



UNIVERSIDAD DE JAÉN
Facultad de Ciencias Experimentales

Trabajo Fin de Grado

Evolución biológica y principales eventos geológicos durante el Mesozoico

Alumno: Álvaro Martínez Cubillo

Febrero, 2022



UNIVERSIDAD DE JAÉN
Facultad de Ciencias Experimentales

Trabajo Fin de Grado

Evolución biológica y principales eventos geológicos durante el Mesozoico

Alumno: Álvaro Martínez Cubillo

Jaén, Febrero, 2022

INDICE

RESUMEN Y ABSTRACT.....	1
1. ANTECEDENTES.....	2
2. JUSTIFICACIÓN.....	3
3. OBJETIVO.....	3
4. METODOLOGÍA.....	3
4.1. Diseño del estudio.....	3
4.2. Criterios de inclusión y de exclusión.....	4
4.3. Limitaciones observadas durante el estudio.....	4
5. RESULTADOS.....	4
5.1. Naturaleza de la extinción masiva de finales Pérmico.....	4
5.2. Consecuencias de la EMPT en los seres vivos.....	9
5.3. Naturaleza del evento pluvial Carniense.....	15
5.4. Efecto del CPE sobre los seres vivos.....	17
5.5. Naturaleza de la extinción masiva de finales del Triásico.....	20
5.6. Efectos de la ETE sobre los seres vivos.....	21
5.7. Evento anóxico del Toarciense inferior.....	24
5.8. Efecto del TOAE en los seres vivos.....	25
5.9. Naturaleza de los eventos anóxicos del Cretácico.....	26
5.10. Efecto del OAE1a y del OAE2 en los seres vivos.....	27
5.11. Extinción masiva del Cretácico-Paleógeno.....	28
6. DISCUSIÓN.....	29
7. CONCLUSIONES.....	30
8. BIBLIOGRAFÍA.....	31
APÉNDICE 1. SIGLAS Y ABREVIATURAS.....	50

RESUMEN Y ABSTRACT.

Resumen:

El Mesozoico, a la par que las otras eras del Fanerozoico, es escenario de la evolución de los seres vivos. A lo largo del mismo ocurren varias crisis que afectan a la historia de la vida y al proceso evolutivo. El estudio de estas crisis ha llevado a los expertos a sospechar que pudieron ser causadas principalmente por eventos de carácter geológico. Si esta idea es cierta, el papel de los cambios geológicos en la evolución de las especies podría ser más profundo de lo que en un primer lugar se habría imaginado. Para dilucidar la relación existente entre ambos, en este trabajo, se va a realizar una revisión de la bibliografía reciente en la que se abordan siete crisis ocurridas durante el Mesozoico, en las cuales se cree que un evento geológico pudo jugar un papel clave. Con esta labor se quiere comprobar si los eventos geológicos fueron responsables de estas crisis o si en cambio hubo otras causas.

Abstract:

The Mesozoic, as other eras from the Phanerozoic, is part of the biological evolution scene. Throughout it numerous crisis occur which affect to the life history and evolution process. The study of these crisis has led to the experts to suspect that they could have been originated mainly by geological events. If this idea is true, it would mean that the role of the geology in the species evolution is deeper than it had been imagined. To elucidate the relationship between them, in this study is going to be carried out a bibliographic revision of recent studies about seven crises from the Mesozoic, in which it's believed that a geological event is a key component. With this work is expected to confirm if geologicals events are the responsible of these crisis or whereas they've been caused by other reasons.

Palabras clave:

Macroevolución; extinción masiva; grandes provincias magmáticas; Mesozoico.

1. ANTECEDENTES.

A lo largo de la historia de la Tierra múltiples crisis han asolado la vida, siendo una pieza fundamental que ha moldeado su historia y evolución. Con los avances científicos a lo largo de los años los expertos se han dado cuenta de la coincidencia en el tiempo de estas crisis con la formación de las grandes provincias ígneas (LIPs, por sus siglas en inglés). En la figura 1.1 se puede observar esta coincidencia.

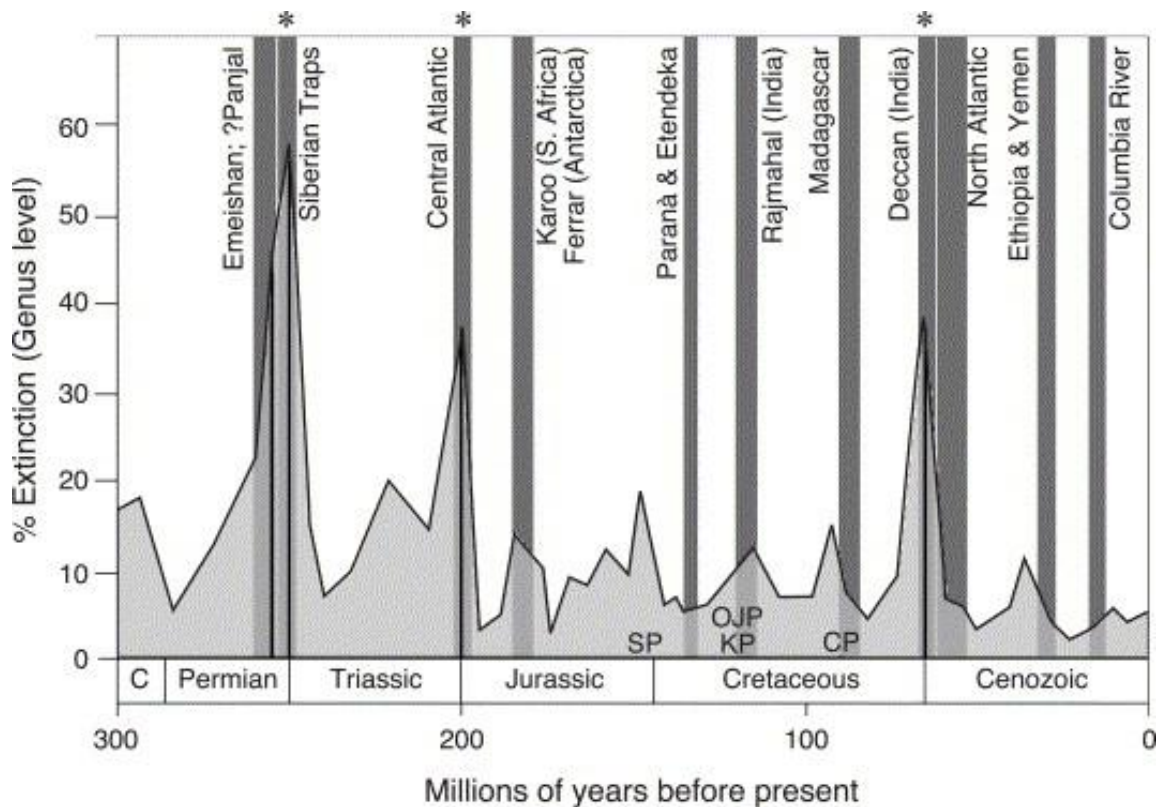


Figura 1.1. Tasa de extinción con respecto al tiempo, donde las columnas representan las grandes provincias ígneas. (White y Saunders, 2005).

Las LIPs, representadas por columnas en la figura 1.1, coinciden con grandes picos de extinción a nivel de género. De hecho, se puede observar como los tres picos en el límite Pérmico-Triásico, Triásico-Jurásico y Cretácico-Paleógeno, que representan tres de las cinco extinciones masivas que ha sufrido la tierra, coinciden con LIPs además de otras crisis menores como la del Guadalupense y el Toarciense. Estas grandes crisis han sido fundamentales en la evolución, ya no solo por suponer un incremento de la tasa de extinción por encima del valor de fondo, sino también por la posibilidad que presentan de ser selectivas (Jablonski, 2005), poseer la capacidad de eliminar a clados exitosos y ofrecer a otros la posibilidad de ocupar ese espacio

vacío (Jablonski, 2001). Si esta relación entre las diferentes LIPs y las crisis biológicas es causal implicaría que los eventos geológicos han sido una de las principales fuerzas en regir el proceso evolutivo.

2. JUSTIFICACIÓN.

Desde que se introdujo la teoría de la evolución de las especies, esta se ha vuelto un tema fundamental para la comunidad científica. Al ser la evolución un proceso gradual y demasiado lento para que con nuestras cortas vidas podamos discernirlo, nosotros debemos de estudiar las rocas para reconstruir el pasado. De este pasado, una de las partes más interesantes es la era Mesozoica, escenario donde aparecen por primera vez los mamíferos, dinosaurios, aves, corales scleractinios, angiospermas y muchos otros de los grupos que forman una parte importante de la historia de la vida. Al ser el mismo una parte importante de la historia y evolución de los seres vivos, es importante analizarlo en detalle. En concreto, en este trabajo se estudia la influencia de los factores geológicos sobre la evolución biológica en el Mesozoico

3. OBJETIVOS.

El objetivo principal es revisar la bibliografía más reciente, para así entender la relación entre las crisis ocurridas en el Mesozoico y las LIPs, y determinar si existe una relación causal, o si bien la coincidencia es casual.

Como objetivo secundario, en el caso de que la crisis tenga relación con un evento geológico, se trata de revisar la bibliografía en busca de factores como la intensidad, selectividad y otros aspectos que nos ayuden a comprender el efecto del evento sobre la vida y su evolución.

4. METODOLOGÍA.

4.1. Diseño del estudio.

Para la realización de este trabajo bibliográfico, se ha llevado a cabo una búsqueda de artículos científicos que tratan el tema de estudio. Para la materialización de esta labor se han usado diversas páginas, como “Web of science”, “DATA ARCHIVING AND NETWORKED SERVICES (DANS)”, “SciELO”, “Scopus” o “Google académico”, siendo “Google académico” y “Web of science” las que han sido de mayor utilidad.

Para la investigación se han usado términos clave relacionados con las crisis, como “End Permian mass extinction”, “pluvial Carnian event”, “CPE”, “End Triassic mass extinction”, “Toarcian anoxic event”, “OAE1a” o “OAE2” y combinándolos con otros como “Intensity extinction”, “selectivity”, “evolution”, “CIE”, “anoxia”, “acidification”, “euxinia”, “hyperthermal”, “death mechanisms”, “causes”, “turnover”, y muchos otros más.

4.2. Criterios de inclusión y exclusión.

- Se han utilizado artículos, capítulos de libros y estudios con un acceso fácil y gratuito, aunque en casos especiales de trabajos referenciados por otros se pueden dar excepciones a esta salvedad.
- Se prioriza la bibliografía reciente, posterior al 2000, pero es inevitable la inclusión de trabajos anteriores.
- Los artículos deben ser en inglés o castellano.

4.3. Limitaciones observadas durante el estudio.

Algunas limitaciones importantes han sido: (1) la entrada a ciertos artículos está blindada por barreras de pago; (2) la barrera lingüística, sobre todo en los casos donde se mezcla con un lenguaje muy técnico, que llega a ser un problema.

5. RESULTADOS.

Debido a la naturaleza dual del trabajo, el estudio de cada evento está dividido en dos apartados. En el primero se estudian las causas de la crisis y su naturaleza. En el caso de que se confirme una relación causal entre la crisis biológica y un evento geológico, habrá un segundo apartado donde se estudie la selectividad, intensidad, y aspectos más específicos de la crisis para los seres vivos.

5.1. Naturaleza de la extinción masiva de finales Pérmico.

Este evento es conocido como extinción masiva del Pérmico-Triásico (EMPT), también llamada extinción masiva de finales del Pérmico o gran mortandad, y es considerada la catástrofe más severa para la vida de la que se tiene registro.

La datación más precisa a día de hoy es considerada la de la EMPT marina realizada en Meishan por Burgess et al. (2014), situándola entre $251,941 \pm 0.037$ Ma y $251,880 \pm 0.031$ Ma, dándole una duración menor a 60 Ka. Pese a que algunos

estudios, como los de Fielding et al. (2019) y Gastaldo et al. (2020), señalan una posible diacronía, la mayoría de los estudios realizados en regiones tan distantes como Meishan, la cuenca de Sídney y la cuenca del Karoo apuntan a una crisis sincrónica a nivel global entre medios marinos y terrestres (Metcalf et al., 2015; Botha et al., 2020; Wang y Visscher, 2021). Estudios como el realizado por Song et al. (2013), sugieren la idea de una crisis de múltiples pulsos, pero la datación de Burgess et al. (2014) contradice esta hipótesis, mostrando una crisis de corta duración. Lo que sí es cierto es que la EMPT fue precedida por una crisis en el Guadalupiense (Clapham et al., 2009), y es seguida por condiciones adversas que retrasaron la recuperación biológica (Retallack et al., 2011; Song et al., 2014).

En cuanto al desencadenante o causante del evento de extinción se han barajado numerosas hipótesis. Tras el trabajo de Álvarez et al. (1980), en el que se apoya la hipótesis del impacto en la extinción masiva del Cretácico-Paleógeno (EMKPG), varios estudios han considerado esta misma causa para la EMPT (Becker et al., 2001, 2004; Kaiho et al., 2001). Los trabajos de Becker et al. (2001, 2004), pondrían sobre la mesa pruebas a favor de la hipótesis, con la detección de una anomalía de helio y fullereno, difícil de explicar excepto por el impacto de un objeto extraterrestre y el descubrimiento de un cráter en el litoral australiano que podría coincidir en el tiempo con el evento de extinción. Hay bastantes trabajos que se han posicionado en contra de esta hipótesis. Los análisis realizados por Koeberl et al. (2004), no detectan concentraciones de helio fuera de lo esperado y además concluyen que la elevada concentración de iridio, que en primera instancia pareciera apoyar la idea del impacto, tuvo más que ver con la aparente anoxia del medio. Renne et al. (2004) señalan que la interpretación de los isótopos de argón realizada por Becker et al. (2004) carece de fundamentos objetivos para relacionar el impacto detectado con el intervalo Pérmico-Triásico, dando pie innecesariamente al sensacionalismo y que el mismo ha de ser tratado con la máxima cautela. Con esto las bases para defender la hipótesis del impacto desaparecen. No es solo que las supuestas pruebas a favor de la hipótesis hayan sido descartadas, sino que además, varios estudios advierten que la premisa de una causa común para la EMPT y EMKPG es errónea, siendo ambos eventos demasiado dispares para poseer un mismo origen (Bambach et al., 2004; Vajda y Bercovici, 2014). Así, teniendo en cuenta que ninguna de las bases que sostenían esta hipótesis se mantiene, se puede dar la misma por rechazada.

Una pieza clave de la EMPT es la excursión de isótopos de carbono (CIE) negativa que coincide con esta crisis (Korte et al., 2010; Korte y Kozur, 2010; Luo et al., 2011). La CIE es clave para determinar la causa del evento, ya que es probable que el origen de la crisis sea también responsable de la CIE. Así, un colapso del ecosistema marino (Rampino y Caldeira, 2005), fluctuaciones en el nivel del mar (Holser y Magaritz, 1987), un incremento de la erosión continental (Ward et al., 2000; Sephton et al., 2005 ; Algeo y Twitchett, 2010) o un efecto secundario de la anoxia y euxinia oceánica (Algeo et al., 2007, 2008), han sido propuestos como candidatos a ser los responsables de la CIE negativa, pero el hecho de que la CIE no solo se localice en los océanos, sino que también esté presente en medios lacustres y terrestres, señala que la alteración del ciclo de carbono alcanzó a la atmósfera (Korte et al., 2010). Este último aspecto afianza a las dos hipótesis que defienden la liberación masiva de CO₂ o CH₄, como causas más probables de la CIE y la EMPT. La menos popular propone que esta liberación es debida a la disociación de hidratos de metano del fondo oceánico o del permafrost (Krull et al., 2000; Krull y Retallack, 2000). Esta hipótesis es plausible teniendo en cuenta que el Pérmico tardío fue escenario de un aumento global de la temperatura (Joachimski et al., 2012), necesario para que se produjese la disociación. Pero esta es incapaz de explicar las observaciones de Payne et al. (2004), donde se detectan múltiples CIEs tras la EMPT en intervalos demasiado pequeños para que sea posible que los hidratos de metano se repongan (Payne et al., 2004; Knoll et al., 2007), además de que tampoco puede ser responsable del patrón de la CIE observado por Korte et al. (2010).

