

**REAL ACADEMIA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS,
QUÍMICAS 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



ZARAGOZA

2016

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 Frasnense (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 competencia 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 Wignall 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/Turonense, 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/Turonense (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 *Thalmaninella*) y planoespiralados (*Globigerinelloides*), que se extinguieron gradualmente en la parte inferior de la Formación Bahloul (parte superior de la Biozona de *Rotalipora cushmani* y parte inferior de la biozona de *Whiteinella archaeocretacea*). Además, se produjo la proliferación de género oportunista *Hedbergella*, junto con la proliferación de bulimínidos (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).

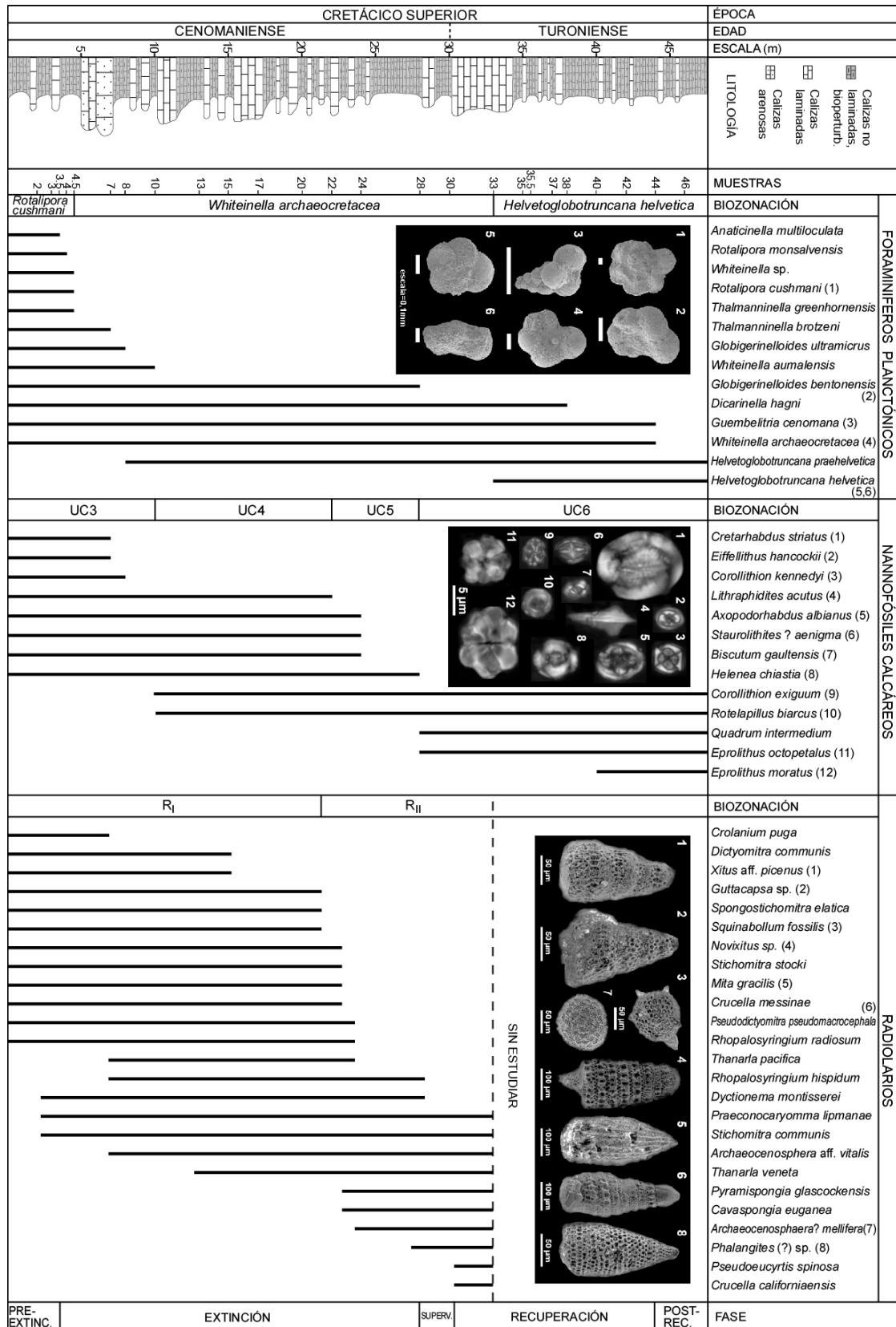


Figura 1: Patrón de extinción en masa gradual rápida de los foraminíferos planctónicos, nanofósiles calcáreos y radiolarios en el evento C/T de Oued Bahloul, Túnez. Modificada de Molina et al. (en preparación).

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.

