragoza. Esta misma medalla la ha llevado desde 1998 el gran paleontólogo, Eladio Liñán Guijarro, al que conocí en la Universidad de Granada cuando estudiaba geología, pues era de dos promociones anteriores a la mía. Desde que en 1979 finalicé mi tesis doctoral y me trasladé a la Universidad de Zaragoza, hemos compartido docencia e investigación y hemos sido buenos compañeros.

También quiero agradecer al académico correspondiente e iniciador de la paleontología en la Universidad de Zaragoza, Leandro Sequeiros San Román, que me propuso trasladarme a esta universidad para organizar la investigación y docencia en micropaleontología, ocupando la plaza que había dejado vacante el académico Emiliano Aguirre Enríquez, que se acababa de trasladar a la Universidad Complutense de Madrid. Leandro es un gran paleontólogo del que aprendí a enseñar y a divulgar la ciencia. Debido a su gran generosidad, eficacia y rigor es el científico que considero ha sido mi mejor maestro.

El tema elegido para este discurso de ingreso a la Academia, "*Eventos de extinción*

desde el Cretácico a la Actualidad: patrones, causas y efectos", es un tema muy de actualidad, de tipo interdisciplinar que integra datos e hipótesis provenientes tanto de la geología como de la biología. He tratado de realizar una revisión y síntesis, basada en datos tanto propios como de los miembros que han formado parte de mi equipo de micropaleontología a lo largo de estos últimos 35 años, a los que también estoy enormemente agradecido.

Finalmente, también deseo agradecer las sugerencias de mejora y las correcciones del manuscrito a los compañeros, colaboradores y amigos siguientes: Laia Alegret Badiola, Beatriz Azanza Asensio, Mario Bunge, Alberto Carreras Gargallo, Francisco Sierro Sánchez, Alberto A. Makinistian y Anne de Vernal. Además, no puedo olvidar a mi esposa, María Ángeles Castellano Milián, que ha corregido muchos de mis manuscritos y me ha dado el apoyo sentimental necesario para poder desarrollar la investigación y la docencia. Tampoco puedo olvidar a nuestros hijos, Ana, Rosa e Ignacio, que desarrollan su investigación posdoctoral (ellas en medicina y él en economía), con los cuales suelo discutir aspectos metodológicos y a los que creo haberles transmitido mi pasión por la Ciencia.

1. Antecedentes históricos

Hasta el siglo XVIII los filósofos y naturalistas que trataron la problemática de la extinción de las especies biológicas estaban muy influidos por el relato bíblico del diluvio universal, supuesto castigo divino que tendría como consecuencia la extinción selectiva de todas las formas de vida que no habían sido incluidas en el arca y, consecuentemente, el tiempo geológico se dividía en dos eones: antes del diluvio y después del diluvio (Sequeiros, 2002). Los primeros datos e interpretaciones científicas sobre la extinción de las especies los pusieron de manifiesto en el siglo XVIII algunos naturalistas, tales como Georges Luis Leclerc (conde de Buffon) y Georges Cuvier, quienes observaron que ciertas especies desaparecían en el registro fósil en varias épocas de la historia geológica. Según Rudwick (2008) estos descubrimientos dieron lugar al surgimiento del paradigma catastrofista. Sin embargo, la Santa Inquisición y sus brazos seculares, como por ejemplo la Universidad de la Sorbona, ejercían una gran presión y los naturalistas estaban muy condicionados por los mitos cristianos de la creación y el diluvio. Así, todavía en el siglo XIX el naturalista francés Alcide d'Orbigny, fundador de la Micropaleontología, proponía que habían ocurrido 27 eventos de extinción total seguidos de otros tantos periodos de creación (Moreau y Dory, 2005). Las ideas diluvistas todavía permanecen en la mitología popular y en algunas sectas religiosas con fuerte implantación en Estados Unidos de América.

El paradigma catastrofista fue lentamente reemplazado por el paradigma uniformitarista, que también, en algunas de sus versiones, aceptaba el concepto de extinción de las especies animales y vegetales. Así, Darwin en *El Origen de las Especies* (1859) sugería que las especies se extinguían de forma natural en un proceso sucesivo de extinción gradual, que la selección natural explicaría adecuadamente; del mismo modo, los aparentes eventos de extinción masiva los atribuía a imperfecciones del registro fósil. Influenciado por el uniformitarismo de Charles Lyell, Darwin no prestó mucho interés a los procesos de extinción masiva y se oponía a la idea de que muchas extinciones fueran causadas directamente por eventos catastróficos naturales. Los evolucionistas que desarrollaron la síntesis evolutiva, tales como el paleontólogo George Gaylord Simpson, pensaban que los nichos ecológicos vacantes por la extinción de las especies quedarían baldíos durante muchos millones de años antes de que las especies fueran capaces de ocuparlos por selección natural. Simpson (1944) y otros evolucionistas de la época consideraron que la extinción jugaba un papel en la evolución menos relevante que el papel que había originalmente sugerido Darwin.

Por tanto, durante mucho tiempo fueron pocos los autores que se interesaron por el

fenómeno de la extinción. Los más interesados fueron De Laubenfels (1956) y Schindewolf (1963), que defendían un larvado neocatastrofismo, que proponía la idea de que la Tierra había sido afectada repetidamente por convulsiones medioambientales. En este sentido, propusieron la hipótesis de que la extinción de los dinosaurios podría haber sido causada por los efectos catastróficos del impacto de un enorme meteorito, pero no lograron encontrar pruebas para demostrar su hipótesis. En EE UU, Newell (1963) también defendió las ideas neocatastrofistas y puso de manifiesto una serie de crisis en la historia de la vida. Finalmente, los eventos de extinción despertaron gran interés con la propuesta de la teoría impactista de Álvarez et al. (1980), quienes encontraron una prueba (anomalía de iridio) que documentaba el impacto de un meteorito de aproximadamente 10 km de diámetro, precisamente en el límite Cretácico/Paleógeno hace 66 millones de años, que era la causa de que los dinosaurios y otros muchos organismos se hubieran extinguido. Esta teoría revolucionó el campo de las Ciencias de la Tierra, contribuyendo a la sustitución del paradigma uniformitarista por el paradigma neocatastrofista. En las últimas tres décadas numerosos geólogos y paleontólogos, a muchos de los cuales citaré más adelante, han encontrado otras pruebas del impacto y han investigado los patrones de extinción en los diferentes grupos de organismos.

Además, se han estudiado otros eventos de extinción ocurridos a lo largo de la historia geológica. Algunos autores, especialmente Raup y Sepkoski (1984) y Sepkoski (1993, 1997) recopilaron muchos datos y pusieron de manifiesto una serie de eventos de extinción, que se alternan con largos periodos en que las especies se han ido renovando en un proceso aleatorio denominado extinción de fondo. Estos datos muestran que la diversidad ha ido aumentando, pero que también ha disminuido en una serie de eventos en los que se han extinguido un porcentaje significativo de especies en periodos de tiempo relativamente breves. Además de numerosos eventos de extinción menores, se reconocen cinco grandes eventos de extinción en masa en los que se extinguieron más del 75 % de las especies. Estos grandes eventos de extinción acontecieron a finales del Ordovícico, del Frasniense (Devónico Superior), del Pérmico, del Triásico y del Cretácico.

2. Aspectos conceptuales

Las especies biológicas llegan a su fin al desaparecer sus poblaciones de una forma más o menos lenta, aleatoria y continua a lo largo de los tiempos geológicos, esto es lo que se denomina extinción de fondo. Hay que tener cuidado de no confundir los términos

extinción y desaparición como hacen muchos profanos en el tema, el término desaparición tiene una connotación local y debe usarse cuando una población de la especie deja de estar presente en una región, pero se denomina extinción cuando desaparecen todas las poblaciones de toda la Tierra. Además del proceso de extinción de fondo hubo periodos de tiempo en los cuales la tasa de extinción se aceleró, dando lugar a eventos de extinción. A lo largo de la historia geológica ha habido 5 grandes eventos de extinción en masa en que han desaparecido aproximadamente tres cuartas partes de las especies y que afectaron en mayor o menor medida a la mayoría de los grupos. Además, los datos paleontológicos apuntan hacia la existencia de más de 12 eventos que también pueden ser considerados de extinción en masa, pero que no involucraron a tantas especies, siendo algunos grupos muy afectados y otros muy poco o incluso proliferaron. Para los eventos de extinción se han propuesto básicamente dos modelos: extinción en masa gradual y extinción en masa catastrófica, este último debería ser más correctamente denominado "súbito" como opuesto a "gradual" y las extinciones en masa gradual pueden ser subdivididas según su duración, así una extinción en masa gradual rápida duraría alrededor de 100.000 años y una extinción en masa gradual lenta duraría alrededor de 1 millón de años (Molina, 2006, 2007, 2015).

El patrón de extinción de cada evento ilustra sobre las posibles causas que han provocado la extinción, así un patrón gradual no es compatible con una causa de muy corta duración. Las causas que han desencadenado y producido las extinciones son variadas. En la extinción de fondo las causas principales son la competición y el endemismo. Durante el largo proceso de extinción de fondo, rasgos como el desarrollo larvario planctónico, la amplia distribución geográfica y la alta riqueza específica favorecen la supervivencia de especies y géneros (Jablonski, 1986). Los eventos de extinción en masa son afectados por otras causas, serían principalmente desencadenados por causas extraterrestres y geológicas (Álvarez et al., 1980; Kaiho, 1994; Thomas, 2007; Shulte et al., 2010; McGowran, 2012, entre otros). Probar las causas de eventos acontecidos hace millones de años no es fácil, sobre todo en aquellas posiblemente desencadenadas por radiaciones solares o cósmicas. Causas biológicas, tales como el predominio de una sola especie, no parecen haber desencadenado ninguna extinción en masa durante la mayor parte del Fanerozoico. Sin embargo, datos recientes sugieren que un evento de este tipo está en marcha actualmente, siendo la causa más obvia de este evento de extinción en masa, la extraordinaria proliferación de la especie humana y sus actividades industriales, estando causando la sexta gran extinción en masa (Leakey y Lewin, 1995).

La relación de causa y efecto solo puede ser establecida cuando existe coincidencia y

correlación plausible con un patrón de extinción, teniendo que haber una acción determinante de la causa sobre el efecto y lógicamente la causa no puede ocurrir después del efecto (Bunge, 1983). Para establecer la coincidencia se requieren dataciones muy precisas de las evidencias, que en algunos eventos aún no se han logrado. Hay que diferenciar dos tipos de causas: desencadenantes y próximas. Las causas próximas pueden ser muy particulares y de naturaleza muy diferente a la causa desencadenante, que solo sería aquella que inicia el proceso alterando las condiciones medioambientales. Las causas próximas son las que van completando el proceso y suelen ser los factores limitantes, siendo el factor temperatura el más frecuente en casi todos los eventos de extinción e incluso es considerado como el principal factor de extinción (Stanley, 1984). Generalmente el frío provoca extinciones mientras que el calor genera diversificación y proliferación, pero lo que a unos organismos puede perjudicar a otros puede beneficiar. Los cambios medioambientales han de ser geográficamente muy amplios, ecológicamente muy severos y relativamente rápidos para que los organismos no puedan emigrar o acomodarse a los nuevos ambientes y se extingan. Según Wignal en Taylor (2004) entre las causas más frecuentes están el vulcanismo masivo, los cambios del nivel del mar, la anoxia marina, el calentamiento global, las glaciaciones, la ruptura de la productividad marina, el impacto de grandes meteoritos y el efecto de radiaciones (rayos gamma, supernovas y otras).

Las extinciones en masa nunca son totales sino que son selectivas y afectan a unas especies más que a otras dependiendo de la causa desencadenante. Durante un evento de extinción en masa se pueden identificar tres fases o intervalos: extinción, supervivencia y recuperación (Kauffman y Erwin, 1995; Kauffman y Harries, 1996). En el transcurso de estas fases las diferentes especies reaccionan de varios modos, extinguiéndose en el momento del evento (taxones extintos) o poco después (taxones de extinción retrasada), teniendo ventaja oportunistamente o de las condiciones alteradas (taxones desastre), huyendo de las condiciones alteradas a refugios desde los cuales retornan cuando las condiciones vuelven a lo normal (taxones Lázaro), generando nuevas formas más o menos efímeras que representan el comienzo de nuevos linajes (taxones progenitores), o resistiendo las condiciones medioambientales alteradas (taxones supervivientes).

En las últimas décadas, los conceptos teóricos para el fenómeno de la extinción han sido desarrollados por numerosos investigadores (Berggren y Van Couvering, 1984; De Renzi, 1988; Chaloner y Hallam, 1989; Donovan, 1989; Kauffman y Walliser, 1990, Raup, 1991; Glen, 1994; Molina, 1994, 1995; Ward, 1994; Agustí, 1996; Hart, 1996; Álvarez, 1997; Hallam y Wignall, 1997; Sequeiros, 2002; Palmer, 2003; Rivas, 2004; Taylor, 2004; Twitchett, 2006; MacLeod, 2013; Molina, 1995, 2004, 2006, 2007, 2015, entre otros).

3. Aspectos metodológicos

Esta síntesis encuentra su justificación empírica en datos propios desde que realicé la tesis doctoral en la Universidad de Granada (Molina, 1980) y en investigaciones realizadas por más de una decena de investigadores, que han participado en el grupo de micropaleontología, que he formado desde 1980 en la Universidad de Zaragoza. Nuestras investigaciones se han basado principalmente en el estudio de los restos de caparazones de foraminíferos fósiles, tanto planctónicos como pequeños bentónicos, pero también se han considerado datos procedentes de otros grupos de fósiles e investigadores. Unos grupos de organismos fósiles son más útiles que otros para conocer los patrones de extinción y las estrategias de supervivencia de las especies, ya que se necesita implementar estudios bioestratigráficos muy detallados que con los fósiles más grandes y raros no son posibles. Ciertos grupos de organismos estuvieron muy restringidos a determinados ambientes o fosilizaron muy raramente, por lo que resulta más difícil establecer sus patrones y causas de extinción. Un buen ejemplo resulta ser el registro de los dinosaurios, que suelen ser escasos y aparecer muy fragmentados, siendo tan deficiente que está muy afectado por el efecto "Signor-Lipps" (Signor y Lipps, 1982) y se está tardando mucho tiempo en poder establecer definitivamente que se extinguieron de forma catastrófica. Este efecto ocurre cuando los fósiles son raros y el estudio es poco detallado. Por el contrario, los microfósiles y especialmente los foraminíferos son enormemente útiles dado su excelente registro, debido a su pequeño tamaño, amplia distribución y abundancia en los ambientes oceánicos. Los foraminíferos planctónicos, de acuerdo con nuestra hipótesis bien contrastada, permiten establecer los patrones de extinción, las estrategias adaptativas, los efectos y deducir las causas de extinción, especialmente en el Cretácico Superior y Paleógeno (Molina, 2006, 2007, 2015).

Los cortes geológicos de superficie y los sondeos de los fondos marinos estudiados, en los que se basa esta síntesis de revisión, se localizan en diferentes regiones por todo el mundo. Los principales cortes se localizan en España, tanto en las Cordilleras Béticas (Agost, Alamedilla, Baños de la Hedionda, Caravaca, El Chorro, El Navazuelo, Fuente Caldera, Molino de Cobo, Torre Cardela y Zarabanda), como en los Pirineos (Arguis, Artieda, Campo, Gorrondatxe, Osinaga, Tremp y Zumaya). En el extranjero en Italia (Gubbio, Massignano y Possagno), en Bélgica (Knokke), en Francia (Bidart), en Túnez (Aïn Settara, El Kef, Elles, Oued Balhoul y Sejnen), en Egipto (Dababiya), en México (Cosquihui, El Mimbral, La Lajilla y La Ceiba) y en Cuba (Loma Capiro, Noroña, Peñalver y Santa Isabel). Los principales sondeos se localizan en el Océano Atlántico (DSDP 94, 116, 363, 266, 401, 402 y 612), en el Océano Índico (DSDP 214, 216, 219, 223, 242 y 253)

y en el Océano Pacífico (DSDP 227, 292 y 462).

Desde el punto de vista metodológico, en el campo o en los sondeos los muestreos se realizaron a escala métrica, excepto en los tramos donde se registran los eventos de extinción, las evidencias de impacto meteorítico o cualquier otra evidencia que pudiese haber causado las extinciones. Para que los resultados fueran significativos, estos tramos se muestrearon con el mayor detalle posible, con una separación vertical de las muestras variable de 2 a 20 centímetros, de tal forma que estos muestreos de alta resolución cubrieran todo el tramo sedimentario con muestras continuas. Dado que la toma de muestras tan próximas con frecuencia supera el intervalo normal de bioturbación, hay que tener muy en cuenta los procesos tafonómicos de reelaboración e infiltración (Molina et al., 2002). En el laboratorio las muestras se disgregaron con agua del grifo a la que se añadió un 10 % de agua oxigenada de 110 volúmenes. Al día siguiente se lavaron (levigaron), haciendo pasar por tamices toda la muestra diluida y se recogieron las fracciones mayores de 150, 100 y 63 micras, estudiando las más adecuadas según el tamaño de los foraminíferos en cada evento y corte. De muchos cortes se realizaron estudios cuantitativos, separando una fracción representativa de más de 300 ejemplares de cada muestra con un microcuarteador tipo Otto. Finalmente, se revisó también el resto de la muestra para buscar las especies menos frecuentes, que no aparecen en la fracción representativa y están representadas en menos del 1 %.

Para facilitar la comparación entre los foraminíferos de los diferentes cortes y establecer las correlaciones a escala mundial hemos simplificado las distribuciones y actualizado la taxonomía siguiendo a Olsson et al. (1999) y a Pearson et al. (2006), entre otros. Los dos eventos más recientes (Pleistoceno y Extinción en masa actual) no han sido estudiados por nosotros con esta metodología, sino que los datos los hemos tomado de la bibliografía y los hemos comparado con los otros eventos estudiados en los que somos especialistas.

La cronología desde el Cretácico Superior a la actualidad ha sido recientemente revisada (Wade et al., 2011; Gradstein et al., 2012), lo cual ha permitido una evaluación más precisa de los patrones de extinción de los eventos. Los analizados en esta síntesis son los principales eventos de extinción acontecidos en los últimos 100 millones de años: evento del límite Cenomaniense/Turoniense, evento del límite Cretácico/Paleógeno, evento del límite Paleoceno/Eoceno, evento del tránsito Eoceno medio-superior, evento del límite Eoceno/Oligoceno, evento de extinción del Pleistoceno y evento de extinción en masa actual.

4. Evento del límite Cenomaniense/Turoniense (C/T)

El límite C/T datado en 93,9 Ma (Ogg y Hinnov, 2012) 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 algunos vertebrados como los reptiles Ichthyosauria.

Los foraminíferos planctónicos y pequeños bentónicos han sido estudiados por Carlos A. Sánchez Quiñónez 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 arenaceos 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-Quiñónez 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., 2016). 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 afectó al 25 % de las especies de foraminíferos planctónicos de aguas más profundas, pertenecientes a los géneros carenados (*Rotalipora*, *Praeglobotruncana* y *Thalmanninella*) 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 (pequeños foraminíferos bentónicos) y la desaparición de aproximadamente el 40 % de los foraminíferos bentónicos. Patrones similares se observan en Oued Bahloul en otros grupos planctónicos tales como nanofósiles calcáreos y radiolarios (Figura 1). 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).

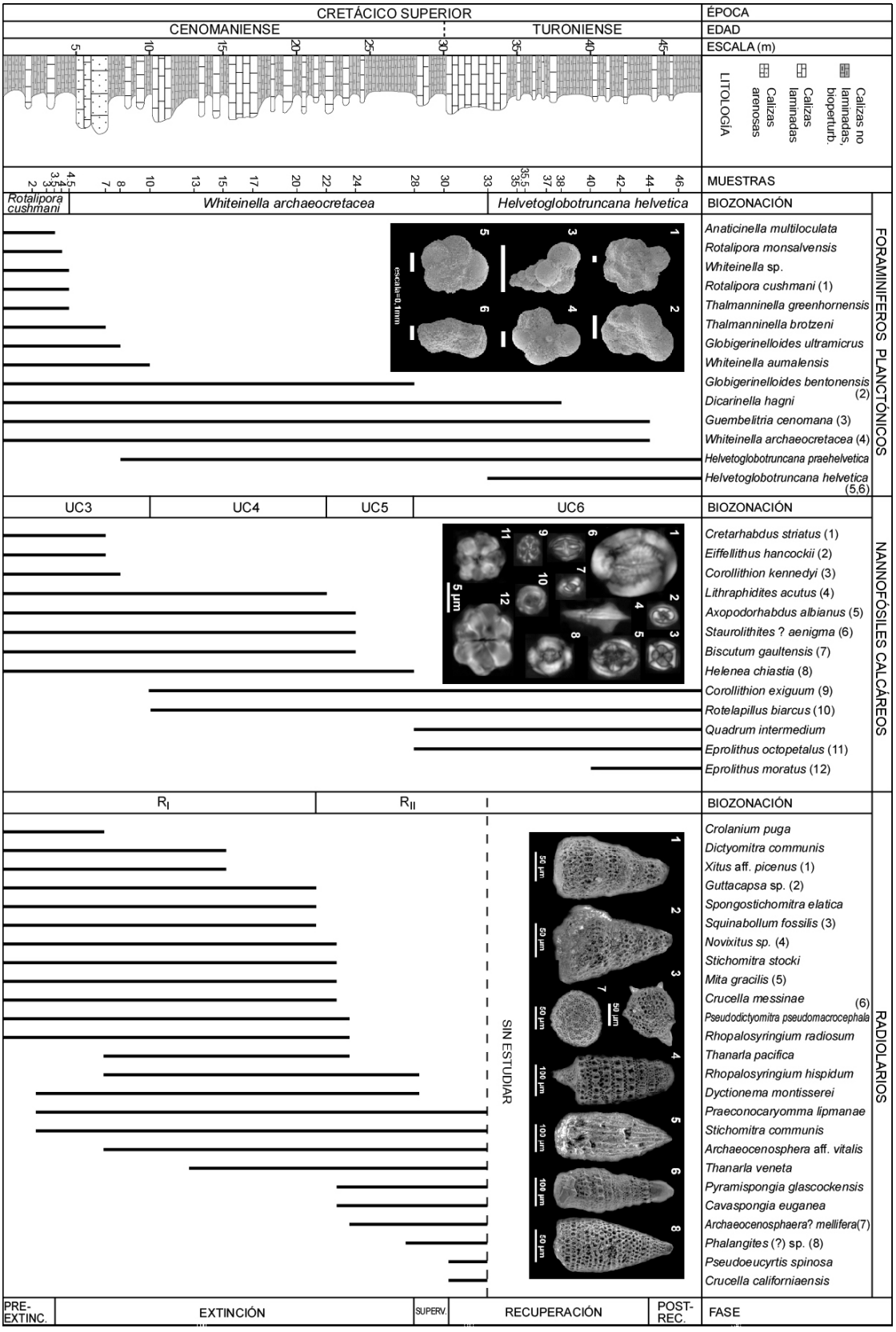

Figura 1: Patrón de extinción en masa gradual rápida de los foraminíferos planctónicos, nanofósiles calcáreos y radiolarios en el evento C/T de Oued Bahloul, Túnez. Modificada de Molina et al. (en preparación).