La hipótesis más conocida, y la más respaldada por la comunidad científica para explicar la EMPT, es la hipótesis del vulcanismo. Esta hipótesis sostiene que la erupción formadora de los traps siberianos es la responsable de la EMPT, y se apoya en la coincidencia de los traps siberianos con la CIE negativa y la EMPT (Burgess et al., 2014, 2017; Burgess y Bowring, 2015). La presencia tanto de anoxia oceánica, acidificación oceánica y de un aumento de la temperatura coincidentes con la CIE negativa, la crisis biológica y la LIP refuerza la idea de una implicación del vulcanismo (Bond y Wignall, 2014). Burgess y Bowring (2015) y Burgess et al. (2017) datan con precisión las fases del vulcanismo y refuerzan la aparente relación de este evento con la EMPT. Este episodio volcánico puede ser dividido en tres fases (Burgess y Bowring, 2015; Burgess et al., 2017). La primera empieza hace 252,24±0,1 Ma, y en la misma se emiten 2/3 de toda la lava liberada, esta fase no

coincide ni con la CIE, ni con la EMPT marina datada en Meishan, pero sí muestra una coincidencia recalcada por Gastaldo et al. (2020) con la EMPT terrestre en la cuenca del Karoo ($252,24 \pm 0,11$ Ma) y la cuenca de de Sídney ($252,31 \pm 0,07$ Ma), datada por Gastaldo et al. (2020) y Fielding et al. (2019) (Burgess y Bowring, 2015; Burgess et al., 2017). El que en esta fase, donde se emiten 2/3 de la lava, no haya signo de la CIE negativa puede extrañar, pero el trabajo realizado por Berner (2002), explican que la liberación masiva de lava sería insuficiente para provocar la CIE vista en la EMPT. La segunda está dominada por magmatismo intrusivo, comenzando hace $251,907 \pm 0,067$ Ma, coincidiendo con la EMPT oceánica datada por Burgess et al. (2014) y la CIE negativa ($251,941 \pm 0.037$ Ma) (Burgess et al., 2014, 2017; Burgess y Bowring, 2015). Tras el fin de la CIE empieza la tercera fase. La coincidencia del magmatismo intrusivo con la CIE refuerza un escenario, ya propuesto previamente por autores como Svensen et al. (2009), donde la intrusión de magma en un sedimento rico en evaporitas e hidrocarburos, como el de la cuenca del Tunguska, calienta el sustrato y genera una emisión masiva de gases de efecto invernadero (CO_2 Y CH_4) (Burgess et al., 2017). La coincidencia de la crisis biológica con las dos primeras fases del vulcanismo refuerza la idea de que el vulcanismo fue el responsable de la EMPT.

En el caso de que el vulcanismo fuera responsable de la extinción, la cadena de sucesos sería similar a la descrita en la figura 5.1.

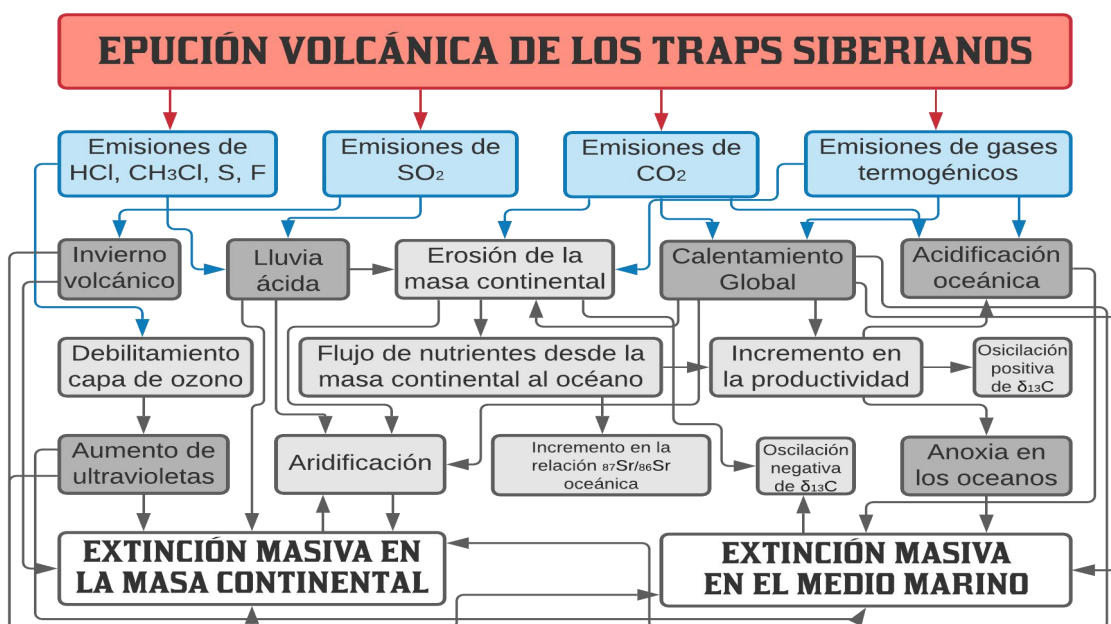


Figura 5.1. Modelo que representa la cadena de sucesos derivados del vulcanismo de los traps siberianos. Los cuadros de color azul representan los gases emitidos por el vulcanismo, los cuadros de color gris claro representan las cadenas de sucesos hasta llegar a la extinción, los de color gris oscuro representan los mecanismos de muerte, la roja representa el propio vulcanismo y las blancas las extinciones masivas. Elaboración propia basado en los modelos para el evento de Bond y Wignall (2014) y Algeo et al. (2011).

La emisión de gases termogénicos (CO_2 y CH_4) podría provocar un aumento global de la temperatura (Joachimski et al., 2019), incrementar la acidez del agua al compensarse el exceso de CO_2 (Jurikova et al., 2020), generar anoxia e hipoxia (Stramma et al., 2008), reducir la circulación oceánica (Hotinski et al., 2001), desestabilizar los hidratos de metano (Brand et al., 2016) o acrecentar la erosión química en Pangea (Sun et al., 2018), aumentando el flujo de nutrientes desde el continente a mares y océanos (Sephton et al., 2005; Algeo y Twitchett, 2010). El incremento de nutrientes en el agua podría generar turbidez, reducir la fotosíntesis e aumentar la eutrofización (Algeo y Twitchett, 2010). Este escenario favorecería todavía más la anoxia y acidez, que combinadas con la elevada temperatura serían los principales mecanismos de muerte en los mares (Song et al., 2014; Jurikova et al., 2020). Otros gases aparte de los de efecto invernadero serían emitidos, causando efectos diversos, como generar lluvia ácida, capaz de dañar la flora, incrementar la aridificación y la erosión (Ward et al., 2000; Sephton et al., 2005) o debilitar la capa de ozono, facilitando el paso de rayos ultravioleta de tipo B aumentando las anomalías genéticas (Beerling et al., 2007) pudiendo incluso, bloquear la luz solar generando un invierno volcánico (Isozaki, 2009).

En cuanto a los mecanismos de muerte causados por el vulcanismo estarían los ya mencionados, como una temperatura elevada, anoxia oceánica, acidificación del agua, lluvia ácida, incremento de la radiación ultravioleta o un posible invierno volcánico (Beerling et al., 2007; Isozaki, 2009; Joachimski et al., 2012; Song et al., 2014; Jurikova et al., 2020; Zhang et al., 2020). Pero también pudieron intervenir otros mecanismos de muerte, como la toxicidad causada por el SH_2 ligado a medios anóxicos y euxínicos, consiguiendo afectar incluso al medio terrestre (Kump et al., 2005), la polución y toxicidad atmosférica causada por emisiones de gases como el mercurio (Grasby et al., 2020), o la hipercapnia en los océanos (Knoll et al., 2007).

5.2. Consecuencias de la extinción masiva del Pérmico-Triásico en los seres vivos.

En el medio marino fue donde la EMPT golpeó con más fuerza, acabando con más del 90% de los organismos (Benton y Twitchett, 2003). Múltiples estudios respaldan una selectividad en el medio marino contra organismos con un sistema buffer deficientes y contra los organismos con esqueletos calcificados (Knoll et al., 1996, 2007; Clapham y Payne, 2011; Payne et al., 2016). El trabajo de Knoll et al. (1996), responsabiliza de esta selectividad a la hipercapnia (elevada concentración de CO₂ en los fluidos de un organismo) y a la acidificación del agua durante la EMPT, capaces de provocar acidosis narcotizante, efecto Bohr y, entre los organismos con esqueletos calcáreos (CaCO₃), dificultar la mineralización del carbonato, al requerir este proceso un control preciso del equilibrio ácido-base (Knoll et al., 1996). Knoll et al. (1996) dividen a los organismos marinos en dos grupos: (1) organismos como corales, braquiópodos articulados, briozoos y equinodermos, los cuales presentan un esqueleto muy calcificado, superficie de intercambio de gases poco especializada, débil circulación interna y tasas metabólicas bajas, que presentan una tasa de extinción a nivel de género del 81% durante el Changhsingense; (2) moluscos, artrópodos y cordados que poseen branquias, circulación activa y un elevado metabolismo, muestran una tasa de extinción a nivel de género del 38% (Knoll et al., 1996). Este mismo patrón también se observa dentro de los propios taxones (Knoll et al., 1996). Como en los braquiópodos y briozoos, en los cuales los representantes del grupo con los lofóforos más complejos (órgano con función alimenticia y respiratoria), muestran una tasa de extinción menor (Sepkoski, 2002), o en los foraminíferos, donde los fusulínidos, grupo muy calcificado, fue afectado en mayor grado que otros foraminíferos (Groves y Altiner, 2005). Knoll et al. (1996) también encuentran una selectividad positiva a favor de la infauna, que reflejaría una mejor adaptación de los mismos a condiciones con hipercapnia. Aunque trabajos posteriores con una base de datos más completa no detecta ninguna selectividad a favor de la infauna (Clapham y Payne, 2011). Knoll et al. (1996) también creen que la selectividad que proponen podría explicar la extinción diferencial entre nautiloides y ammonites, en donde los segundos sufren una extinción el doble de severa, basándose en los descendientes actuales de ambos grupos. Los nautiloides actuales poseen cuatro branquias y apenas sufren de efecto Bohr, mientras el grupo hermano de los ammonites, los coleoideos (sepias, calamares y pulpos) poseen dos

branquias y sufren en mayor medida del efecto Bohr (Lykkeboe y Johansen, 1982). Si se asume que los representantes actuales tienen una fisiología similar a sus representantes del Pérmico tardío, la hipercapnia pudo ser un elemento causante de la selectividad (Knoll et al., 1996). Dejando de lado la selectividad, los ammonites fueron uno de los grupos más afectados por la crisis, aunque tras la misma los ammonites del género *Ceratites* sufren de una rediversificación, superando incluso la diversidad previa al evento (Brayard et al., 2009). Pörtlner et al. (2004, 2005) apoya la idea de Knoll et al. (1996) de que la formación de estructuras calcáreas puede ser un factor determinante en la tolerancia a la hipercapnia, pero rechaza la idea de que los animales sin branquias, con circulación interna pasiva y metabolismo lento sean más sensibles a la misma. La razón de Pörtlner et al. (2004) para sostener esta idea, es que la ventaja de una respiración del agua activa gracias a las branquias, sería insuficiente para compensar la poca diferencia entre el pCO_2 del agua y la sangre, y también advierten que la razón de la aparente mayor tolerancia de los organismos activos se debería a que los mismos no suelen presentar caparazones calcáreos, haciendo que los organismos activos parezcan estadísticamente más resistentes. Knoll et al. (2007) reiteran los aspectos señalados por Knoll et al. (1996), aunque esta vez con una nueva base de datos y dividiendo a los organismos marinos en tres grupos según el grado de calcificación. Los resultados de Knoll et al. (2007) concluyen que el patrón solo puede ser explicado si el mecanismo de muerte fuera la hipercapnia. Aunque los mismos también indicarían que esto no quiere decir que otros mecanismos de muerte como la anoxia no interviniesen, sino simplemente que estos no son responsables del patrón en la selectividad, aunque si pudieron actuar de manera sinérgica, acentuando la selectividad de la extinción (Knoll et al., 2007). La selectividad contra organismos calcificantes es posiblemente la responsable de la erradicación de los corales rugosos y tabulados durante la EMPT y la aparición de corales escleractinios tras el mismo (Wang y Sugiyama, 2007). Los fósiles más antiguos de Scleractinia se remontan al Triásico medio, pero los análisis moleculares indican un origen en el Paleozoico, con un intervalo de 60 Ma entre el origen y las pruebas fósiles (Stanley, 2003), esto hace pensar a los expertos que podrían haber existido como pólipos sin formar ningún esqueleto (Medina et al., 2006), lo que además de explicar el intervalo sin registro fósil, también puede ser la razón por la que sobrevivieron a la EMPT (Stanley, 2003; Martindale et al., 2019).

Clapham y Payne (2011) realizan un examen de la selectividad entre los invertebrados marinos durante el Pérmico medio y tardío, detectando selectividad durante el Changhsingiense en contra de los organismos con un sistema buffer poco desarrollado y en contra de organismos con esqueletos calcáreos. Durante el Changhsingiense ocurre la EMPT, pudiendo atribuirle esta selectividad a este evento. Ambos aspectos apoyan las observaciones de Knoll et al. (1996, 2007). Clapham y Payne (2011) dan una mayor importancia a la combinación de acidificación, hipoxia y temperaturas elevadas como causantes de las condiciones fisiológicas adversas y responsables de la selectividad durante la EMPT. Esta visión de la EMPT, coincide con estudios realizados sobre los corales, donde se llega a la conclusión de que el calor y la acidez actúan de manera sinérgica, reduciendo la capacidad de calcificar y de supervivencia de organismos calcificantes (Prada et al., 2017). El trabajo de Song et al. (2014) fortalece la idea de que el estrés térmico y anóxico tuvo un rol en la selectividad de la EMPT. Por un lado, en aguas poco profundas los ostrácodos, el grupo de invertebrados marinos más resistentes a las altas temperaturas, parecen resistir mucho mejor que otros organismos más sensibles a las mismas, mientras que en aguas profundas los ostrácodos desaparecen, siendo estos muy sensibles a la hipoxia, y los foraminíferos, el grupo más resistente a la hipoxia, parecen aguantar mejor en aguas intermedias (Song et al., 2014). Song et al. (2014), comparan las aguas durante la EMPT con un sandwich, donde la rebanada inferior equivale a las aguas profundas, anóxicas y venenosas, la superior equivale a las aguas someras con un calor mortal, y entre las dos se encontraría un refugio para la vida.

Uno de los aspectos mencionados por Clapham y Payne (2011) de mayor importancia, es el cambio faunístico producido desde Pérmico tardío donde grupos como braquiópodos, briozoos y crinoideos, grupos con un sistema buffer deficiente y metabolismo lento tenían una representación mayor que en la actualidad, siendo sustituidos por grupos con un sistema buffer más desarrollado, como los moluscos. Clapham y Payne (2011) ven este el cambio como uno gradual y ligado a múltiples crisis fisiológicas, entre ellas las que se encuentra la EMPT. En cambio, Song et al. (2013) apunta como principal responsable a la EMPT. Song et al. (2013) señalan que en los últimos 200 Ma la proporción de grupos marinos con sistema buffer ha permanecido estable, y que la propia EMPT, es el punto divisorio entre un ecosistema donde los taxones sin sistemas buffer representan al 57% de los géneros, a un ecosistema donde representan al 20%. Otros aspectos de la EMPT

resaltado por Song et al. (2013), es que la misma jugó un gran rol en el intercambio faunístico entre braquiópodos y bivalvos, en donde los primeros perdieron la dominancia que presentaban sobre los segundos en el Paleozoico (Fraiser y Bottjer, 2007), y además parece haber alterado la relación entre organismos bentónicos y organismos del necton, en favor de los segundos. Song et al. (2018) ahondan más en la conexión entre la EMPT y la proporción bentos/necton, concluyendo que tras la EMPT se produjo una inversión de esta relación, la cual a lo largo del Triásico tornó a su estado previo. Ambos estudios apuntan a una selectividad durante la EMPT, en contra de los organismos bentónicos (Song et al. 2013, 2018).

La extinción terrestre correlativa a la EMPT es considerada responsable de la extinción del 70% de los tetrápodos (Benton y Twitchett, 2003). La EMPT es responsable de la extinción de los gorgonópsidos (el grupo de depredadores más importante del Pérmico tardío) y los biarmosuíquios (Lucas, 2017). La EMPT representa un cuello de botella evolutivo entre los anodontos, al solo sobrevivir los anodontos emparentados con listrosauridos y Kannemeyeriiformes (Ruta et al., 2013), y también responsable de que los pararreptiles se convirtieran en un clado “muerto andante” (MacDougall et al., 2019). Un grupo de tetrápodos, donde la EMPT parece tener un efecto nulo es en los temnopóndilos, los cuales incluso llegan a aumentar su diversidad (Tarailo, 2018). La presencia de arcosauriomorfos en el Pérmico tardío (Lucas, 2017), y que los mismos no tuvieran una gran representación entre los tetrápodos hasta el Triásico medio (Lucas, 2010), han servido para generar dudas sobre la relación entre la EMPT y el intercambio faunístico de los tetrápodos vivido durante el paso del Pérmico al Triásico (Lucas, 2010, 2017). Pero estos puntos no cambia que tras la EMPT se observa una fase de elevada especiación y de intercambio faunístico en el medio terrestre (Viglietti et al., 2021), y que tan pronto como en el Olenekiense los arcosauriomorfos se diversificaran en sus principales grupos, entre ellos los arcosaurios (Ezcurra y Butler, 2018), reforzando la idea de que la EMPT es el principal motor de los cambios vividos entre los tetrápodos al iniciar la era mesozoica. Es probable que la revolución entre los arcosauriomorfos este ligada a la desaparición de otros grupos como los gorgonópsidos, ocupando los nichos huecos dejados tras la extinción (Sookias et al., 2012),

La fauna terrestre es más resistente al estrés respiratorio que la acuática (Knoll et al., 1996), esto no ha evitado que algunos autores teoricen acerca de su posible influencia sobre la extinción terrestre (Huey y Ward, 2005; Retallack, 2021). Huey y

Ward (2005) y Retallack (2021) apuntan a que la cantidad de CO₂ liberado habría sido suficiente, para que animales con una capacidad respiratoria limitada fueran vulnerables a este estrés. Huey y Ward (2005) considerando el papel de la hipoxia en la EMPT, predicen que los supervivientes mostrarían adaptaciones morfológicas para la hipoxia. Esta predicción termina siendo verificada por Angielczyk y Walsh (2008), quienes encuentran un incremento de longitud del paladar secundario y un incremento del área de los orificios nasales entre los terápsidos anodontos del Triásico, aunque los mismos indican que no puede rechazarse la posibilidad de que estos cambios en la morfología sean producto del azar o de tendencias evolutivas previas, concluyendo que no es una prueba fehaciente de adaptación a la EMPT.