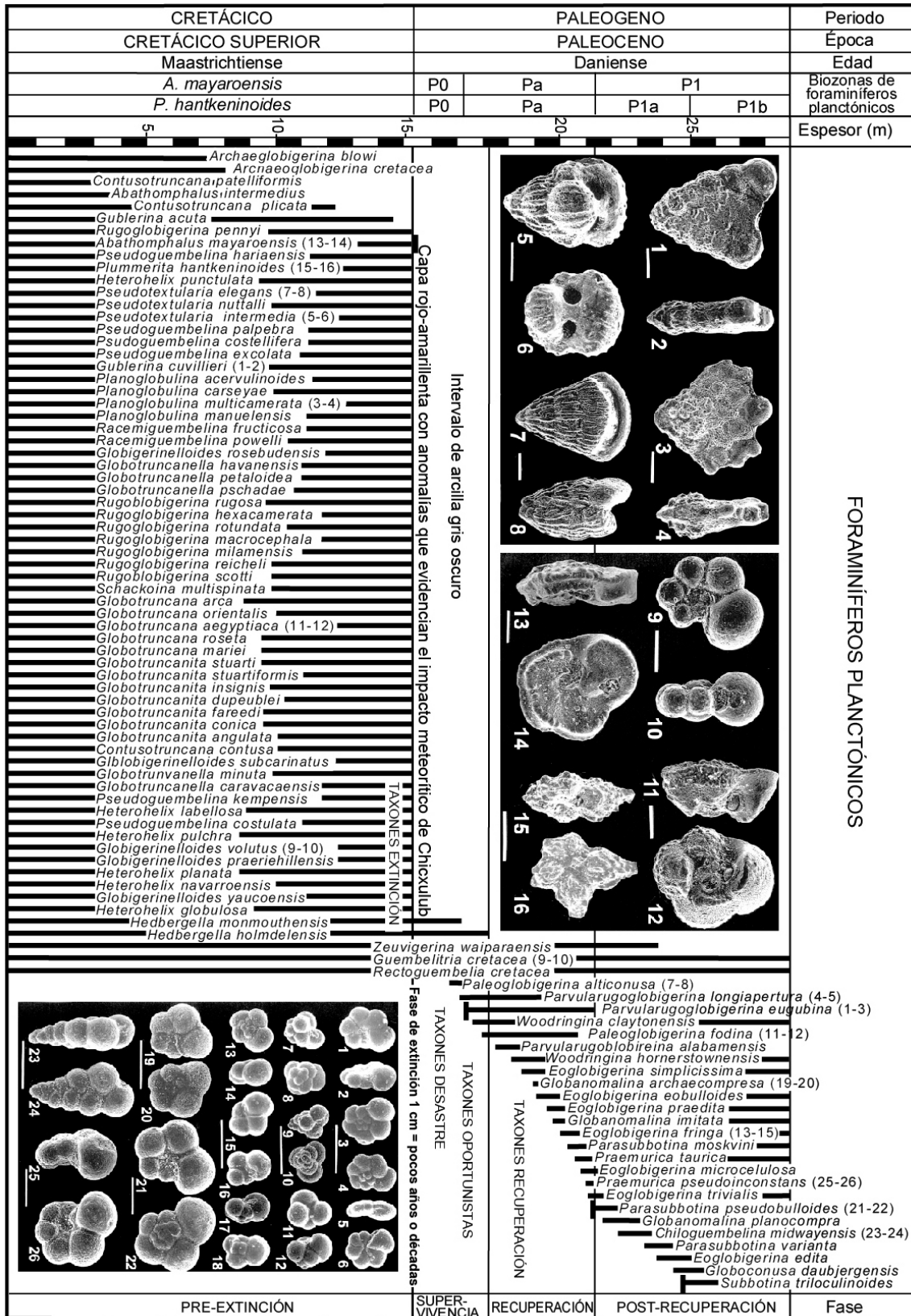


Figura 2: Patrón de extinción en masa súbita de foraminíferos planctónicos en el evento K/Pg elaborado a partir de nuestros datos de El Kef, Ain Settara y Elles (Túnez), Caravaca, Agost y Zumaya (España). Modificada de Molina (2015).

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 $\delta^{13}\text{C}$ 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 icnológico 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.