Este evento fue utilizado por Raup y Sepkoski (1986) para documentar una ciclicidad de 26,2 Ma de eventos de extinción. Además, fue puesto por Kauffman (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 el efecto invernadero, aumento de la temperatura y una gran subida del nivel del mar; todo lo cual sería desencadenado por un intenso vulcanismo en los fondos oceánicos, que habría liberado los gases de efecto invernadero.

5. Evento del límite Cretácico/Paleógeno (K/Pg)

Este evento es el más reciente y mejor estudiado de los cinco grandes eventos de extinción en masa y se ha utilizado para definir el límite entre las Eras Mesozoico y Cenozoico. Popularmente es conocido como la extinción del límite Cretácico/Terciario (K/T), pero el Periodo equivalente al Cretácico es el Paleógeno y lo correcto es denominarlo límite Cretácico/Paleógeno (K/Pg). El límite K/Pg fue definido en el corte de El Kef, Túnez (Molina et al., 2006, 2009) y está datado en 66,04 Ma (Vandenberghe et al., 2012). 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, que Álvarez et al. (1980) descubrieron en Gubbio (Italia), Stevns Klint (Dinamarca) y Woodside Creek (Nueva Zelanda), que había sido desencadenada por el impacto de un gran meteorito. 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 anómalo exceso de iridio, cuarzos de choque, espinelas de níquel y microtectitas. El gran meteorito impactó en la costa norte de la península de Yucatán, produjo un enorme cráter, un tsunami en el golfo de México y en el océano Atlántico, y evidencias proximales como brechas de impacto, tsunamitas e incluso olistostromas.

Los cortes principales en que se ha podido estudiar detalladamente este evento, tales como Gubbio, Caravaca y El Kef, están constituidos por facies marinas profundas que no contienen restos de dinosaurios, que es el grupo emblemático de este evento, y se encuen-

tran muy raramente algunos ammonites, belemnites y rudistas. Sin embargo, son muy ricos en foraminíferos, que han sido utilizados como excelentes "cobayas" para establecer el patrón de extinción. Los cortes marinos profundos y alejados de la zona de impacto, tales como los situados en Túnez, España e Italia, presentan un registro muy continuo de microfósiles. El límite K/Pg en Gubbio (Italia) está muy condensado, pero Luterbacher y Premoli Silva (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. Simultáneamente, Smit y Hertogen (1980) encontraron dicha anomalía en el corte de Caravaca y después en Agost (España), reproduciendo la teoría impactista. En estos y en otros cortes similares la arcilla del límite es potente y permitió poner de manifiesto el patrón de extinción de los foraminíferos planctónicos. En este sentido ha habido una larga controversia, para algunos el patrón de extinción parecía ser un poco gradual (Lamolda et al., 1983; Canudo et al., 1991) y para otros muy gradual (Keller, 1988; Keller et al., 1995). Sin embargo, después se ha llegado a un consenso bastante generalizado de que el patrón de extinción es súbito (Smit, 1982, 1990; Canudo et al., 1991; Molina et al., 1996, 1998, 2005; Kaiho y Lamolda, 1999; Arz et al., 2000; Arenillas et al., 2000; Arz y Molina, 2002; MacLeod et al., 2007; Meléndez y Molina, 2008, entre otros).

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., 2000, 2002, 2004; Dupuis et al., 2001). En todos los cortes citados y en otros del Tethys, tales como Zumaya y Bidart, 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 (Apellaniz et al., 1997; Orue-Etxebarria, 1997; Molina et al., 1998; Arenillas et al., 1998, 2000; Arz et al., 1999; Gallala et al., 2009; Rodríguez-Tovar et al., 2010). La extinción afectó de forma masiva a los globotruncánidos grandes y carenados, que eran de estrategia K y estaban adaptados 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 (Figura 2). Los pequeños foraminíferos bentónicos que vivían en los 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 (Coccioni y Galeoti, 1994; Peryt et al., 2002, 2004; Alegret et al., 2003, 2004; Alegret en Molina et al., 2006). En la región del Golfo de México se encuentran cortes próximos a la zona de impacto del meteorito en la Península de Yucatán, dependiendo de la proximidad existe una unidad clástica de mayor o menor potencia que se sitúa justo

en la base del Paleógeno. Los foraminíferos planctónicos se extinguen en el techo de las margas infrayacentes, en la unidad clástica se encuentran solo formas resedimentadas y por encima aparecen gradualmente las formas del Paleógeno (Arz et al, 2001; Molina et al, 2002; Alegret et al., 2001, 2002, 2005; Arenillas et al., 2006). Por lo tanto, este patrón de extinción puede ser confirmado y calificado como súbito y simultáneo (Molina et al., 1996, 1998, 2005, 2015).

Se ha alcanzado un consenso, que se evidencia en la gran mayoría de las publicaciones, de que la causa desencadenante de este evento de extinción fue el impacto de un gran meteorito, de unos 10 km de diámetro. Este meteorito impactó en el norte de la península de Yucatán (Chicxulub), produjo un cráter de unos 170 km de diámetro y su única evidencia en superficie son los cenotes dispuestos en semicírculo del borde emergido del cráter (Molina, 2015). Los dinosaurios son los más característico de este evento de extinción, aunque su registro es más deficiente que el de los organismos más pequeños, pero se está alcanzando un consenso entre los especialistas de que no se extinguieron gradualmente, sino que su extinción fue abrupta y coincide con el impacto meteorítico de Chicxulub (Brusatte et al., 2015). El impacto habría producido grandes cambios de temperatura, lluvia ácida, oscurecimiento atmosférico y otros efectos catastróficos de escala global. Ohno et al. (2014) concluyen que la producción de vapores ricos en sulfato durante el impacto de Chicxulub provocó lluvia ácida y anoxia o hipoxia en los océanos, generando una acidificación que sería el factor que más provocó la extinción del plancton calcáreo. Dado que el patrón de extinción súbito del plancton calcáreo coincide exactamente con el nivel de evidencias de impacto, existe un consenso bastante amplio en establecer la relación de causa y efecto entre el impacto meteorítico y la extinción en masa (Schulte et al., 2010). Sin embargo, algunos investigadores creen en un patrón gradual de extinción de los foraminíferos planctónicos, que es contradictorio y erróneo como puede apreciarse comparando los dos artículos de su proponente Keller (1988) y Keller et al. (1995). Además, el supuesto patrón gradual es debido al efecto Signor-Lipps como se pudo comprobar en un test ciego realizado por cuatro investigadores con muestras de El Kef (Lipps, 1997). Algunos han propuesto que la causa desencadenante fue el vulcanismo masivo en el Deccan (Keller, 2012), pero al haberse demostrado que el patrón de extinción fue súbito, ahora proponen que el meteorito habría inducido una aceleración del vulcanismo (Renne et al., 2015). Sin embargo, el vulcanismo empezó antes y acabó después del límite K/Pg, por lo que no resulta plausible que el impacto de Yucatán indujera el vulcanismo en la India.

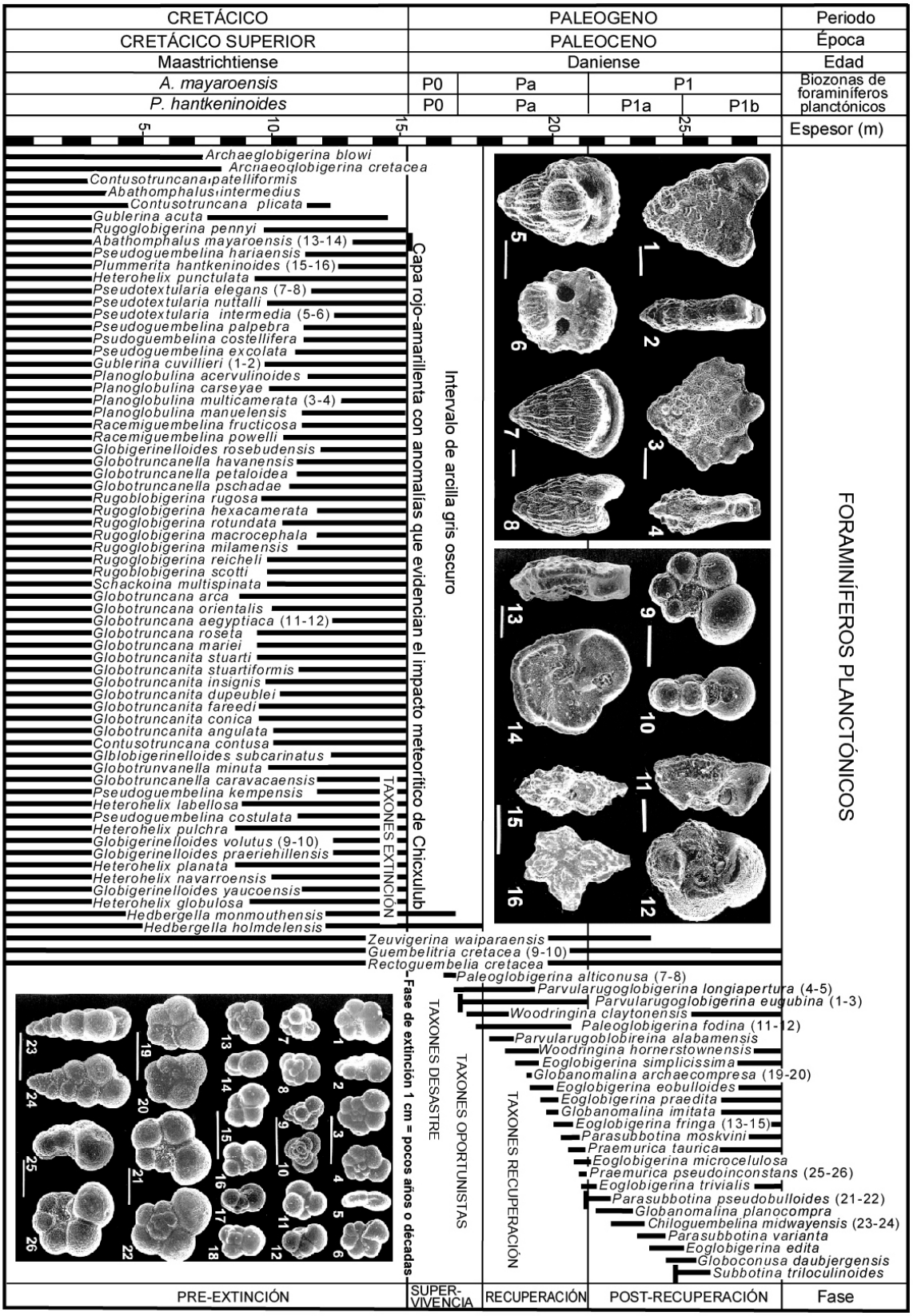

Figura 2: Patrón de extinción en masa súbita de foraminíferos planctónicos en el evento K/Pg elaborado a partir de nuestros datos de El Kef, Aïn Settara y Elles (Túnez), Caravaca, Agost y Zumaya (España). Modificada de Molina (2015).

6. Evento del límite Paleoceno/Eoceno (P/E)

Este evento fue más conocido por la gran diversificación y evolución de fauna y floras, que por la extinción. El límite P/E fue definido en el corte de Dababiya (Egipto) y datado en 56,0 Ma (Aubry et al., 2007; Vandenberghe et al., 2012). El criterio utilizado fue una anomalía negativa del ∂^{13}C que coincide con una crisis de extinción en masa de los pequeños foraminíferos bentónicos batiales y abisales (Kennett y Stott, 1991; Thomas y Shackleton, 1996; Alegret et al., 2005, 2009). Este evento se caracteriza por un calentamiento global que tuvo un evento hipertermal justo en el límite P/E (Owen y Rea, 1992; Sloan et al., 1992) y por otros cambios medioambientales asociados, incluyendo disolución de carbonatos, acidificación de los océanos, descenso de los niveles de oxígeno y reducción de nutrientes, todo relacionado con una inyección masiva de carbono (Winguth et al., 2012). Para la mayoría de los organismos el aumento de temperatura fue beneficioso y se diversificaron 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" (Bowen et al., 2002), que ocuparon muchos de los nichos ecológicos que habían dejado vacantes los dinosaurios. Durante este evento, algunas faunas del Paleoceno se extinguieron, mientras que los órdenes modernos de mamíferos (*Artiodactyla*, *Perissodactyla* y Primates) aparecieron en el límite P/E (Gingerich, 2006). La vegetación se extendió hacia los polos y lo mismo ocurrió con casi todas las especies animales. La vegetación tropical-subtropical se extendió hacia el norte hasta una latitud de $50 - 60°$, debido al calentamiento de $5 - 8°$C (McInerney y Wing, 2011).

Algo similar ocurrió con los organismos microscópicos, los nanofósiles calcáreos se diversificaron y no sufrieron una crisis de extinción (Agnini et al., 2007) y los dinoflagelados tampoco sufrieron extinción, migrando y proliferando las especies del género *Apectodinium* debido al aumento de temperatura (Crouch et al., 2001). Además, en los medios marinos someros de plataforma también se diversificaron los grandes foraminíferos bentónicos, evolucionando muchas especies de los géneros *Alveolina* y *Nummulites*, que aumentaron muy considerablemente de tamaño desde la base del piso Ilerdiense (Molina et al., 1992; Orue-Etxebarria et al., 2001, Molina et al., 2000, 2003). Los foraminíferos planctónicos, especialmente los acarinínidos y muchos morozovélidos, 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 el límite y no se producen extinciones significativas (Figura 3). Los foraminíferos planctónicos que se diversificaron y proliferaron fueron especies de aguas cálidas de

los géneros *Acarinina* y *Morozovella* (Canudo y Molina, 1992; Pardo et al., 1994; Molina et al., 1994, 1998, 1999; Arenillas y Molina 1996, 1997, 2000; Orue-Etxebarria et al., 1996, 2004; Pardo et al., 1997).

Sin embargo, los pequeños foraminíferos bentónicos batiales y abisales fueron muy afectados, extinguiéndose casi la mitad de las especies a escala mundial (Kennet y Stott, 1991; Thomas y Shackleton, 1996; Alegret et al., 2009). 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 (Lu et al., 1996; Schmitz et al., 1997; Alegret et al., 2005, 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 10.000 años (Alegret et al., 2009; Molina 2015) (Figura 4). Además, los ostrácodos que vivían en los fondos marinos muestran un evento de extinción como se puso de manifiesto en el corte de Caravaca (Guernet y Molina, 1997), pero dada su escasez la magnitud de su extinción aún está por evaluar. Por otra parte, el evento hipertermal tuvo un impacto significativo en la comunidad macrobentónica, lo cual ha sido puesto de manifiesto en el registro ichnológico de Zumaya por Rodríguez-Tovar et al. (2011).

Respecto a la causa desencadenante, la enigmática pequeña anomalía de iridio encontrada en Zumaya por Schmitz et al. (1997) ha sido interpretada por Kent et al. (2003) como evidencia del impacto de un cometa que habría desencadenado el evento de extinción, pero Schmitz et al. (2004) no encontraron otras evidencias de impacto ni de extinción y concluyeron que existe vulcanismo masivo. La causa más plausible que desencadenó este evento fue la apertura del Atlántico norte (Owen y Rea, 1992), que generó un intenso vulcanismo, un aumento de la actividad hidrotermal, liberó grandes cantidades de dióxido de carbono, produciendo efecto invernadero y un gran aumento de la temperatura (Zachos et al., 2001). Además, Dickens et al. (1997) sugirieron que cuando el calentamiento afectó a los fondos marinos se liberaron los hidratos de metano y se produjo un rápido evento hipertermal (Thomas y Zachos, 2000; Thomas, 2003, 2007; Zachos et al., 2008; McInerney y Wing, 2011; Speijer et al., 2012). 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, todo lo cual produjo extinción en los fondos oceánicos y diversificación evolutiva en la superficie de los océanos y en los continentes.

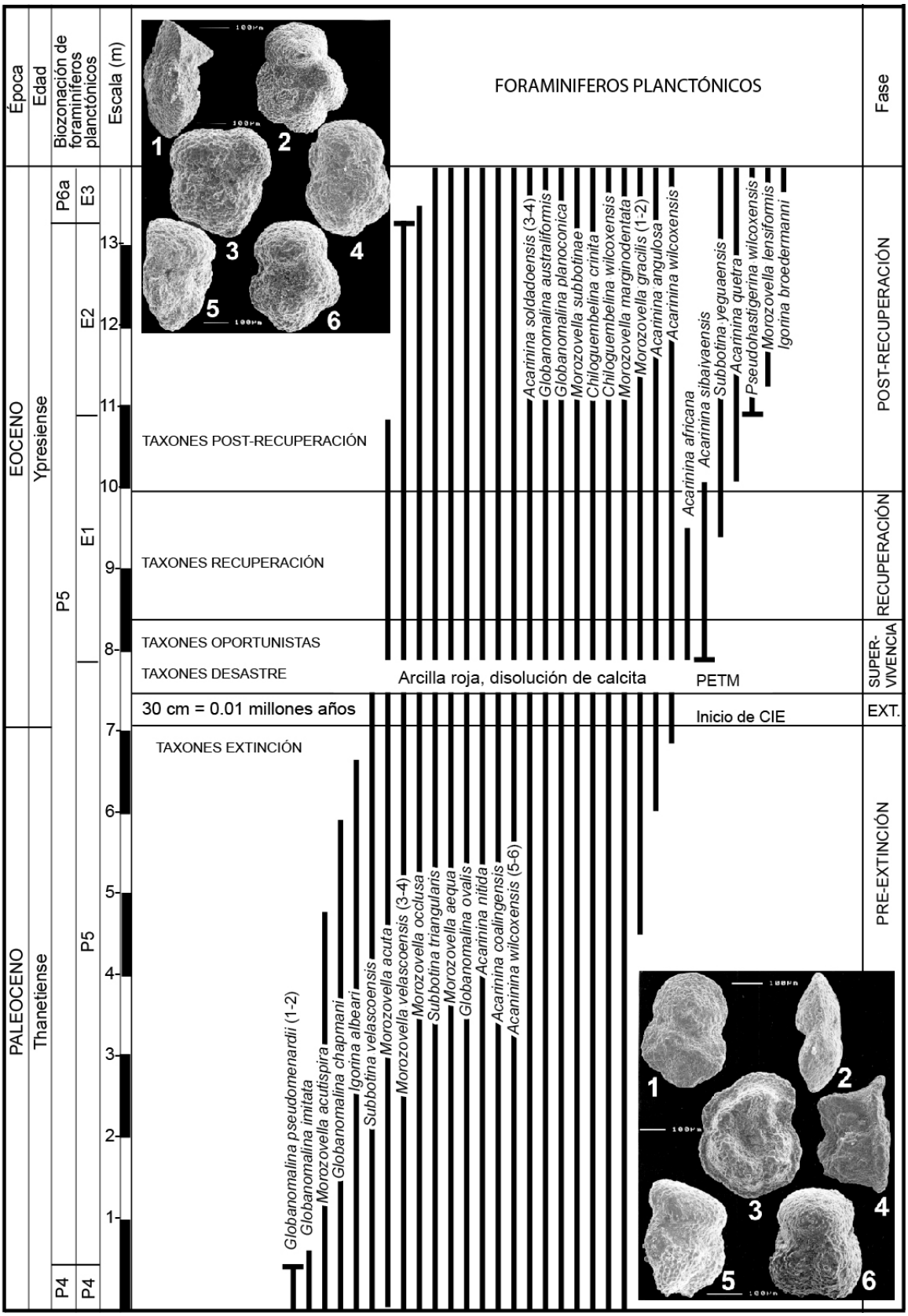

Figura 3: Patrón de extinción de fondo de los foraminíferos planctónicos en el evento P/E elaborado con nuestros datos de Alamedilla, Caravaca y Zumaya. Modificada de Molina (2015).