Pese a los puntos a favor de la hipoxia, otras consecuencias de la liberación del CO₂, como escorrentías, incendios, aridificación, incremento de la estacionalidad y altas temperaturas, son considerados factores de mayor importancia, a la hora de destruir los ecosistemas terrestres y causar la EMPT (Joachimski et al., 2012; Fielding et al., 2019; Botha et al., 2020; Vajda et al., 2020). Durante la EMPT, la emisión de gases de efecto invernadero, provocó un aumento de la temperatura e inició un proceso de aridificación (Joachimski et al., 2012), que no se limitó a la propia EMPT, sino que se extendió durante el Triásico inferior (Retallack et al., 2011; Sun et al., 2012), siendo probablemente responsable de la lenta recuperación tras la EMPT (Retallack et al., 2011; Song et al., 2014). Durante la EMPT y la recuperación de la extinción se observa un patrón que resalta el papel del calentamiento global y la aridificación durante la recuperación, un anillo ecuatorial que expulsa a la mayoría de formas de vida de las latitudes bajas (Sun et al., 2012; Romano et al., 2020). El trabajo de Romano et al. (2020), menciona que estas condiciones climáticas extremas son posiblemente responsables de la distribución desigual de los tetrápodos. Algunos como los temnopódilos, se distribuyen por latitudes altas, más húmedas y frías, pero otros tetrápodos como arcosauriomorfos, lepidosauriomorfos, procolofonomorfos y listrosaurios, parecen resistir en latitudes bajas y medias, mostrando que estos presentaban adaptaciones previas a la EMPT para resistir el calor y la sequía (Romano et al., 2020). Esta preadaptación puede explicar la rápida diversificación de los arcosauriomorfos tan temprana como el Olenekiense, donde surgen rincosaurios, eritrosúquidos, tanistroféidos y arcosaurios (Ezcurra y Butler, 2018), dándoles una posición privilegiada a los arcosaurios para convertirse en el grupo dominante durante el Mesozoico. Estas condiciones climáticas también

explicarían el rápido surgimiento y diversificación de Lepidosauria tras la EMPT (Jones et al., 2013). Los lepidosaurios no fueron los únicos de los reptiles modernos en emerger durante el Triásico inferior, también lo hacen las tortugas (Lichtig et al., 2018).

Un caso donde la relación entre el calentamiento global asociado a la EMPT, y la evolución de un grupo, se produce de manera más específica es entre los reptiles marinos. Motani et al. (2017) datan el origen de una buena parte de los reptiles marinos del Mesozoico (ictiosauriformes, tanitroféidos, placodontos, notosaurios y Pachypleurosaurios) en el Olenekiense, o ligeramente posterior, cuando el planeta seguía afectado por el efecto invernadero originado durante la EMPT, según los autores las aguas cálidas habrían facilitado la invasión de los reptiles, debido al carácter ectotermo de los mismos. Motani et al. (2017) resaltan el caso de los mesosáuridos, único grupo de reptiles de agua salada durante el Pérmico, que surgen durante un corto intervalo de aguas cálidas y se extinguen poco después de que las temperaturas vuelven a bajar, dando más validez a la idea. Con estos datos, el calentamiento global asociado a la EMPT, parece ser el responsable de la primera gran migración de vertebrados terrestres al medio marino, originándose durante el proceso nuevos grupos de reptiles, y a largo plazo, pudiendo jugar un papel vital en la revolución marina del Mesozoico (MMR por sus siglas en inglés). La MMR es un fenómeno producido durante el Mesozoico en el que el aumento de la presión de los depredadores sobre la presas, causa una selección en contra de organismos sésiles del bentos, y a favor de la infauna y organismos móviles del bentos (Vermeij, 1977).

La EMPT, es la única ocasión en la que un superorden de insectos ha llegado a extinguirse (Palaeodictyopteroidea), y además marcar el final del declive sufrido por los insectos, que se había prolongado desde mediados del Pérmico, y da comienzo a la diversificación mesozoica de los mismos, por ende, la EMPT actúa como un cuello de botella evolutivo para los mismos (Labandeira y Sepkoski, 1993). Trabajos más recientes, como el de Montagna et al. (2019) consideran a que la EMPT no tuvo un papel tan significativo en la evolución de los insectos, ya que grupos como Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera, Sternorrhyncha y Heteroptera, a los que se creía haber surgido en el Mesozoico, parecen haber tenido un origen paleozoico.

La EMPT afectó a la flora terrestre y de hecho, la desaparición de la flora de *Glossopteris*, es comúnmente usada para identificar esta extinción (Retallack, 1995; Fielding et al., 2019; Vajda et al., 2020). Tras su desaparición, una flora dominada

por Lycopodiopsida, Voltziales, Peltaspermales y Corystospermales, la remplazó, convirtiéndose en la flora dominante durante el Triásico inferior (Retallack, 1995; Fielding et al., 2019). La crisis que afectó a Glossopteris, también incluye la destrucción de la masa forestal, en favor de plantas herbáceas (Feng et al., 2020; Vajda et al., 2020). La recuperación de la masa forestal se prolongó hasta el Carniense, reflejándose en la ausencia de carbón durante el Triásico inferior y medio (Retallack et al., 1996). Si bien la existencia de una crisis en la flora es bastante respaldada, que la misma sea catalogada como una extinción masiva o tenga un gran impacto en su evolución, no está tan claro. Por ejemplo, Cascales-Miñana y Cleal (2014), no consideran que tenga la magnitud para denominarse así, y Nowak et al. (2019), consideran que la pérdida de taxones reflejada por los datos actuales es insuficiente para catalogarla como una extinción masiva de la flora.

5.3. Naturaleza del evento pluvial Carniense.

Tras la EMPT, durante el Triásico, Pangea se caracterizó por un clima árido, con pocas precipitaciones y una temperatura elevada, esta situación fue aprovechada por arcosaurios y listrosaurios para convertirse en piezas fundamentales de la fauna terrestre. Pero estas condiciones se vieron interrumpidas por un intervalo de 2 Ma de elevadas precipitaciones e incremento de la humedad. A este intervalo se le conoce como Evento o Episodio Pluvial del Carniense (CPE, por sus siglas en inglés), el cual podría ser la causa de una crisis biológica, y de un intercambio faunístico y florístico durante el Carniense (Simms y Ruffell, 1989; Benton et al., 2018). El evento suele ser datado en el Carniense medio (Simms y Ruffell, 1989), y estudios recientes en los Dolomitas italianos, lo precisan al intervalo Juliense-Tuvaliense abarcando 2 Ma (234-232 Ma) (Bernardi et al., 2018; Dal Corso et al., 2015), aunque Miller et al. (2017) calculan una duración de 1,09 Ma.

Unos de los primeros en defender la existencia del CPE y de su relación con una crisis biológica, fueron Simms y Ruffell (1989). El hecho, de que los datos en los que se basaron Simms y Ruffell (1989) no poseyeran un carácter global, provocó que la idea fuera rechazada o al menos tomada con recelo. Por ejemplo, Visscher et al. (1994) acepta los datos, pero los interpreta como un corto evento de carácter local, que no es representativo de un cambio climático global o causante de una extinción. Durante las siguientes dos décadas múltiples artículos de diferentes regiones como

España (Arche y López-Gómez, 2014), Italia (Roghi, 2004), Hungría (Rostási et al., 2011), el Himalaya (Hornung y Brandner, 2005), USA (Prochnow et al., 2006), Japón (Nakada et al., 2014) o de la cuenca germánica (Kozur y Bachmann, 2010), han advertido de un incremento de la humedad y las precipitaciones durante el Carniense, siendo esto señal de un CPE global (Ruffell et al., 2015). Ruffell et al. (2015) advierten que pese a que el evento sea global, en ciertas áreas como Sudamérica, Antártida y China, todavía no se han encontrado pruebas a favor del CPE. En el caso de China, esto no duraría mucho con las pruebas halladas de su presencia en el sur del país, al año siguiente (Sun et al., 2016).

Uno de los elementos característicos de la EMPT, la presencia de una CIE negativa ligada a un evento volcánico, vuelve a reaparecer con la detección de una CIE negativa ligada a la LIP de Wrangellia por parte de Dal Corso et al. (2012), volviendo a situar al vulcanismo como el principal sospechoso de originar el evento.

Una explicación de como la LIP de Wrangellia hubiera sido capaz de incrementar las precipitaciones, es dado en la figura 5.2. El aumento de la temperatura provocado por la liberación de gases termogénicos de origen volcánico fortalecerían la evaporación en Pantalasa y el Tetis, provocando tormentas anticiclónicas, que alimentarían a Pangea de un aire cargado de humedad (Ruffell et al., 2015). Este modelo puede explicar como el evento tuvo un carácter global, pero también explica, como ciertas regiones pudieron ser inalcanzables para estos flujos de aire cargados de humedad, y por ello no mostrar la presencia del CPE (Ruffell et al., 2015).

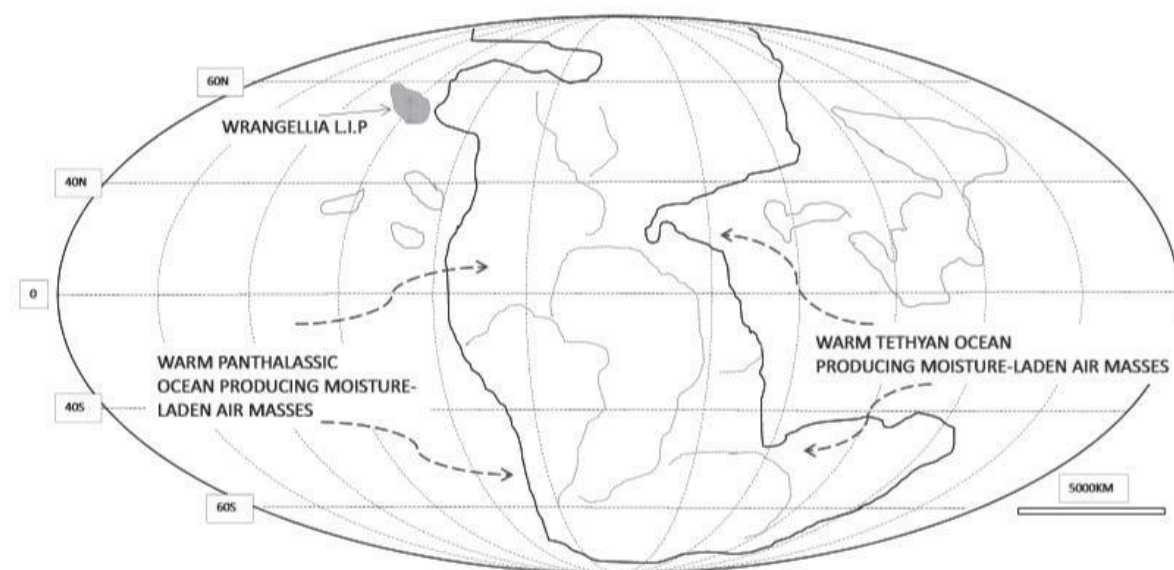


Figura 5.2. Modelo que explica como el calentamiento de los océanos fruto de las erupciones de la LIP de Wrangellia causa un incremento de las precipitaciones en Pangea (Ruffell et al., 2015).

También se ha propuesto la hipótesis de la colaboración del vulcanismo, junto a la desestabilización de hidratos de metano como mecanismo liberador de los gases termogénicos (Fu et al., 2020). Antes de que se tuviera claro el carácter global del evento, Hornung and Brandner (2005) propusieron que el levantamiento de la Orogenia Cimmeriana pudo incrementar la circulación monzonal en las costas del Tetis, aumentando las precipitaciones localmente.

Sun et al. (2016) detectan anoxia en aguas profundas, euxinia y dos pulsos de calentamiento global relacionados con el CPE, resaltando que estos elementos junto con la presencia de una CIE y una LIP, muestran muchas similitudes con la EMPT y la ETE, pudiendo ser la CPE una perturbación al mismo nivel. Las similitudes de la CPE, con la EMPT y ETE, hacen pensar que algunos de los mecanismos de muerte ya vistos en la EMPT, como la anoxia oceánica, acidez oceánica hipercapnia, hipertermia, toxicidad o lluvia ácida, podrían jugar un papel como mecanismos de muerte durante el CPE. Aunque el interés de los expertos se ha centrado en el cambio climático, más que en los mecanismos de muerte del evento.

5.4. Efecto del Evento Pluvial del Carniense sobre los seres vivos.

Ya Sepolski (1996) señaló que aparte de las tres extinciones masivas, el Carniense, con una extinción del 33% de los géneros marinos durante el intervalo Juliense-Juvaliense, representa la mayor crisis marina del Mesozoico. El estudio de Dal Corso et al. (2020) permite hacerse una mejor idea de la intensidad del CPE. Grupos como los radiolarios, foraminíferos, gasterópodos, bivalvos, cefalópodos, esponjas, corales, equinodermos, braquiópodos, ostrácodos, conodontos, osteíctios y briozoos se ven afectados (Dal Corso et al., 2020). Entre los ammonites se observa un intercambio faunístico donde el género *Austrotrachyceras* es sustituido por nuevos grupos de ammonites que rápidamente se diversifican (Dal Corso et al., 2020). Una situación similar se da entre los conodontos (Dal Corso et al., 2020). Una característica que diferencia al CPE de la EMPT y ETE, es que los corales no padecieron un impacto excesivamente severo, pudiendo casi considerarse como un renacimiento tras la EMPT (Dal Corso et al., 2020). Pese a que ya durante el Triásico medio existiese *Scleractinia*, estos solo representaban una pequeña parte

de los arrecifes de coral, siendo los mismos dominados por microorganismos, que producían hasta un 70% del esqueleto de carbonato del arrecife (Gattolin et al., 2015). Esta formación de carbonato por parte de microorganismos cae en picado con el inicio del CPE, al que siguió un incremento de la formación de coral por parte de metazoos, entre ellos los escleractinios, los cuales representan por primera vez una parte importante de los arrecifes (Stanley, 2003; Martindale et al., 2019; Gattolin et al., 2015; Dal Corso et al., 2020). También el CPE inicia el incremento de organismos calcificantes pelágicos (*Orthopithonella*) (Dal Corso et al., 2021), suponiendo un cambio fundamental en el ciclo del carbono, que pudo suponer el paso de un océano del tipo “Neritan” a uno de tipo “Cretan” (Zeebe y Westbroek, 2003).

En los ecosistemas terrestres el CPE se asocia con un incremento la humedad y de las precipitaciones. Este cambio climático se relaciona con un intercambio florístico de plantas xerófitas a plantas hidrófitas o de ambientes húmedos (Roghi et al., 2010; Kustatscher et al., 2018), y la recuperación total de la masa forestal perdida en la EMPT (Retallack et al., 1996). También el CPE supone una época de diversificación para las mismas, como Bennetitales, coníferas (*Cheirolepidiaceae*) y helechos modernos (*Hymenophyllaceae*, *Matoniaceae* y *Dipteridaceae*) (Kustatscher et al., 2018; Dal Corso et al., 2020). El aumento de las aguas interiores, probablemente fue clave en la primera diversificación de las tortugas, permitiéndoles explotar nuevos nichos ecológicos y tróficos (Reolid et al., 2018). Es posible que el CPE también sea relevante para otros grupos de reptiles actuales, al surgir *Crocodylomorpha* y diversificarse *Lepidosauria* durante el Carniense (Dal Corso et al., 2020).

Por otro lado el CPE parece generar un intercambio faunístico entre los tetrápodos herbívoros, en donde los dicinodontos y rincosaurios sufren de una elevada extinción, mientras que los sauropodomorfos y aetosaurios se diversifican (Ezcurra et al., 2017; Benton et al., 2018; Singh et al., 2021). Benton et al. (2018) indican que antes de el CPE, los rincosaurios y dicinodontos representaban entre el 50% y 80% de los herbívoros, tras el evento en el Noriense, los arcosauriomorfos representan entre el 80% y 90% de los herbívoros. Pero, ¿cómo es posible que se produjera una reducción de ciertos herbívoros y proliferación de otros si, a fin de cuentas el CPE y lo que sigue de Triásico, es más rico en vegetación que antes del CPE? Para responder esa pregunta Singh et al. (2021) plantean el siguiente escenario. La remodelación de la flora, provocó un aumento de la diversidad de los arcosaurios

herbívoros, creciendo su morfoespacio y adaptándose a los diferentes nuevos tipos de dieta, en cambio, rincosaurios y dicinodontos no parecen ser tan competitivos, no pudiéndose adaptar correctamente a la nueva dieta, reduciendo su morfoespacio, y progresivamente marginándose en dietas más especializadas en donde no han de competir contra otros herbívoros, disminuyendo su abundancia y disparidad hasta extinguirse del todo durante el Noriense (Ezcurra et al., 2016; Racki y Lucas, 2018; Singh et al., 2021). La diversificación de herbívoros no se da solo entre los arcosaurios, sino que también entre los insectos, entre los cuales, durante el Carniense se observa una gran variedad de aparatos bucales adaptados para la dieta herbívora (Labandeira, 2006; Dal Corso et al., 2020).