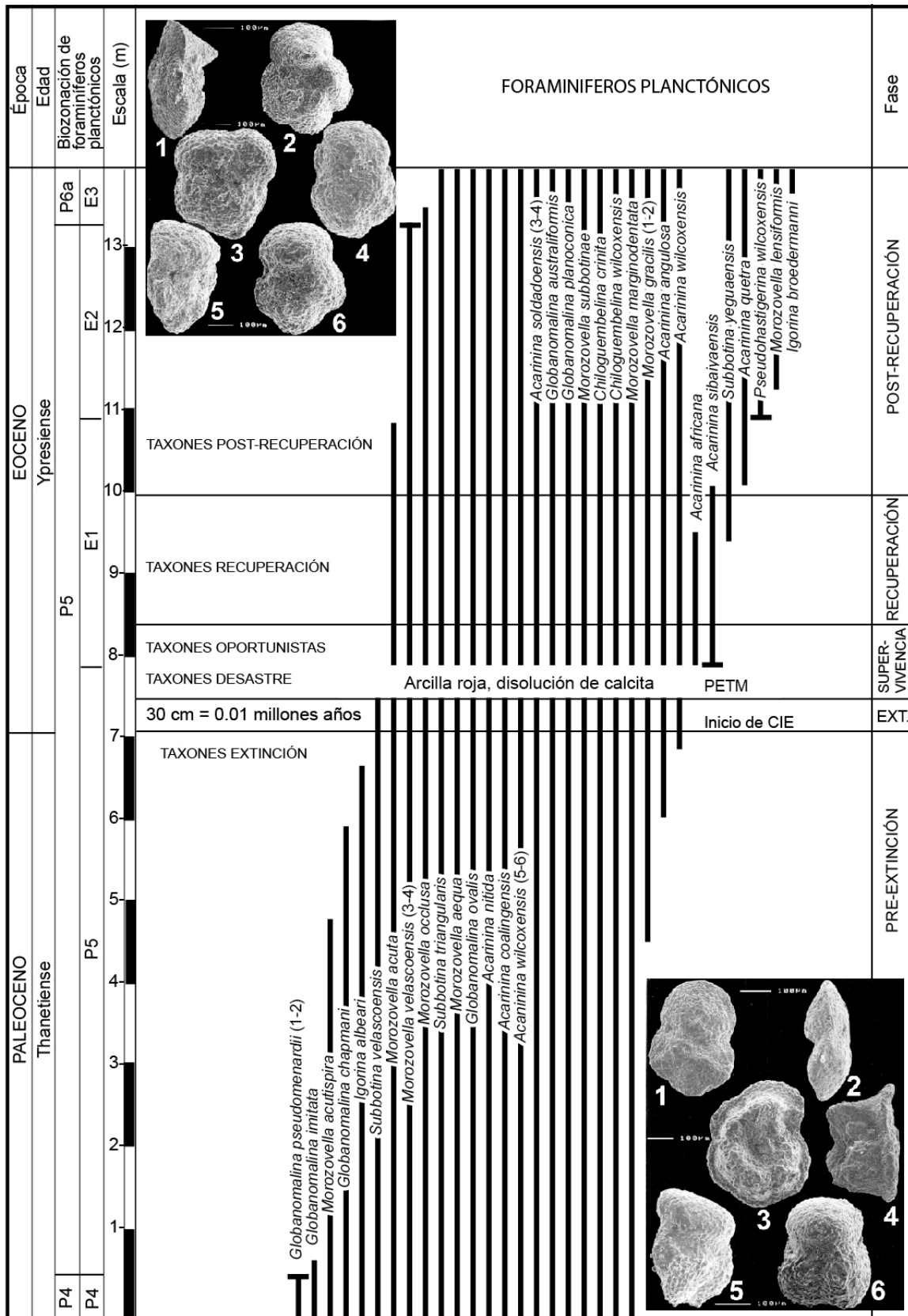


Figura 3: Patrón de extinción de fondo de los foraminíferos planctónicos en el evento P/E elaborado con nuestros datos de Alamedilla, Caravaca y Zumaya. Modificada de Molina (2015).