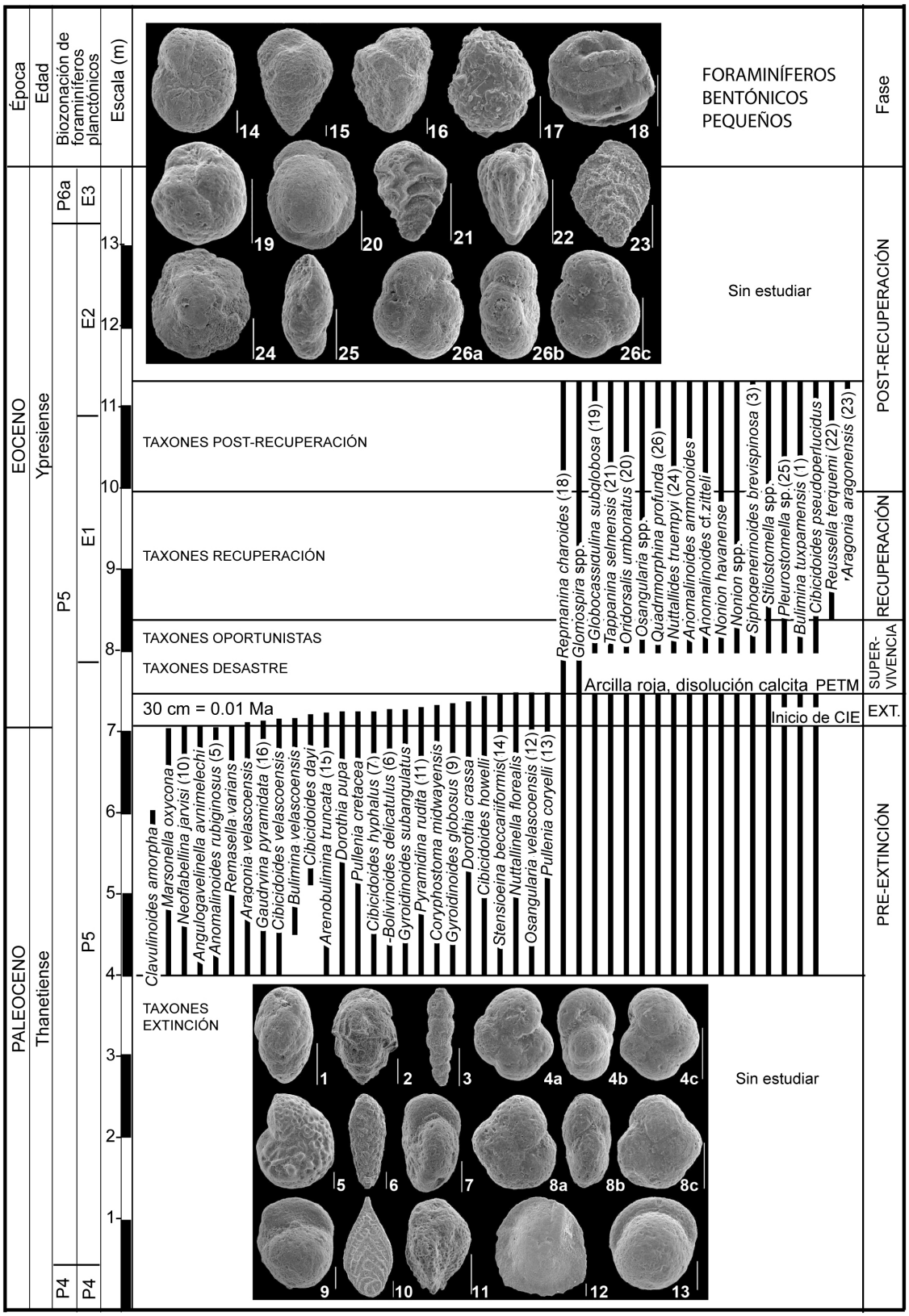

Figura 4: Patrón de extinción en masa gradual rápida de los pequeños foraminíferos bentónicos en el evento P/E del corte de Alamedilla. Modificado de Alegret et al. (2009) y Molina (2015).

7. Evento del tránsito Eoceno medio-superior (Em-s)

El Eoceno superior presenta dos eventos de extinción que parecen asociados a la misma causa desencadenante, consistente en un largo descenso de temperatura con dos fuertes pulsaciones, que fueron considerados como una extinción escalonada (Kauffman, 1988) y como una sola extinción gradual lenta que habría durado más de 6 Ma. (Kaiho, 1994). Prothero (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 la actualidad se suelen considerar dos eventos separados: la crisis fotosimbiótica del Bartoniense Superior y el evento de enfriamiento Oi-1 del Rupeliense temprano (McGowran, 2012). Además, habría que considerar un tercer evento, consistente en un corto periodo de impactos meteoríticos a mitad del Priaboniense, que no habría producido extinciones significativas (Gonzalvo y Molina, 1992, 1996; Molina, 2006, 2007, 2015).

El evento del tránsito Eoceno medio superior es el evento peor conocido entre los aquí descritos y el límite entre los pisos Bartoniense/Priaboniense aún no ha sido definido oficialmente, aunque se sitúa muy imprecisamente alrededor de los 37,8 Ma. Tradicionalmente este límite se situaba en el final de la extinción fotosimbiótica, que se manifiesta en la extinción de los foraminíferos planctónicos de pared muricada y periferia carenada típicos del Eoceno medio, pero recientemente se ha propuesto definir este límite en un horizonte litoestratigráfico más reciente en el corte de Alano (Vandenberghe et al., 2012). Por esta época en los medios marinos se produce la extinción de muchos moluscos de aguas cálidas (Hansen, 1987; Hickman, 2003). Muchas especies de macroforaminíferos también se extinguieron en este evento (Hallock et al., 1991). Los radiolarios sufrieron también una extinción en masa gradual que duró casi dos millones de años (Kamikuri y Wade, 2012).

Los foraminíferos planctónicos sufrieron una de las crisis principales de su historia. Las especies muricadas y carenadas de los morozovéllidos se extinguieron, así como la mayoría de las especies muricadas y con periferia angulosa de los acarinínidos (Canudo et al., 1988, 1991b; Canudo y Molina, 1992). 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 extinguen las formas globosas del género *Orbulinoides* y al final en que se extinguen las formas muricadas y carenadas del género *Morozovelloides*. El largo proceso de extinción se registra en 35 m, que suponen 2 Ma, desde hace aproximadamente 40 a 38 Ma, según la calibración de Wade et al. (2011), y puede ser considerado como una extinción gradual lenta (Molina, 2015) (Figura 5).

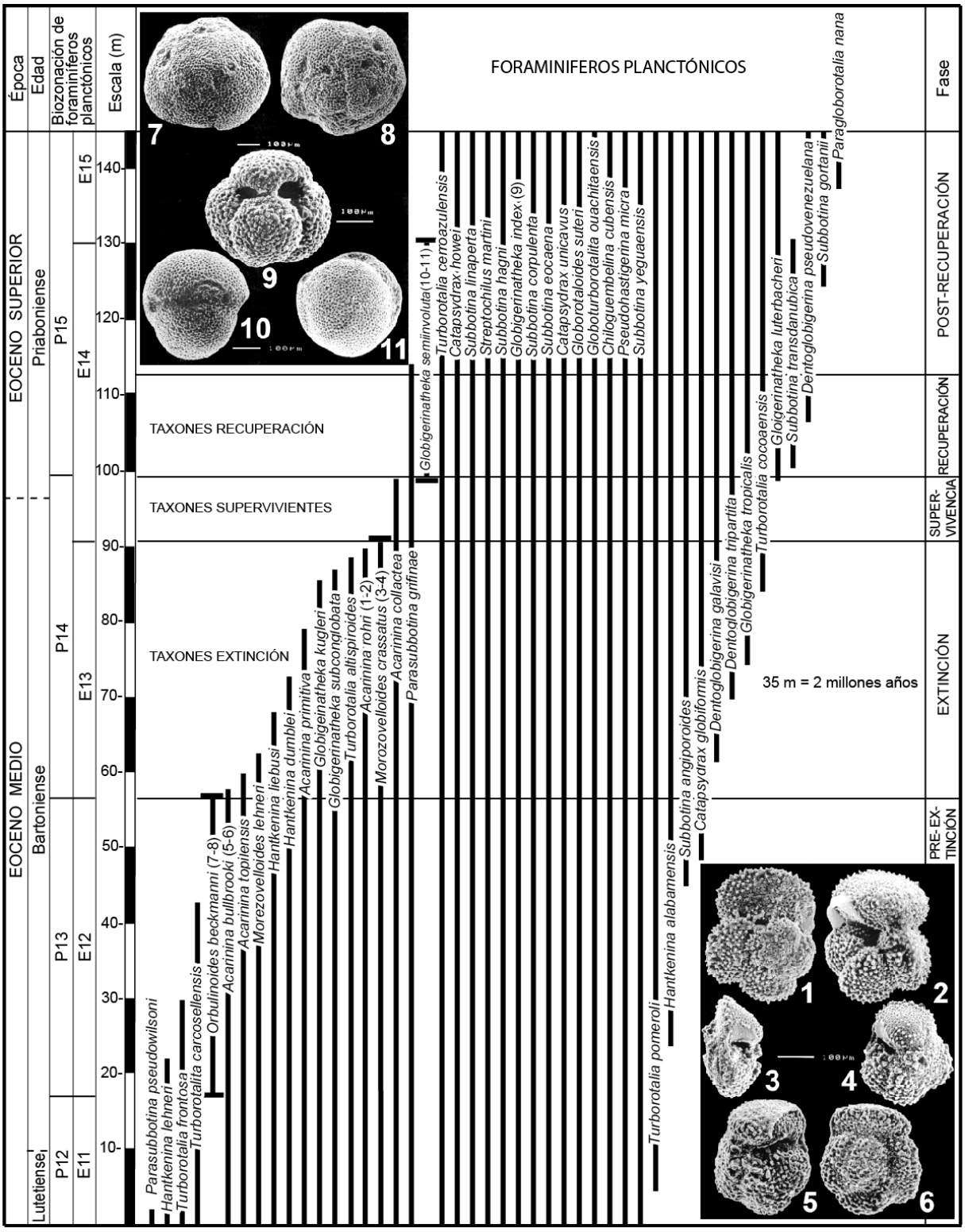

Figura 5: Patrón de extinción en masa gradual lenta de los foraminíferos planctónicos en el evento EM-ES elaborado con nuestros datos de Torre Cardela, Aspe, Arguis y Artieda. Modificado de Molina (2015).

La causa más plausible desencadenante de este evento sería el aislamiento de la Antártida de las placas americana y australiana, al abrirse el estrecho de Drake y dar lugar al establecimiento de una corriente circum-antártica. Esto generó un progresivo enfriamiento climático en aquel continente, al cubrirse el polo sur de nieve y hielo permanente se produjo efecto albedo y el enfriamiento se hizo global generando una glaciación (Shackleton y Kennett, 1975; Livermore et al., 2005). Por tanto, estas causas geológicas produjeron la extinción gradual de las especies adaptadas a medios cálidos. Sin embargo, para Wade (2004) el evento de extinción en los foraminíferos planctónicos fue más probablemente debido al aumento de la productividad superficial y al deterioro de la fotosíntesis con algas. En nuestra opinión esta sería una causa próxima que seguramente fue desencadenada por el enfriamiento global.

8. Evento del límite Eoceno/Oligoceno (E/O)

La extinción en foraminíferos planctónicos fue utilizada para definir límite E/O en Massignano (Italia), concretamente en el nivel donde se produce la extinción de los hantkenínidos (Premoli Silva y Jenkins, 1993) y ha sido datado en 33,9 Ma (Vandenberghe et al., 2012). Sin embargo, los grandes foraminíferos bentónicos tales como los orthophragmínidos, que fueron utilizados por algunos para marcar el límite E/O, sobrevivieron y se extinguieron en el Oligoceno (Molina et al., 2016). 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. Esta involucra la extinción de los mamíferos europeos más endémicos, que fueron reemplazados por especies que migraron desde Asia, proceso que afectó también a otra fauna y flora (Prothero, 1994; Hartenberger, 1998). Por otro lado, Hickman (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 1980, 1986; Comas et al., 1985; Molina et al., 1986, 1988, 1993, 2006) se extinguen de forma gradual en un intervalo de 1 m de potencia que representa aproximadamente 40.000 años, de acuerdo con la calibración de Wade et al. (2011). En los cortes más condensados del ODP, e incluso en el corte estratotípico de Massignano, este intervalo en que se extinguen gradualmente 8 especies, es más difícil de encontrar e identificar (Gonzalvo y Molina, 1992;

Molina et al., 1993). La extinción afectó al 31 % de las especies que existían, primero se extinguieron los turborotálidos carenados, después los hantkenínidos espinosos y los grandes pseudohastigerínidos, que estaban adaptados a aguas cálidas (Figura 6). Por tanto, el patrón es claramente de extinción en masa gradual rápida (Molina 2015). Según Coxall et al. (2005), Wade y Pearson (2008) y Pearson et al. (2013) en Tanzania la extinción de los foraminíferos planctónicos aconteció aproximadamente 0,2 Ma antes de la glaciación Oi-1 y de la correspondiente caída del nivel del mar, indicando que la causa de la extinción fue el enfriamiento global en lugar de la caída del nivel del mar.

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 con la glaciación Oi-1, dando origen a la formación de casquetes polares, de la corriente circumantártica y de la psycrosfera (Shackleton y Kennett, 1975; Kennett y Shackleton, 1978; Livermore et al., 2005). Otra causa propuesta es que la glaciación fue causada por un umbral en el declive en los niveles de dióxido de carbono en la atmósfera (DeConto y Pollard, 2003), lo cual sería una causa próxima y no excluye que el desencadenante fuera el aislamiento de la Antártida. Además, se cerró el estrecho de Turgai entre Europa y Asia, lo cual produjo el gran intercambios faunístico de la "gran ruptura faunística de Stehlin" (Prothero, 1994; Hartenberger, 1998). Todo lo cual causó el evento de extinción tanto en los medios marinos como continentales.

Anteriormente, tras la propuesta de la teoría impactista por Álvarez et al. (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 eventos de impacto muy bien documentados con microtectitas (Glass et al., 1973). Las inciertas dataciones iniciales llevaron a algunos autores a sugerir un impacto alrededor de 34 Ma y a asociarlo con el evento de extinción del Eoceno terminal (Ganapathy, 1982, Álvarez et al., 1982). Sin embargo, investigaciones más detalladas mostraban que los impactos habían sido varios y que se habían producido antes, lo que llevó a otros autores a proponer un modelo de extinción escalonada, producida por una "lluvia" intermitente de cometas (Hut et al., 1987; Keller et al., 1987; Kauffman, 1988). Además de las microtectitas se han encontrado varios cráteres de impacto en Popigai, Chesapeake Bay y Toms Canyon, cuyo tamaño oscila de 100 a 20 km de diámetro (Bottomley et al., 1993; Koeberl et al., 1996) y otras evidencias de impacto tales como las espinelas ricas en níquel (Pierrard et al., 1998; Molina et al., 2004; Robin y Molina, 2006; Molina et al., 2006). La correlación de los cráteres de impacto con las evidencias eyectadas ha sido establecida por Poag et al. (2003), confirmando que fueron tres los impactos hace alrededor de 35,6 Ma. 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, 2006). Por esta misma razón, al no haber coincidencia tampoco es plausible que los impactos hayan acelerado las extinciones como propusieron Wonhof et al. (2000), ya que el evento de extinción ocurrió más de 1 millón de años después. En consecuencia, los meteoritos no fueron lo suficientemente grandes, ni la catástrofe de alcance mundial, para producir extinción en masa.

Un debate que despertó mucho interés es la supuesta periodicidad de los eventos de extinción, que conllevaría el impacto de grandes meteoritos que los habrían causado, dado que los meteoritos, planetas y estrellas se mueven de forma periódica. Los primeros que propusieron la supuesta periodicidad de 32 Ma fueron Fischer y Arthur (1997). Sin embargo, el debate despertó gran interés cuando Raup y Sepkoski (1984) sugirieron una periodicidad de 26 Ma. Algunos partidarios de esta hipótesis propusieron que Némesis, una supuesta estrella gemela del Sol, habría pasado periódicamente a través de la nube de Oort, causando la caída de meteoritos en la Tierra (Hut et al., 1987). Los eventos del límite Eoceno/Oligoceno (33,9 Ma), Cretácico/Paleógeno (66,0 Ma) y Cenomaniense/Turoniense (93,9) eran los principales eventos que les permitían establecer la supuesta periodicidad. Sin embargo, las precisas dataciones realizadas recientemente en el Cretácico y Cenozoico refutan esta hipótesis, ya que los eventos de extinción no muestran ninguna periodicidad, pues entre el primero y el segundo hay 32 Ma, entre el segundo y el tercero 38 Ma y aún menos ciclicidad si se consideran los demás eventos de extinción.

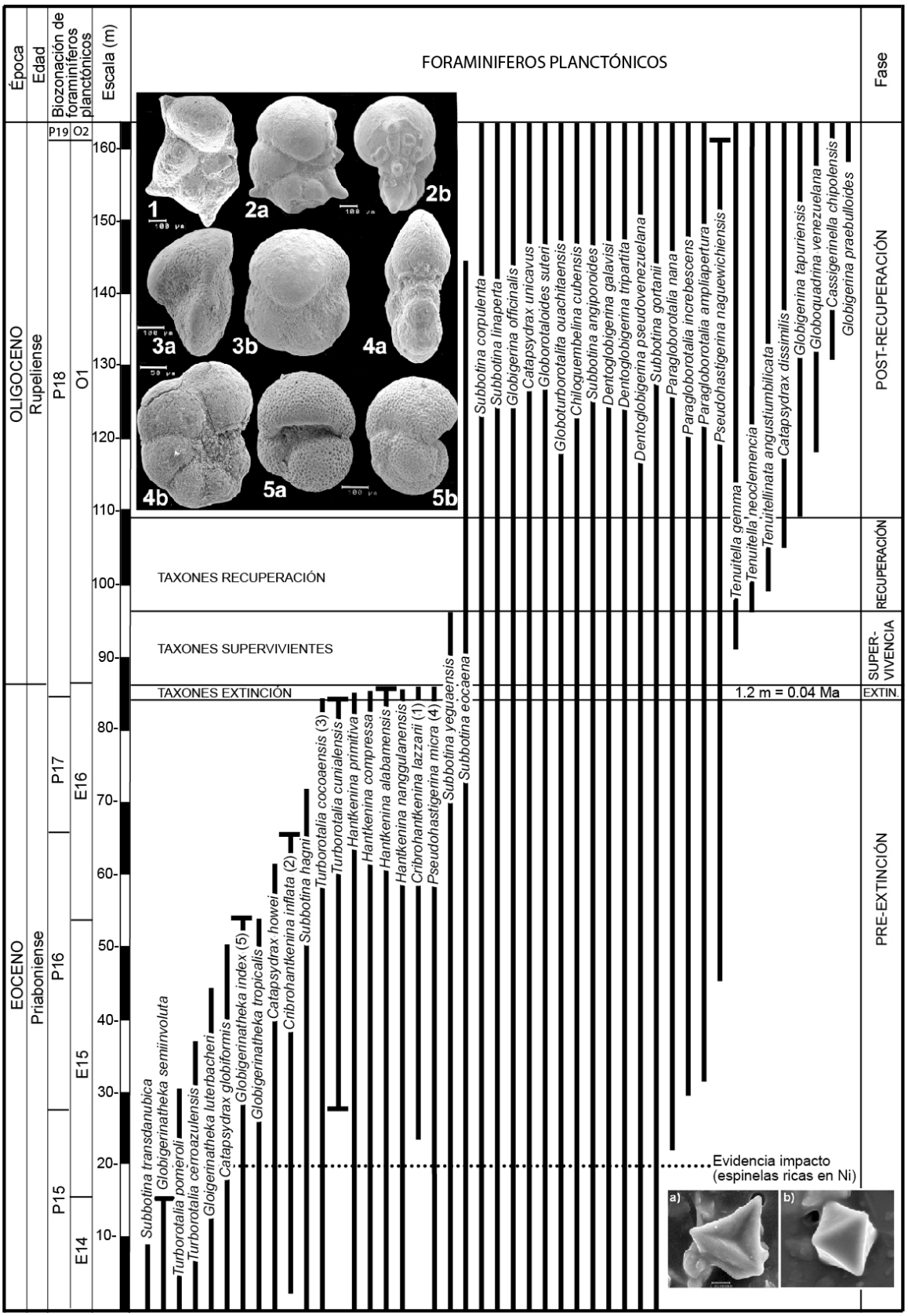

Figura 6: Patrón de extinción en masa gradual rápida de los foraminíferos planctónicos en el evento E/O elaborado a partir de nuestros datos de Fuente Caldera, Molino de Cobo y Torre Cardela. Modificada de Molina (2015).