La diversificación sufrida por los sauropodomorfos durante el CPE, no parece ser exclusiva de este subgrupo, sino que se extiende a todos los dinosaurios, siendo este fenómeno referenciado por las siglas “DDE” (dinosaur diversification event) (Benton et al., 2018; Bernardi et al., 2018). Un origen de los dinosaurios y dinosauriomorfos que se remonta al Triásico inferior es señalado por múltiples estudios (Brusatte et al., 2011; Peacock et al., 2013), dejando un amplio intervalo de tiempo entre su origen, y el punto en que se vuelven el grupo dominante, relleno el mismo por otro intervalo donde los dinosaurios representan una pequeña porción dentro de los tetrápodos. El descubrimiento de un origen temprano de los dinosaurios, plantea más preguntas que respuestas, pero por suerte, el trabajo realizado por Bernardi et al. (2018) parece responderlas. Bernardi et al. (2018), realizaron un estudio icnológico en los Dolomitas italianos en los cuales se distinguen tres conjuntos de icnofacies: (1) del Juliense (pre-CPE), dominada por Crurotarsi y donde los mismos representan entre el 80-100% de los tetrápodos; (2) del Tuvaliense inferior (CPE), de composición mixta de Crurotarsi-Dinosauria, donde el 50% son crurotarsos, 40% son dinosaurios y 10% son dinosauriomorfos no dinosaurios; (3) del Tuvaliense-Noriense (post-CPE), dominada por Dinosauria, y donde los dinosaurios representan el 90% de los tetrápodos. El incremento abrupto de dinosaurios en esta región, coincidente con el CPE, sugiere que la dispersión de los dinosaurios y el DDE son sincrónicos con la CPE (Bernardi et al., 2018). Bernardi et al. (2018) advierten que son necesarios más estudios a largo del planeta para verificar la relación causal entre CPE y el DDE. El trabajo de Bernardi et al. (2018) es complementado por el estudio realizado por Benton et al. (2018) el mismo año. Benton et al. (2018) realizan un estudio sobre los cambios en el régimen

macroevolutivo entre los tetrápodos, basándose en el conteo de especies y géneros, dando como resultado una coincidencia entre el DDE y el CPE, o, siendo más específicos, el DDE sigue al CPE.

5.5. Naturaleza de la extinción masiva de finales del Triásico.

Próximo al intervalo Triásico-Jurásico, datado hace 201.33 ± 0.13 Ma (Schoene et al., 2010), ocurrió un evento de extinción masiva conocido como la “extinción masiva de finales del Triásico” (ETE, siglas en inglés de End Triassic Extinction). Esta crisis, junto a la EMPT, es una de las cinco mayores extinciones de las que se tiene registro. Algunos datan la ETE hace 201,4 Ma (Schoene et al., 2010; Whiteside et al., 2010), pero en el trabajo Blackburn et al. (2013) lo fechan hace $201,564 \pm 0.015$ Ma. Existen estudios que defienden que está compuesto por dos pulsos (Deenen et al., 2010; Wignall y Atkinson, 2020) separados por menos de 100 Ka (Bonis et al., 2010). Tal y como indica Lindström (2016), la ETE es una crisis sincrónica en mar y tierra, coincidiendo en tiempo la crisis de la flora terrestre, la extinción en el medio marino y picos anómalos en la cantidad de esporas

Varias causas han sido barajadas para explicarla, como por ejemplo, el impacto de un objeto extraterrestre. Olsen et al. (1987) relaciona el cráter donde se asienta el Lago Manicouagan con la ETE, al datar al mismo como del Triásico tardío, aunque esta idea fue rechazada más tarde, al acreditarse el impacto con una antigüedad de 214 Ma, precediendo por más de 10 Ma al evento (Hodych y Dunning, 1992). Si bien esta ha sido rechazada, otras causas como cambios eustáticos en el nivel del mar, la desestabilización de los hidratos de metano o el vulcanismo, siguen siendo explicaciones plausibles para la ETE (Tanner et al., 2007). De estas tres, la que más respaldo posee es el vulcanismo, siendo la ETE junto a la EMPT y el TOAE, las únicas crisis mesozoicas donde se han detectado los cinco rasgos esperados de una crisis volcánica, señalados por Bond y Wignall (2014). Estos son: (1) coincidencia con una LIP, en este caso, la Provincia magmática del Atlántico Central (CAMP) (Davies et al., 2017), (2) presencia de una CIE negativa (Yager et al., 2017), (3) existencia de aguas anóxicas (He et al., 2020), (4) presencia de aguas acidificadas (Ikeda et al., 2015) y (5) un aumento de la temperatura (Petryshyn et al., 2020). Incluso otros aspectos como una elevada meteorización química están presentes en la ETE (Kuroda et al., 2010). Esto hace razonable pensar que la causa de la ETE es la misma que en la EMPT, o sea, la actividad volcánica (van de Schootbrugge y Wignall, 2015).

Davies et al. (2017), de manera similar a Burgess et al. (2017), propone que la desgasificación de sedimento rico en carbohidratos a causa del magmatismo intrusivo de la CAMP es la mejor explicación para la CIE y el cambio climático producido durante la ETE, sosteniendo que la CIE precedió a la liberación del flujo de lava y que, por ende, la causa debe ser el magmatismo intrusivo previo. Heimdal et al. (2017) apoyan esta hipótesis y proponen a la cuenca del Amazonas como punto donde se pudo producir la desgasificación. Teniendo en cuenta todas estas similitudes entre la EMPT y la ETE es lógico asumir que los mecanismos de extinción sean similares en ambos eventos (van de Schootbrugge y Wignall, 2015).

5.6. Efectos de la ETE sobre los seres vivos.

La ETE es considerado la cuarta extinción más importante del registro geológico. Bambach et al. (2004) calculan un 46,8% de extinción a nivel de géneros. En los ecosistemas marinos los arrecifes coralinos tropicales fueron arrasados, sufriendo corales y esponjas calcáreas (Sphinctozoa) extinciones a nivel de género del 96,4% y 91,4% respectivamente (Hautmann, 2012). Además, los organismos planctónicos calcáreos también sufrieron una gran crisis (van de Schootbrugge et al., 2007). La causa de estas altas tasas de extinción serían una selectividad en contra de taxones altamente calcificados (Hautmann et al., 2008; Dunhill et al., 2018b). Que esta selectividad este presente en la ETE es algo lógico, teniendo en cuenta lo similar que este evento es con la EMPT. Algunos de los expertos que apoyan la presencia de esta selectividad, se oponen a la visión de Knoll et al. (2007), y concretan que no detectan selectividad dentro de los propios taxones según el grado de calcificación (Dunhill et al., 2018b), mientras que otros como Hautmann et al. (2008) tienen una visión similar donde la acidez juega un gran papel y hay diferencias dentro de los propios grupos. Hautmann et al. (2008) para reforzar esta idea resaltan el caso de los moluscos, braquiópodos, y foraminíferos. Los braquiópodos sufren una extinción a nivel de género del 71%, donde se extingue Spiriferida y merman Spiriferinida y Athyridida, hasta el punto de ser catalogados como grupos “muertos andantes” (Jablonski, 2002; Barnes et al., 2021). Mientras que por otro lado los moluscos tienen una crisis menor con una extinción del 40% (Hautmann, 2012). Esto se debería según Hautmann et al. (2008) a que los braquiópodos poseen mecanismos de equilibrio para el crecimiento de la concha más pobres, viéndose más afectados por la bajada del pH. Mientras, por otro lado, entre los foraminíferos, aquellos grupos

más calcificados sufren una extinción más severa que los aglutinados. Para Hautmann et al. (2008) ambas son pruebas de una selectividad marcada por la acidez de las aguas.

Otros de los grupos donde la ETE tiene un gran efecto es entre los cefalópodos. Para los ammonites es uno de los momentos más importantes en su historia evolutiva, con la desaparición de Ceratites y de la mayoría de grupos del Triásico, solo alcanzando el Jurásico Choristoceratidae, que sobrevive hasta el Jurásico Inferior, y Phylloceratina, grupo que sufre una gran diversificación durante el Jurásico (Hautmann, 2012). En cambio, los nautiloideos no se recuperaron tras la ETE, pasando a ser un taxón “muerto andante” (Jablonski, 2002; Barnes et al., 2021).

Los conodontos se ven severamente afectados por la crisis, siendo este el punto donde desaparecen tras haber estado en declive a lo largo del Triásico (Hautmann, 2012). A los peces óseos también les golpea con fuerza el evento, mientras que los condictios resisten la crisis mucho mejor (Vázquez y Clapham, 2017).

Entre los reptiles marinos, la ETE podría ser la responsable de la desaparición de talosaurios, sauropterigios no plesiosaurios (placodontos y notosaurios), y de los ictiosaurios que no perteneciesen a Parvipelvía (Hautmann, 2012). Aunque algunos expertos piensan que la extinción de los reptiles marinos se prolonga por el Triásico tardío y es causada por cambios en el nivel del mar (Benson et al., 2012). Thorne et al. (2011) consideran a la ETE responsable de un cuello de botella evolutivo entre los ictiosaurios, y probablemente también entre los sauropterigios. Su efecto podría parecer nulo, ya que el grupo sufre de una gran diversificación en el Jurásico Inferior, pero varios trabajos indican tras la ETE una reducción de la disparidad, desapareciendo formas únicas como los gigantes shastasáuridos, una limitación en los ecoespacios ocupados, siendo la mayoría de los ictiosaurios jurásicos depredadores fusiformes de persecución de presas blandas, y una reducción de la tasa evolutiva (Thorne et al., 2011; Dick y Maxwell, 2015; Moon y Stubbs, 2020). Después de la diversificación inicial, el grupo sufrió una caída en picado extinguiéndose antes de finalizar el Mesozoico (Moon y Stubbs, 2020). Esto podría deberse a una reducción en su capacidad adaptativa tras el cuello de botella.

Otro aspecto de la selectividad, aparte de la que hay contra taxones muy calcificados, es la selectividad contra las latitudes bajas, siendo esto señal del papel de las altas temperaturas en el evento (Dunhill et al., 2018b). También es resaltado por Dunhill et al. (2018a) una focalización en contra de organismos sésiles suspensívoros, siendo

sugerido por los investigadores que esta selectividad pudo reforzar la MMR. En el mismo año de la publicación de este artículo el mismo equipo publica un segundo artículo donde no detectaban esa selectividad, rechazando su posible influencia sobre la MMR (Dunhill et al., 2018b). En cuanto a una selectividad con respecto a la infauna o epifauna, los estudios se contradicen, detectando algunos selectividad a favor de la infauna (Ros et al., 2011), en contra (Opazo y Page, 2021) o no encontrando ninguna (Dunhill et al., 2018a; 2018b). Para Dunhill et al. (2018b), la ETE supone un cambio en el régimen macroevolutivo, al menos en el medio acuático. Pese a que la ETE suela asociarse con la extinción de todos los arcosauriomorfos que no son dinosaurios, pterosaurios y cocodrilomorfos, lo cierto es que la mayoría desaparecieron antes incluso del Rhaetiense considerándose que los únicos grupos extintos durante el evento son los fitosaurios, rauisuquios y etosaurios (Lucas y Tanner, 2015). De hecho, las pruebas para sostener la presencia de los rauisuquios y etosaurios durante el Rhaetiense son pobres (Lucas y Tanner, 2015). El último grupo de pararreptiles, Procolophonidae, se extingue durante la ETE (Lucas y Tanner, 2015). La mayoría de los temnopóndilos, a la par que los arcosauriomorfos, desaparecen antes de la ETE, (Lucas y Tanner, 2015). Los últimos dicinodontos se extinguieron antes de ocurrir la crisis (Racki y Lucas, 2018). En conjunto, se puede hablar de una ETE no tan severa entre los tetrápodos, acabando solo con grupos en declive como los arcosauriomorfos no arcosaurios y pararreptiles.

En los ecosistemas terrestres se produjo un intercambio florístico de manera coincidente con la ETE. Previo al evento, la flora estaba dominada por coníferas junto con Cycadopsida y Ginkgoales, siendo esta flora sustituida durante la ETE por una dominada por helechos, y con la presencia de Caytoniales, musgos y cola de caballo (van de Schootbrugge et al., 2009; Lindström, 2016). La alta presencia de helechos es la causa del pico de esporas relacionado con la ETE (Deenen et al., 2010), y un indicio tanto de estrés como de un clima húmedo. Bonis y Kürschner (2012), precisan que este incremento de la humedad es específico de las áreas costeras, y que las áreas del interior reflejan un aumento de la aridez que continúa en el Jurásico Inferior. Para explicar este fenómeno Bonis y Kürschner (2012) proponen que el aumento de la temperatura a causa de la CAMP provocó un incremento del contraste térmico entre el continente y los mares, aumentando los ya de por sí comunes monzones durante el Triásico en las áreas costeras, y volviendo

más áridas las de interior. Lindström (2016) detecta una extinción de la flora entre el 17% y 73%, siendo el máximo en un caso excepcional de la cuenca de Carnarvon.

5.7. Evento anóxico del Toarciense inferior.

Hace aproximadamente 183 Ma, próximo al intervalo Pliensbachense-Toarciense, durante el Toarciense inferior, una crisis biológica menor conocida como evento anóxico del Toarciense inferior (TOAE, siglas en inglés de “Toarcian oceanic anoxic event”) o evento Jenkyns acabó con aproximadamente el 20% de las formas de vida en mar y tierra (Ruebsam et al., 2014; Reolid et al., 2021). Bond y Wignall (2014) advierten de la presencia de algunos de los elementos recurrentes como anoxia oceánica (Chen et al., 2021), temperatura elevada (Fraguas et al., 2012), una CIE negativa relacionada con la crisis (Ikeda et al., 2018) y la coincidencia con una LIP, en este caso las LIPs de Karoo-Ferrar (Burgess et al., 2015) asociada a la crisis, pero destacando la ausencia de océanos acidificados. Teniendo en cuenta que la CIE negativa no se limita al medio marino, sino que también se ha detectado en el medio terrestre (Ruebsam et al., 2020), es de esperar que las causa fundamental sea al igual que en la EMPT y la ETE, una emisión masiva de CO₂ o CH₄. Con todas estas similitudes con crisis previas, las cuales presentaban océanos acidificados, la presencia de esta condición era de esperar (Trecalli et al., 2012). Pero no ha sido hasta hace unos pocos años que esta asunción ha podido ser verificada (Müller et al., 2020). Esto deja al TOAE como una de las tres crisis en presentar los cinco rasgos señalados por Bond y Wignall (2014), y por ende siendo previsible que el causante del TOAE sea el vulcanismo. Otros factores que estuvieron presentes son un aumento de la erosión y cambios en el nivel del mar (Them et al., 2017; Krencker et al., 2019; Ruebsam et al., 2019). Este cambio del nivel del mar, ha llevado a conformar la hipótesis más congruente para explicar los acontecimientos que preceden y que ocurren a la vez en el TOAE, y que dan origen a esta crisis. Esta hipótesis es presentada en los trabajos realizados por Krencker et al. (2019) y Ruebsam et al. (2019). Previo al evento durante el Pliensbachense, se produjo una bajada de la temperatura provocando una glaciación responsable de la reducción del nivel del mar, y además, también de la acumulación de materia orgánica en el permafrost en latitudes altas (Krencker et al., 2019; Ruebsam et al., 2019). En el Toarciense inferior ocurrió, el vulcanismo de las LIPs de Karro-Ferrar, emitiendo

gases termogénicos a la atmósfera, esta emisión es moderada pero suficiente para provocar un aumento de la temperatura que inició el derretimiento del hielo de los glaciares, elevando el nivel del mar, y más importante aún, desestabilizando los hidratos de metano del permafrost, iniciando la liberación de gases termogénicos y fortaleciendo el aumento de la temperatura (Krencker et al., 2019; Ruebsam et al., 2019). Esta emisión de gases iniciaría el proceso ya visto en otras extinciones como la EMPT y la ETE. La implicación de hidratos de metano ha sido sugerida para algunas de las crisis ya mencionadas, pero en el TOAE es donde encajan mejor. Temperatura elevada, anoxia y acidificación oceánica pudieron actuar como mecanismos de extinción durante esta crisis, de manera similar a la EMPT y ETE (Fraguas et al., 2012; Caswell y Coe, 2014; Müller et al., 2020).

