



UNIVERSIDAD DE JAÉN
FACULTAD DE CIENCIAS EXPERIMENTALES
Grado en Ciencias Ambientales

Trabajo Fin de Grado

Extinciones masivas a lo largo de la historia de la tierra.

Junio, 2016

Emilio Javier García Amador



UNIVERSIDAD DE JAÉN

FACULTAD DE CIENCIAS EXPERIMENTALES

GRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

Trabajo Fin de Grado

EXTINCIONES MASIVAS A LO LARGO DE LA HISTORIA DE LA TIERRA.

Jaén, 7 de Junio de 2016

Fdo.: **Emilio Javier García Amador**

ÍNDICE

1	RESUMEN	4
2	ABSTRACT	4
3	INTRODUCCIÓN	5
4	DEFINICIÓN Y MODELOS DE EXTINCIÓN	8
4.1	Definición	8
4.2	Modelos de extinción.....	9
4.2.1	Extinción de Fondo	9
4.2.2	Extinción Masiva.....	9
5	LAS CINCO GRANDES EXTINCIONES Y SUS POSIBLES CAUSAS.....	11
6	EXTINCIÓN DEL LÍMITE CRETÁCICO - TERCIARIO	17
7	EXTINCIONES POSTERIORES.....	31
7.1	Extinción del límite Paleoceno - Eoceno.	31
7.2	Extinción del Eoceno Superior	34
7.2.1	Límite del Eoceno Medio – Eoceno Superior.....	35
7.2.2	Límite del Eoceno - Oligoceno.....	36
8	CONCLUSIONES	38
9	AGRADECIMIENTOS.....	40
10	REFERENCIAS	40

1 RESUMEN

Cuando pensamos o escuchamos la palabra extinción, quizás pensemos que solo tiene aspectos negativos, pero este concepto va mucho más allá. Si profundizamos podremos encontrar en él tanto facetas positivas como negativas. La parte positiva es la aparición de nuevas especies que sigue a todo proceso de extinción, especialmente si se trata de extinciones masivas, mientras que en las negativas tendremos, por el contrario, la desaparición de un organismo o de un cierto porcentaje de la biodiversidad existente.

Tras la aparición de las primeras formas de vida hace aproximadamente unos 3.500 millones de años, han ocurrido cinco grandes extinciones masivas, también llamadas “Extinciones en masa “. Pero en ningún caso ello ha supuesto el fin de la vida, por supuesto que no, ya que a toda gran extinción le sigue una gran revolución evolutiva.

De hecho, tras la extinción del límite K-T (que será en la que más se profundice en este trabajo), que ocurrió hace unos 66 millones de años y en la que desapareció aproximadamente el 11% de las especies existentes en el planeta, nació la biodiversidad que conocemos en la actualidad. Algunos de los actuales linajes de mamíferos han evolucionado gracias a esa extinción, dotándolos de un hábitat más tranquilo, con menos depredadores, en el que interaccionar y evolucionar les fuese más fácil.

2 ABSTRACT

When we think or hear the word extinction, we may think that only negative aspects are involved, but this concept goes far beyond. When we delving into it, we will find both positive and negative aspects. The good piece of news is the emergence of new species following any process of extinction, especially if it comes to mass extinctions, while the negative piece of news, on the contrary, is the disappearance of an organism or a certain percentage of the existing biodiversity.

After the appearance of the first forms of life approximately 3,500 million years ago, there have been five major massive extinctions, also called "Mass Extinctions". But any of these events have represented the end of the life, of course no, because every great extinction is followed by a great evolutionary revolution.

For example, the KT boundary extinction (in which we will deepen later), occurred some 66 million years ago and caused the disappearance of about the 11% of the species accommodated on the planet. But, after this extinction, the currently existing biodiversity was born. Some of the current lineages of mammals have evolved from this extinction, which provided them with a quieter habitat, with fewer predators, and in which to interact and to evolve among them was easier.