9. Evento de extinción del Pleistoceno (Q1)

El Periodo Cuaternario se caracteriza por el desarrollo de una serie de glaciaciones y su base se ha definido recientemente en 2,58 Ma (Pillans y Gibbard, 2012). Durante el Pleistoceno (2,58–0,0117 Ma) la fauna continental muestra bastantes fluctuaciones y una considerable pérdida de diversidad de los grandes vertebrados, extinguiéndose muchas especies que habían evolucionado durante 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, pero también 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 grandes fondos marinos (600–4.000m) en el Plioceno superior hace 3,6 Ma se inició una extinción en masa de seis familias de foraminíferos (105 especies). Toda la familia *Stilostomellidæ* se extinguió y de la familia *Pleurostomellidæ* sobrevivió 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, completándose entre 0,8 y 0,55 Ma (Hayward et al., 2012). Los foraminíferos bentónicos constituyen más del 50 % de la biomasa bentónica eucariota. La extinción afectó aproximadamente al 20 % de los foraminíferos bentónicos batiales y abisales, especialmente al grupo morfológico de los stilostoméllidos con aberturas ornamentadas. El cambio climático en este evento fue ampliamente gradual, aunque con varias pulsaciones de intensidad, a diferencia de lo que ocurrió en los eventos del Paleoceno/Eoceno y Eoceno/Oligoceno (Thomas, 2007). En consecuencia, 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 (Figura 7).

La causa desencadenante de estas extinciones sería aquello que produjo los grandes cambios climáticos de las glaciaciones cuaternarias, que pudo estar relacionada con un descenso gradual de CO_2 (Seki et al., 2010), más que con las variaciones orbitales, que no parecen haber cambiado en los últimos 20 Ma. La hipótesis del cierre del Istmo de Panamá, responsable del reciente patrón de circulación oceánico y clima, es también una

probable causa desencadenante. Durante la transición climática del Pleistoceno medio, se pasó de ciclos cortos de 0,04 Ma a ciclos largos de 0,1 Ma, esta mayor amplitud de los ciclos fríos modificarían la circulación oceánica y del fitoplancton afectando a la fuente de alimentación de los bentónicos. Los grandes fondos oceánicos son los ecosistemas más estables de la Tierra, especialmente en temperatura. Sin embargo, en los medios marinos descendió la temperatura del fondo, aumentó la oxigenación y la disolución de carbonatos y declinó el suministro de alimento de fitoplancton fuente de los detritos del que se alimentaban los foraminíferos bentónicos y en especial los endobentónicos con aberturas ornamentadas, que eran formas especializadas de estrategia K (Mancin et al., 2013). Por tanto, la causa próxima más plausible de la extinción de los stilostoméllidos y familias afines pudo haber sido el cambio en el fitoplancton, que era su fuente de alimento, en concreto la evolución de los cocolitofóridos (pequeños *Gephyrocapsa*), que aumentaría la estacionalidad de la productividad primaria y habría tenido un gran impacto en la exportación y almacenamiento del carbono. En los medios terrestres los periodos glaciares más largos 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.

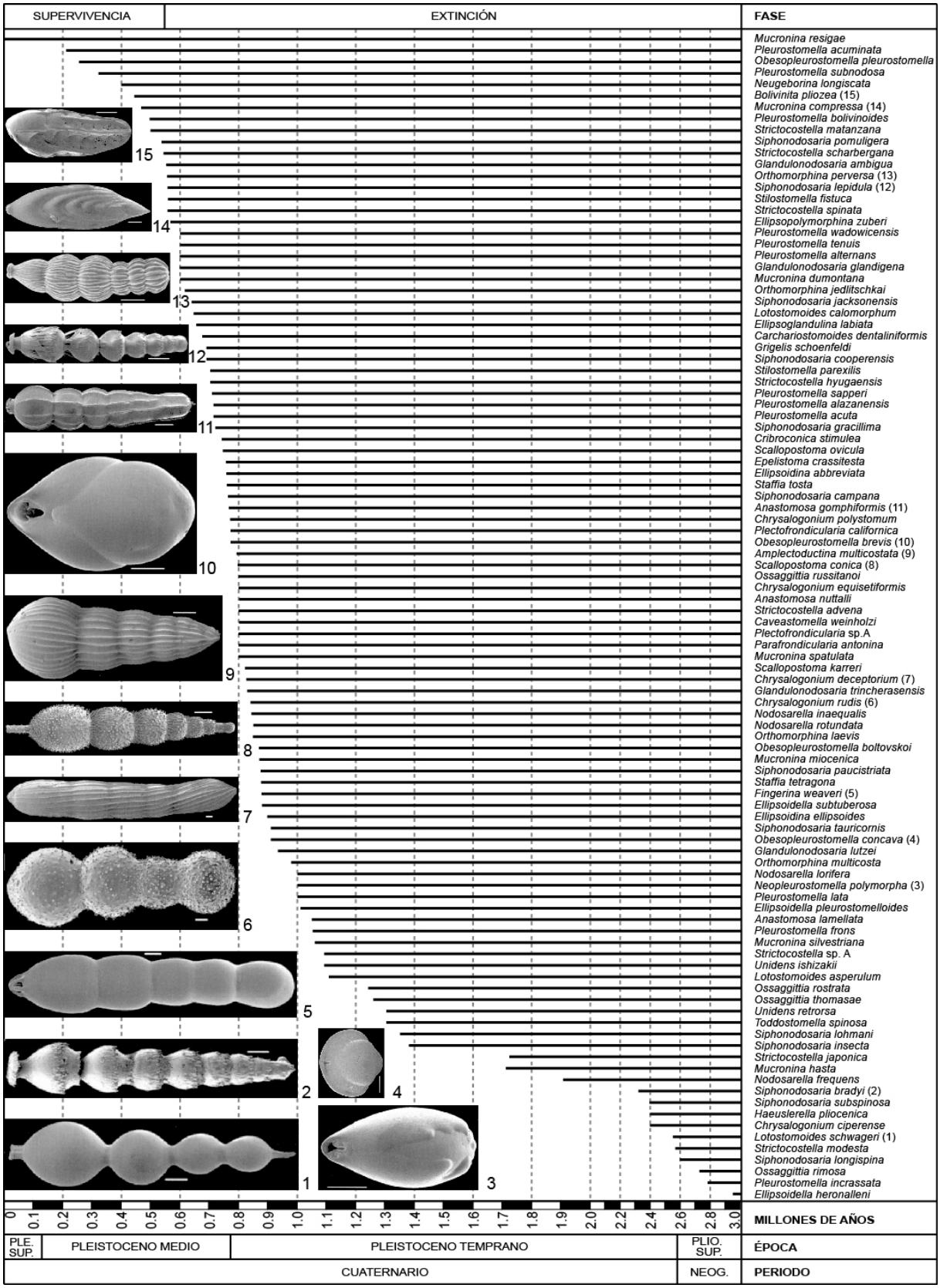

Figura 7: Patrón de extinción en masa gradual lenta de los pequeños foraminíferos bentónicos del evento Q1 elaborado con datos de varios sondeos oceánicos estudiados por Hayward et al. (2012).

10. Evento de extinción en masa actual (Q2)

Este evento es conocido como la sexta gran extinción en masa, causada por la especie humana, 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 etapas (Molina, 2008). La primera comenzó cuando los primeros *Homo sapiens* se dispersaron fuera de África desde 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 la nueva época actual denominada Antropoceno y con el calentamiento climático actual.

Durante la primera etapa, en África y Eurasia la fauna ya estaba adaptada a la coexistencia con los homínidos, pero ciertos grandes mamíferos también se extinguieron y no resulta fácil separar las últimas extinciones del evento anterior de las primeras de este. *Megaloceros* y *Mammuthus* desaparecieron de la mayor parte del mundo probablemente influenciados por la mayor duración de las glaciaciones durante el evento anterior, pero otros fueron cazados intensamente por los homínidos desde hace unos 100.000 años, y algunos sobrevivieron aislados hasta que el hombre ocupó las islas, hace tan solo 7.000 y 4.000 años respectivamente (Pastor y Moen, 2004). Durante el último periodo glaciar no se ha registrado ningún evento climático extremo que coincida y haya podido causar la extinción de los Neandertales (Tzedakis et al., 2007). Los Neandertales se extinguieron hace unos 40.000 años, aunque al parecer algunos sobrevivieron en Gibraltar hasta hace tan solo 28.000 años (Finlayson et al., 2006). La convivencia con *H. sapiens* produjo hibridación, pero sobre todo mucha competencia lo que causaría la extinción de los Neandertales, que eran menos oportunistas e inteligentes. En Australia las ultimas extinciones de la megafauna se produjeron hace unos 40.000 años, cuando los humanos modernos les dieron "el golpe de gracia" (Elias y Schreve, 2013), aproximadamente 13.500 años después de la llegada de los humanos (Saltré et al., 2016). Por ejemplo, el "león" marsupial fue afectado por el clima más seco que hizo desaparecer animales vegetarianos de los que se alimentaba, pero sobrevivió hasta la llegada de los humanos. Algo similar ocurrió con los grandes canguros (*Protemnodon*) en Tasmania y Nueva Guinea. Solo sobrevivieron varias especies de canguros de entre los grandes marsupiales, los cuales habían ocupado los nichos ecológicos que en otros continentes ocupaban los mamíferos placentarios. Lo mismo ocurrió en América desde hace unos 12.500 años que llegó el *H. sapiens*, extinguiendo en Norteamérica gran parte de la fauna que había sobrevivido a la extinción pleistocena (mamuts, mastodontes, tigres diente de sable, etcétera) y en Sudamérica cazó intensivamente hasta su extinción a los grandes mamíferos que habían alcanzado un gran desarrollo y

una buena adaptación (gliptodontes, megaterios, milodones, taxodones, caballos, etcétera). Estas extinciones continuaron de tal forma que muchas de ellas se superponen a la segunda etapa.

La segunda etapa comenzó a principios del Holoceno hace unos 11.000 años (Gradstein et al., 2012), 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. Esto supuso un cambio ecológico muy relevante, labrando la tierra para producir una o dos cosechas anuales y fomentando el desarrollo de unas pocas especies de plantas y animales domesticados. La agricultura y la ganadería permitieron que la población mundial pasara de menos de 10 millones de personas a los 7.000 millones actuales. En el inicio de esta fase aún había poca población y las consecuencias no fueron graves hasta la época del Imperio Romano en que aumentó mucho la agricultura en Europa y norte de África. La caza intensiva continuó durante esta segunda etapa, en las islas más remotas la llegada del *H. sapiens* fue más tardía y también produjo la caza y extinción de la megafauna residual Pleistocena. Esto ocurrió en las islas del Caribe hace unos 8.000–4.000 años, por ejemplo al perezoso grande (*Megalocnus*) en Cuba. En Madagascar hace unos 2.000 años se extinguieron las aves elefantes (*Aepyornis*) y el aye-aye gigante (*Daubentonia robusta*). Y en Nueva Zelanda hace unos 1.000 años, cuando la isla fue colonizada por los maoríes, cazaron intensivamente a las grandes aves no voladoras (moas o dinornítidos) y se extinguieron hace tan solo unos 500 años, junto con el águila de Haast que se alimentaba de ellos (Figura 8).

La tercera etapa se ha iniciado con el desarrollo de la industria, quemando los combustibles fósiles, desforestando y generando calentamiento global. Estos cambios medioambientales producidos por la especie humana han dado lugar a la propuesta de definir una nueva época geológica: el Antropoceno (Lewis y Maslin, 2015). Se han sugerido varias fechas para definir el límite entre el Holoceno y el Antropoceno, pero la Comisión Internacional de Estratigrafía aún no ha decidido formalmente el momento preciso de su comienzo. Las posibles fechas serían el intercambio de especies debido al descubrimiento de América hacia 1492, el inicio de la revolución industrial hacia 1800 y la gran aceleración en el crecimiento de la población y de la industria hacia 1950. Las mayores evidencias antrópicas en los sedimentos se han acumulado desde la segunda guerra mundial con la detonación de bombas atómicas desde 1945, que han dejado una exceso global de elementos radiactivos. Además, existe la acumulación de nuevos materiales antropogénicos, tales como aluminio, plomo, nitrógeno, fósforo, pesticidas, cemento y plástico (Waters et al., 2016). Esta puede llegar a ser la Época más breve de la escala de tiempo geológico si su

lógico final se sitúa en el colapso de nuestra civilización o en la extinción del *H. sapiens*. En esta tercera fase la amenaza más grande la constituye el calentamiento global, que está derritiendo los glaciares y casquetes polares. Además el aumento de temperatura está liberando el metano acumulado en el permafrost y en los fondos oceánicos producirá la liberación de los hidratos de metano almacenados en los márgenes continentales. La acumulación de los gases de efecto invernadero (dióxido de carbono, metano, etcétera) produciría un evento hipertermal (calentamiento extremo) como el acontecido en el evento del límite Paleoceno/Eoceno.

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 hábitats naturales (Vermeij, 2004). La caza intensiva para alimentarse fue la principal modalidad de extinción durante la primera fase en que el hombre se extendió por todos los continentes. Sin embargo, la pesca intensiva se ha desarrollado en la tercera fase cuando el hombre ha dispuesto de barcos con todos los adelantos técnicos. La introducción de especies exóticas, invadiendo nuevos ecosistemas y extinguiendo las especies autóctonas, es también bastante reciente, comenzó con la colonización de casi toda la Tierra por los europeos, pero se ha intensificado recientemente con los intercambios comerciales. La destrucción de hábitats naturales, talando bosques y desecando zonas pantanosas para cultivar la tierra o construir viviendas, comenzó en la segunda fase y se ha intensificado en la tercera fase de extinción. Así se ha extinguido la mayor parte de la megafauna que había sobrevivido a la extinción del Pleistoceno y ahora se están extinguiendo también muchas especies de tamaño pequeño y vegetales. Según Sepkoski (1997) se estarían extinguiendo aproximadamente 74–150 especies cada día de todo tipo de organismos, esta estimación supondría unas 40.000 especies al año, está basada en cálculos de biólogos tales como Myers (1979), que resultan muy imprecisos y están poco documentados. Ahora bien, existe consenso de que se extinguen miles de especies cada año de una forma alarmante, muy por encima de la tasa normal de extinción de fondo, pero la diversidad aún es alta y la sexta extinción en masa aún no se ha completado. Los foraminíferos que fueron tan afectados en los otros eventos estudiados, aún no han sufrido extinción, sino que por efecto del calentamiento se están desplazando latitudinalmente. En consecuencia, el patrón de extinción sería en masa gradual rápido, ya que de momento han transcurrido solo unos 100.000 años, estamos en la fase de extinción que aún no se ha completado y no se ha llegado aún a la de supervivencia.

Algunos autores han sugerido que el presente evento de extinción en masa estaría causado por cambios climáticos e incluso por la explosión catastrófica de cometas, pero los

escasos datos aportados no permiten establecer la relación de causa y efecto. La causa desencadenante de este evento está muy bien conocida y es de tipo biológico: la extraordinaria proliferación de la especie humana. La dispersión del *H. sapiens* fuera de África produjo una extinción relativamente lenta en la primera etapa, pero la superpoblación y el modo de vida no sostenible tienen unos efectos muy destructivos sobre el medio ambiente, la flora y la fauna en las dos siguientes etapas. Existe un gran consenso de que el reciente calentamiento global está causado por el hombre, como ponen de manifiesto los informes del IPCC (Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático) de la ONU. Según el IPCC la temperatura media de la superficie terrestre ha aumentado $0,6$°C en el último siglo y en total 1°C desde mediados el siglo XIX, siendo las previsiones para el año 2100 de $4-5$°C dependiendo del futuro desarrollo económico y tecnológico. La actual propuesta de reducir el calentamiento a 2°C, que tan difícil es de implementar debido a la enorme presión demográfica y a la insostenible sociedad de consumo, lo único que conseguirá es retrasar algo los catastróficos efectos. Debido al calentamiento global, que es mucho mayor en los polos, se están derritiendo los glaciares y la consiguiente subida del nivel del mar tendrá efectos muy catastróficos sobre nuestra civilización. La mitad de la población mundial vive a nivel del mar y si se derriten todos los glaciares y casquetes polares el mar subiría unos 70 metros. Solo en Groenlandia hay hielo para que suba casi 7 metros, y está tan cerca del océano Ártico que en un futuro no muy lejano se derretiría totalmente. El hombre es una especie muy oportunista que puede 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. Las previsiones son muy pesimistas, pues es difícil que los gobiernos se pongan de acuerdo para detener el proceso de extinción, pero todavía es posible, ya que aún no se ha completado la fase de extinción.

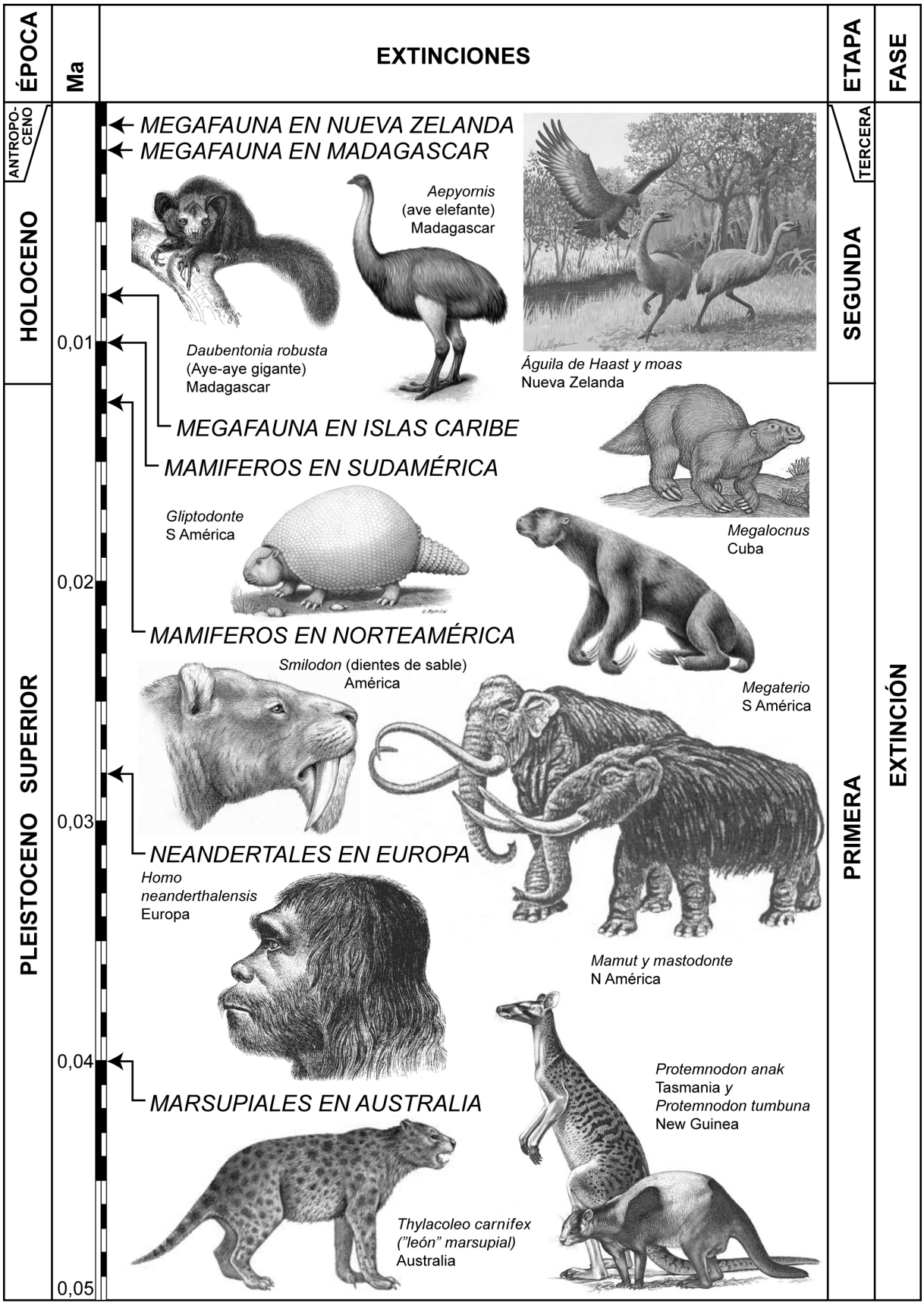

Figura 8: Etapas y fases de extinción en masa rápida de la megafauna residual pleistocena en el evento Q2 elaborado con datos de numerosos autores.

11. Conclusiones

Los eventos expuestos sugieren 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, tal y como fue propuesto por Molina (2015). La extinción en masa súbita ocurre casi instantáneamente a la escala geológica y el proceso dura algunos años o décadas, el mejor ejemplo es el evento del límite K/Pg. La extinción en masa rápida ocurre gradualmente en periodos de corta duración de alrededor de 0,1 Ma, tal y como ha sido puesto de manifiesto en los eventos 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, siendo los mejores ejemplos los de los eventos Em-s y Q1. En estos eventos se pueden reconocer tres fases (extinción, supervivencia y recuperación), cuya duración depende de las causas de extinción. El modelo de extinción escalonada, que algunos autores propusieron como causado por el impacto periódico de cometas, no es plausible, ya que no existe coincidencia entre impactos y extinciones. Por tanto, este modelo podría asimilarse a la extinción en masa lenta, cuyo proceso gradual puede tener distintas pulsaciones de intensidad y distintas etapas. Sin embargo, en otros casos se trataría 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, siendo el intervalo entre unos y otros de muy distinta duración. La mayor parte de estos eventos fueron utilizados por algunos autores para proponer una ciclicidad, para unos de 36 y para otros de 32 Ma, siendo los eventos de extinción causados por periódicos impactos meteoríticos. Sin embargo, según la cronología de los eventos estudiados es evidente que no existe tal periodicidad, tampoco existe coincidencia entre la mayoría de los impactos y de los eventos de extinción, por lo que no se puede establecer una relación de causa y efecto. Los impactos meteoríticos son una causa desencadenante excepcional de extinción en masa, que solo ha sido bien documentada en el evento del límite K/Pg. Sin embargo, los impactos meteoríticos a mediados del Eoceno superior y los cometas en el Cuaternario no tuvieron la suficiente magnitud para provocar una catástrofe global y consecuentemente no causaron extinción en masa.