5.8. Efecto del TOAE en los seres vivos.

El TOAE, es considerada una crisis menor, siendo la extinción a nivel de género que se atribuye al mismo algo menor al del CPE (Sepkoski, 1996; Dal Corso et al., 2020). En los ecosistemas marinos, esta crisis afectó a grupos como los corales (Vasseur et al., 2021), organismos planctónicos calcáreos, (Fraguas et al., 2012), ammonites (Miguez-Salas et al., 2017), braquiópodos (Miguez-Salas et al., 2017), belemnites (Caswell y Coe, 2014), bivalvos (Ros et al., 2019), ostrácodos (Gómez y Arias, 2012) y foraminíferos bentónicos (Reolid et al., 2014). Como cualquier otro evento de extinción, el TOAE no afectó por igual a todos los grupos. Un ejemplo de ello es Escleractinia, grupo que sufrió una extinción de más del 50% a nivel de género, de más del 90% a nivel de especie, siendo el tercer suceso más importante de su historia evolutiva (Vasseur et al., 2021). En cuanto a la selectividad, el TOAE a la par de los eventos vistos previamente muestra una focalización en contra de organismos con estructuras calcáreas, siendo esta más marcada que la de la ETE (Payne et al., 2016; Dunhill et al., 2018b). Esto podría señalar al TOAE como una de las crisis fisiológicas tras la EMPT propuestas por Clapham y Payne (2011). El estudio realizado por Dunhill et al. (2016b) muestra que a diferencia de la EMPT y la ETE, el TOAE no sufre de un incremento de la intensidad tan marcado en latitudes bajas. Otro aspecto que destacaron Dunhill et al. (2016b), es que el TOAE, no supuso un cambio del régimen macroevolutivo, solo representó un incremento del patrón típico. En los ecosistemas terrestres, el TOAE se relaciona con un intercambio florístico. En el estudio de Slater et al. (2019) se detecta durante el TOAE el cambio de una

asamblea diversa de coníferas, helechos con semillas, helechos de climas húmedos y licófitas a una asamblea de baja diversidad dominada por coníferas pertenecientes a *Cheirolepis* y cícadas. Esta segunda asamblea previsiblemente estaba mejor adaptada a un clima más árido, generado por el vulcanismo de Karro-Ferrar (Slater et al., 2019). Otros estudios reflejan cambios de flora distintos, como los de la cuenca del Cañadón Asfalto, los cuales muestran un cambio de flora dominada por coníferas, cícadas, esfenofitas, Bennettitales, helechos con semilla y helechos, a una menos diversa dominada por araucariáceas, *Cheirolepis* y cupresáceas, aunque en este caso también refleja la transformación a una flora de un clima más árido (Escapa et al., 2008). Este cambio en la flora se cree que es responsable de una crisis entre algunos de los mayores herbívoros de haya visto la tierra, los saurópodos (Pol et al., 2020). Según el estudio realizado por Pol et al. (2020), el TOAE marca el punto de inflexión en el que la fauna de sauropodomorfos, pasa de estar compuesta por múltiples linajes de no eusaurópodos a estar dominada por los eusaurópodos. Pol et al. (2020) argumentan que el cambio florístico a plantas con hojas más pequeñas y coriáceas habría actuado como un régimen selectivo a favor de los eusaurópodos, con mandíbulas más fuertes y mecánicamente mejor adaptadas para este tipo de alimento, además de un cuerpo más grande que contiene un enorme aparato digestivo y un cuello más largo para alcanzar el máximo de hojas posibles. En cambio, para los no eusaurópodos supuso la extinción, ya que poseían mandíbulas débiles y mecánicamente ineficientes, además de un tamaño más pequeño en comparación al de sus parientes, que no podía contener un aparato digestivo suficiente para procesar la nueva dieta (Pol et al., 2020).

5.9. Naturaleza de los eventos anóxicos del Cretácico.

Múltiples eventos de anoxia oceánica se han producido a lo largo del Cretácico, de los cuales destacan dos. El primero en producirse es el evento anóxico del Aptiense (OAE1a), también conocido como evento Selli, y el segundo es el evento anóxico del Cenomaniense-Turonense (OAE2), también conocido como evento de Bonarelli. Ambos eventos están ligados a crisis biológicas de grado menor.

El OAE1a se data en aproximadamente 120,21-119,11 Ma (Malinverno et al., 2010). Aparte de la anoxia oceánica que da nombre al evento (Bauer et al., 2021) este presenta otros atributos como un aumento global de la temperatura (Naafs y Pancost, 2016), un incremento de la erosión (Bottini et al., 2012), una CIE negativa ligada a la

crisis (Adloff et al., 2020) y coincidencia con algún evento volcánico (Bauer et al., 2021; Percival et al., 2021). En concreto el OAE1a se ligaría con el vulcanismo de la meseta de Ontong Java (Percival et al., 2021). Estos atributos forman parte de los caracteres típicos esperados de un evento de vulcanismo, apuntando en la misma dirección que las crisis estudiadas previamente. El estudio reciente de Bauer et al. (2021) expone que el inicio de la desoxigenación, ocurre de manera casi inmediata a las fases 1 y 2 del vulcanismo de la meseta de Ontong Java, haciendo probable que este vulcanismo, sea el responsable del OAE1a.

El OAE2 es fechado hace 94,6-93,7 Ma aproximadamente (Li et al., 2017). De la misma manera que el OAE1a, aparte de la propia anoxia oceánica (Montoya-Pino et al., 2010), otras características son atribuidas al OAE2: un aumento de la temperatura (Robinson et al., 2019), una CIE negativa ligada al evento (Robinson et al., 2019), un aumento de la erosión (Strandmann et al., 2013), coincidencia con una transgresión marina (Keller et al., 2021) y coincidencia con algún evento volcánico (Sullivan et al., 2020). No se conoce con suficiente precisión la datación de las erupciones de las diferentes LIPs durante el OAE2 como para determinar cual de ellas es responsable de los pulsos de magmatismo coincidentes con el OAE2, pero algunos candidatos son las LIPs del Caribe, del Alto Ártico, de Madagascar y la Pacífica (Sullivan et al., 2020). Lo que sí se sabe es que la erupción probablemente fue submarina (Sullivan et al., 2020). El conjunto de características del OAE2 apuntan hacia una crisis de origen volcánico (Bond y Wignall, 2014).

En cuanto a los mecanismos de mortandad que pudieron actuar en el OAE1a y OAE2 están la alta temperatura, anoxia oceánica, acidificación oceánica, toxicidad y cambios en el nivel del mar (Eaton et al., 1997; Montoya-Pino et al., 2010; Wang et al., 2020)

5.10. Efecto del OAE1a y del OAE2 en los seres vivos.

El OAE1a y OAE2 son crisis menores que pueden ser comparadas con eventos como el TOAE (Harries y Little, 1999). De manera similar a anteriores eventos, se observa una selectividad en contra de organismos calcificadores. Tanto el OAE1, como el OAE2 sufren de crisis entre los organismos planctónicos calcáreos (Gibbs et al., 2011; Faucher et al., 2017). Trabajos como los de Faucher et al. (2017) o Wang et al. (2020) consideran que esta selectividad está causada por la acidificación de las aguas, producto de la liberación masiva de CO₂. Aunque en el estudio de Wang

et al. (2020) se recalca que otros agentes de estrés como el incremento de la temperatura o la toxicidad a causa de metales pesados pudieron influir también en la selectividad. En cambio, otros estudios como el de Gibbs et al. (2011), se oponen a la idea de que la acidificación es la responsable de la crisis entre los calcificadores.

A la par que otras de las crisis, ya previamente mencionados, los OAEs sufren de una selectividad en contra de organismos bentónicos, sufriendo los organismos del plancton y necton una crisis menor (Harries y Little, 1999). De hecho el plancton incrementó sus tasas de evolución durante los OAEs (Wang et al., 2019).

Los moluscos fueron uno de los grupos afectados por las OAEs, entre ellos los cefalópodos (Freymueller et al., 2019; Rogov et al., 2019). A los foraminíferos y radiolarios también les afectaron los OAEs (Reolid et al., 2016; Wang et al., 2019).

En los ecosistemas terrestres el efecto de los OAEs es prácticamente nulo, aunque es posible que sean responsables de un intercambio florístico, pudiendo haber generado una inestabilidad climática que favoreciese la dispersión de las angiospermas (Eaton et al., 1997; Heimhofer et al., 2018).

5.11. Extinción masiva del Cretácico-Paleógeno.

La correlación en tiempo de la extinción masiva Cretácico-Paleógeno (EMKPg) con los traps del Decán, llevó a los expertos a considerar al vulcanismo como su causa principal. Esto cambió con la publicación realizada por Álvarez et al. (1980) donde propusieron al impacto de un asteroide como causa del evento. A este trabajo le siguió el de Hildebrand et al. (1991), donde señalan al cráter de Chicxulub como sitio del impacto, y el trabajo de Schulte et al. (2010), donde se reúne el consenso de 41 científicos a favor de que el impacto de Chicxulub es la causa del la EMKPg.

Dentro del trabajo de Schulte et al. (2010) se destacan tres puntos: (1) el grosor del límite Cretácico-Paleógeno (K-Pg) decrece al alejarse del punto del impacto; (2) detección de un parón en la fotosíntesis; (3) desaparición de forma casi instantánea (días o meses) de los bosques y fauna dominante (Schulte et al., 2010). El impacto elevaría a la atmósfera una cantidad masiva de polvo que bloquearía la luz, frenando la producción primaria, explicando así el punto 1. Este polvo al depositarse lo haría de manera desigual según la distancia al impacto, explicando así el punto 2. Las crisis originadas por el vulcanismo, como la EMPT o ETE, se prolongaron por decenas de Ka, en cambio la EMKPg es un evento todavía más explosivo, que no puede ser explicado de esta manera, pero si por el impacto de Chicxulub.

Tras la publicación de Schulte et al. (2010) siguen apareciendo estudios que reafirman estos puntos, que no son explicables por la hipótesis del vulcanismo (Vajda y Bercovici, 2014; Vellekoop et al., 2016; Witts et al., 2016), restando así credibilidad a la hipótesis del vulcanismo. Incluso en esta situación, un nuevo estudio realizado por Schoene et al. (2019) propone un posible escenario donde vulcanismo e impacto colaboran en la crisis. Aun con esta hipótesis sobre la mesa, lo más factible con la información actual es que la EMKPg sea el resultado del impacto de un asteroide. Pese a que la hipótesis del impacto sea la más respaldada, aun hay elementos donde la geología del planeta pudo influir. Un ejemplo de esto sería el lugar del impacto, el cual de haber sido diferente podría haber resultado en una crisis mucho menor (Amos, 2017).

6. DISCUSIÓN

Los estudios realizados durante las últimas décadas indican que todas las crisis mencionadas en este trabajo, con excepción de la EMKPg, son causadas o desencadenadas por el vulcanismo o magmatismo del planeta Tierra.

La EMPT es la crisis más intensa de la que se tiene constancia, causando la mayor extinción a nivel de género de la historia de la vida. Este hecho ha generado un gran interés en los expertos, los cuales han realizado un análisis detallado del mismo, descubriendo que es probable que el evento sea causa del magmatismo intrusivo o que la misma no solo muestra una elevada extinción, sino que también posee una marcada selectividad en contra de organismos calcificantes, con un sistema buffer pobre o aquellos organismos bentónicos. La combinación de una extinción intensa y selectiva hace posible que esta crisis tenga un impacto evolutivo enorme. Aun con todos los avances de los últimos años es seguro decir que todavía quedan muchas incógnitas, pudiéndose ahondar aún más, y por ende conservando interés para futuros estudios

El CPE ha pasado en pocos años de ser un evento de carácter local, a ser uno de los hechos más importantes del Mesozoico, afectando al DDE y a los organismos calcáreos en los mares. En el punto actual, lo más importante es la realización de nuevos estudios alrededor del globo para verificar el papel del CPE en el DDE.

A la par que la EMPT, la ETE es una crisis intensa y selectiva, pudiendo tener un gran impacto en la evolución. Teniendo en cuenta esto, resulta extraño la relativa escasez de estudios que hay acerca de la misma, siendo la menos estudiada de las

tres extinciones masivas que marcan el Mesozoico. Nuevos estudios se requieren para entender mejor la intensidad, especialmente en el medio terrestre, y la selectividad en el medio marino.

El TOAE es una crisis menor con un impacto reducido, por ello sorprende el estudio realizado por Pol et al. (2020), donde se indica que el mismo pudo tener un gran impacto en la evolución de los saurópodos, uno de los grupos de animales más relevantes de la época. Este descubrimiento, junto a los avances en las dos últimas décadas acerca del CPE, son prueba de que estas crisis menores no deben ser subestimadas, y que por ende, investigaciones más detalladas del TOAE, OAE1a y OAE2 son requeridas, pudiendo ser de cara al futuro fuente de nuevos descubrimientos.

En la situación actual, donde nos aproximamos a una crisis climática, el estudio de estas crisis pasadas, donde intervinieron la liberación masiva de gases de efecto invernadero y cambios en el clima, nos puede ayudar afrontar desafíos en el futuro.

7. CONCLUSIONES

(1) La EMPT parece ser provocada por el magmatismo intrusivo de los traps siberianos, causando una de las crisis más intensas para la vida, con una selectividad marcada contra organismos calcáreos y con sistemas buffer pobres. La combinación de alta intensidad y selectividad podría suponer que la EMPT tuvo un importante papel en la macroevolución.

(2) El CPE está potencialmente originado por el vulcanismo ligado a la LIP de Wrangellia, el cual conduce a un cambio climático global. De las crisis menores, esta es la de mayor intensidad, además de ser probablemente responsable del primer DDE y de una revolución entre los organismos calcificantes, siendo por ende, un evento muy influyente en la evolución y diversificación de diversos grupos.

(3) La ETE parece ser provocada por el magmatismo intrusivo de la LIP de la CAMP, y supone una crisis de gran intensidad, con elementos de selección similares a los vistos durante la EMPT, suponiendo un cambio en el régimen macroevolutivo.

(4) El TOAE es posiblemente causado por la liberación de gases a partir de los hidratos de metano, al ser desestabilizados por un aumento de la temperatura iniciado por las LIPs de Karoo-Ferrar. Una intensidad menor, y una selectividad que no difiere de la extinción de fondo que la rodea, causa que la crisis sea posiblemente menos relevante en el proceso macroevolutivo que las anteriores.

(5) OAE1a es probablemente causado por el vulcanismo de la meseta de Ontong Java, mientras que el OAE2 es posiblemente el resultado del vulcanismo submarino de alguna LIP sin identificar (LIPs del Caribe, del Alto Ártico, de Madagascar o Pacífica). La intensidad de las mismas es muy baja, apenas afectando a los organismos terrestres, y pese a haber una selectividad en contra de organismos del bentos y calcificantes, es previsible que sus efectos sobre la evolución sean inferiores.

(6) Pese a la coincidencia de la EMKPG con el vulcanismo causante de los traps del Decán, los indicios que apoyan que el impacto del asteroide causante del cráter de Chicxulub es el responsable de la crisis, son más numerosos y capaces de dar una explicación congruente de las observaciones que se han hecho a lo largo de esta crisis. Por ende, la causa más probable para la crisis es de origen extraterrestre.

8. BIBLIOGRAFÍA

Adloff, M., Greene, S.E., Parkinson, I.J., Naafs, B.D., Preston, W., Ridgwell, A., Lunt, D.J., Castro Jiménez, J.M. y Monteiro, F.M. (2020): "Unravelling the sources of carbon emissions at the onset of Oceanic Anoxic Event (OAE) 1a", *Earth and Planetary Science Letters*, 530. 115947

Algeo, T.J., Chen, Z., Fraiser, M.L. y Twitchett, R.J. (2011): "Terrestrial-marine teleconnections in the collapse and rebuilding of Early Triassic marine ecosystems" *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 308(1-2), pp. 1-11.

Algeo, T.J., Ellwood, B.B., Nguyen, T.K., Rowe, H.D. y Maynard, J.B. (2007): "The Permian-Triassic boundary at Nhi Tao, Vietnam: Evidence for recurrent influx of sulfidic watermasses to a shallow-marine carbonate platform", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252(1-2), pp. 304-327.

Algeo, T.J., Shen, Y., Zhang, T., Lyons, T.W., Bates, S.M., Rowe, H.D. y Nguyen, T.K. (2008): "Association of 34S-depleted pyrite layers with negative carbonate $\delta^{13}\text{C}$ excursions at the Permian-Triassic boundary: Evidence for upwelling of sulfidic deep-ocean water masses", *Geochemistry Geophysics Geosystems*, 9(4).

Algeo, T.J. y Twitchett, R.J. (2010): "Anomalous Early Triassic sediment fluxes due to elevated weathering rates and their biological consequences", *Geology*, 38(11), pp. 1023-1026.

Álvarez, L.W., Álvarez, W., Asaro, F. y Michel, H.V. (1980): "Extraterrestrial Cause for the Cretaceous-Tertiary Extinction", *Science*, 208 (4448), pp. 1095 - 1108.