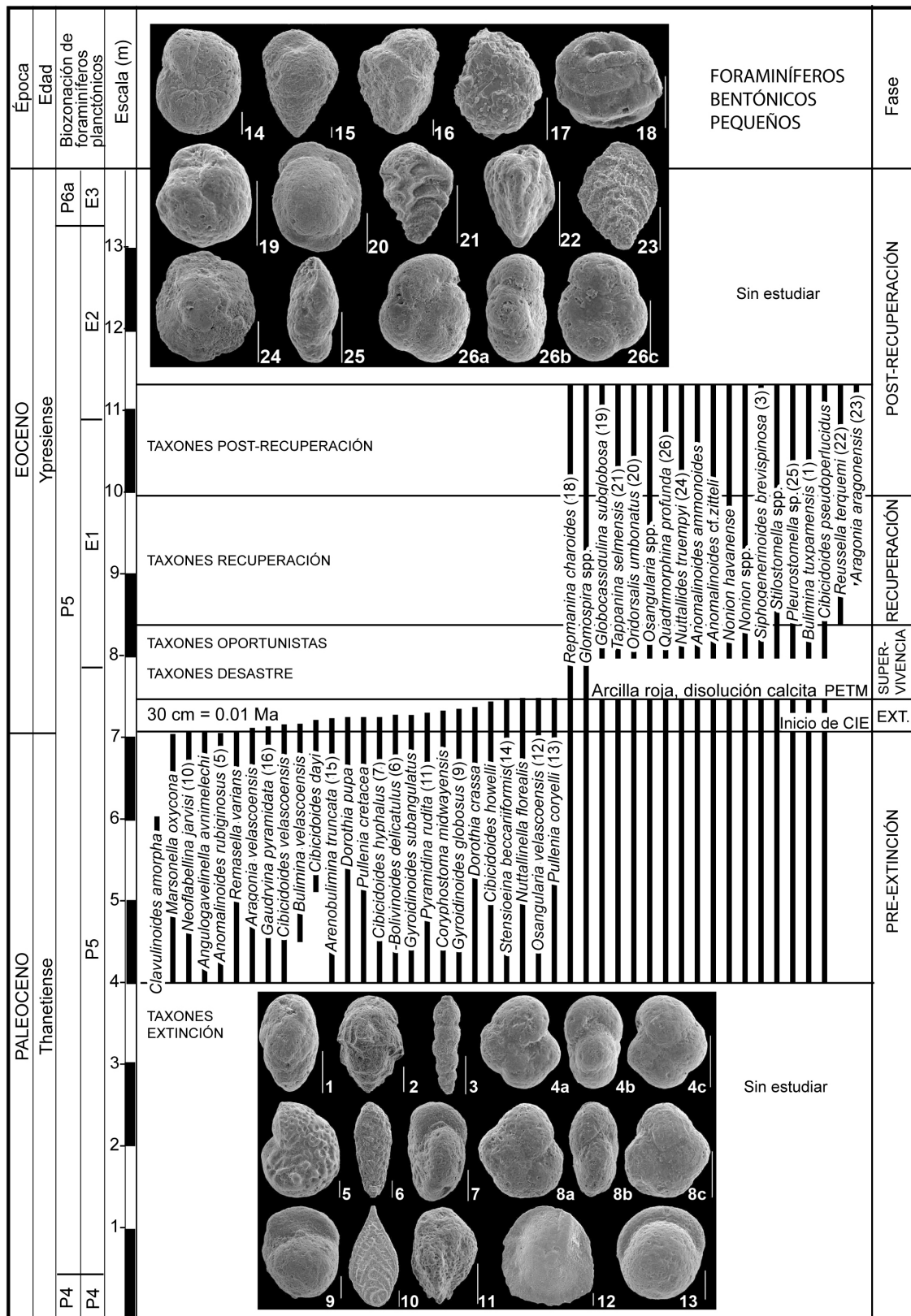


Figura 4: Patrón de extinción en masa gradual rápida de los pequeños foraminíferos bentónicos en el evento P/E del corte de Alamedilla. Modificado de Alegret et al. (2009) y Molina (2015).

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 Bartonense 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 Priabonense, 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 Bartonense/Priabonense 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 acarínidos (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).