En conclusión, los patrones de extinción indican cuales fueron las posibles causas, las causas desencadenantes han de ser plausibles con los patrones de extinción y son de tres tipos: extraterrestres (impactos de grandes meteoritos, variaciones y radiaciones astronómicas), geológicas (movimientos tectónicos que generan vulcanismo y otros fenómenos)

y biológicas (enorme proliferación de una especie). Cada evento de extinción está desencadenado por una sola causa, algunos han propuesto causas múltiples, pero en realidad se tratan de causas próximas que se van sucediendo e incluso pueden actuar a la vez. Una vez desencadenado un evento de extinción se suceden las causas próximas que completan el proceso de extinción, entre ellas el cambio climático es la más frecuente y está siempre presente. Las subidas globales de temperatura suelen producir diversificación en la mayoría de los grupos y extinción en algunos, por el contrario las bajadas globales de temperatura suelen producir más extinción que diversificación. Otras causas próximas son la anoxia en los fondos oceánicos, la lluvia ácida, los cambios de nivel del mar y de disolución de carbonatos (lisoclina), entre otras. Las causas biológicas de competición y selección natural son las que actúan normalmente produciendo la extinción de fondo, que es aleatoria y constante. La enorme proliferación de la especie humana, que es una causa muy excepcional en el registro fósil, está desencadenando la actual extinción en masa y podría provocar el colapso de nuestra civilización.

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.

Agustí, J. ed. 1996. *La lógica de las extinciones*. Metatemas 42. Tusquets Editores, Barcelona.

Alegret, L., Molina, E., Thomas, E. 2001. Benthic foraminifera at the Cretaceous-Tertiary boundary around the Gulf of Mexico. *Geology* 29, 891–894.

Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A., Molina, E. 2002. Environmental changes triggered by the K/T impact event at Coxquihui (Mexico) based on foraminifera. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 5, 295–309.

Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A., Molina, E. 2002. Eventoestratigrafía del límite Cretácico/Terciario en Aïn Settara (Tunicia): ¿disminución de la productividad y/o de la oxigenación oceánicas? *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 19, 121–136.

Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A., Liesa, C., Meléndez, A., Molina, E., Soria, A.R., Thomas, E., 2002. The Cretaceous/Tertiary boundary: sedimentology and micropaleontology at El Mulato section, NE Mexico. *Terra Nova* 14, 330–336.

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., Kaminski, M.A., Molina, E. 2004. Paleoenvironmental recovery after the Cretaceous/Paleogene boundary crisis: evidence from the marine Bidart section (SW France). *Palaios* 19, 574–586.

Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A., Molina, E. 2004. Foraminiferal event-stratigraphy across the Cretaceous/Paleogene boundary. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 234, 25–50.

Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A., Díaz, C., Grajales, M., Meléndez, A., Molina, E., Rojas, R., Soria, A. R. 2005. Cretaceous/Paleogene boundary deposits at Loma Capiro, central Cuba: Evidence for the Chicxulub impact. *Geology* 33, 721–724.

Alegret, L., Ortiz, S., Arenillas, I., Molina, E. 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., Cruz, L.E., Fenero, R., Molina, E., Ortiz, S., Thomas, E. 2008. Effects of the Oligocene climatic events on the foraminiferal record from Fuente Caldera section (Spain, western Tethys). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 269, 94–102.

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., Orue-Etxebarria X., Bernaola G., Baceta J.I., Monechi S., Apellaniz E., Pujalte V. 2009. The Paleocene-Eocene Thermal Maximum: new data from the microfossil turnover at the Zumaia section, Spain. *Palaios*, 24: 318–328

Alegret, L., Ortiz, S., Arenillas, I., Molina, E. 2010. What happens when the ocean is overheated? The foraminiferal response across the Paleocene-Eocene Thermal Maximun at the Alamedilla section (Spain). *Geological Society of America Bulletin* 122, 1616–1624.

Álvarez, W. 1997. *T. rex and the crater of doom.* Princeton University Press.

Álvarez, L.W., Álvarez, W., Asaro, F., Michel, H.V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* 208, 1095–1108.

Álvarez, W., Asaro, F., Michel, H.V., Álvarez, L.W. 1982. Iridium anomaly approximately synchronous with terminal Eocene extinctions. *Science* 216, 886–888.

Apellaniz, E., Baceta, J.I., Bernaola-Bilbao, G., Núñez-Betelu, K., Orue-Etxebarria, X., Pyros, A., Pujalte, V., Robin, E., Rocchia, R. 1997. Analysis of uppermost Cretaceous-lowermost Tertiary hemipelagic successions in the Basque Country (western Pyrenees): evidence for a sudden extinction of more than half planktic foraminifer species at the K/T boundary. *Bulletin Société Géologique de France* 168, 783–793.

Arenillas, I., Molina, E. 1996. Bioestratigrafía y evolución de las asociaciones de foraminíferos planctónicos del tránsito Paleoceno-Eoceno en Alamedilla (Cordilleras Béticas). *Revista Española de Micropaleontología* 18, 75–96.

Arenillas, I., Molina, E. 1997. Análisis cuantitativo de los foraminíferos plantónicos del Paleoceno de Caravaca (Cordilleras Béticas): bioestratigrafía y evolución de las asociaciones. *Revista Española de Paleontología* 12, 207–232.

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. 1998. El límite Cretácico/Terciario en Zumaya, Osinaga y Musquiz (Pirineos): control bioestratigráfico y cuantitativo de hiatos con foraminíferos planctónicos. *Revista de la Sociedad Geológica de España* 11, 127–138.

Arenillas, I., Molina, E., Schmitz, B. 1999. Planktic foraminiferal and ∂^{13}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. 2000. Spanish and Tunisian Cretaceous/Tertiary boundary section: A planktic foraminiferal biostratigraphic comparison and evolutionary events. GFF 122, 11–12.

Arenillas, I., Arz, J.A., Molina, E., Dupuis, C. 2000. 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. 2000. The Cretaceous/Tertiary boundary at Aïn Settara, Tunisia: sudden catastrophic mass extinction in planktic foraminifera. *Journal of Foraminiferal Research* 30, 202–218.

Arenillas, I., Alegret, L., Arz, J.A., Liesa, C., Meléndez, A., Molina, E., Soria, A.R., Cedillo-Pardo, E., Grajales-Nishimura, J.M. Rosales-Domínguez, C. 2002. Cretaceous-Tertiary boundary planktic foraminiferal mass extinción and biochronology at La Ceiba and Bochil, Mexico, and El Kef, Tunisia. In: Koeberl, C., MacLeod, K.G. Eds. *Catastrophic Events and Mass Extinctions: Impact and Beyond*. 356, 253–264.

Arenillas, I., Arz, J.A., Molina, E. 2002. Quantifying the evolutionary turnover across the K-T boundary castastrophic planktic foraminiferal extinction event at El Kef, Tunisia. GFF 124, 121–126.

Arenillas, I., Arz, J.A., Molina, E. 2004 A new high-resolution planktic foraminiferal zonation and subzonation for the lower Danian. *Lethaia*. 37, 79–95.

Arenillas, I., Arz, J.A. Grajales, M., Murillo, G., Álvarez, 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., Molina, E. 2002. Bioestratigrafía y cronoestratigrafía con foraminíferos planctónicos del Campaniense superior y Maastrichtiense de latutudes templadas y subtropicales (España, Francia y Tunicia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 224, 161–195.

Arz, J.A., Arenillas, J., Molina, E. 1999. Extinción de foraminaferos planctónicos en el tránsito Cretácico-Terciario de Zumaya (Guipúzcoa): ¿Supervivencia o reelaboración? *Revista Española de Micropaleontología* 31, 297–304.

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 Elles (Túnez). *Revista de la Sociedad Geológica de España* 12, 251–267.

Arz, J.A., Arenillas, I., Molina, E., Sepulveda, R. 2000. La estabilidad evolutiva de los foraminíferos planctónicos en el Maastrichtiense superior y su extinción en el límite Cretácico/Terciario de Caravaca, España. *Revista Geológica de Chile* 27, 27–47.

Arz, J.A., Alegret, L., Arenillas, I., Liesa, C.L., Molina, E., Soria, A.R. 2001. Extinción de foraminíferos en el límite Cretácico/Terciario de Cosxquihui (México) y su relación con las evidencias de impacto. *Revista Española de Micropaleontología* 33, 221–236.

Arz, J.A., Arenillas, I., Soria, A.R., Alegret, L., Grajales, M., Liesa, C. Meléndez, A. Molina, E., Rosales, M.C. 2001. Micropaleontology and Sedimentology of the Cretaceous/Tertiary boundary at La Ceiba (Mexico): impact-generated sediment gravity flows. *Journal of South American Earth Sciences* 14, 505–519.

Aubry, M.P., Ouda K., Dupuis, C., Berggren W.A., Van Couvering J.A., Ali J., Brinkhuis H., Gingerich P.R., Heilmann C., Hooker J., Kent D.V., King C., Knox R., Laga P., Molina E., Schmitz B., Steurbaut E., Ward D.R. 2007. The Global Standard Stratotype-section and Point (GSSP) for the base of the Eocene Series in the Dababiya section (Egypt). *Episodes* 30, 271–286.

Berggren, W.A., Van Couvering, J.A. Eds. 1984. *Catastrophes and Earth History: The New Uniformitarianism*. Princeton University Press. New Jersey.

Bowen, G.J., Clyde, W.C., Koch, P.L., Ting, S., Alroy, J., Tsubamoto, T., Wang, Y., Wang, Y. 2002. Mammalian Dispersal at the Paleocene/Eocene Boundary. *Science* 295, 2062–2065.

Bottomley, R.J., York, D., Grieve, R.A.F. 1993. Age of Popigai impact event using the 40Ar-39Ar method. *24th Lunar and Planetary Science Conference*, Houston, 421–431.

Brusatte, S.L., Butler, R., Barret, P.M., Carrano, M.T., Evans, D.C., Lloyd, G.T., Mannion, P.D., Norell, M.A., Peppe, D.J., Upchurch, P., Williamson, T.E. 2015. The extinction of the dinosaurs. *Biological Reviews* 90, 628–642.

Bunge, M.1983. *La investigación científica*. Editorial Ariel, Barcelona.

Canudo, J.I., Molina, E. 1992. Bioestratigrafía con foraminíferos planctónicos del Paleógeno del Pirineo. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 186, 97–135.

Canudo, J.I., Molina, E. 1992. Planktic foraminiferal faunal turnover and bio-chronostratigraphy of the Paleocene-Eocene boundary at Zumaya, Northern Spain. *Revista de la Sociedad Geológica de España* 5, 145–157.

Canudo, J.I., Molina, E., Riveline, J., Serra-Kiel, J., Sucunza, M. 1988. Les évenements biostratigraphiques de la zone prépyrenéene d'Aragón (Espagne), de l'Ëocene moyen á l'Oligocène inférieur. *Revue de Micropaléontologie* 31, 15–29.

Canudo, J.I., Keller, G., Molina, E. 1991. Cretaceous/Tertiary boundary extinction pattern and faunal turnover at Agost and Caravaca, SE Spain. *Marine Micropaleontology* 17, 319–341.

Canudo, J.I., Malagón, J., Meléndez, A., Millán, H., Molina, E., Navarro, J.J. 1991. Las secuencias deposicionales del Eoceno medio y superior de las Sierras exteriores (Prepirineo meridional aragonés). *Geogaceta* 9, 81–84.

Canudo, J.I., Keller, G., Molina, E., Ortiz, N. 1995. Planktic foraminiferal turnover and ∂^{13}C isotopes across the Paleocene-Eocene transition at Caravaca and Zumaya, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 114, 75–100.

Chaloner, W.G., Hallam, A. Eds. 1989. Evolution and extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 325, 241–488.

Coccioni, R., Galeotti, S. 1994. K-T boundary extinction: geologically instantaneous or gradual event? Evidence from deep-sea benthic foraminifera. *Geology* 22, 779–782.

Comas, M.C., Martínez-Gallego, J., Molina, E. 1985. Litofacies y sucesión estratigráfica del Eoceno y O ligoceno al Norte del Cerro Mencal (Zona subbética, Provincia de Granada). *Cuadernos de Geología* 12, 145–155.

Coxall, H.C., Wilson, P.A., Pälike, H., Lear, C.H. Backman, J. 2005. Rapid stepwise onset of Antarctic glaciation and deeper calcite compensation in the Pacific Ocean. *Nature* 433, 53–57.

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, 315–318.

DeConto, R.M. Pollard, D. 2003. Rapid Cenozoic glaciation of Antarctica triggered by declining atmospheric CO_2. *Nature* 421, 245–249.

De Laubenfels, M.W. 1956. Dinosaur extinction: one more hypothesis. *Journal of Paleontology* 30, 207–218.

De Renzi, M. 1988. What Happens after extinctions? *Revista Española de Paleontología* N^{o} Extra, 107–112.

Dickens, G.R, Castillo, M.M., Walker, J.C.G. 1997. A blast of gas in the latest Paleocene: Simulating first-order effects of massive dissociation of the oceanic methane hydrate. *Geology* 25, 259–262.

Donovan, S.K., Ed. 1989. *Mass extinctions. Processes and evidence*. Belhaven Press, London.

Dupuis, C., Steurbaut, E., Molina, E., Raucher, R., Tribovillard, N., Arenillas, I., Arz, J.A., Robaszynski, F., Caron, M., Robin, E., Rochia, R., Lefevre, I. 2001. The Cretaceous-Paleogene (K/P) boundary

in the Ain Settara section (Kalaat Senan, Central Tunisia): lithological, micropaleontological and geochemical evidence. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique* 71, 169–190.

Elias, S., Schreve, D. 2013. Vertebrate records: Late Pleistocene magafaunal extinctions. *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier. 700–712.

Finlayson et al. (25 autores), 2006. Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe. *Nature* 443(1), 850–853.

Fischer, A.G., Arthur, M.A. 1977. Secular variations in the pelagic realm. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication* 25, 19–50.

Gallala, N., Zaghbib-Turki, D., Arenillas, I., Arz, J.A., Molina, E. 2009. Catastrophic mass extinction and assemblage evolution in planktic foraminifera across the Cretaceous/Paleogene (K/Pg) boundary at Bidart (SW France). *Marine Micropaleontology* 72, 196–209.

Ganapathy, R., 1982. Evidence for a major meteorite impact on the earth 34 million years ago: Implications for Eocene extinctions. *Science* 216, 885–886.

Gingerich, P.D. 2006. Environment and evolution through the Paleocene–Eocene thermal maximum. *Trends in Ecology and Evolution* 21, 246–253.

Glass, B.P., Baker, R.N., Storzer, D., Wagner, G.A. 1973. North American microtektites from the Caribbean Sea and Gulf of Mexico. *Earth and Planetary Science Letters* 19, 184–192.

Glen, W. Ed. 1994. *Mass-extinction debates: how science works in a crisis*. Stanford University Press.

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.

Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M.D., Ogg, G.M. Eds. 2012. *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier.

Guernet, C., Molina, E. 1997. Les Ostracodes et le passage Paléocène-Eocene dans les Cordillères Bétiques (coupe de Caravaca, Espagne). *Geobios* 30, 31–43.

Hallam, A., Vignall, P. 1997. *Mass extinctions and their aftermath*. Oxford University Press.

Hart, M.B., Ed. 1996. *Biotic Recovery from Mass Extinction Events*. Geological Society. London.

Hartenberger, J.L. 1998. An Asian Grande coupure. *Nature* 394, 321.

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, Glandulonodosariidae, Plectofrondiculariidae, Stilostomellidae), their late Cretaceous-Cenozoic history and taxonomy*. Cushman Foundation for Foraniminferal Research Special Publ. 43.

Hickman, C.S. 2003. Evidence for abrupt Eocene-Oligocene molluscan faunal change in the Pacific Northwest. In: Prothero, D. et al. Eds. *From Greenhouse to Icehouse*. Columbia University Press, New York, 71–87.

Hut, P., Álvarez, W., Elder, W.P., Hansen, T., Kauffman, E.G., Keller, G., Shoemaker, E.M., Weissman, P.R. 1987. Comet showers as a cause of mass extinctions. *Nature* 329, 118–126.

Jablonski, D. 1986. Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes. *Science* 4734, 129–133.

Kaiho, K. 1994. Planktonic and benthic foraminiferal extinction events during the last 100 Myr. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 11, 45–71.

Kaiho, K. Lamolda, M. 1999. Catastrophic extinction of planktonic foraminifera at the Cretaceous-Tertiary boundary evidenced by stable isotopes and foraminiferal abundance at Caravaca, Spain. *Geology* 27, 355–358.

Kamikuri, S., Wade, B.S. 2012. Radiolarian magnetobiochronology and faunal turnover across the middle/late Eocene boundary at Ocean Drilling Program Site 1052 in the western North Atlantic Ocean. *Marine Micropaleontology* 88–89, 41–53.

Kauffman, E.G. 1988. The dynamics of marine stepwise mass extinction. *Revista Española de Paleontología* Nº Extra, 57–71.

Kauffman, E.G., Erwin, D.H. 1995. Surviving mass extinctions. *Geotimes* 14, 14–17.

Kauffman, E.G., Harries, P.J. 1996. Las consecuencias de la extinción en masa: predicciones para la supervivencia y regeneración en ecosistemas antiguos y modernos. In: Agustí, J. Ed. *La lógica de las extinciones*. Metatemas 42. Tusquets Editores, Barcelona, 17–64

Kauffman, E.G. and Walliser, O.H. Eds. 1990. *Extinction Events in Earth History*. Lecture Notes in Earth Sciences, Springer-Verlag, Berlin.

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. 2012. The Cretaceous-Tertiary Mass Extinction, Chicxulub Impact, and Deccan Volcanism. In: Talent J. A. Ed. *Earth and Life*: Springer, 759–793.

Keller, G., D'Hondt, S., Orth, C.J., Gilmore, J.S., Oliver, P.Q., Shoemaker, E.M., Molina, E. 1987. Late Eocene impact microspherules: stratigraphy, age and geochemistry. *Meteoritics* 22, 25–60.

Keller, G., Li, L., MacLeod, N. 1995. The Cretaceous/Tertiary boundary stratotype section at El Kef, Tunisia: how catastrophic was the mass extinction? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 119, 221–254.

Kennett, J.P., Schackleton, N.J. 1976. Oxygen isotopic evidence for the development of the psychrosphere 38 Myr ago. *Nature* 260, 513–515.

Kennett, J.P., Stott, L.D. 1991. Abrupt deep-sea warming, palaeoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Palaeocene. *Nature* 353, 225–229.

Kent, D.V., Cramer, B.S., Lanci, L., Wang, D., Wright, J.D., Van der Voo, R. 2003. A case for a comet impact trigger for the Paleocene/Eocene thermal maximun and carbon isotope excursion. *Earth and Planetary Science Letters* 211, 13–26.

Koeberl, C., Poag, C.W., Reimold, W.U., Brandt, D. 1996. Impact origin of the Cheasapeake Bay structure and the source of the North American tectites. *Science* 271, 1263–1266.

Lamolda, M.A. Orue-Etxebarria, X., and Proto-Decima, F. 1983. The Cretaceous-Tertiary boundary in Sopelana (Biscay, Basque Country). *Zitteliana* 10, 663–670.

Leakey, R., Lewin, R. 1995. *The sixth extinction. Patterns of life and the future of humankind*. Doubleday, New York.

Lewis, S.L., Maslin, M.A. 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* 519, 171–180.

Lipps, J.H. 1997. The Cretaceous-Tertiary boundary: the El Kef blind test. *Marine Micropaleontology* 29, 65–103.

Livermore, R., Nankivell, A., Eagles, G., Morris, P. 2005. Paleogene opening of Drake Passage. *Earth and Planetary Science Lettters* 236, 459–470.

Lu, G., Keller, G., Adatte, T., Ortiz, N., Molina, E. 1996. Long-term(105) or short-term(103) ∂^{13}C excursion near the Paleocene-Eocene transition: evidence from the Tethys. *Terra Nova* 8, 347–355.

Luterbacher, H.P., Premoli Silva, I. 1964. Biostratigrafia del limite Cretaceo-Terziario nell'Appennino Centrale. *Rivista Italiana di Paleontología e Stratigrafia* 70, 67–128.

MacLeod, K.G., Whitney, D.L., Huber, B.T., Koeberl, C. 2007. Impact and extinction in remarkably complete Cretaceous-Tertiary boundary sections from Demerara Rise, tropical western North Atlantic.

Geological Society of America Bulletin 119, 101–115.

MacLeod, N. 2013. The great extinctions. *What causes them and how they shape life*. Natural History Museum, London.

Mancin, N., Hayward, B.W., Trattenero, I., Cobianchi, M., Lupi, C. 2013. Can the morphology of deep-sea benthic foraminifera reveal what caused their extinction during the mid-Pleistocene Climate Transition? *Marine Micropaleontology* 104, 53–70.

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.

McGowran, B. 2012. Cenozoic Environmental Shifts and Foraminiferal Evolution. In: Talent, J. A. Ed. *Earth and Life*. Springer, 937–965.