Amos, J. (2017): Dinosaur asteroid hit 'worst possible place', BBC Science Correspondent. <http://www.bbc.com/news/science-environment-39922998>

Angielczyk, K.D. y Walsh, M.L. (2008): "Patterns in the Evolution of Nares Size and Secondary Palate Length in Anomodont Therapsids (Synapsida): Implications for Hypoxia as a Cause of End-Permian Tetrapod Extinctions", *Journal of Paleontology*, 82(3), pp. 528-542.

Arche, A.G. y López-Gómez, J. (2014): "The Carnian Pluvial Event in Western Europe: New data from Iberia and correlation with the Western Neotethys and Eastern North America-NW Africa regions", *Earth-Science Reviews*, 128, pp.196-231.

Bambach, R.K., Knoll, A.H. y Wang, S.C. (2004): "Origination, extinction, and mass depletions of marine diversity", *Paleobiology*, 30(4), pp. 522-542.

Barnes, B.D., Sclafani, J.A. y Zaffos, A. (2021): "Dead clades walking are a pervasive macroevolutionary pattern", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(15).

Bauer, K., Bottini, C., Frei, R., Asael, D., Planavsky, N., Francois, R., McKenzie, R., Erba, E. y Crowe, S. (2021): "Pulsed volcanism and rapid oceanic deoxygenation during Oceanic Anoxic Event 1a", *Geology*, 49(12), pp. 1452-1456.

Becker, L., Poreda, R.J., Hunt, A.G., Bunch, T.E., y Rampino, M. (2001): "Impact event at the Permian-Triassic boundary: evidence from extraterrestrial noble gases in fullerenes", *Science*, 291(5508), pp. 1530–1533.

Becker, L., Poreda, R.J., Basu, A.R., Pope, K.O., Harrison, T.M., Nicholson, C. y Iasky, R.P. (2004): Bedout: A Possible End-Permian Impact Crater Offshore of Northwestern Australia. *Science*, 304(5676), pp. 1469-1476.

Beerling, D.J., Harfoot, M.B., Lomax, B.H. y Pyle, J.A. (2007): The stability of the stratospheric ozone layer during the end-Permian eruption of the Siberian Traps. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 365, pp. 1843-1866.

Benson, R.B., Evans, M. y Druckenmiller, P.S. (2012): "High diversity, low disparity and small body size in plesiosaurs (Reptilia, Sauropterygia) from the Triassic-Jurassic boundary", *Plos one*, 7(3).

Benton, M.J. y Twitchett, R.J. (2003): "How to kill (almost) all life: the end-Permian extinction event", *Trends in Ecology and Evolution*, 18(7), pp. 358-365.

Benton, M.J., Bernardi, M. y Kinsella, C.M. (2018): "The Carnian Pluvial Episode and the origin of dinosaurs", *Journal of the Geological Society*, 175(6), pp. 1019-1026.

Bernardi, M., Gianolla, P., Petti, F.M., Mietto, P. y Benton, M.J. (2018b): "Dinosaur diversification linked with the Carnian Pluvial Episode", *Nature Communications*, 9.

Berner, R.A. (2002): "Examination of hypotheses for the Permo–Triassic boundary extinction by carbon cycle modeling", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(7), pp. 4172-4177.

Blackburn, T., Olsen, P.E., Bowring, S.A., McLean, N.M., Kent, D.V., Puffer, J.H., McHone, G., Rasbury, E.T. y Et-Touhami, M. (2013): "Zircon U-Pb Geochronology Links the End-Triassic Extinction with the Central Atlantic Magmatic Province", *Science*, 340, pp. 941-945.

Bond, D.P. y Wignall, P.B. (2014): "Large igneous provinces and mass extinctions: An update", en Keller, G. y Kerr, A.C (Ed): *Volcanism, Impacts, and Mass Extinctions: Causes and Effects*, Geological Society of America, 505, pp. 29-55.

Bonis, N.R. y Kürschner, W.M. (2012): "Vegetation history, diversity patterns, and climate change across the Triassic/Jurassic boundary", *Paleobiology*, 38(2), pp. 240-264.

Bonis, N.R., Ruhl, M. y Kürschner, W.M. (2010): "Milankovitch-scale palynological turnover across the Triassic–Jurassic transition at St. Audrie's Bay, SW UK", *Journal of the Geological Society*, 167, pp. 877-888.

Botha, J., Huttenlocker, A.K., Smith, R., Prevec, R., Viglietti, P.A., y Modesto, S.P. (2020): "New geochemical and palaeontological data from the Permian-Triassic boundary in the South African Karoo Basin test the synchronicity of terrestrial and marine extinctions", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 540.

Bottini, C., Cohen, A.S., Erba, E., Jenkyns, H.C. y Coe, A.L. (2012): "Osmium-isotope evidence for volcanism, weathering, and ocean mixing during the early Aptian OAE 1a", *Geology*, 40(7), pp. 583-586.

Brand, U., Blamey, N., Garbelli, C., Griesshaber, E., Posenato, R., Angiolini, L., Azmy, K., Farabegoli, E. y Came, R. (2016): "Methane Hydrate: Killer cause of Earth's greatest mass extinction", *Palaeoworld*, 25(4), pp. 496-507

Brayard, A., Escarguel, G., Bucher, H., Monnet, C., Brühwiler, T., Goudemand, N., Galfetti, T. y Guex, J. (2009): "Good Genes and Good Luck: Ammonoid Diversity and the End-Permian Mass Extinction", *Science*, 325(5944), pp. 1118-1121.

- Brusatte, S.L., Niedźwiedzki, G. y Butler, R.J. (2011): "Footprints pull origin and diversification of dinosaur stem lineage deep into Early Triassic", *Proceedings Biological Sciences*, 278(1708), pp. 1107-1113.
- Burgess, S.D., Bowring, S.A. y Shen, S. (2014): "High-precision timeline for Earth's most severe extinction", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(9), pp. 3316 - 3321.
- Burgess, S.D. y Bowring, S.A. (2015): "High-precision geochronology confirms voluminous magmatism before, during, and after Earth's most severe extinction", *Science Advances*, 1(7).
- Burgess, S.D., Bowring, S.A., Fleming, T.H. y Elliot, D.H. (2015): "High-precision geochronology links the Ferrar large igneous province with early-Jurassic ocean anoxia and biotic crisis", *Earth and Planetary Science Letters*, 415, pp. 90-99.
- Burgess, S.D., Muirhead, J.D. y Bowring, S.A. (2017): "Initial pulse of Siberian Traps sills as the trigger of the end-Permian mass extinction", *Nature Communications*, 8(1).
- Cascales-Miñana, B. y Cleal, C.J. (2014): "The plant fossil record reflects just two great extinction events", *Terra Nova*, 26(3), pp. 195-200.
- Caswell, B.A. y Coe, A.L. (2014): "The impact of anoxia on pelagic macrofauna during the Toarcian Oceanic Anoxic Event (Early Jurassic)", 125(4), pp. 383-391.
- Chen, W., Kemp, D.W., He, T., Huang, C., Jin, S., Xiong, Y. y Newton, R.J. (2021): "First record of the early Toarcian Oceanic Anoxic Event in the Hebrides Basin (UK) and implications for redox and weathering changes", *Global and Planetary Change*, 207.
- Clapham, M.E. y Payne, J.L. (2011): "Acidification, anoxia, and extinction: A multiple logistic regression analysis of extinction selectivity during the Middle and Late Permian", *Geology*, 39(11), pp. 1059-1062.
- Clapham, M.E., Shen, S. y Bottjer, D.J. (2009): "The double mass extinction revisited: reassessing the severity, selectivity, and causes of the end-Guadalupian biotic crisis (Late Permian)", *Paleobiology*, 35(1), pp. 32-50
- Dal Corso, J., Bernardi, M., Sun, Y., Song, H., Seyfullah, L.J., Preto, N., Gianolla, P., Ruffell, A., Kustatscher, E., Roghi, G., Merico, A., Hohn, S., Schmidt, A.R., Marzoli, A., Newton, R.J., Wignall, P.B. y Benton, M.J. (2020): "Extinction and dawn of the modern world in the Carnian (Late Triassic)", *Science Advances*, 6(38).
- Dal Corso, J.D., Gianolla, P., Newton, R.J., Franceschi, M., Roghi, G., Caggiati, M., Raucsik, B., Budai, T., Haas, J. y Preto, N. (2015). Carbon isotope records reveal

synchronicity between carbon cycle perturbation and the "Carnian Pluvial Event" in the Tethys realm (Late Triassic). *Global and Planetary Change*, 127, pp. 79-90.

Dal Corso, J., Mietto, P., Newton, R.J., Pancost, R.D., Preto, N., Roghi, G. y Wignall, P.B. (2012): "Discovery of a major negative $\delta^{13}\text{C}$ spike in the Carnian (Late Triassic) linked to the eruption of Wrangellia flood basalts", *Geology*, 40(1), pp. 79-82.

Dal Corso, J., Preto, N., Agnini, C., Hohn, S., Merico, A., Willems, H. y Gianolla, P. (2021): "Rise of calcispheres during the Carnian Pluvial Episode (Late Triassic)", *Global and Planetary Change*, 200.

Davies, J., Marzoli, A., Bertrand, H., Youbi, N., Ernesto, M. y Schaltegger, U. (2017): "End-Triassic mass extinction started by intrusive CAMP activity", *Nat Commun*, 8.

Deenen, M.H., Ruhl, M., Bonis, N.R., Krijgsman, W., Kuerschner, W.M., Reitsma, M. y Bergen, M.J. (2010): "A new chronology for the end-Triassic mass extinction", *Earth and Planetary Science Letters*, 291, pp. 113-125.

Dick, D.G., y Maxwell, E.E. (2015): "The evolution and extinction of the ichthyosaurs from the perspective of quantitative ecospace modelling", *Biology Letters*, 11(7).

Dunhill, A.M., Foster, W.J., Sciberras, J. y Twitchett, R.J. (2018a): "Impact of the Late Triassic mass extinction on functional diversity and composition of marine Ecosystems", *Palaeontology* 61(1), pp. 133–148.

Dunhill, A.M., Foster, W.J., Azaele, S., Sciberras, J. y Twitchett, R.J. (2018b): "Modelling determinants of extinction across two Mesozoic hyperthermal events", *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1889).

Eaton, J.G., Kirkland, J.I., Hutchison, J., Denton, R.K., O'Neill, R.C. y Parrish, J.M. (1997): "Nonmarine extinction across the Cenomanian-Turonian boundary, southwestern Utah, with a comparison to the Cretaceous-Tertiary extinction event", *Geological Society of America Bulletin*, 109(5), pp. 560-567.

Escapa, I.H., Cunéo, R. y Cladera, G.A. (2008): "New evidence for the age of the Jurassic Flora from Cañadón del Zaino, Sierra de Taquetrén, Chubut", *Ameghiniana*, 45(3), pp. 633-637.

Ezcurra, M.D. y Butler, R.J. (2018): "The rise of the ruling reptiles and ecosystem recovery from the Permo-Triassic mass extinction", *Proceedings Biological Sciences*, 285: 20180361. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2018.0361>.

Ezcurra, M.D., Fiorelli, L.E., Martinelli, A.G., Rocher, S., Von Baczko, M.B., Ezpeleta, M., Taborda, J.R., Hechenleitner, E.M., Trotteyn, M.J. y Desojo, J.B. (2017): "Deep

faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea”, *Nature Ecology & Evolution*, 1, pp. 1477-1483.

Ezcurra, M.D., Montefeltro, F.C. y Butler, R.J. (2016): “The Early Evolution of Rhynchosauers”, *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3.

Faucher, G., Erba, E., Bottini, C. y Gambacorta, G. (2017): “Calcareous nannoplankton response to the latest Cenomanian Oceanic Anoxic Event 2 perturbation”, *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 123(1), pp. 159-176.

Feng, Z., Wei, H., Guo, Y., He, X., Sui, Q., Zhou, Y., Liu, H., Gou, X. y Lv, Y. (2020): “From rainforest to herbland: New insights into land plant responses to the end-Permian mass extinction”, *Earth-Science Reviews*, 204.

Fielding, C.R., Frank, T.D., McLoughlin, S., Vajda, V., Mays, C., Tevyaw, A.P., Winguth, A.M., Winguth, C., Nicoll, R.S., Bocking, M. y Crowley, J.L. (2019): “Age and pattern of the southern high-latitude continental end-Permian extinction constrained by multiproxy analysis”, *Nature Communications*, 10.

Fraguas, Á., Comas-Rengifo, M.J., Gómez, J.J. y Goy, A. (2012): “The calcareous nanofossil crisis in Northern Spain (Asturias province) linked to the Early Toarcian warming-driven mass extinction”, *Marine Micropaleontology*, 94-95, pp. 58-71.

Fraiser, M.L. y Bottjer, D.J. (2007): “When bivalves took over the world”, *Paleobiology*, 33(3), pp. 397-413.

Freymueller, N.A., Moore, J.R. y Myers, C.E. (2019): “An analysis of the impacts of Cretaceous oceanic anoxic events on global molluscan diversity dynamics”, *Paleobiology*, 45, pp. 280-295.

Fu, X., Wang, J.W., Wen, H., Wang, Z., Zeng, S., Song, C., Chen, W. y Wan, Y. (2020): “A possible link between the Carnian Pluvial Event, global carbon-cycle perturbation, and volcanism: New data from the Qinghai-Tibet Plateau”, *Global and Planetary Change*, 194.

Gastaldo, R.A., Kamo, S.L., Neveling, J., Geissman, J.W., Looy, C.V. y Martini, A.M. (2020): “The base of the Lystrosaurus Assemblage Zone, Karoo Basin, predates the end-Permian marine extinction”, *Nature Communications*, 11(1).

Gattolin, G., Preto, N., Breda, A., Franceschi, M., Isotton, M. y Gianolla, P. (2015): “Sequence stratigraphy after the demise of a high-relief carbonate platform (Carnian of the Dolomites): Sea-level and climate disentangled”, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 423, pp. 1-17.

Gibbs, S.J., Robinson, S.A., Bown, P.R., Dunkley Jones, T. y Henderiks, J. (2011): "Comment on 'Calcareous Nannoplankton Response to Surface-Water Acidification Around Oceanic Anoxic Event 1a'", *Science*, 332(6026), pp. 175.

Gómez J.J. y Arias, C. (2010): "Rapid warming and ostracods mass extinction at the Lower Toarcian (Jurassic) of central Spain, *Marine Micropaleontology*", *Marine Micropaleontology*, 74(3-4), pp. 119-135.

Groves, J.R. y Altiner, D. (2005): "Survival and recovery of calcareous foraminifera pursuant to the end-Permian mass extinction", *Comptes Rendus Palevol*, 4(6-7), pp. 487-500.

Hautmann, M., Benton, M.J. y Tomašových, A. (2008): "Catastrophic ocean acidification at the Triassic-Jurassic boundary", *Neues Jahrbuch Fur Geologie Und Palaontologie-abhandlungen*, 249(1), pp. 119-127.

Hautmann, M. (2012): "Extinction: End-Triassic Mass Extinction", En: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.DOI: 10.1002/9780470015902.a0001655.pub3

Harries, P.J. y Little, C.T. (1999): "The early Toarcian (Early Jurassic) and the Cenomanian–Turonian (Late Cretaceous) mass extinctions: similarities and contrasts", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 154(1-2), pp. 39-66.

He, T., Dal Corso, J., Newton, R.J., Wignall, P.B., Mills, B.J., Todaro, S., Di Stefano, P., Turner, E.C., Jamieson, R.A., Randazzo, V., Rigo, M., Jones, R.E. y Dunhill, A.M. (2020): "An enormous sulfur isotope excursion indicates marine anoxia during the end-Triassic mass extinction", *Science Advances*, 6(37).

Heimdal, T.H., Svensen, H.H., Ramezani, J., Iyer, K., Pereira, E., Rodrigues, R., Jones, M.T. y Callegaro, S. (2017): "Large-scale sill emplacement in Brazil as a trigger for the end-Triassic crisis", *Scientific Reports*, 8.

Heimhofer, U., Wucherpfennig, N., Adatte, T., Schouten, S., Schneebeli-Hermann, E., Gardin, S., Keller, G., Kentsch, S. y Kujau, A. (2018): "Vegetation response to exceptional global warmth during Oceanic Anoxic Event 2", *Nature Communications*, 9(1),.

Hildebrand, A.R., Penfield, G.T., Kring, D.A., Pilkington, M., Camargo, A., Jacobsen, S.B. y Boynton, W.V. (1991): "Chicxulub Crater: A possible Cretaceous/Tertiary boundary impact crater on the Yucatán Peninsula, Mexico", *Geology*, 19(9), pp. 867-871.

Hodych, J. P. y Dunning, G. R. (1992): "Did the Manicouagan impact trigger end-of-Triassic mass extinction?", *Geology*, 20(1), pp. 51–54.