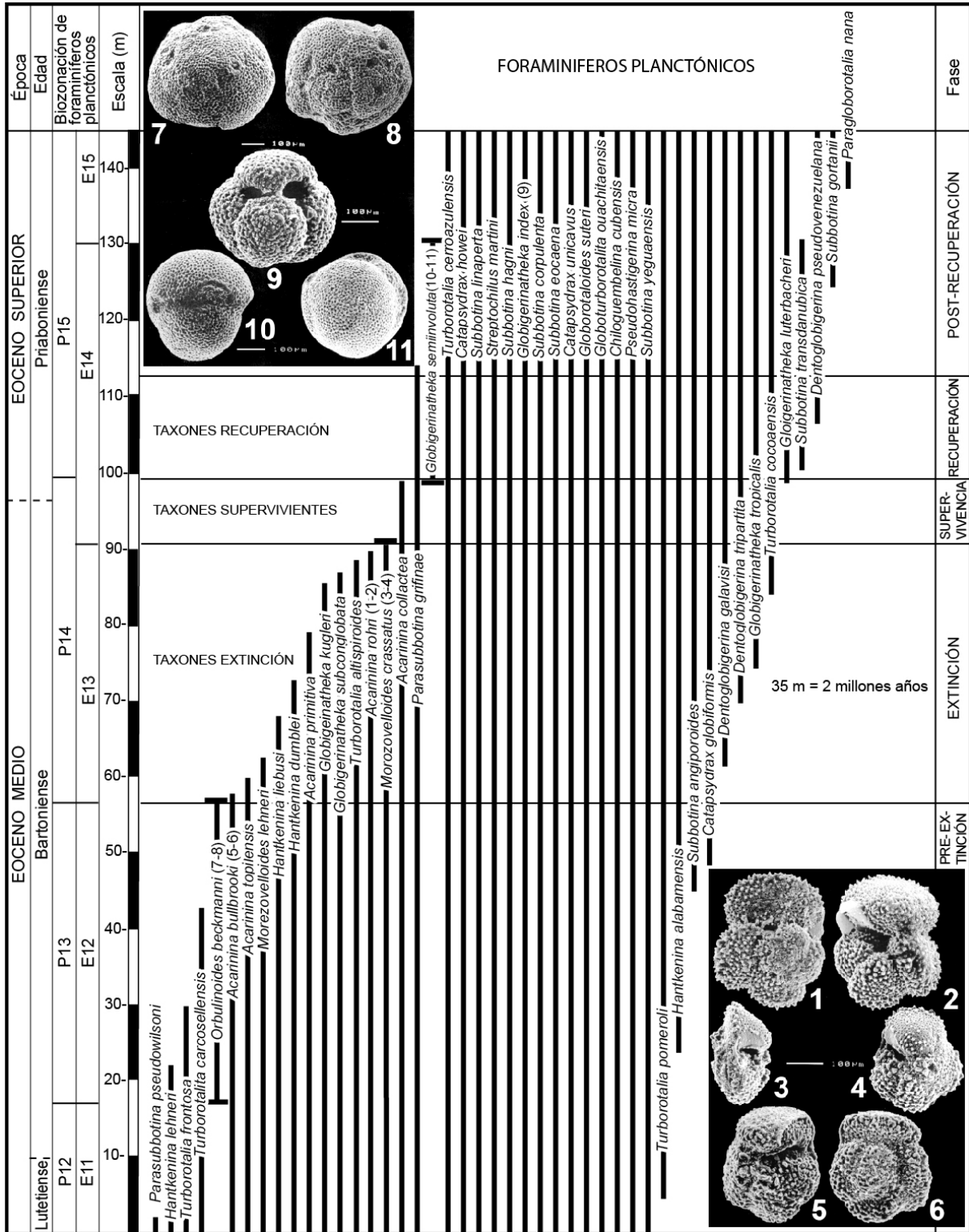


Figura 5: Patrón de extinción en masa gradual lenta de los foraminíferos planctónicos en el evento EM-ES elaborado con nuestros datos de Torre Cardela, Aspe, Arguis y Artieda. Modificado de Molina (2015).

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 psicrosfera (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.