3 INTRODUCCIÓN

Todo comenzó, aproximadamente, hace unos 4.600 millones de años cuando la Tierra se formó como planeta. En esta época existían condiciones muy extremas, que la hacían inhabitable, pero poco a poco se redujo la temperatura y con ello mejoró la principal casualidad de la vida, el agua, que debido a este descenso de las temperaturas, las zonas acuosas se consolidaron y no desaparecían en forma de vapor de agua tan rápidamente.

A partir de este momento, aproximadamente 1.200 millones de años después surgieron las primeras evidencias de vida, una célula procariota de un solo núcleo y posteriormente, unos 1.800 después, es decir, hace unos 1.600 millones de años, aparecieron las células eucariotas.

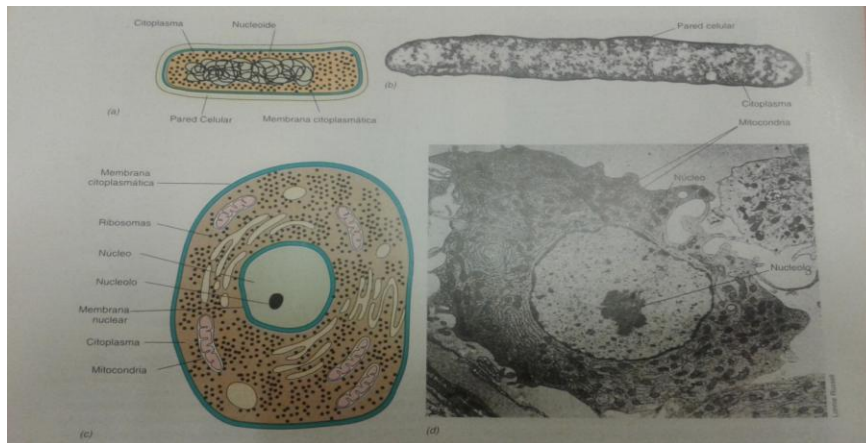


Figura 1. Estructura interna de células microbianas. (a) Diagrama de una célula procariota. (c) Diagrama de un célula eucariota (b) Microfotografía electrónica de un procariota de ~ 1 Nm de diámetro. (d) Microfotografía de un eucariota de ~ 25 Nm de diámetro. (Brock *et al.*, 1999).

Posteriormente comenzó una revolución evolutiva, donde se pasó de unos pequeños seres u organismos unicelulares (células procariotas) a células eucariotas y posteriormente a organismos pluricelulares. A raíz de todo esto, la vida fue evolucionando, despacio, muy lentamente y de forma lineal y diversificándose en diferentes seres.

Más adelante, ocurrió un hecho del que no se conocen a ciencia cierta los detonantes del mismo: La Explosión Cámbrica. A la que diversos autores, por ejemplo, Leaky y Lewin (1995), hacen referencia a ella como un estallido evolutivo, es decir, una aparición muy rápida de organismos multicelulares y macroscópicos.

A partir de aquí el misterio de la vida continuó, evolucionando, ramificándose y desarrollándose nuevos organismos, desde la fauna Ediacara, considerados los individuos multicelulares arcaicos, la que es posiblemente la primera representación de animales en el registro fósil, hasta los dinosaurios. “La vida, desde la explosión cámbrica, se ha caracterizado por sufrir expansiones y depresiones y, aunque las especies se han diversificado de un modo fabuloso, han resultado aniquiladas en cantidades ingentes por ocasionales extinciones en masa, cinco en total”. (Leaky y Lewin, 1995).

4 DEFINICIÓN Y MODELOS DE EXTINCIÓN

4.1 Definición

Según Molina (1995) extinción hace referencia a “la acción o el efecto de extinguir o de lograr extinguirse”. Por lo tanto da por hecho que la extinción es real cuando no existe ningún individuo que se reproduzca y deje descendencia y, de forma paralela, una especie puede volverse extinta funcionalmente cuando sobrevive una mínima parte de individuos, que no se reproducen como consecuencia de la edad, salud o, por fragmentación del hábitat, entre otras causas (Molina, 2006).