McInerney, F.A. Wing, S.L. 2011. The Paleocene-Eocene Thermal Maximum: A Perturbation of Carbon Cycle, Climate, and Biosphere with Implications for the Future. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 39, 489–516.

Meléndez, A., Molina, E. 2008. El límite Cretácico-Terciario (K/T). In: García-Cortés et al. Eds. *Contextos geológicos españoles*, 107–113.

Molina, E. 1980. *Oligoceno-Mioceno inferior por medio de foraminaferos planctónicos en el sector central de las Cordilleras Béticas (España)*. Tesis doctoral. Publicación Universidades Granada y Zaragoza.

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. Ed. 1994. Extinción y registro fossil. Extinction and the Fossil Record. *Cuadernos Interdisciplinares* 5.

Molina, E. 1995. Modelos y causas de extinción masiva. *Interciencia* 20, 83–89.

Molina, E. 2004. Evolución: Modalidades y causas de evolución y extinción con microfósiles. In: Molina, E. Ed. 2004. *Micropaleontología*. Colección Textos Docentes. Prensas Universitarias de Zaragoza 93, 623–645.

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, 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. In: Arcega, C. y Lahoz, J. Eds. *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. 2015. Eventos de extinción desde hace 100 Ma: patrones, causas y efectos. In: Reolid, M. Ed. *Actas XXXI Jornadas de Paleontología*, 36–49.

Molina, E. 2015. Evidencia del impacto meteorítico del límite Cretácico/Paleógeno e interés de los cenotes de Yucatán. *Naturaleza Aragonesa* 32, 17–22.

Molina, E, Monaco, P., Nocchi, M., Parisi, G. 1986. Biostratigraphic Correlation Between the Central Subbetic (Spain) and Umbro-Marchean (Italy) Pelagic Sequences at the Eocene/Oligocene boundary Using Foraminifera. *Developments in Paleontology and Stratigraphy* 9, 75–85.

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., Canudo, J.I., Guernet, C. McDougall, K., Ortiz, N., Pascual, J.O., Parés, J.M., Sansó, J.M., Serra-Kiel, J., Tosquella, J. 1992. The stratotypic Ilerdian revisited: integrated stratigraphy across the Paleocene/Eocene boundary. *Revue de Micropaléontologie* 35, 143–156.

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-Ruiz, 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. 1998. Planktic foraminiferal biostratigraphy across the Paleocene/Eocene boundary: events and correlations. *Strata* 1, 93–96.

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., Angori, E., Arenillas, I., Monechi, S., Schmitz, B. 2000. Integrated stratigraphy across the Paleocene/Eocene boundary at Campo, Spain. GFF 122, 106–107.

Molina, E., Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A. 2002. Taphonomy in analysis of the pattern of extinction at the Cretaceous/Tertiary boundary. In: De Renzi, M. Ed. *Current Topics on Taphonomy and Fossilization.* Valencia, 89–95.

Molina, E., Arenillas, I., Arz, J.A., Díaz, C., García, D., Meléndez, A., Rojas, R. 2002. Micropaleontología, Cronoestratigrafía y Sedimentología del límite Cretácico/Terciario en el NE de Cuba. *Geogaceta* 32, 287–290.

Molina, E., Angori, E., Arenillas, I., Brinkhuis, H., Crouch, E.M., Luterbacher, H., Monechi, S., Schmitz, B. 2003. Correlation between the Paleocene/Eocene boundary and the Ilerdian at Campo, Spain. *Revue de Micropaléontologie* 46, 95–109.

Molina, E., Cruz, L.E., Gonzalvo, C., Ortiz, S., Robin. E. 2004. Evidencias de impacto meteorítico en el Eoceno Superior de Fuente Caldera (Granada, Cordilleras Béticas). *Geotemas* 6, 365–368.

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., Zaghbib-Turki, D. 2006. 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. 2006. Foraminiferal turnover across the Eocene-Oligocene transition at Fuente Caldera, southern Spain: no cause-effect relationship between meteorite impacts and extinctions. *Marine Micropaleontology* 58, 270–286.

Molina, E., Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A., Gallala, N., Grajales-Nishimura, M., Murillo-Muñetón, G., Zaghbig-Turki, D. 2009. The Global Boundary Stratotype Section and Point for the base of the Danian Stage (Paleocene, Paleogene, "Tertiary", Cenozoic): auxiliary sections and correlation. *Episodes* 32, 84–95.

Molina, E., Torres-Silva, A.I., Coric, S., Briguglio, A. 2016. Integrated biostratigraphy across the Eoce-

ne/Oligocene boundary at Noroña, Cuba, and the question of the extinction of orthophragminids. *Newsletter on Stratigraphy* 49, 27–40.

Moreau, C., Dory, D. 2005. *Alcide d'Orbigny entre Europe et Amérique*. Presses Universitaires de Rennes.

Myers, N. 1979. *The Sinking Ark: A New Look at the Problem of Disappearing Species*. Pergamon Press.

Newell, N.D. 1963. Crises in the history of life. *Scientific American* 208, 76–92.

Ogg, J.G., Hinnov, L.A., 2012. Cretaceous. In: Gradstein F. M. et al. Eds. *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier, 793–853.

Ohno, S., Kadono, T., Kurosawa, K., Hamura, T., Sakaiya, T., Shigemori, K., Hironaka, Y., Sano, T., Watari, T., Otani, K., Matsui, T., Sugita, S. 2014. Production of sulphate-rich vapour during the Chicxulub impact and implications for ocean acidification. *Nature Geoscience* 7, 279–282.

Olsson, R.K., Hemleben, C. Berggren, W.A., Huber, B.T. Eds. 1999. *Atlas of Paleocene Planktonic Foraminifera*. Smithsonian Contributions to Paleobiology 85.

Orue-Etxebarria, X. 1997. El Kef blind test, IV results. *Marine Micropaleontology* 29, 85–88.

Orue-Etxebarria, X. et al. (15 autores), 1996. Physical and biostratigraphic analysis of two prospective Paleocene-Eocene Boundary Stratotypes in the intermediate-deep water Basque Basin, western Pyrenees: The Trabaka Pass and Ermua sections. *Neues Jarbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 201, 197–242.

Orue-Etxebarria, X., Pujalte, V., Bernaola, G., Apellaniz, E., Baceta, J.I., Payros, A., Núñez-Betelu, K., Serra-Kiel, J., Tosquella, J. 2001. Did the late Paleocene Thermal Maximun 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., Payros, A. 2004. New constraints on the evolution of planktic foraminifers and calcareous nannofossils across the Paleocene-Eocene boundary interval: the Zumaia section revisited. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 234, 223–259.

Owen, R.M., Rea, D.K. 1992. Sea floor hydrothermal activity links climate to tectonics: The Eocene CO_2 greenhouse. *Science* 227, 166–169.

Palmer, T. 2003. *Perilous Planet Earth*. Cambridge University Press.

Palombo, M.R. 2014. Deconstructin mammal dispersals and faunal dynamics in SW Europe during the Quaternary. *Quaternary Science Reviews* 96, 50–71.

Pardo, A., Canudo, J.I., Molina, E. 1994. Bioestratigrafía con foraminíferos planctónicos de la parte inferior de la Formación Ieper (Ypresiense estratotípico) en el sondeo Knokke (Bélgica). *Revista Española de Micropaleontología* 26, 109–125.

Pardo, A., Keller, G., Molina, E., Canudo, J.I. 1997. Planktic foraminiferal turnover across the Paleocene-Eocene transition at DSDP Site 401, Bay of Biscay, North Atlantic. *Marine Micropaleontology* 29, 129–158.

Pastor, J., Moen, R.A. 2004. Ecology of ice-age extinctions. *Nature* 431, 639–640.

Pearson, P.N., Olsson, R.K., Huber, B.T., Hemleben, C., Berggren, W.A. Eds. 2006. *Atlas of Eocene Planktonic Foraminifera*. Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Special Publication 41.

Pearson, P.N., McMillan, I.K., Wade, B.S., Dunkley Jones, T., Coxall, H.K., Bown, P. R., Lear, H.L. 2013. Extinction and environmental change across the Eocene-Oligocene boundary in Tanzania. *Geology* 36, 179–182.

Peryt, D., Alegret, L., Molina, E. 2002. The Cretaceous/Paleogene (K/P) boundary at Aïn Settara, Tunisia: restructuring of benthic foraminiferal assemblages. *Terra Nova* 14, 101–107.

Peryt, D., Alegret, L., Molina, E. 2004. Agglutinated foraminifers and their response t o the Cretaceous/Paleogene (K/P) boundary event at Aïn Settara, Tunisia. Proceedings of the Sixth International *Workshop on Agglutinated Foraminifera. Grzybowski Foundation Special Publication* 8, 393–412.

Pierrard, O., Robin, E., Rocchia, R., Montanari, A. 1998. Extraterrestrial Ni-rich spinel in upper Eocene sediments from Massignano, Italy. *Geology* 26, 307–310.

Pillans, B., Gibbard, P. 2012. The Quaternary Period. In: Gradstein F. M. et al. Eds. *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier, 979–1010.

Poag, C.W., Mankinen, E., Norris, R.D. 2003. Late Eocene Impacts: Geologic Record, Correlation and Paleoenvironmental Consequences. In: Prothero, D. et al. Eds. *From Greenhouse to Icehouse*, Columbia University Press, New York, 495–510

Premoli Silva, I., Jenkins, D.G. 1993. Decision on the Eocene-Oligocene boundary stratotype. *Episodes* 16, 379–382.

Prothero, D.R. 1994. *The Eocene-Oligocene Transition: Paradise lost.* Columbia University Press, New York.

Raup, D.M. 1991. *Extinction. Bad genes or bad luck?* Norton and Company, New York.

Raup, D.M., Sepkoski, J.J., Jr. 1984. Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 81, 801–805.

Renne, P.R., Sprain, C.J. Richards, M.A. Self, S., Vanderkluysen, L., Pande, K. 2015. State shift in Deccan volcanism at the Cretaceous-Paleogene boundary, possibly induced by impact. *Science* 350, 76–78.

Reolid, M., Sánchez-Quiñónez, 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.

Reolid, M., Sánchez-Quiñónez, C.A., Alegret, L., Molina, E. 2016. The biotic crisis across the Oceanic Anoxic Event 2: Palaeoenvironmental inferences base don foraminifera and geochemical proxies from the South Iberian Palaeomargin. *Cretaceous Research* 60, 1–27.

Rivas, P. 2004. *La extinción en el seno de la macroevolución.* Discurso de recepción, Academia de Ciencias de Granada.

Robin, E., Molina, E. 2006. Chronostratigraphy, composition and source of Ni-rich spinel in the late Eocene Fuente Caldera section (Spain): one impact or more? *Meteoritics and Planetary Science* 41, 1231–1248.

Rodríguez-Tovar, F.J., Uchman, A., Molina, E., Monechi, S. 2010. Bioturbational redistribution of Danian calcareous nannofossils in the uppermost Maastrichtian across the K-Pg boundary at Bidart, SW France. *Geobios* 43, 569–579.

Rodríguez-Tovar, F.J., Uchman, A., Alegret, L., Molina, E. 2011. Impact of the Paleocene-Eocene Thermal Maximum on the macrobenthic community: Ichnological record from the Zumaia section, northern Spain. *Marine Geology* 282, 178–187.

Rudwick, M.J.S. 2008. *Georges Cuvier, Fossil Bones, and Geological Catastrophes.* University Chicago Press.

Saltré et al. (17 autores), 2016. Climate change not to blame for late Quaternary megafauna extinctions in Australia. *Nature Communications* 7, 10511.

Sánchez-Quiñónez C.A., Alegret L., Aguado R., Delgado A., Larrasoaña J.C., Martín-Algarra A., O'Dogherty L., Molina E. 2010. Foraminíferos del tránsito Cenomaniense-Turoniense 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, ∂^{13}C, ∂^{18}O, foraminifera and nannofossil profiles across the latest Paleocene benthic extinction event at Zumaya, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 133, 49–68.

Schmitz, B., Peucher-Ehrenbrink, B., Heilmann-Clausen, C., Aberg, G., Lee, C-T.A. 2004. Basaltic explosive volcanism, but no comet impact, at the Paleocene-Eocene boundary: high-resolution chemical and isotopic records from Egypt, Spain and Denmark. *Earth and Planetary Science Letters* 225, 1–17.

Schulte, P. et al. (40 autores), 2010. The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Science* 327, 1214–1218.

Seki, O., Foster, G.L., Schmidt, D.N., Mackensen, A., Kawamura, K., Pancost, R.D. 2010. Alkenone and boron-based Pliocene pCO_2 records. *Earth and Planetary Science Letters* 292, 201–211.

Simpson, G.G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, New York.

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, 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.

Shackleton, N.J., Kennett, J.P. 1975. Paleotemperature history of the Cenozoic and the initiation of Antarctic glaciation: oxygen and carbon isotope analyses in DSDP Sites 277, 279 and 281. *Initial Reports of the DSDP* 29, 743–755.

Signor, P.W., Lipps, J.H. 1982. Sampling bias, gradual extinction patterns and catastrophes in the fossil record. *Geological Society of America, Special Paper* 190, 291–296.

Sloan, L.C., Walker, J.C.G., Moore, T.C. Jr., Rea, D.K., Zachos, J.C. 1992. Possible methane-induced polar warming in the early Eocene. *Nature* 357, 320–322.

Smit, J. 1982. Extinction and evolution of planktonic foraminifera after a major impact at the Cretaceous/Tertiay boundary. *Geological Society of America, Special Paper* 190, 329–352.

Smit, J. 1990. Meteorite impact, extinctions and the Cretaceous-Tertiary Boundary. *Geologie en Mijnbouw* 69, 187–204.

Smit, J., Hertogen J. 1980. An extraterrestrial event at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Nature* 285, 198–200.

Speijer, R., Scheibner, C., Stassen, P., Morsi, A.M. 2012. Response of marine ecosystems to deep-time global warming: a synthesis of biotic patterns across the Paleocene-Eocene Thermal Maximum (PETM). *Austrian Journal of Earth Sciences* 105, 6–16.

Stanley, S.M. 1984. Temperature and biotic crises in the marine realm. *Geology* 12, 205–208.

Taylor, P.D. Ed. 2004. *Extinctions in the History of Life*. Cambridge University Press.

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: Wing, S. et al. Eds. Causes and Consequences of Globally Warm Climates of the Paleogene. *Geological Society of America, Special Paper* 369, 319–332.

Thomas, E. 2007. Cenozoic mass extinctions in the deep sea: what perturbs the largest habitat on Earth? *Geological Society of America, Special Paper* 424, 1–23.

Thomas, E., Shackleton, N.J. 1996. The Paleocene-Eocene benthic foraminiferal extinction and stable isotope anomalies. *Geological Society of America Special Publication* 1001, 401–441.

Thomas, E., Zachos, J.C. 2000. Was the late Paleocene thermal maximum a unique event? GFF 122, 169–170.

Twitchett, R.J. 2006. The palaeoclimatology, palaeoecology and palaeoenvironmental analysis of mass extinction events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232, 190–213.

Tzedakis, P.C., Hughen, K.A., Cacho, I., Harvati, K. 2007. Placing late Neanderthals in a climatic context. *Nature* 449, 206–208.

Vandenberghe, N., Hilgen, F.J., Speijer, R.P. 2012. The Paleogene Period. In: Gradstein F. M. et al. Eds. *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier, 855–921.

Vermeij, G.J. 2004. Ecological avalanches and the two kinds of extinctions. *Evolutionary 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.

Wade, B.S., Pearson, P.N. 2008. Planktonic foraminiferal turnover, diversity fluctuations and geochemical signals across the Eocene/Oligocene boundary in Tanzania. *Marine Micropaleontology* 68, 244–255.

Wade, B.S., Pearson, P.N., Berggren, W.A. Pälike, H. 2011. Review and revision of Cenozoic tropical planktonic foraminiferal biostratigraphy and calibration of the geomagnetic polarity and astronomical time scale. *Earth-Science Reviews* 104, 111–142.

Ward, P. 1994. *The End of Evolution*. Bantam Books.

Waters et al. (23 autores), 2016. The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. *Science* 351, 137.

Winguth, A.M.E., Thomas, E., Winguth, C. 2012. Global decline in ocean ventilation, oxygenation, and productivity during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum: Implications for the benthic extinction. *Geology* 40, 263–266.

Wonhof, H.B., Smit, J., Brinkhuis, H. Montanari, A., Nederbragt, A.J. 2000, Global cooling accelerated by early late Eocene impacts: *Geology* 28, 687–690.

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). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 8777–8781.

Zachos, J.C., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. *Science* 292, 686–693.

Zachos, J.C., Dickens, G.R. Zeebe, R.E. 2008. An early Cenozoic perspective on green house warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451, 279–283.

Zili, L., Zaghbib-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.

DISCURSO DE CONTESTACIÓN

POR EL

Ilmo. Sr. D. JUAN PABLO MARTÍNEZ RICA

Excelentísimo Sr. Presidente

Excelentísimos e Ilustrísimos Sres. Académicos

Señoras y Señores

Otra vez debo dar las gracias a esta Academia por concederme el honor de dar la bienvenida en su nombre a un nuevo miembro de la casa. He aceptado este honor con algún recelo, motivado principalmente por el temor de mi insuficiencia y el alto grado de especialización del nuevo académico. Pero aparte de la obligación que tiene todo académico de aceptar los encargos que le hace la institución, debo indicar que con el recelo se mezcla el placer de escuchar a un experto hablar de un tema que, en general, puede considerarse marginado en nuestra experiencia científica y social.

En efecto, del mismo modo que no es de buen gusto hablar de la muerte propia o ajena, no está de moda hablar del final, la extinción o la desaparición de algo. En ciencia interesa mucho más hablar del origen del Universo, la Tierra o la vida, que de su posible —quizás seguro— final, y así, se han dedicado muchas más páginas, cientos de veces más, a los primeros temas que a los segundos. El autor de la primera obra ampliamente difundida sobre la evolución biológica, Charles Darwin, la tituló "*El Origen de las Especies*", y habló muy poco en ella o en sus otras obras, de la extinción brusca de especies o grupos más amplios. Tanto su primer libro, sobre los arrecifes coralinos, como el último, sobre la evolución del suelo por la acción de las lombrices y otros organismos edáficos, se centran en el origen de determinadas formaciones geobiológicas, y no en su destrucción y desaparición, que hoy lamentablemente constatamos en muchos casos.

No es así en nuestra Academia. El tema de la extinción de las especies biológicas ya ha sido tratado en distintos trabajos de la misma, y especialmente por el propio Dr. Molina en su trabajo premiado por la Academia en 2007, al que él mismo se ha referido en su discurso, y también por la monografía de nuestro Académico Correspondiente, el Profesor Leandro Sequeiros, titulada "*La extinción de las especies biológicas: Construcción de un paradigma científico*". Pero el enfoque del Profesor Molina, que aquí nos presenta, es menos general y más preciso que el de Sequeiros, centrándose en la descripción e interpretación detallada de los eventos de extinción recientes, y basándose en una rica colección de datos micropaleontológicos que proporcionan suficientes elementos para descubrir las pautas temporales de dichos eventos, y deduciendo de dichas pautas las causas y los modos de los mismos.

Así pues, esta Academia no ha rehusado, sino al contrario, las investigaciones sobre los procesos de extinción, al menos en el ámbito paleontológico, pues tales procesos tienen en si mismos un considerable interés científico. Luego señalaremos la extraña coincidencia que se da en la estructura general de las pautas de extinción a todos los niveles de las escalas geográfica, temporal y taxonómica. Y es precisamente esta coincidencia la que me ha llevado a elegir el tema de mi respuesta, centrándolo en los agentes de extinción más mortíferos pero menos frecuentes. Intento compensar así el carácter ominoso de los eventos de extinción comentados, con el alivio de su baja probabilidad.

El Profesor Molina es micropaleontólogo, y se ha especializado en paleontología de foraminíferos, y no de todo el registro fósil, sino solamente de las especies y grupos post-jurásicos. Como su predecesor en la posesión de la medalla que hoy recibe, se ocupa de un grupo aparentemente poco atractivo, o que por lo menos no despierta la fascinación y el interés – casi cabría hablar de "dinomanía" – que despiertan los grandes reptiles mesozoicos. Estos últimos quizás sean más atractivos para el gran público, que desconoce incluso la existencia de los foraminíferos, pero no para las compañías petrolíferas, que en parte dependen de los micropaleontólogos para llevar a cabo con eficacia sus prospecciones. El nuevo académico podría haber elegido este camino y colaborar con alguna compañía prospectora. No cabe duda de que en tal caso su contribución al desarrollo de la ciencia hubiera sido bastante menor, pero sus ingresos, por el contrario, mucho mayores.

La elección de la micropaleontología como especialidad tiene sentido porque permite un rendimiento científico notable. Los paleontólogos de macrofósiles, si tienen suerte, pueden esperar el hallazgo de unos pocos fragmentos óseos, rara vez un esqueleto completo, en un yacimiento determinado. Los micropaleontólogos obtienen miles de caparazones completos en cada sondeo, y pueden caracterizar, no sólo a los individuos o las especies halladas sino también el ecosistema en que vivieron, incluyendo sus rasgos abióticos. Y pueden detallar las pautas de extinción a lo largo de una cronoestratigrafía que puede ser muy breve. Complementado con los análisis de los restos de otros grupos de microfósiles con caparazones silíceos, calcáreos u orgánicos (radiolarios, diatomeas, cocolitofóridos, ostrácodos, dinoflagelados, esporas y polen),el micropaleontólogo puede establecer un retrato bastante aproximado del desarrollo de un evento de extinción y de sus causas y condiciones. Esta, junto con las influencias de sus profesores, a quienes ha mencionado al comienzo de su discurso, es la clave de la elección de la especialidad de micropaleontología por parte del Dr. Molina. Y aunque su carrera científica se desarrolla también en otros ámbitos, aquí comentaré brevemente tan solo los aspectos relacionados con esta especialidad.