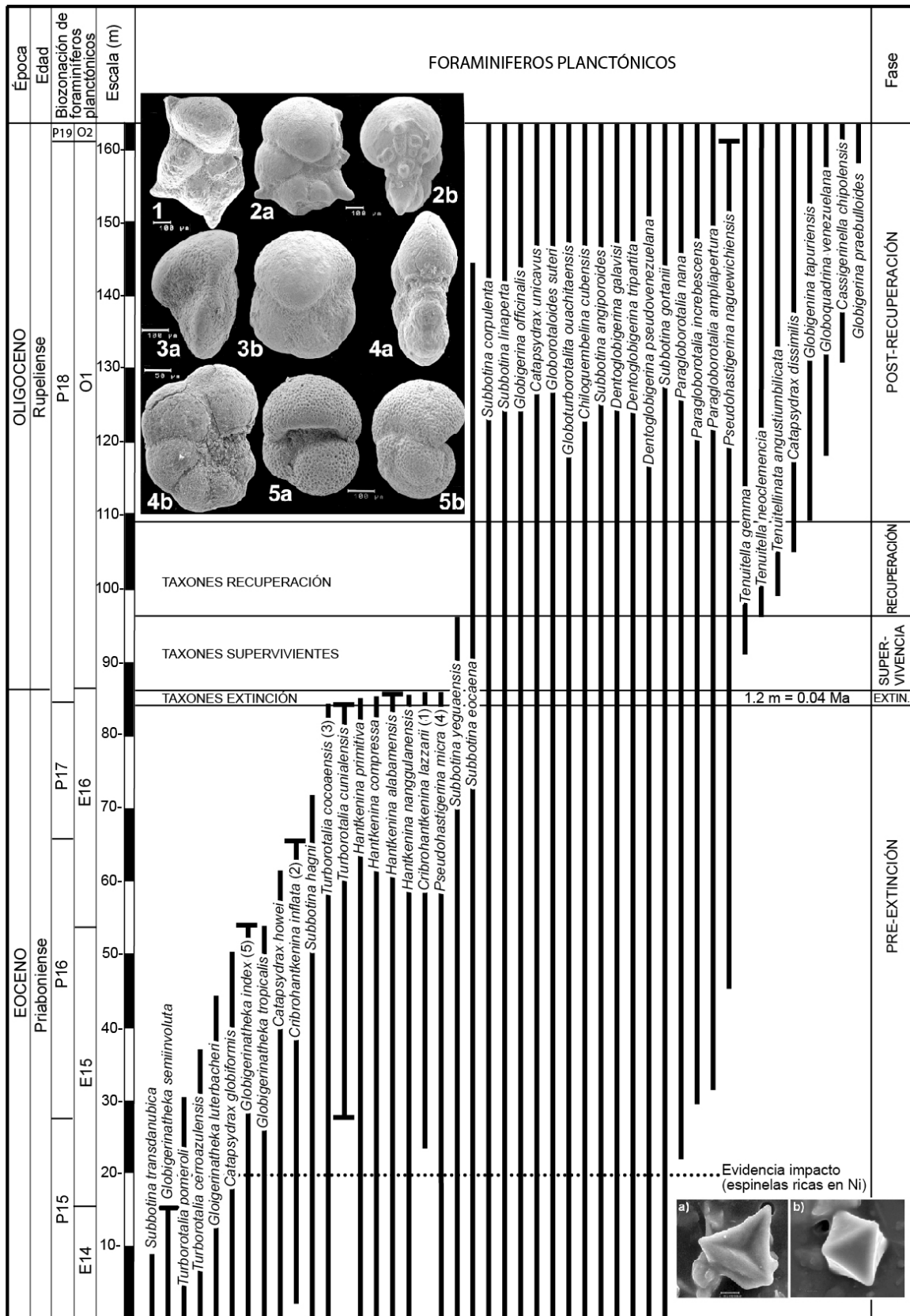


Figura 6: Patrón de extinción en masa gradual rápida de los foraminíferos planctónicos en el evento E/O elaborado a partir de nuestros datos de Fuente Caldera, Molino de Cobo y Torre Cardela. Modificada de Molina (2015).

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 stilostomélidos 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 CO₂ (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 stilostomélidos 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.