- Holser, W.T. y Magaritz, M (1987): "Events near the Permian–Triassic boundary", *Modern Geology*, 11, pp. 155-180.
- Hornung, T. y Brandner, R. (2005): "Biochronostratigraphy of the Reingraben Turnover (Hallstatt Facies Belt): Local black shale events controlled by regional tectonics, climatic change and plate tectonics", *Facies*, 51(1), 460-479.
- Hotinski, R.M., Bice, K.L., Kump, L.R., Najjar, R.G. y Arthur, M.A. (2001): "Ocean stagnation and end-Permian anoxia", *Geology*, 29(1), pp. 7-10.
- Huey, R.B. y Ward, P.D. (2005): "Hypoxia, global warming, and terrestrial Late Permian extinctions", *Science*, 308(5720), pp. 398-401.
- Ikeda, M., Hori, R.S., Ikehara, M., Miyashita, R., Chino, M., & Yamada, K. (2018): "Carbon cycle dynamics linked with Karoo-Ferrar volcanism and astronomical cycles during Pliensbachian-Toarcian (Early Jurassic)", *Global and Planetary Change*, 170, pp. 163-171.
- Ikeda, M., Hori, R.S., Okada, Y. y Nakada, R. (2015): "Volcanism and deep-ocean acidification across the end-Triassic extinction event", *Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology*, 440, pp. 725-733.
- Isozaki, Y. (2009): "Integrated "plume winter" scenario for the double-phased extinction during the Paleozoic–Mesozoic transition: the G–LB and P–TB events from a Panthalassan perspective", *Journal of Asian Earth Sciences*, 36(6), pp. 459-480.
- Jablonski, D. (2001): "Lessons from the past: Evolutionary impacts of mass extinctions", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(10), pp. 5393-5398.
- Jablonski D. (2002): "Survival without recovery after mass extinctions", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(12), pp. 8139-8144.
- Jablonski, D. (2005): "Mass extinctions and macroevolution", *Paleobiology*, 31(2), pp. 192-210.
- Joachimski, M., Alekseev, A.S., Grigoryan, A. y Gatovsky, Y.A. (2019): "Siberian Trap volcanism, global warming and the Permian-Triassic mass extinction: New insights from Armenian Permian-Triassic sections", *GSA Bulletin*, 132(1-2), pp. 427-443.
- Joachimski, M.M., Lai, X., Shen, S., Jiang, H., Luo, G., Chen, B., Chen, J. y Sun, Y. (2012): "Climate warming in the latest Permian and the Permian-Triassic mass extinction", *Geology*, 40(3), pp. 195-198.

Jones, M.E., Anderson, C.L., Hipsley, C.A., Müller, J., Evans, S.E. y Schoch, R.R. (2013): "Integration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara)", *BMC Evolutionary Biology*, 13(208).

Jurikova, H., Gutjahr, M., Wallmann, K., Flögel, S., Liebetrau, V., Posenato, R., Angiolini, L., Garbelli, C., Brand, U., Wiedenbeck, M. y Eisenhauer, A. (2020): "Permian–Triassic mass extinction pulses driven by major marine carbon cycle perturbations", *Nature Geoscience*, 13, pp. 745-750.

Kaiho, K., Kajiwar, Y., Nakano, T., Miura, Y., Kawahata, H., Tazaki, K., Ueshima, M., Chen, Z. y Shi, G.R. (2001): "End-Permian catastrophe by a bolide impact: Evidence of a gigantic release of sulfur from the mantle", *Geology*, 29(9), pp. 815–818.

Keller, G., Nagori, M.L., Chaudhary, M., Reddy, A.N., Jaiprakash, B.C., Spangenberg, J.E., Mateo, P. y Adatte, T. (2021): "Cenomanian-Turonian sea-level transgression and OAE2 deposition in the Western Narmada Basin, India", *Gondwana Research*, 94, pp. 73-86,

Knoll, A.H., Bambach, R.K., Canfield, D.E. y Grotzinger, J.P. (1996): "Comparative Earth history and Late Permian mass extinction", *Science*, 273(5274), pp. 452-457.

Knoll, A.H., Bambach, R.K., Payne, J.L., Pruss, S.B. y Fischer, W.W. (2007): "Paleophysiology and End-Permian Mass Extinction", *Earth and Planetary Science Letters*, 256(3-4), pp. 295-313.

Koeberl, C., Farley, K.A., Peucker-Ehrenbrink, B. y Sephton, M.A. (2004): "Geochemistry of the end-Permian extinction event in Austria and Italy: No evidence for an extraterrestrial component", *Geology*, 32(12), pp. 1053-1056.

Korte, C. y Kozur, H.W. (2010). Carbon-isotope stratigraphy across the Permian–Triassic boundary: A review. *Journal of Asian Earth Sciences*, 39(4), pp. 215-235.

Korte, C., Pande, P.K., Kalia, P., Kozur, H.W., Joachimski, M.M. y Oberhänsli, H. (2010): "Massive volcanism at the Permian–Triassic boundary and its impact on the isotopic composition of the ocean and atmosphere", *Journal of Asian Earth Sciences*, 37(4), pp. 293-311.

Kozur, H.W. y Bachmann, G.H. (2010): "The Middle Carnian Wet Intermezzo of the Stuttgart Formation (Schilfsandstein), Germanic Basin", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 290, pp. (1-4), pp. 107-119.

Krencker, F., Lindström, S., & Bodin, S. (2019): "A major sea-level drop briefly precedes the Toarcian oceanic anoxic event: implication for Early Jurassic climate and carbon cycle", *Scientific Reports*, 9(1).

- Krull, E.S. y Retallack, G.J. (2000): " $\delta^{13}\text{C}$ depth profiles from paleosols across the Permian-Triassic boundary: Evidence for methane release", *Geological Society of America Bulletin*, 112(9), pp. 1459-1472.
- Krull, E.S., Retallack, G.J., Campbell, H. y Lyon, G.L. (2000): " $\delta^{13}\text{C}$ chemostratigraphy of the Permian-Triassic boundary in the Maitai Group, New Zealand: Evidence for high-latitude methane release", *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, 43(1), pp. 21-32.
- Kuroda, J., Hori, R.S., Suzuki, K., Gröcke, D.R. y Ohkouchi, N. (2010): "Marine osmium isotope record across the Triassic-Jurassic boundary from a Pacific pelagic site", *Geology*, 38, pp. 1095-1098.
- Kustatscher, E., Ash, S.R., Karasev, E.V., Pott, C., Vajda, V., Yu, J. y McLoughlin, S. (2018): "Flora of the Late Triassic" en Tanner, L.H. (Springer), *The Late Triassic World*, capítulo 13, pp. 545-622.
- Labandeira, C.C. (2006): "The four phases of plant-arthropod associations in deep time", *Geologica acta*, 4(4), pp. 409-438.
- Labandeira, C.C. y Sepkoski, J.J. (1993): "Insect diversity in the fossil record", *Science*, 261(5119), pp. 310-315.
- Li, Y., Montañez, I.P., Liu, Z. y Ma, L. (2017): "Astronomical constraints on global carbon-cycle perturbation during Oceanic Anoxic Event 2 (OAE2)", *Earth and Planetary Science Letters*, 462, pp. 35-46.
- Lichtig, A.J., Lucas, S.G., Klein, H. y Lovelace, D.M. (2018): "Triassic turtle tracks and the origin of turtles", *Hist. Biol.*, 30(8), pp. 1112-1122.
- Lindström, S. (2016): "Palynofloral patterns of terrestrial ecosystem change during the end-Triassic event - A review", *Geological Magazine*, 153, pp. 223-251.
- Lucas, S.G. (2010): *The Triassic Timescale*, Geological Society, London, Special Publication, 334, pp. 315-417.
- Lucas, S.G. (2017): "Permian tetrapod extinction events", *Earth-science reviews*, 170, pp. 31-60.
- Lucas, S.G. y Tanner, L.H. (2015): "End-Triassic nonmarine biotic events", *Journal of Palaeogeography*, 4, pp. 331-348.
- Luo, G., Wang, Y., Yang, H., Algeo, T.J., Kump, L.R., Huang, J. y Xie, S. (2011): "Stepwise and large-magnitude negative shift in $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ preceded the main marine

mass extinction of the Permian–Triassic crisis interval”, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 299(1-2), pp. 70-82.

Lykkeboe, G. y Johansen, K. (1982): “A Cephalopod Approach to Rethinking about the Importance of the Bohr and Haldane Effects”, *Pacific Science*, 36(3), pp. 303-313.

MacDougall, M.J., Brocklehurst, N. y Fröbisch, J. (2019): “Species richness and disparity of parareptiles across the end-Permian mass extinction”, *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1899).

Malinverno, A., Erba, E. y Herbert, T.D. (2010): “Orbital tuning as an inverse problem: Chronology of the early Aptian oceanic anoxic event 1a (Selli Level) in the Cismon APTICORE”, *Paleoceanography*, 25(2).

Martindale, R.C., Foster, W.J. y Velledits, F. (2019): “The survival, recovery, and diversification of metazoan reef ecosystems following the end-Permian mass extinction event”, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 513, pp. 100-115.

Medina, M., Collins, A.G., Takaoka, T.L., Kuehl, J.V. y Boore, J.L. (2006): “Naked corals: skeleton loss in *Scleractinia*”, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(24), pp. 9096-9100.

Metcalfe, I., Crowley, J.L., Nicoll, R.S. y Schmitz, M.D. (2015): “High-precision U-Pb CA-TIMS calibration of Middle Permian to Lower Triassic sequences, mass extinction and extreme climate-change in eastern Australian Gondwana”, *Gondwana Research*, 28(1), pp. 61-81.

Miguez-Salas, O., Rodríguez-Tovar, F.J. y Duarte, L.V. (2017): “Selective incidence of the toarcian oceanic anoxic event on macroinvertebrate marine communities: a case from the Lusitanian basin, Portugal”, *Lethaia*, 50, pp. 548-560.

Miller, C.S., Peterse, F., da Silva, A., Baranyi, V., Reichart, G. y Kürschner, W.M. (2017): “Astronomical age constraints and extinction mechanisms of the Late Triassic Carnian crisis”, *Scientific Reports*, 7(1), pp. 1-7

Montagna, M., Tong, K.J., Magoga, G., Strada, L., Tintori, A., Ho, S.Y. y Lo, N. (2019): “Recalibration of the insect evolutionary time scale using Monte San Giorgio fossils suggests survival of key lineages through the End-Permian Extinction”, *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1912).

Montoya-Pino, C., Weyer, S., Anbar, A.D., Pross, J., Oschmann, W., Schootbrugge, B.V. y Arz, H.W. (2010): “Global enhancement of ocean anoxia during Oceanic Anoxic Event 2: A quantitative approach using U isotopes”, *Geology*, 38, pp. 315-318.

- Moon, B.C. y Stubbs, T.L.: "Early high rates and disparity in the evolution of ichthyosaurs", *Commun Biol*, 3(1).
- Motani, R., Jiang, D., Tintori, A., Ji, C. y Huang, J. (2017): "Pre- versus post-mass extinction divergence of Mesozoic marine reptiles dictated by time-scale dependence of evolutionary rates", *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1854).
- Müller, T., Jurikova, H., Gutjahr, M., Tomašových, A., Schlögl, J., Liebetrau, V., Duarte, L.V., Milovský, R., Suan, G., Mattioli, E., Pittet, B. y Eisenhauer, A. (2020): "Ocean acidification during the early Toarcian extinction event: Evidence from boron isotopes in brachiopods", *Geology*, 48(12), pp. 1184-1188.
- Naafs, B.D.A. y Pancost, R.D. (2016): "Sea-surface temperature evolution across Aptian Oceanic Anoxic Event 1a", *Geology*, 44(11), pp. 959-962.
- Nakada, R., Ogawa, K., Suzuki, N., Takahashi, S. y Takahashi, Y. (2014): "Late Triassic compositional changes of aeolian dusts in the pelagic Panthalassa: Response to the continental climatic change", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 393, pp. 61-75.
- Nowak, H., Schneebeil-Hermann, E. y Kustatscher, E. (2019). No mass extinction for land plants at the Permian–Triassic transition. *Nature Communications*, 10(1).
- Olsen, P.E., Shubin, N.E. y Anders, M.H. (1987): "New Early Jurassic Tetrapod Assemblages Constrain Triassic-Jurassic Tetrapod Extinction Event", *Science*, 237(4818), pp. 1025-1029.
- Opazo, L.F. y Page, K.N. (2021): "Palaeoecological patterns of change in marine invertebrate faunas across the End-Triassic mass extinction event: Evidence from Larne, Northern Ireland", *Proceedings of the Geologists' Association*, 132(6), pp. 726-742.
- Payne, J.L., Bush, A.M., Chang, E.T., Heim, N.A., Knope, M.L. y Pruss, S.B. (2016): "Extinction intensity, selectivity and their combined macroevolutionary influence in the fossil record", *Biology Letters*, 12(10).
- Payne, J.L., Lehrmann, D.J., Wei, J., Orchard, M.J., Schrag, D.P. y Knoll, A.H. (2004): "Large Perturbations of the Carbon Cycle During Recovery from the End-Permian Extinction", *Science*, 305(5683), pp. 506-509.
- Peacock, B.R., Sidor, C.A., Nesbitt, S.J., Smith, R., Steyer, J. y Angielczyk, K.D. (2012): "A New Silesaurid from the Upper Ntawere Formation of Zambia (Middle

Triassic) Demonstrates the Rapid Diversification of Silesauridae (Avemetatarsalia, Dinosauriformes)”, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33, pp. 1127-1137.

Percival, L., Tedeschi, L., Creaser, R., Bottini, C., Erba, E., Giraud, F., Svensen, H., Savian, J., Trindade, R., Coccioni, R., Frontalini, F., Jovane, L., Mather, T. y Jenkyns, I. (2021): “Determining the style and provenance of magmatic activity during the Early Aptian Oceanic Anoxic Event (OAE 1a)”, *Global and Planetary Change*, 200.

Petryshyn, V., Greene, S.E., Farnsworth, A., Lunt, D.J., Kelley, A.M., Gammariello, R.T., Ibarra, Y., Bottjer, D.J., Tripathi, A. y Corsetti, F.A. (2020): “The role of temperature in the initiation of the end-Triassic mass extinction”, *Earth-Science Reviews*, 208.

Pol, D., Ramezani, J., Gómez, K., Carballido, J.L., Carabajal, A.P., Rauhut, O.W., Escapa, I.H. y Cúneo, N.R. (2020): “Extinction of herbivorous dinosaurs linked to Early Jurassic global warming event”, *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1939).

Pörtner, H., Langenbuch, M. y Michaelidis, B. (2005): “Synergistic effects of temperature extremes, hypoxia, and increases in CO₂ on marine animals: From Earth history to global change”, *Journal of Geophysical Research*, 110(C9).

Pörtner, H., Langenbuch, M. y Reipschläger, A. (2004): “Biological Impact of Elevated Ocean CO₂ Concentrations: Lessons from Animal Physiology and Earth History”, *Journal of Oceanography*, 60, pp. 705-718.

Prada, F., Caroselli, E., Mengoli, S., Brizi, L., Fantazzini, P., Capaccioni, B., Pasquini, L. y Fabricius, K.E. (2017): “Ocean warming and acidification synergistically increase coral mortality”, *Sci Rep*, 7.

Prochnow, S.J., Nordt, L., Atchley, S.C. y Hudec, M.R. (2006): “Multi-proxy paleosol evidence for middle and late Triassic climate trends in eastern Utah”, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232(1), pp. 53-72.

Racki, G. y Lucas, S. G. (2018): “Timing of dicynodont extinction in light of an unusual Late Triassic Polish fauna and Cuvier’s approach to extinction”, *Hist. Biol*, 32, pp. 452–461.

Rampino, M.R. y Caldeira, K. (2005): “Major perturbation of ocean chemistry and a ‘Strangelove Ocean’ after the end-Permian mass extinction”, *Terra Nova*, 17(6), pp. 554-559.

Renne, P.R., Melosh, H.J., Farley, K.A., Reimold, W.U., Koeberl, C., Rampino, M.R., Kelly, S.P. y Ivanov, B.A. (2004): “Is Bedout an Impact Crater? Take 2”, *Science*, 306(5696), pp. 610-612.

- Reolid, M., Marok, A. y Sebane, A. (2014): "Foraminiferal assemblages and geochemistry for interpreting the incidence of Early Toarcian environmental changes in North Gondwana palaeomargin (Traras Mountains, Algeria)", *Journal of African Earth Sciences*, 95, pp. 105-122.
- Reolid, M., Sánchez-Quiñónez, C.A., Alegret, L. y Molina, E.M. (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, pp. 1-27.
- Reolid, M., Mattioli, E., Duarte, L.V. y Ruebsam, W. (2021): "The Toarcian Oceanic Anoxic Event: where do we stand?", *Special Publications*, 514(1), pp. 1-11.
- Reolid, M., Márquez-Aliaga, A., Belinchón, M., García-Forner, A., Villena, J.A. y Martínez-Pérez, C. (2018): "Ichthyological evidence of semi-aquatic locomotion in early turtles from eastern Iberia during the Carnian Humid Episode (Late Triassic)", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 490, pp. 450-461.
- Retallack, G.J. (1995): "Permian-Triassic Life Crisis on Land", *Science*, 267(5194), pp. 77-80.
- Retallack, G.J. (2021): "Multiple Permian-Triassic life crises on land and at sea", *Global and Planetary Change*, 198.
- Retallack, G.J., Sheldon, N.D., Carr, P.F., Fanning, M.C., Thompson, C.A., Williams, M.L., Jones, B.G. y Hutton, A.C. (2011): "Multiple Early Triassic greenhouse crises impeded recovery from Late Permian mass extinction", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 308(1-2), pp. 233-251.
- Retallack, G.J., Veevers, J.J. y Morante, R.J. (1996): "Global coal gap between Permian-Triassic extinction and Middle Triassic recovery of peat-forming plants", *Geological Society of America Bulletin*, 108(2), pp. 195-207.
- Robinson, S.A., Dickson, A.J., Pain, A.M., Jenkyns, H.C., O'Brien, C.L., Farnsworth, A. y Lunt, D.J. (2019): "Southern Hemisphere sea-surface temperatures during the Cenomanian–Turonian: Implications for the termination of Oceanic Anoxic Event 2", *Geology*, 47(2), pp. 131-134.
- Roghi, G. (2004): "Palynological investigations in the Carnian of the Cave del Predil area (Julian Alps, NE Italy)", *Review of Palaeobotany and Palynology*, 132, pp. 1-35.
- Roghi, G., Gianolla, P., Minarelli, L., Pilati, C. y Preto, N. (2010): "Palynological correlation of Carnian humid pulses throughout western Tethys", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 290(1-4), pp. 89-106.