El primer contacto del profesor Molina con la micropaleontología tuvo lugar en la Universidad de Granada, en 1974, cuando era todavía estudiante de Geología y comenzaba a contemplar la preparación de su tesis de licenciatura, que presentó al año siguiente, recién licenciado. También su tesis doctoral, de 1979, se centró en ese tema. Cuando se doctoró, en 1979, llevaba ya cuatro años trabajando como profesor ayudante de clases prácticas de micropaleontología. A poco de doctorarse, y aconsejado por Leandro Sequeiros, se trasladó a la Universidad de Zaragoza, donde ha desarrollado su carrera científica hasta la actualidad.

A su llegada a Zaragoza, Molina organizó un grupo de investigación especializado en micropaleontología de foraminíferos, y asumió la docencia en esta especialidad para la asignatura correspondiente de la licenciatura en Ciencias Geológicas, impartiendo clases de micropaleontología prácticamente cada año desde 1979, si bien ha dado también clases de Paleontología general y de otras asignaturas. La actividad docente se ha concretado además en la dirección de una docena de tesis de licenciatura y otras tantas tesis doctorales, de cuatro tesis de estudios avanzados y de una tesis de máster. Todos estos trabajos salvo uno versan sobre micropaleontología, generalmente de foraminiferos.

Los resultados de sus investigaciones se han plasmado en numerosas publicaciones. Si nos limitamos a los trabajos propiamente científicos y centrados en su especialidad, 265 si se incluyen los capítulos de libros y los artículos divulgativos, más del 70 % tratan de micropaleontología o de los eventos de extinción analizados a partir de microfósiles. En consecuencia el Dr. Molina, junto con sus alumnos y colaboradores, se ha convertido en un referente sobre micropaleontología en España. Ha publicado un libro de texto de micropaleontología para la enseñanza universitaria (Molina,2002, 2004), que aborda ahora su tercera edición, ha pertenecido al comité editorial de distintas revistas científicas, entre ellas la *Revista Española de Micropaleontología* y la francesa *Revue de Micropaléontologie*, ha sido miembro, secretario y en algunos casos presidente de distintas comisiones internacionales sobre límites estratigráficos, etc.

Como puede leerse en la completa introducción histórica al manual de micropaleontología recién citado, esta especialidad se implanta con fuerza en nuestro país a partir de 1960 y es cultivada hoy por cerca de medio centenar de especialistas preferentemente ligados a las universidades. Entre los más destacados, y esto, como es lógico, no lo dice esa introducción, figura el Dr. Molina. Su carácter de referente en este tema tiene una consecuencia comprensible. Muchas de las publicaciones españolas sobre el tema o bien son de nuestro nuevo académico, o se deben a sus colaboradores, o, finalmente, se ba-

san en los trabajos de uno y otros, citándose en ellos ampliamente las publicaciones de Molina y sus discípulos. Esto explica cierta obligada proporción de autorreferencias en la bibliografía de sus trabajos. De hecho casi todos los trabajos españoles recientes sobre este tema o sobre el tema de las extinciones citan profusamente al profesor Molina. Él mismo, sin embargo, siempre ha reconocido y ponderado el trabajo de sus predecesores en este campo, y en particular el de Guillermo Colom, pionero de la micropaleontología en España y especialista, al igual que Molina, en foraminíferos. La referencia a Colom, a cuyo homenaje Molina ha dedicado algunas publicaciones, me es obligada, y aprovecho la circunstancia para señalar de pasada lo mucho que aprendí de sus obras ecológicas, y cuanto admiré sus excelentes dibujos y la extensión y profundidad de sus ideas (aunque ¡iluso de mí! en una ocasión, recién licenciado, me atreví a competir con él).

La especialidad del Dr. Molina está acotada temporalmente: él, como casi todos los expertos en foraminíferos fósiles, trabaja sobre todo en especies cenozoicas, con algunas contribuciones también sobre las del periodo Cretácico. No es que el grupo se originase en ese periodo, pues se conocen foraminíferos fósiles del Carbonífero e incluso del Cámbrico, pero antes del Jurásico los yacimientos son demasiado antiguos, sus microfósiles han sufrido a menudo profundas transformaciones por bioturbación, compresión, hidratación y oxidación, y sus especies reconocibles no son tan numerosas, llevando a deducciones menos fiables. Esto significa que las conclusiones derivadas de muestras muy antiguas, de más de 150 millones de años, son de menos valor para establecer pautas en los eventos de extinción.

Queda por comentar un aspecto de la obra del Dr. Molina que parece un tanto alejado de la micropaleontología y, hasta cierto punto, de la investigación científica básica, y es su dedicación combativa en pro de la racionalidad de las disciplinas científicas y la consiguiente posición crítica hacia las llamadas "pseudociencias", principalmente el creacionismo "científico", el diseño inteligente y el negacionismo del cambio climático. Normalmente las instituciones científicas serias ignoran estas autodenominadas "ciencias alternativas o complementarias", como no merecedoras siquiera de la atención de un científico, pero algunas universidades han permitido intentos de impartir enseñanza en campos discutibles.

En el ámbito de la paleontología, como en el de otras ciencias, no faltan, por cierto los fraudes o las investigaciones chapuceras. El Dr. Molina se ha ocupado a menudo de estos pretendidos hallazgos científicos, no para desacreditarlos, sino para señalar el enfoque y metodología adecuados para una investigación científica correcta y fundamentada. Hay que decir que estas intervenciones le han acarreado a veces críticas ingratas por parte de

autores demasiado encasillados en sus ideas, pero también la satisfacción de ver eliminada la enseñanza de algunas pseudociencias.

Impactos extraterrestres y procesos de extinción.

El desarrollo de un comentario al discurso del Dr. Molina me ha planteado bastantes problemas. Ya he indicado anteriormente el motivo que me ha llevado a elegir el tema de las extinciones causadas por impactos de cuerpos celestes, en lugar de tomar otros más afines a mi especialidad. Obviamente, no puedo ni debo comentar los detalles de ese discurso, lo que sólo podría hacer un micropaleontólogo como él. Y otros aspectos más próximos, como la llamada "Sexta Extinción" o los factores ecológicos de las extinciones locales, o bien ya han sido tratados por el propio Dr. Molina en el discurso precedente, por Sequeiros en el trabajo ya mencionado, o en otras publicaciones y conferencias realizadas por la Academia, o bien se refieren a procesos de extinción de fondo sin carácter catastrófico.

En lugar de ello he optado por prolongar hacia atrás la exposición de dicho discurso incluyendo en la misma los eventos de extinción catastrófica anteriores al límite Cretácico/Paleógeno (K/Pg), a pesar de la dificultad comentada pocas líneas atrás. De entre ellos se comentarán únicamente aquellos que pudieran ser debidos a impactos de cuerpos extraterrestres. Ello requiere una breve introducción astronómica que se sitúa fuera de mi especialidad, pero en la que espero no disparatar, ya que se ha beneficiado del consejo de colegas expertos[1]. Discutiré también brevemente los efectos de un impacto de este tipo, para pasar luego a comentar los principales eventos de impacto en la Tierra y sus eventuales consecuencias sobre la biosfera y sobre la evolución de la vida.

El modelo actualmente aceptado de formación y evolución del sistema solar es el de acreción de una nebulosa protoplanetaria que se transforma en un disco aplanado de polvo y gas con una protoestrella en su centro. El gas y el polvo del disco se aglomeran en partículas y núcleos de tamaño creciente, hasta formar los llamados planetesimales, que finalmente se integran en los ocho planetas conocidos. Este modelo, que es una versión modernizada y cuantificada de la vieja hipótesis de Kant-Laplace, fue propuesto inicialmente por Victor Safronov en 1969, y presenta todavía algunos puntos difíciles pero es el que goza de más consenso por parte de astrofísicos y planetólogos. El proceso de acreción implica la disminución del número de planetesimales y asteroides a lo largo del tiempo, de

[1]Agradezco vivamente el consejo de nuestro Presidente, Antonio Elipe, en este terreno.

manera que la probabilidad de impacto de alguno de estos cuerpos con la Tierra u otros planetas ha ido también bajando de manera correspondiente.

Los comienzos de la vida en la Tierra constituyen un problema aún no aclarado totalmente. La existencia de vida microbiana estable y permanente en la Tierra parece demostrada desde hace 3.500 millones de años, pero existen huellas de vida muy anteriores, y datos recientes sugieren que las primeras estructuras biológicas pudieron aparecer hasta 600 millones de años antes, o sea, en medio del llamado Gran Bombardeo (Bell et al., 2015). Puesto que este episodio implicó la repetida fusión de la naciente corteza terrestre, y es por lo tanto incompatible con la vida, la existencia de huellas biológicas anteriores se hace difícil de explicar. La única manera de conciliar estos datos es suponer que la vida apareció en nuestro planeta en varias ocasiones, y fue repetidamente eliminada para volver a surgir de nuevo cuando las condiciones lo permitían.

El Gran Bombardeo, cuyas huellas, no borradas por los agentes atmosféricos ni ocultadas por el mar, son todavía claramente perceptibles en los numerosas cráteres de impacto que salpican la Luna, parece terminar de manera relativamente brusca hace unos 3.700 millones de años. Probablemente la tasa de impactos de cuerpos extraterrestres en nuestro planeta experimentó un descenso marcado en un tiempo relativamente breve, quizás en unas decenas de millones de años, pero el sistema solar no quedó vacío de asteroides y cometas, y los impactos continuaron ocurriendo durante los eones posteriores, si bien disminuyendo en frecuencia a medida que el número de objetos susceptibles de choque con la Tierra iba decreciendo. Los impactos posteriores no destruyeron por completo la corteza terrestre, y diversas formas de vida bacteriana pudieron sobrevivir a los peores de ellos. El número y la recurrencia de los impactos posteriores al Gran Bombardeo nos son desconocidos, pero claro está que dependen en gran manera del número de objetos presentes en el sistema solar que son susceptibles de ser desalojados de su órbita por alguna causa y tomar una trayectoria de colisión con nuestro planeta.

Para estimar el número de objetos que formaban el sistema solar hace 3.700 millones de años puede servir el de objetos hoy presentes en el mismo, cuyo conocimiento ha ido mejorando con el tiempo. En la época de Copérnico el sistema solar conocido, sin contar los cometas, constaba únicamente de seis planetas más la Luna y el Sol. Galileo añadió los cuatro satélites principales de Júpiter en 1610, y al final del siglo XVII el total de cuerpos conocidos era de 17, de 23 al final del siglo XVIII y de 492 (de los cuales 463 eran asteroides) en 1900.

Stephen Dole presentó en 1964 una gráfica de la distribución de las masas de los objetos del sistema solar que sólo descendía hasta poco más de los 12 km de diámetro, y suponía que el número de los cuerpos de ese tamaño sobrepasaba los 3.100, pero en aquellos tiempos buena parte de los objetos menores del sistema solar eran desconocidos todavía. De hecho el número de asteroides descubiertos era entonces de unos 2.000, no se conocía el cinturón de Kuiper, y la nube de Oort, aunque postulada por el astrónomo que le dio nombre en 1950, era una construcción teórica sin base observacional. Dado que hoy se conocen más de 500.000 asteroides en el cinturón interior, y que este número se ve ampliamente sobrepasado por el de cometas, planetas enanos y asteroides en el cinturón de Kuiper, cuya población apenas se empieza a estudiar ahora, no es arriesgado suponer que al menos 50.000 y quizás millones de entre ellos alcanzan o superan los 10 km de diámetro. Por último, en la nube de Oort, más alejada y compuesta principalmente por planetesimales helados, cometas y protocometas, ni el número ni la distribución de objetos se han calculado de modo fiable, pero el primero puede estimarse en miles de millones.

Con sus propios datos, Dole calculó también la probabilidad de un choque asteroidal o un evento catastrófico similar, y estimó asimismo los periodos de retorno promedio para impactos de distinta intensidad. Considerando que los efectos catastróficos globales, traducibles en episodios de extinción biológica masiva se dan en promedio por el choque de objetos de al menos 5 km de diámetro (una estima muy conservadora), con energía cinética media igual a 50 millones de megatones, los datos de Dole conducen a un periodo de recurrencia para impactos de extinción asteroidal masiva de 100 millones de años, o sea unos cinco impactos durante el fanerozoico. El hecho de que sean precisamente cinco los grandes eventos de extinción masiva registrados durante ese periodo podría servir de apoyo circunstancial a la estimación de Dole. Sin embargo el periodo de recurrencia se ha revisado posteriormente a la luz del gran incremento en el número de objetos descubiertos como parte del sistema solar, y se consideró después que este periodo puede rebajarse a 60 millones de años para objetos de diámetro superior a 10 km y a 10 millones para los de diámetro superior a 5 km (Milne et al., 1982). Las estimaciones más recientes dan frecuencias superiores o inferiores, aunque los autores señalan que sus conclusiones pueden errar en un factor de 3 (por lo tanto de 20 a 180 millones de años, Morrison, 2006) pero la cifra antes indicada, que por otra parte coincide con los resultados de la mayoría de las simulaciones por ordenador, es suficiente para explicar el número de cráteres de impacto que aún existen más o menos borrados sobre los continentes.

Tras el periodo Hadeano la Tierra no experimentaría más impactos con cuerpos planetarios, quizás tampoco con grandes asteroides o planetas enanos, pero en el sistema solar

quedaban todavía bastantes cuerpos de dimensiones menores, con diámetros de varias decenas o centenares de kilómetros. Durante el periodo Arqueano al menos seis de esos cuerpos chocaron con nuestro planeta, y probablemente muchos más de tamaño menor. Extensas zonas de Australia y Sudáfrica contienen minerales que parecen derivar de materia eyectada por impactos asteroidales datados hace 3.470, 3.260, 3.240, 2.630, 2.560 y 2.480 millones de años (Glikson, 2010). Para el segundo de ellos (Barberton Greenstone Belt, en Sudáfrica) el tamaño del cuerpo responsable del impacto se estima entre 56 y 80 km de diámetro. Naturalmente, es imposible conocer los efectos que tales impactos pudieron tener sobre la naciente biosfera. La corteza terrestre se fundiría en parte, pero distintos procariotas pudieron persistir cerca de salidas hidrotermales poco afectadas o en las grietas de rocas más profundas: la hasta hace poco desconocida y hoy llamada "biosfera profunda" está integrada por procariotas que viven desde el fondo marino y la superficie terrestre hasta los 500 y 5.000 m de profundidad respectivamente, por lo que no es difícil suponer que en los remotos tiempos del Arqueano sucediese lo mismo, al menos bajo el fondo de los nacientes océanos.

El final del Arqueano y el principio del Proterozoico vienen marcados también por catástrofes planetarias. Fue en estos tiempos cuando la proliferación de procariotas fotosintéticos, presumiblemente cianobacterias, comenzó a vaciar la atmósfera terrestre de dióxido de carbono y a sustituir este gas por oxígeno. Aunque posteriormente casi toda la vida terrestre se basaría en la utilización de este gas, la primera acumulación de oxígeno en la atmósfera debió resultar tóxica para la mayoría de los organismos anaerobios, que entonces integraban la casi totalidad de la biosfera. Este episodio se conoce como el Gran Envenenamiento por Oxígeno, y resultó en una crisis de diversidad imposible de evaluar hoy, pero que sin duda fue importante en la exigua biosfera microbiana de entonces.

Pocos impactos por objetos extraterrestres durante el proterozoico han podido ser detectados y datados. A diferencia de lo sucedido durante el arqueano, el número de impactos era más bajo desde el fin del Gran Bombardeo, pero sus huellas se han conservado mejor en una corteza mucho más joven. Se han hallado restos de cráteres de impacto en una docena de puntos que se han podido datar en el Proterozoico, es decir, entre 2.500 y 570 millones de años, pero esto debe ser solamente una parte mínima de los que se produjeron en realidad. Solo cuatro de esos puntos (Vredefort en Sudáfrica, Sudbury en Canadá, Lycksele en Suecia y Acraman en Australia, ya del Proterozoico final), fueron producidos por impactos de cuerpos de 10 o más km de diámetro, capaces de causar una crisis de extinción global, cuya importancia es hoy imposible de evaluar.

Efectos de un impacto asteroidal

El evento de extinción del límite K/Pg, tan detalladamente descrito en el discurso del Dr. Molina, se debió, al parecer, al choque con la Tierra de un gran meteorito, que mejor debería ser llamado asteroide o cometa pues se le calculan unos 10 km de diámetro. Claro está que la energía liberada por un choque de este tipo no depende solamente de la masa involucrada, sino especialmente de la velocidad de impacto, y ésta a su vez del ángulo del impacto y de los movimientos relativos de la Tierra y del objeto impactante. En principio la energía cinética liberada en forma de calor, pero asimismo en forma mecánica, es igual a la mitad de la masa del objeto por el cuadrado de su velocidad, y salvo en los casos de objetos muy pequeños y frecuentes se mide en kilotones o megatones.

Los efectos de un impacto de este tipo se presentan ya en el momento del choque. La brusca transformación en calor de una altísima energía cinética libera una energía térmica similar a la producida por 10 millones de bombas termonucleares de rendimiento alto (6 megatones) o 500 millones de bombas atómicas como la caída en Hiroshima (20 kilotones). No toda la energía cinética se transforma en calor, pero éste basta para fundir y vaporizar una parte del meteorito y del suelo impactado. La parte convertida en energía mecánica puede provocar intensos terremotos y un incremento notable del volcanismo a causa de las perturbaciones en la astenosfera terrestre, para crear un cráter que puede tener decenas de kilómetros de diámetro (en el caso del asteroide del límite K/Pg el cráter resultante tiene 170 km de diámetro), para deprimir el suelo en el área de impacto cientos de metros por debajo del área circundante y para arrojar los restos rocosos eyectados del suelo por el choque a distancias muy superiores al radio del cráter. De hecho, y dado que las velocidades de impacto suelen ser superiores a los 20 km/seg, muy por encima de la de escape de la Tierra, el choque puede lanzar parte de los restos al espacio. En el caso de los elementos minerales de pequeño tamaño basta para arrojar cientos de toneladas de ellos a la atmósfera, donde los más pequeños pueden extenderse sobre todo el planeta y llenar la troposfera con una capa de polvo que puede tardar años en sedimentarse.

Es precisamente el efecto del polvo proyectado por la explosión, junto con el hollín y cenizas derivados de los numerosos incendios que la onda térmica provoca, el responsable del llamado "invierno nuclear", que en este caso sería "invierno meteorítico", y de la consiguiente extinción masiva. Por supuesto el impacto puede causar una total destrucción directa en el área afectada: si el cráter submarino de Chicxulub tiene 170 km de diámetro la superficie afectada es de más de 22.700 km^2, la mitad de la de Aragón, y si añadimos

la cubierta por los residuos eyectados del cráter, un diámetro al menos diez veces mayor, y una superficie casi equivalente a la de buena parte de la Europa Occidental. La onda expansiva lleva los efectos destructivos (principalmente arrasamiento de bosques, suministrando abundante material para los incendios) a una superficie igual o mayor, pero son los efectos indirectos, a través del mencionado "invierno meteorítico", los que alcanzarían un área más extensa, abarcando probablemente todo el planeta.

En el caso del impacto en el límite K/Pg los millones de toneladas de aerosoles proyectados a la atmósfera habrían causado una disminución drástica del calor y la luz solares recibidos en superficie. La temperatura media a nivel del suelo, tras los efectos de la onda térmica, descendería entre dos y cinco grados durante un periodo de ocho meses a tres años. Serían hasta tres años sin primavera ni verano en los que moriría por el frío una significativa fracción de las plantas terrestres. Pero mucho más graves serían las consecuencias del oscurecimiento atmosférico, que limitaría y hasta suprimiría la fotosíntesis durante varios años eliminando de paso a los animales herbívoros, y en consecuencia a los carnívoros, que perecerían de hambre. Los organismos carroñeros y una gran parte de los descomponedores podrían sobrevivir durante unos meses, pero al cabo de un año casi toda la biomasa recién muerta habría desaparecido, mientras que la biomasa acumulada en forma de madera o huesos, persistiría más tiempo y podría sostener quizás a pequeñas poblaciones de organismos puramente xilófagos.

Si el objeto que impacta lo hace en el océano, lo cual dada la extensión relativa de tierras y mares tiene una probabilidad actual del 70 %, mayor en el pasado, los efectos serían algo distintos. La emisión de aerosoles opacos y el consiguiente invierno meteorítico serían menos intensos. A cambio se producirían ingentes emisiones de vapor de agua a la atmósfera, lo que aumentaría la pluviosidad y sobre todo los fenómenos climáticos extremos, como ciclones, huracanes y grandes tormentas. Además el impacto directo en el mar causaría uno o varios maremotos de gran magnitud que arrasarían las zonas costeras. Probablemente la extinción de especies sería mucho más limitada, y quizás sólo el 30 % de los impactos, los ocurridos en tierra firme, podrían dar lugar a extinciones masivas y globales. El artículo de Turco et al. (1983) presenta un análisis completo de las consecuencias de la explosión simultánea de numerosas cabezas nucleares, que difiere del escenario de un gran impacto principalmente por la mayor dispersión de las explosiones y por la existencia de intensas ondas de radiación gamma y de abundantes residuos radiactivos.