Tabla 1: Representación del periodo y duración de las 5 extinciones [3].

Nombres/periodos	Hace (millones de años)	Duración estimada	Especies extintas	Evento
Extinciones del Ordovícico- Silúrico	444	Entre 500.000 y 1 millón de años	85 %	Supernova, subida/bajada nivel de los océanos
Extinción del Devónico- Carbonífero	360	Tres millones de años	82 %	Pluma mantélica
Extinción del Pérmico-Triásico	251	Un millón de años	96%	Posible impacto de un meteorito y Pluma mantélica
Extinción del Triásico-Jurásico	210	Un millón de años	76 %	Fragmentación de Pangea con erupciones masivas

Extinción del Cretácico-Terciario	66,4	Treinta días	76 %	Impacto de un meteorito y vulcanismo
-----------------------------------	------	--------------	------	--------------------------------------

4.2 Modelos de extinción

4.2.1 Extinción de Fondo

Según Molina (1995) “La extinción de fondo es la que ocurre aleatoriamente con una tasa constante en todos los grupos a lo largo del tiempo, y se considera el proceso normal de extinción”. Además, añade “La extinción de fondo gradual está principalmente condicionada por factores de tipo biológico, tales como competencia y endemismo que implicarían una intervención decisiva de la selección natural”.

4.2.2 Extinción Masiva

Según Molina (1995), “La extinción masiva se puede definir como una gran crisis biológica, relativamente brusca a la escala geológica, que eliminaría gran cantidad de seres vivos muy variados”. Por otro lado y según el mismo autor, “La extinción masiva gradual consiste en una aceleración de la extinción de fondo originada por cambios relativamente rápidos, debida a una causa de efectos graduales como sería el vulcanismo o un cambio significativo de la temperatura”. Por último Molina (1995), expone que “La extinción masiva catastrófica es la que se produce de forma brusca en un intervalo de tiempo muy corto, debida a una causa tal como el impacto de un gran meteorito, que no daría tiempo a las especies para adaptarse a las nuevas condiciones”.

Un aspecto fundamental, es el ritmo de la extinción. El ritmo no siempre es gradual y suele haber épocas donde estos tipos de extinciones se aceleran. En referencia a este aspecto Molina (1995) propone un nuevo concepto: “la

extinción masiva escalonada”, que parece ser un caso particular de la extinción masiva gradual, de tal modo que existen una serie de organismos que se extinguen a la vez para cada episodio de los que conforman el conjunto del evento de Extinción Masiva iniciándolo por ejemplo un meteorito.