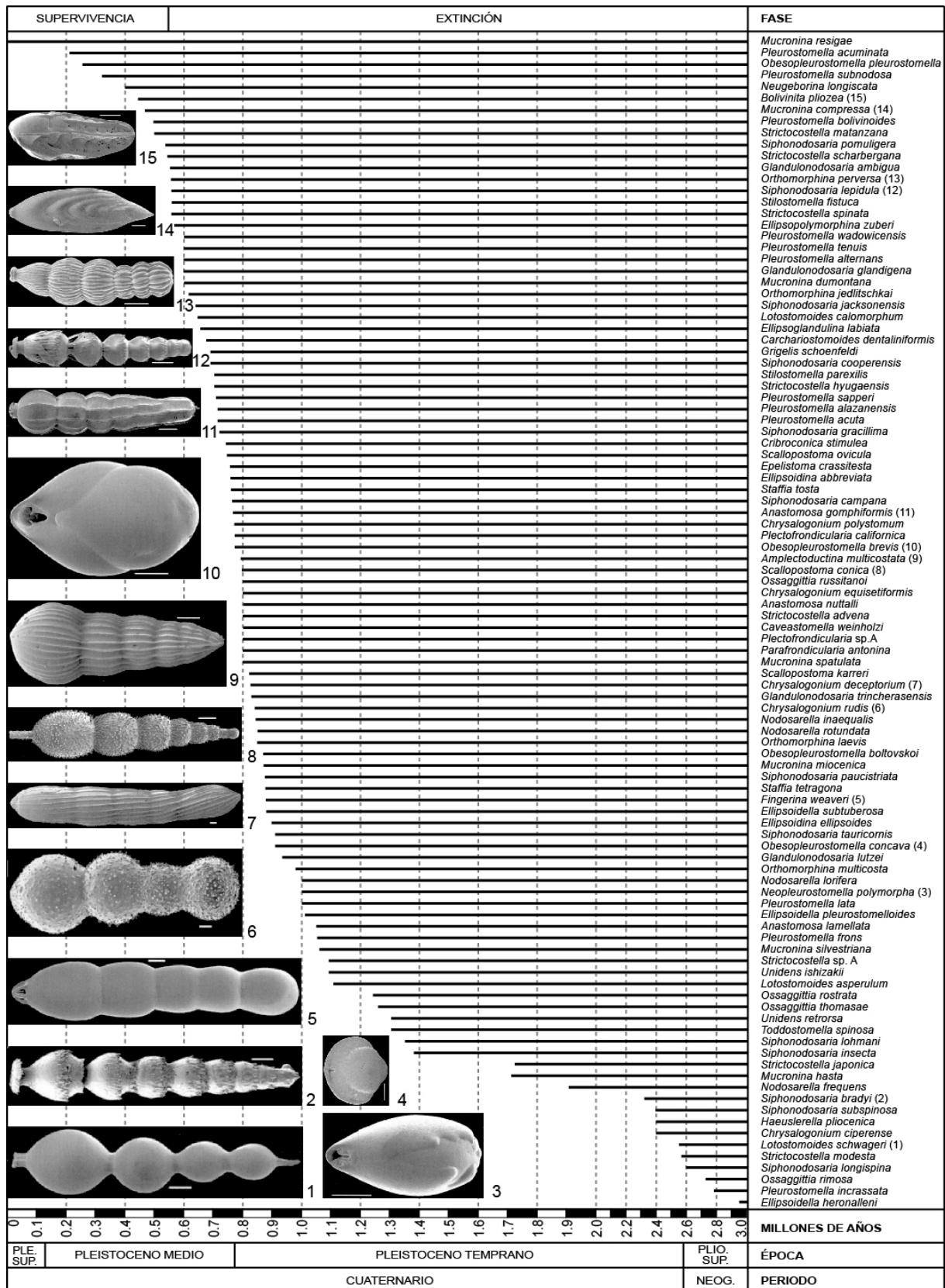


Figura 7: Patrón de extinción en masa gradual lenta de los pequeños foraminíferos bentónicos del evento Q1 elaborado con datos de varios sondeos oceánicos estudiados por Hayward et al. (2012).

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 glaciario 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 últimas extinciones de la megafauna se produjeron hace unos 40.000 años, cuando los humanos modernos les dieron “el golpe de gracia” (Eliás 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 un 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 $0,6^{\circ}\text{C}$ en el último siglo y en total 1°C desde mediados del siglo XIX, siendo las previsiones para el año 2100 de $4 - 5^{\circ}\text{C}$ 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 llegar 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.