Los eventos de extinción por causas extraterrestres en el Fanerozoico.

El Fanerozoico ocupa los últimos 540 millones de años de la historia de la Tierra, y sus estratos están mejor conservados y contienen abundantes restos fósiles. Desde su comienzo existen ya organismos multicelulares evolucionados y provistos de caparazones fácilmente fosilizables (trilobites, arqueociátidos, etc). La corteza terrestre se ha expandido y engrosado, ocupando a comienzos del Cámbrico el 81 % de la extensión que ahora tiene. Las crisis de extinción masiva en este tiempo se han asociado con distintos procesos cuyas huellas pueden hallarse con mayor facilidad que los de los tiempos precámbricos. Y esto quiere decir que en muchos casos se ha postulado como causa desencadenante de la crisis algún mecanismo geológico o climático, sin necesidad de invocar impactos extraterrestres.

Con todo, algunos autores han invocado el choque de de cuerpos extraterrestres con la Tierra para explicar distintos eventos de extinción. Esta causa se ha propuesto para los siguientes eventos: Pleistoceno final y Dryas reciente, Eoceno/Oligoceno, Eoceno medio/Eoceno superior, Paleoceno/Eoceno, Cretácico/Paleógeno, Triásico/Jurásico, Pérmico/Triásico, Devónico/Carbonífero y Ordovícico/Silúrico. Esta lista no implica que se acepte hoy de manera general que los impactos de objetos extraterrestres son los causantes de las sucesivas crisis de diversidad de la tierra, con extinciones masivas y bruscas de numerosas especies de animales y plantas. De los nueve eventos de extinción relacionados, solamente en un caso, el del límite K/Pg la intervención de un impacto asteroidal parece probada (por cierto, con la participación del equipo del Dr. Molina en las investigaciones). En otros casos esa causa se ha descartado del todo, mientras que en la mayoría el choque con un objeto extraterrestre no se excluye o incluso puede aceptarse como una causa concomitante, pero se prefieren explicaciones alternativas. Existen otros eventos de extinción masiva para los que ningún autor ha invocado la intervención de un impacto asteroidal o cometario..

Impactos asteroidales y catastrofismo evolutivo

La crisis de extinción en el límite cretácico-terciario es la más conocida y estudiada, y el descubrimiento por Louis y Walter Álvarez de que pudo ser causada por el impacto contra la Tierra de un cuerpo extraterrestre ha tenido unas repercusiones extraordinarias en las disciplinas relacionadas con el estudio de la evolución orgánica. Como es bien sabido, Charles Darwin, quien sin embargo consideraba a Georges Cuvier uno de sus “dioses”,

se opuso siempre con fuerza a las teorías catastrofistas propugnadas por éste, y aún en mayor grado por su discípulo Alcides d'Orbigny (por cierto, la persona a quien se debe la descripción y primera definición del grupo de los foraminíferos). Darwin veía en las supuestas catástrofes y creaciones sucesivas postuladas por Cuvier una amenaza directa a sus explicaciones gradualistas, heredadas de Lyell, según las cuales cualquier proceso geológico o biológico puede explicarse por acumulación gradual de pequeños cambios casi imperceptibles a lo largo de enormes espacios de tiempo. Los trabajos de los Álvarez, padre e hijo, así como el ya citado artículo de Turco, Sagan y otros sobre el invierno nuclear, consagraron la aceptación de la hipótesis del impacto, y aunque ésta fue muy discutida inicialmente y aún es rechazada como causa principal por algún científico, puede considerarse hoy plenamente admitida.

La postura de Darwin en su día estaba plenamente justificada. Cuvier conocía, por supuesto, la existencia de catástrofes naturales importantes, tales como erupciones volcánicas, inundaciones, terremotos, etc, pero creía que algunas de tales catástrofes habían sido mucho mayores en el pasado, y que de ellas habían resultado extinciones masivas. Darwin, en cambio, conocía los mismos tipos de catástrofes naturales, pero pensaba que éstas habían tenido siempre la misma importancia, eran de carácter local, y no implicaban la extinción de ninguna especie. Según escribió en *El Origen de las Especies*,

> *"Las especies son producidas y exterminadas por causas que actúan lentamente... y la más importante de estas causas de modificación orgánica es casi por completo independiente de los cambios... en el entorno físico, y es concretamente la relación mutua entre distintos organismos, pues la mejora de un determinado organismo entraña bien la mejora, bien la desaparición de otros organismos".*

Por otra parte Darwin veía los postulados de Cuvier con recelo, primero porque se oponían a su creciente agnosticismo, invocando destrucciones extraordinarias (de las cuales es fácil dar el paso conceptual a destrucciones extranaturales) y peor aún, por las subsiguientes creaciones que debían repoblar el mundo destruido, y estas sí, solo podían concebirse como sobrenaturales. Lo que ni Cuvier ni Darwin podían imaginar es que podía darse una extinción global como consecuencia del choque de un cuerpo celeste con la Tierra, y que esta catástrofe podía conllevar la extinción de numerosas especies y grupos. Si Cuvier hubiera imaginado este suceso lo habría puesto como ejemplo del tipo de catástrofes que él postulaba, y si lo hubiera conocido Darwin lo hubiera puesto en duda o hubiera dicho

que se trataba de una explicación errónea de las lagunas presentadas por un registro fósil incompleto.

Aunque el neocatastrofismo surgido del descubrimiento de Alvarez no rehabilitó las viejas ideas combatidas por Darwin, sí abrió la puerta a la posibilidad de contar a lo largo de la evolución con eventos de ruptura de la biosfera, que anulan o reconducen de manera drástica todo el lento trabajo de la selección natural. Si se dio al final del Cretácico un evento de extinción por impacto, bien pudieron darse otros similares mucho tiempo antes o después, con consecuencias iguales o peores para la vida. De hecho, como ya se ha indicado, se dieron eventos de extinción masiva en tiempos anteriores al periodo jurásico, por lo menos una veintena de ellos, con reducción de las especies biológicas de entre un 10 % y un 90 %.

Principales eventos de extinción

Hace poco más de 200 millones de años tuvo lugar el último de los eventos de extinción masiva anteriores al del Cretácico/Paleógeno. Este evento coincide con la transición entre los dos primeros periodos de la era Mesozoica (Triásico/Jurásico) y con el comienzo de la fragmentación de Pangea, el supercontinente del Paleozoico final. En dicho episodio se extinguieron muchas especies, del 70 al 75 %, un porcentaje mucho menor que el de los eventos de extinción que inician y terminan la era Mesozoica. Entre los vertebrados terrestres, que en aquellos tiempos se reducían a los anfibios y a los reptiles, se extinguieron 26 de las 33 familias de la época, si bien muchas habían desaparecido ya antes del comienzo del periodo Jurásico. Después de este evento la tierra firme fue recolonizada por otras especies de reptiles, lo que dio lugar al surgimiento y expansión de los dinosaurios.

El impacto de un cuerpo extraterrestre contra la Tierra es una de las causas postuladas como desencadenante de este evento de extinción. Existen indicaciones indirectas de este impacto, pero falta la prueba principal del mismo, la presencia de un cráter de impacto que pueda datarse en aquellas fechas. Los cráteres de impacto que hoy subsisten casi borrados son demasiado pequeños para explicar una extinción global y además no coinciden temporalmente con la transición Triásico/Jurásico, sino que la preceden en unos 10 millones de años, un tiempo excesivo para una crisis que se supone duró mil veces menos. Se han postulado por ello causas alternativas de la crisis de extinción.

Por ejemplo se han achacado las extinciones de esta época a cambios climáticos profundos, fluctuaciones del nivel del mar o a una progresiva acidificación del agua marina, pero todos ellos son cambios graduales que no se compaginan bien con el carácter brusco del evento. También se ha invocado un incremento del volcanismo global, y esta parece ser la causa más probable, aunque no existe una evidencia segura y en todo caso, también aquí el volcanismo generalizado podría ser consecuencia de un impacto meteorítico, y a su vez ser causa de cambios atmosféricos profundos que fuesen los responsables directos de la extinción.

El más importante de los eventos de extinción masiva anteriores al del límite K/Pg es el correspondiente a la transición permotriásica, que señala el final de la era paleozoica y el principio de la mesozoica. Este episodio, que ha sido llamado "la Gran Mortandad" tuvo lugar hace 252 millones de años, y desencadenó una crisis de extinción que eliminó el 96 % de las especies marinas, incluyendo familias completas de foraminíferos, y el 70 % de las de vertebrados terrestres, que en aquel tiempo, hay que reconocerlo, no eran muchas. También desaparecieron más del 80 % de los géneros de insectos, la única gran extinción conocida para este grupo que se vio poco afectado por la extinción del Cretácico. En resumen, la pérdida de biodiversidad del planeta fue la mayor de las conocidas, y la recuperación ulterior requirió mucho tiempo, quizás varios millones de años, para alcanzar una situación similar a la que precedió a la crisis.

A diferencia del evento de extinción del final del Cretácico, el del final del Pérmico parece no haber sido súbito, sino que puede descomponerse en varias fases que abarcaron unos diez millones de años. Por este motivo, y también por su mayor antigüedad, los factores causantes de la extinción están menos claros, y probablemente son múltiples, combinándose a lo largo de la crisis. Casi todas las causas invocadas para explicar los episodios de extinción masiva pueden haber operado en la extinción del Pérmico final, y así los incendios generalizados de lechos de carbón o de gas, el volcanismo generalizado, un efecto invernadero desbocado que pudo ser debido a una inmensa y brusca emisión de metano, periodos de anoxia en mares y océanos, junto con distintos cambios climáticos graduales que pudieron sobrepasar determinados umbrales en algún momento etc., se han postulado como causas. También se ha supuesto el impacto de uno o más cuerpos extraterrestres (Kaiho et al., 2001), sobre todo para la fase final de la crisis, impacto que podría estar relacionado con las causas anteriores. Por ejemplo, el impacto podría provocar el volcanismo generalizado y los incendios, la consiguiente destrucción de la vida marina podría haber provocado los periodos de anoxia, etc. Sin embargo, aunque se han esgrimido indicios de un impacto asteroidal en esa época, distan de constituir pruebas

decisivas. Hay que tener en cuenta que el movimiento de las placas litosféricas renueva la totalidad del suelo marino cada 200 millones de años aproximadamente, de manera que, para posibles impactos que hayan tenido lugar en el mar es imposible encontrar la prueba decisiva (un cráter de impacto datable) en eventos que tengan una edad mayor que esta. A pesar de ello se ha pretendido incluso localizar el lugar del supuesto impacto.

A causa de los incendios generalizados y de la liberación de metano en el fondo de los mares, también relacionada con la anoxia, se habría producido entonces un efecto invernadero muy superior al provocado hoy por el hombre, aunque menos brusco. Se supone que la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera, que hoy supera ya las 400 partes por millón, alcanzó un nivel cinco veces superior, y su acción fue complementada por la elevada concentración de metano. La temperatura atmosférica media sobrepasó en 8°C la existente antes de la crisis, y la aridez se generalizó en todo el planeta. Entre los taxones superiores que desaparecieron por completo en la crisis del Pérmico se cuentan los últimos trilobites, ya muy reducidos antes de la crisis, los euriptéridos (artrópodos marinos), los acantodios (una clase de peces placodermos) y los blastoideos (una clase de equinodermos). En cuanto a los microorganismos marinos desaparecieron el 97 % de los géneros de foraminíferos y el 99 % de los de radiolarios. En el caso de los organismos con caparazones calcáreos, como los foraminíferos, la acidificación del océano, que dificultaba la formación de caparazones, pudo ser una causa inmediata de la extinción.

Según los registros polínicos y de esporas, las plantas terrestres parecen haber sido menos afectadas que los animales por las crisis de extinción, sobreviviendo a ellas la mayoría de las familias, aunque en la del Pérmico se perdieron el 50 % de las especies. La capacidad de resistencia de los granos de polen, las esporas o las semillas enterradas, que pudieron permanecer viables durante muchos años después de una catástrofe repentina, puede explicar esta supervivencia. Pero los ecosistemas paleozoicos desaparecieron casi por completo: como ocurre después de cualquier catástrofe ecológica, las tierras arrasadas fueron ocupadas inicialmente por especies pioneras, generalistas, con una elevada tasa de reproducción y que se expandían en un mundo sin competencia. Así, se estima que *Lystrosaurus*, un género de protomamíferos terápsidos del tamaño de un cerdo, que vivió a principios del Triásico, representaba entonces el 90 % de la fauna de vertebrados terrestres. Llevaría millones de años el convertir estos ecosistemas inestables y simples en ecosistemas complejos, diversificados y estabilizados.

Otra crisis de extinción, la del Devónico final, tuvo lugar entre 360 y 375 millones de años atrás. Se trata, pues, no de una única crisis, sino de una serie de crisis de extinción

que se siguen unas a otras durante unos 15 millones de años y que terminan con el periodo Devónico, dando paso al Carbonífero. Del conjunto de las crisis resultó la pérdida de casi el 20 % de las familias de organismos, la mitad de sus géneros y el 70 % de las especies. Estas estimas han sido revisadas al alza recientemente. En todo caso la vida marina resultó más afectada que la incipiente vide terrestre integrada por plantas y por los primeros insectos.

El acontecimiento es demasiado remoto para establecer sus causas con cierta seguridad. Como en otros eventos de extinción se han invocado también el volcanismo generalizado, los cambios climáticos más o menos súbitos y las fases de anoxia en los océanos, sin excluir el posible impacto de un cuerpo extraterrestre. Para esta última hipótesis existen indicios pero no pruebas, y en concreto, no se han podido encontrar los correspondientes cráteres de impacto, al menos con alguna seguridad.

Una hipótesis alternativa que se ha esgrimido para explicar las causas de esta crisis merece atención por ser específica de este periodo. Al comienzo del periodo Devónico la tierra firme carecía de plantas superiores, que se limitaban a zonas litorales inundadas, carecían de semillas y tenían talla herbácea; al final del periodo existían ya árboles de gran talla, de hasta 30 m de alto, que formaban extensos bosques que cubrían buena parte de los continentes. Estos bosques almacenaban una enorme cantidad de biomasa, a la que correspondía un gran peso de dióxido de carbono retirado de la atmósfera, Además los sistemas radicales de los árboles habían penetrado la capa terrestre superficial y habían formado un gran volumen de suelo, cuyos procesos químicos y cuyas interacciones con el agua de lluvia habían retirado de la atmósfera ingentes cantidades adicionales de dióxido de carbono. Este cambio en la composición de la atmósfera pudo ser suficiente para explicar los cambios climáticos subsiguientes, así como los episodios de anoxia en los océanos.

La escala de las extinciones

Si se ha elegido aquí el escenario de los impactos causados por cuerpos extraterrestres es porque representa un extremo del amplio espectro espacial y temporal en que se desarrollan éstas. Como ha indicado el nuevo académico, los eventos de extinción pueden presentar pautas súbitas o graduales, y éstas últimas pueden ser rápidas o lentas, continuas o interrumpidas. Los eventos de extinción causados por el choque de algún gran cuerpo extraterrestre son súbitos y globales, mientras que la extinción de fondo es un

proceso lento y continuo, de ámbito también global en su conjunto, pero local para cada una de sus manifestaciones.

Tanto en la escala temporal como en la espacial existen muchos niveles intermedios. La mayor parte de los eventos globales de extinción discurren a un ritmo mucho más lento, de unos miles o decenas de miles de años, un parpadeo en todo caso desde el punto de vista geológico, y otros, como las liberaciones masivas de metano o los episodios de vulcanismo generalizado pueden abarcar millones de años. La tasa de extinción de fondo, por su parte, puede ser más o menos intensa, y ha experimentado altibajos a lo largo del fanerozoico. Algunos autores suponen que las grandes extinciones se manifiestan periódicamente, con intervalos que según ellos dependen de fenómenos cósmicos, como el año galáctico de unos 200 millones de años, aunque estas hipótesis no han sido confirmadas en ningún caso. Otros afirman que cuando se incrementa la tasa de extinción durante periodos largos, y numerosas especies o grupos están sometidos a una presión ambiental permanente, basta un acontecimiento catastrófico de cualquier tipo para desencadenar un evento de extinción global.

Hay una tercera escala de variabilidad a considerar, y es la taxonómica. Algunos eventos de extinción afectan a unas pocas especies o a un solo grupo, mientras que otros abarcan una gran variedad de grupos. Hay grupos más sensibles a la extinción y otros que, por diversas razones permanecen estables durante cientos de millones de años. Pero donde mejor se manifiesta el paralelismo entre las pautas de extinción global y las de extinción local es en los ambientes insulares. Por más que Darwin fuese reacio a admitir la importancia de los acontecimientos catastróficos en la extinción de especies, no pudo por menos de admitir su relevancia en algunos casos. En archipiélagos volcánicos, como las Galápagos, donde cada isla está ocupada a menudo por una especie propia (caso de los famosos pinzones de Darwin), está claro que una erupción volcánica potente puede extinguir la especie de forma súbita. Pero si se han formado especies endémicas en una isla ello significa que la misma ha gozado de un periodo de tranquilidad suficientemente largo. Por el contrario, cuando se trata de una isla con volcanes activos y con erupciones recurrentes, separadas por siglos o milenios, carecerá de especies endémicas, y aunque toda la biota sea eliminada por una erupción, la isla será de nuevo repoblada por la misma fauna y flora que tenía antes de la catástrofe, procedente de las islas y tierras vecinas. Tal fue el caso, por ejemplo, de la famosa erupción del Krakatoa, en 1883.

Pero lo más importante es resaltar la semejanza del patrón de muchas extinciones a escala geológica, a escala evolutiva en ambientes insulares, a escala poblacional en grupos

de organismos de la misma especie y hasta a escala individual con la muerte de organismos aislados. A escala geológica ya se ha indicado que con frecuencia una extinción más o menos amplia deriva de la superposición de una tendencia regresiva, con grupos cada vez menos numerosos y diversificados, y una perturbación súbita e intensa con efectos catastróficos. En el poblamiento de las islas suele alcanzarse un punto de equilibrio en el número de especies cuando la tasa de colonización de especies inmigrantes se iguala con la de desaparición de especies residentes (McArthur & Wilson, 1967), pero a veces se dan tendencias regresivas a largo plazo que van rebajando el número de especies en este punto de equilibrio. Basta entonces una perturbación adicional, a menudo inducida por el hombre o por otros invasores, para precipitar el colapso entero de la biota y desencadenar la extinción de muchas especies y la desaparición de otras. El mecanismo parece operar también al nivel de poblaciones más o menos reducidas, en las cuales una tendencia regresiva puede unirse a fluctuaciones aleatorias que pueden llevar a la población más allá del umbral de la desaparición. Es el caso bien conocido de la población de bucardo de Ordesa, por citar un ejemplo aragonés, pero que puede ilustrarse con muchas otras especies en todo el mundo.

Referencias

Bell, E. A., Bushnike, P., et al., 2015 Potentially biogenic carbonpreserved in a 4.1 billion-year-old zircon. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 112 (47) : 14518-14521

Bottke, W.F., Vokrouhlicky, D., Minton, D., Nesvorny, D., Morbidelli, A., Brasser, R., Simonson, B. & Levison, H., 2012 An Archaean heavy bombardment from a destabilized extensión of the asteroid belt. *Nature*, 485 :78-81

Dole, S. H., 1963 *Habitable Planets for Man.* RAND Corporation. (2a Ed. póstuma de 2007. Existe traducción española de 1968: *Planetas habitables*, Ed. Labor, Barcelona).

Glikson, A.Y., 2010. Archaean impacts, banded iron formations and MIF-S anomalies: A discussion. *Icarus*, 207, 39–44

Kaiho, K., Kajiwara, Y., Nakano, T., Miura, Y., Kawahata, H., Tazaki, K., Ueshima, M., Chen, Z. and Shi, G.R. 2001. End-Permian catastrophe by a bolide impact: Evidence of a gigantic release of sulfur from the mantle. *Geology*, 29, 815-818

McArthur, R. H., & Wilson, E. O., 1967 *The theory of Island Biogeography*, Ed. Princeton University Press, Princeton, 215 pp.

Milne, D., Raup, D., Billingham, J., Niklaus, K., & Padian K. 1982 *The evolution of complex and higher organisms* NASA Ames Research Center, California, 212 pp.

Molina, E. 2004 (Ed.) .- *Micropaleontología.* Prensas Universitarias de Zaragoza, 704 pp.

Morrison, D., 2006 .- Asteroid and comet impacts: The ultimate environmental catasthrophe. *Phil. Trans. Roy. Soc.: Math., Phys., & Eng. Sci.*, 10, 1098.

Ohtomo, Y. Et al., 2014 Evidence for biogenic graphite in early Archaean Isua metasedimentary rocks. *Nature Geoscience*, 7(1) :25-28.

Safronov, V., 1969 *Evolution of the Protoplanetary Cloud and formation of the Earth and the Planets.* Ed. Nauka Press, Moscú (Trad. al inglés de NASA, 1972, 206 pp.).

Turco, R.P., Toon, O.B., Ackerman, T.P., Pollack, J.B. & Sagan, C., 1983 Nuclear winter: Global consequences of multiple nuclear explosions. *Science*, 222 (4030): 1283-1292