Rogov, M., Shchepetova, E., Ippolitov, A., Seltser, V., Mironenko, A., Pokrovsky, B. y Desai, B. (2019): "Response of cephalopod communities on abrupt environmental changes during the early Aptian OAE1a in the Middle Russian Sea", 96, pp. 227-240.

Romano, M., Bernardi, M., Petti, F.M., Rubidge, B.S., Hancox, J. y Benton, M.J. (2020): "Early Triassic terrestrial tetrapod fauna: a review", *Earth-Science Reviews*, 210.

Ros, S.C., Echevarría, J., Damborenea, S.E., Manceñido, M.O., Jenkyns, H.C., Al Suwaidi, A., Hesselbo, S.P. y Riccardi, A.C. (2019): "Population response during an Oceanic Anoxic Event: The case of *Posidonotis* (*Bivalvia*) from the Lower Jurassic of the Neuquén Basin, Argentina", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 525, pp. 57–67.

Ros, S.C., Renzi, M.D., Damborenea, S.E. y Márquez-Aliaga, A. (2011): "Coping between crises: Early Triassic-early Jurassic bivalve diversity dynamics", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 311(3-4), pp. 184-199.

Rostási, A., Raucsik, B. y Varga, A. (2011): "Palaeoenvironmental controls on the clay mineralogy of Carnian sections from the Transdanubian Range (Hungary)", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 300(1-4), pp. 101–12.

Ruebsam, W., Mayer, B., & Schwark, L. (2019): "Cryosphere carbon dynamics control early Toarcian global warming and sea level evolution. *Global and Planetary Change*", 172, pp. 440-453.

Ruebsam, W., Münzberger, P. y Schwark, L. (2014): "Chronology of the Early Toarcian environmental crisis in the Lorraine Sub-Basin (NE Paris Basin), *Earth and Planetary Science Letters*, 404, pp. 273-282.

Ruebsam, W., Reolid, M. y Schwark, L. (2020): " $\delta_{13}\text{C}$ of terrestrial vegetation records Toarcian CO₂ and climate gradients", *Scientific Reports*, 10(117).

Ruffell, A., Simms, M. J. y Wignall, P. B. (2015): "The Carnian Humid Episode of the late Triassic: a review", *Geological Magazine*, 153(02), pp. 271–284.

Ruta, M., Angielczyk, K., Fröbisch, J. y Benton, M. (2013): "Decoupling of morphological disparity and taxic diversity during the adaptive radiation of anomodont therapsids", *Proceedings. Biological Sciences*, 280(1768).

Schoene, B., Eddy, M.P., Samperton, K.M., Keller, C.B., Keller, G., Adatte, T., & Khadri, S.F. (2019). U-Pb constraints on pulsed eruption of the Deccan Traps across the end-Cretaceous mass extinction. *Science*, 363, pp. 862-866.

Schoene, B., Guex, J., Bartolini, A., Schaltegger, U., y Blackburn, T. (2010): "Correlating the end-Triassic mass extinction and flood basalt volcanism at the 100 ka level", *Geology*, 38, pp. 387-390.

Schulte, P., Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A., Barton, P.J., Bown, P.R., Bralower, T.J., Christeson, G.L., Claeys, P., Cockell, C.S., Collins, G.S., Deutsch, A., Goldin, T.J., Goto, K., Grajales-Nishimura, J.M., Grieve, R.A., Gulick, S.P., Johnson, K.R., Kiessling, W., Koeberl, C., Kring, D.A., MacLeod, K., Matsui, T., Melosh, J., Montanari, A., Morgan, J.V., Neal, C.R., Nichols, D.J., Norris, R.D., Pierazzo, E., Ravizza, G.E., Rebolledo-Vieyra, M., Reimold, W.U., Robin, E., Salge, T., Speijer, R.P., Sweet, A.R., Urrutia-Fucugauchi, J., Vajda, V., Whalen, M.T. y Willumsen, P.S. (2010): "The Chicxulub Asteroid Impact and Mass Extinction at the Cretaceous-Paleogene Boundary", *Science*, 327(5970), pp. 1214-1218.

Sephton, M.A., Looy, C.V., Brinkhuis, H., Wignall, P.B., Leeuw, J.W. y Visscher, H. (2005): "Catastrophic soil erosion during the end-Permian biotic crisis", *Geology*, 33(12), pp. 941-944.

Sepkoski, L.J. (1996): "Patterns of Phanerozoic extinction: a perspective from global data bases", O.H. Walliser (Ed.): *Global Events and Event Stratigraphy*, Springer , pp. 35-51.

Sepkoski Jr., J.J. (2002): *A Compendium of Fossil Marine Animal Genera*, *Bulletins of American* ,363, pp. 1-560.

Simms, M.J. y Ruffell, A. (1989): "Synchronicity of climatic change and extinctions in the Late Triassic", *Geology*, 17 (3), pp. 265-268.

Singh, S.A., Elsler, A., Stubbs, T.L., Bond, R., Rayfield, E. y Benton, M. (2021): "Niche partitioning shaped herbivore macroevolution through the early Mesozoic", *Nature Communications*, 12(1).

Slater, S.M., Twitchett, R.J., Danise, S. y Vajda, V. (2019): "Substantial vegetation response to Early Jurassic global warming with impacts on oceanic anoxia", *Nature Geoscience*, 12(6), pp. 462-467.

Song, H., Wignall, P.B., Chu, D., Tong, J., Sun, Y., Song, H., He, W. y Tian, L. (2014): "Anoxia/high temperature double whammy during the Permian-Triassic marine crisis and its aftermath", *Scientific Reports*, 4.

Song, H., Wignall, P.B. y Dunhill, A.M. (2018): "Decoupled taxonomic and ecological recoveries from the Permo-Triassic extinction", *Science Advances*, 4(10).

- Song, H., Wignall, P. B., Tong, J. y Yin, H. (2013): "Two pulses of extinction during the Permian–Triassic crisis", *Nat. Geosci*, 6, pp. 52–56.
- Sookias, R.B., Butler, R.J. y Benson, R.B. (2012): "Rise of dinosaurs reveals major body-size transitions are driven by passive processes of trait evolution", *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1736), pp. 2180-2187.
- Stanley, G.D. (2003): "The evolution of modern corals and their early history", *Earth-Science Reviews*, 60(3-4), pp.195-225.
- Stramma, L., Johnson, G.C., Sprintall, J. y Mohrholz, V. (2008): "Expanding Oxygen-Minimum Zones in the Tropical Oceans", *Science*, 320(5876), pp. 655 - 658.
- Strandmann, P.A., Jenkyns, H.C. y Woodfine, R.G. (2013): "Lithium isotope evidence for enhanced weathering during Oceanic Anoxic Event 2", *Nature Geoscience*, 6, pp. 668-672.
- Sullivan, D.L., Brandon, A.D., Eldrett, J.S., Bergman, S.C., Wright, S.P. y Minisini, D. (2020): "High resolution osmium data record three distinct pulses of magmatic activity during cretaceous Oceanic Anoxic Event 2 (OAE-2)", *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 285, pp. 257-273.
- Sun, Y., Joachimski, M., Wignall, P.B., Yan, C., Chen, Y., Jiang, H., Wang, L. y Lai, X. (2012): "Lethally Hot Temperatures During the Early Triassic Greenhouse", *Science*, 338(6105), pp. 366-370.
- Sun, Y., Wignall, P.B., Joachimski, M., Bond, D.P., Grasby, S.E., Lai, X., Wang, L., Zhang, Z. y Sun, S. (2016): "Climate warming, euxinia and carbon isotope perturbations during the Carnian (Triassic) Crisis in South China", *Earth and Planetary Science Letters*, 444, pp. 88-100.
- Sun, H., Xiao, Y., Gao, Y., Zhang, G., Casey, J.F. y Shen, Y. (2018): "Rapid enhancement of chemical weathering recorded by extremely light seawater lithium isotopes at the Permian–Triassic boundary", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(15), pp. 3782-3787.
- Svensen, H.H., Planke, S., Polozov, A.G., Schmidbauer, N., Corfu, F., Podladchikov, Y.Y. y Jamtveit, B. (2009): "Siberian gas venting and the end-Permian environmental crisis", *Earth and Planetary Science Letters*, 277(3-4), pp. 490-500.
- Tanner, L.H., Lucas, S. y Chapman, M.G. (2007): "Assessing the record and causes of Late Triassic extinctions", *Earth-Science Reviews*, 65(1-2), pp. 103-139.
- Tarailo, D.A. (2018): "Taxonomic and ecomorphological diversity of temnospondyl amphibians across the Permian–Triassic boundary in the Karoo Basin (South Africa)",

Journal of Morphology, 279, pp. 1840-1848.

Them, T.R., Gill, B.C., Selby, D., Gröcke, D.R., Friedman, R.M. y Owens, J.D. (2017): "Evidence for rapid weathering response to climatic warming during the Toarcian Oceanic Anoxic Event", Scientific Reports, 7.

Thorne, P., Ruta, M., y Benton, M. (2011): "Resetting the evolution of marine reptiles at the Triassic-Jurassic boundary. Proceedings of the National Academy of Sciences", 108(20), pp. 8339 - 8344.

Trecalli, A., Spangenberg, J.E., Adatte, T., Föllmi, K.B., & Parente, M. (2012): "Carbonate platform evidence of ocean acidification at the onset of the early Toarcian oceanic anoxic event", Earth and Planetary Science Letters, 357, pp. 214-225.

Vajda, V. y Bercovici, A.D. (2014): "The global vegetation pattern across the Cretaceous-Paleogene mass extinction interval: A template for other extinction events", Global and Planetary Change, 122, pp. 29-49.

Vajda, V., McLoughlin, S., Mays, C., Frank, T.D., Fielding, C.R., Tevyaw, A.P., Lehsten, V., Bocking, M. y Nicoll, R.S. (2020): "End-Permian (252 Mya) deforestation, wildfires and flooding—An ancient biotic crisis with lessons for the present", Earth and Planetary Science Letters, 529.

van de Schootbrugge, B., Quan, T., Lindström, S., Püttmann, W., Heunisch, C., Pross, J., Fiebig, J., Petschick, R., Röhling, H.-G., Richoz, S., Rosenthal, Y. y Falkowski, P.G. (2009): "Floral changes across the Triassic/Jurassic boundary linked to flood basalt volcanism", Nature Geoscience, 2, pp. 589-594.

van de Schootbrugge, B.V., Tremolada, F., Rosenthal, Y., Bailey, T.R., Feist-Burkhardt, S., Brinkhuis, H., Pross, J., Kent, D.V. y Falkowski, P.G. (2007): "End-Triassic calcification crisis and blooms of organic-walled 'disaster species'", Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 244, pp. 126-141.

van de Schootbrugge, B. y Wignall, P.B. (2015): "A tale of two extinctions: converging end-Permian and end-Triassic scenarios", Geological Magazine, 153, pp. 332-354.

Vasseur, R., Lathuilière, B., Lazăr, I., Martindale, R., Bodin, S. y Durlet, C. (2021): "Major coral extinctions during the early Toarcian global warming event", Global and Planetary Change, 207.

Vázquez, P. y Clapham, M.E. (2017): "Extinction selectivity among marine fishes during multistressor global change in the end-Permian and end-Triassic crises", Geology, 45(5), pp. 395-398.

- Vellekoop, J., Esmeray-Senlet, S., Miller, K.G., Browning, J.V., Sluijs, A., Schootbrugge, B.V., Damsté, J.S. y Brinkhuis, H. (2016): "Evidence for Cretaceous-Paleogene boundary bolide "impact winter" conditions from New Jersey, USA", *Geology*, 44(8), pp. 619-622.
- Vermeij, G.J. (1977): "The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers", *Paleobiology*, 3, pp. 245-258.
- Viglietti, P.A., Benson, R.B., Smith, R., Botha, J., Kammerer, C.F., Skosan, Z., Butler, E., Crean, A., Eloff, B., Kaal, S., Mohoi, J., Molehe, W., Mtalana, N., Mtungata, S., Ntheri, N., Ntsala, T., Nyaphuli, J., October, P., Skinner, G., Strong, M., Stummer, H., Wolvaardt, F.P. y Angielczyk, K.D. (2021): "Evidence from South Africa for a protracted end-Permian extinction on land", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(17).
- Visscher, H., Van Houtte, M., Brugman, W.A. y Poort, P.R. (1994): "Rejection of a Carnian (Late Triassic) "pluvial event" in Europe", *Review of Palaeobotany & Palynology*, 83(1-3), pp. 217-26.
- Wang, J., Jacobson, A.D., Sageman, B.B. y Hurtgen, M.T. (2020): "Stable Ca and Sr isotopes support volcanically triggered biocalcification crisis during Oceanic Anoxic Event 1a", 49(5), pp. 515–519.
- Wang, T., Li, G., Aitchison, J.C., Ding, L., & Sheng, J. (2019). "Evolution of mid-Cretaceous radiolarians in response to oceanic anoxic events in the eastern Tethys (southern Tibet, China)", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 536.
- Wang, X.D. y Sugiyama, T. (2007): "Diversity and extinction patterns of Permian coral faunas of China", *Lethaia*, 33(4), pp. 285-294.
- Wang, C. y Visscher, H. (2021): "A molecular biomarker for end-Permian plant extinction in South China", *Geology*, 49 (12), pp. 1489-1494.
- Ward, P.D., Montgomery, D.R. y Smith, R. (2000): "Altered river morphology in South Africa related to the Permian–Triassic extinction", *Science*, 289(5485), pp. 1740-1743.
- White, R. y Saunders, A. (2005): " Volcanism, impact and mass extinctions: Incredible or credible coincidences?", *Lithos*, 79(3-4), pp. 299-316.
- Whiteside, J.H., Olsen, P.E., Eglinton, T., Brookfield, M.E., Sambrotto, R.N. (2010): "Compound-specific carbon isotopes from Earth's largest flood basalt eruptions directly linked to the end-Triassic mass extinction", *National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(15), pp. 6721-6725.

Wignall, P.B. y Atkinson, J.W. (2020): "A two-phase end-Triassic mass extinction", *Earth-Science Reviews*, 208.

Witts, J.D., Whittle, R.J., Wignall, P.B., Crame, J.A., Francis, J.E., Newton, R.J. y Bowman, V.C. (2016): "Macrofossil evidence for a rapid and severe Cretaceous–Paleogene mass extinction in Antarctica", *Nature Communications*, 7.

Yager, J.A., West, A.J., Corsetti, F.A., Berelson, W.M., Rollins, N.E., Rosas, S. y Bottjer, D.J. (2017): "Duration of and decoupling between carbon isotope excursions during the end-Triassic mass extinction and Central Atlantic Magmatic Province emplacement", *Earth and Planetary Science Letters*, 473, pp. 227-236.

Zeebe, R.E. y Westbroek, P. (2003): "A simple model for the CaCO₃ saturation state of the ocean: The "Strangelove," the "Neritan," and the "Cretan" Ocean", *Geochemistry Geophysics Geosystems*, 4(12).

Zhang, F., Shen, S., Cui, Y., Lenton, T.M., Dahl, T.W., Zhang, H., Zheng, Q., Wang, W., Krainer, K. y Anbar, A.D. (2020): "Two distinct episodes of marine anoxia during the Permian-Triassic crisis evidenced by uranium isotopes in marine dolostones", *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 287, pp. 165-179.

APÉNDICE 1. SIGLAS Y ABREVIATURAS.

- CAMP: Provincia magmática del Atlántico Central
- CIE: excursión de los isótopos de carbono
- CPE: evento pluvial Carniense
- DDE: evento de diversificación de los dinosaurios
- EMKPG: extinción masiva del Cretácico-Paleógeno
- EMPT: extinción masiva del Pérmico-Triásico
- ETE: extinción masiva de finales del Triásico
- Ka: miles de años
- LIP: gran provincia magmática o gran provincia ígnea
- Ma: millones de años
- MMR: revolución marina del Mesozoico
- OAE: evento de anoxia oceánica
- OAE1a: evento anóxico del Aptiense
- OAE2: evento anóxico del Cenomaniense-Turonense.
- TOAE: evento anóxico del Toarciense inferior.