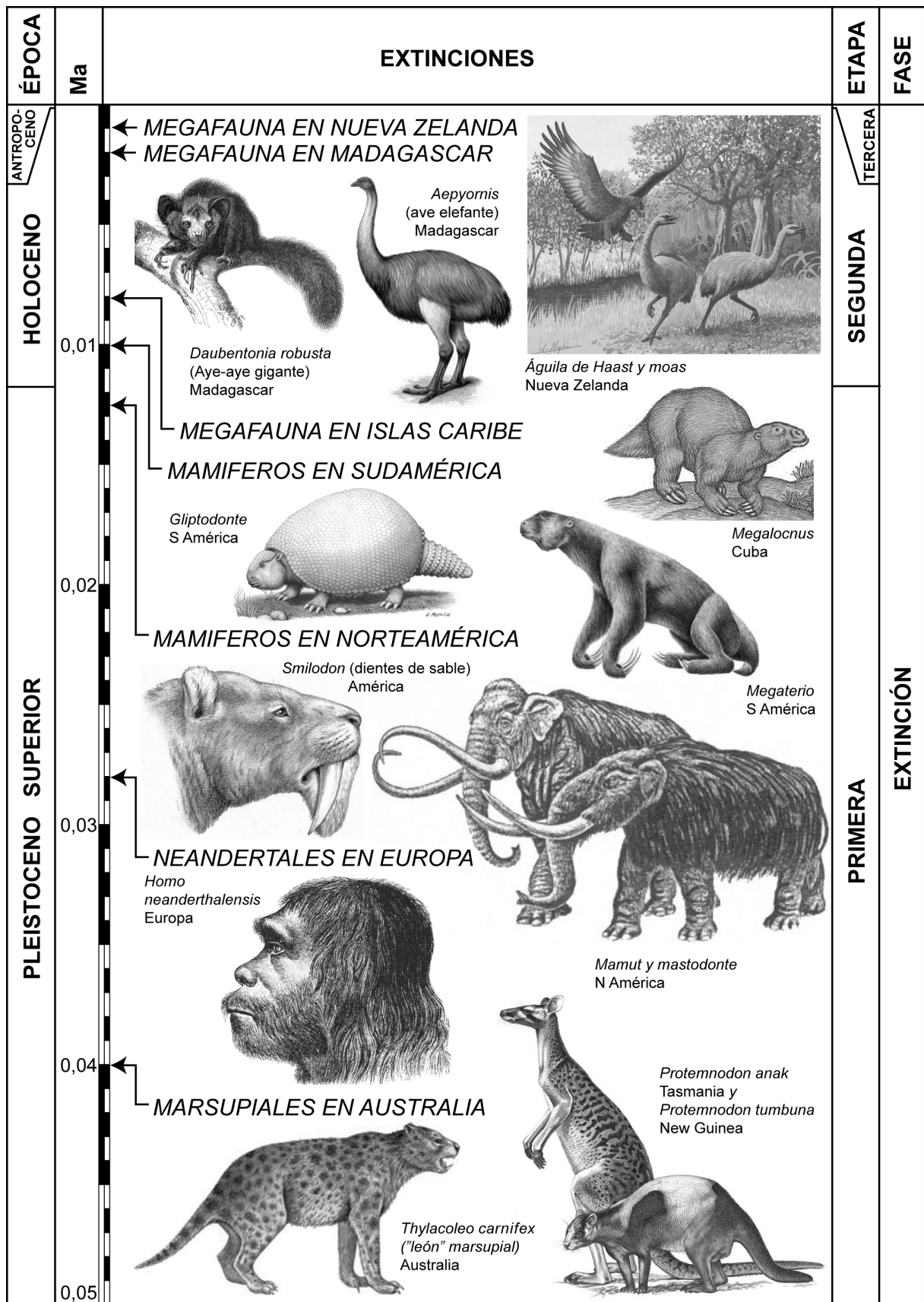


Figura 8: Etapas y fases de extinción en masa rápida de la megafauna residual pleistocena en el evento Q2 elaborado con datos de numerosos autores.

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 microfossil 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 Ain Settara (Tunisia): ¿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. *Palaaios*, 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 Maximum 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 planctónicos 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 $\delta^{13}\text{C}$ isotopic changes across the Paleocene/Eocene boundary at Possagno (Italy). *International Journal of Earth Sciences* 88, 352–364.
- Arenillas, I., Arz, J.A., Molina, E. 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 extinction 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 catastrophic 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 sub-zonation 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 latitudes 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 foraminíferos 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 ^{40}Ar - ^{39}Ar 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 événements biostratigraphiques de la zone prépyrénéenne d'Aragón (Espagne), de l'Éocène moyen à 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 $\delta^{13}\text{C}$ isotopes across the Paleocene-Eocene transition at Caravaca and Zumaya, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 114, 75–100.
- Chaloner, W.G., Hallam, A. Eds. 1989. Evolution and extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 325, 241–488.
- 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 Oligoceno al Norte del Cerro Mencil (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° 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 megafaunal 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-Eocène 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 (Chrysalogaeniidae, Ellipsoidinidae, Glandulonodosariidae, Plectofrondiculariidae, Stilostomellidae), their late Cretaceous-Cenozoic history and taxonomy*. Cushman Foundation for Foraminiferal 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* N° 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., Shackleton, 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 maximum and carbon isotope excursion. *Earth and Planetary Science Letters* 211, 13–26.
- Koeberl, C., Poag, C.W., Reimold, W.U., Brandt, D. 1996. Impact origin of the Chesapeake Bay structure and the source of the North American 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 Letters* 236, 459–470.
- Lu, G., Keller, G., Adatte, T., Ortiz, N., Molina, E. 1996. Long-term(105) or short-term(103) $\delta^{13}\text{C}$ 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 Paleontologia 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 foraminíferos 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 Interdisciplinarios* 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 Eocene

- 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 Jahrbuch 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 Maximum affect the evolution of larger foraminifers? Evidence from calcareous plankton of the Campo section (Pyrenees, Spain). *Marine Micropaleontology* 41, 45–71.
- Orue-Etxebarria, X., Bernaola, G., Baceta, J.L., Angori, E., Caballero, F., Monechi, S., Pujalte, V., Dinarès-Turell, J., Apellaniz, E., Payros, A. 2004. New constraints on the evolution of planktic foraminifers and calcareous nannofossils across the Paleocene-Eocene boundary interval: the Zumaia section revisited. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 234, 223–259.
- Owen, R.M., Rea, D.K. 1992. Sea floor hydrothermal activity links climate to tectonics: The Eocene CO₂ greenhouse. *Science* 227, 166–169.
- Palmer, T. 2003. *Perilous Planet Earth*. Cambridge University Press.
- Palombo, M.R. 2014. Deconstructing 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 to the Cretaceous/Paleogene (K/P) boundary event at Ain 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 based on 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., Larrasoña J.C., Martín-Algarra A., O’Dogherty L., Molina E. 2010. Foraminíferos del tránsito Cenomaniense-Turonense en la sección de El Chorro, Cordilleras Béticas, sur de España. *Geogaceta* 49, 23–26.

- Schmitz, B., Asaro, F., Molina, E., Monechi, S., Von Salis, K., Speijer, R.P. 1997. High-resolution iridium, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, foraminifera and nannofossil profiles across the latest Paleocene benthic extinction event at Zumaya, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 133, 49–68.
- 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 $p\text{CO}_2$ 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/Tertiary boundary. *Geological Society of America, Special Paper* 190, 329–352.
- Smit, J. 1990. Meteorite impact, extinctions and the Cretaceous-Tertiary Boundary. *Geologie en Mijnbouw* 69, 187–204.
- Smit, J., Hertogen J. 1980. An extraterrestrial event at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Nature* 285, 198–200.
- 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.
- Vandenbergh, 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.