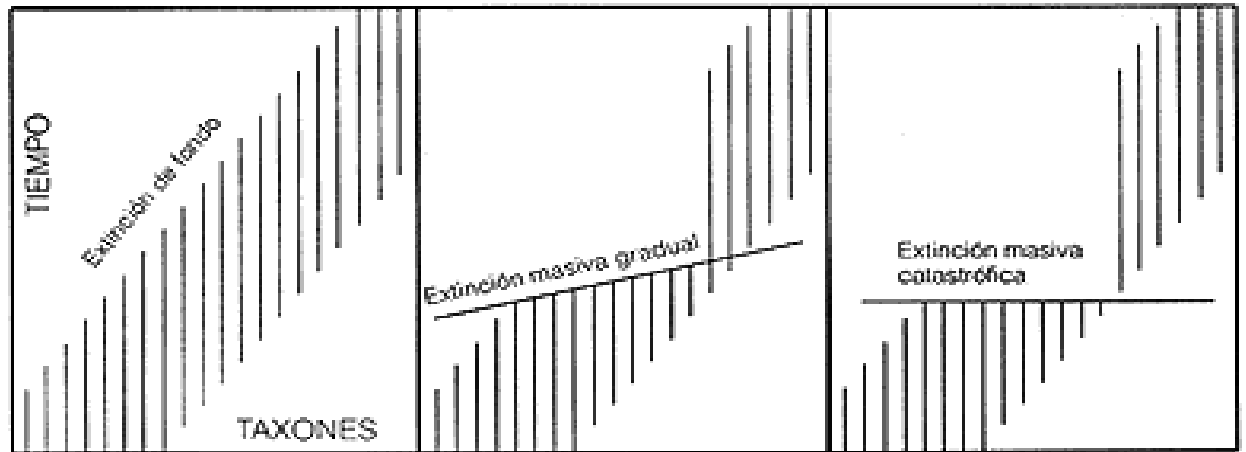


Figura 5: modelos de extinción de los taxones a lo largo del tiempo. (Molina, 1995).

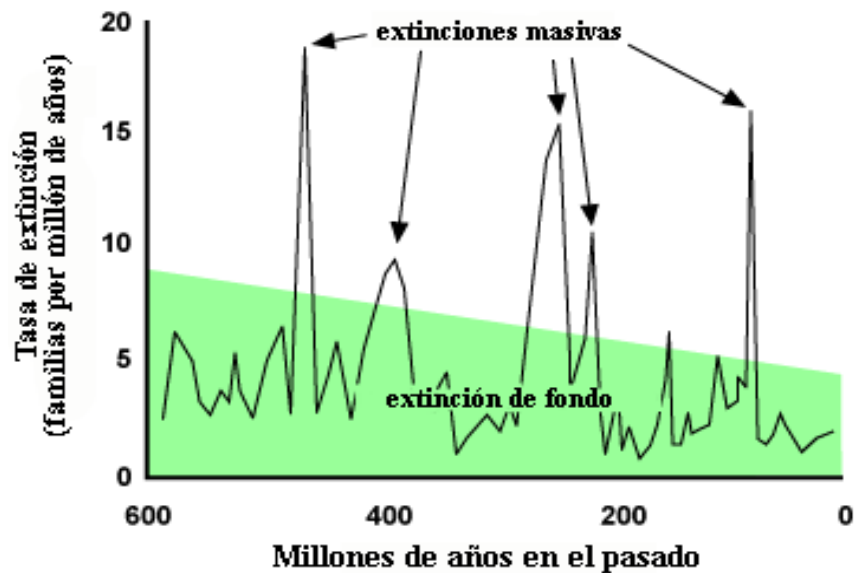


Figura 6: Comparación extinción masiva y de fondo [4].

En la figura 6 se recogen dos fenómenos distintos. Por un lado, la extinción de fondo es un proceso que ocurre de forma natural y progresiva. Por el contrario,

las extinciones masivas son procesos en los que en cortos intervalos de tiempo se extinguen un gran número de especies. En concreto, desde los inicios de la vida, destacan de forma especial cinco ocasiones en las que ha disminuido, de forma drástica, la biodiversidad en el planeta, ocasiones que pueden haber sido provocadas, o aceleradas, por algún evento catastrófico.

5 LAS CINCO GRANDES EXTINCIONES Y SUS POSIBLES CAUSAS.

Según Molina (2006), después de la eclosión cámbrica, hace 541 millones de años “han aparecido treinta mil millones de especies”, unas de ellas han tenido pequeñas evoluciones y otras han tenido evoluciones mucho más adaptativas como la capacidad de volar, el huevo amniótico y las mandíbulas.

La primera extinción masiva se produjo hace aproximadamente 444 millones de años en el periodo de cambio entre el periodo Ordovícico y el Silúrico. En esta época la mayor cantidad de vida se localizaba en el mar y las que vivían en zonas cálidas fueron las más perjudicadas.

Esta primera gran extinción repartida en dos etapas, aniquiló una inmensa cantidad de especies marinas y otras tantas, como braquiópodos, trilobites y graptolites redujeron sus poblaciones. Como aproximación, en esta primera catástrofe desapareció el 85% de las especies (Leaky y Lewin, 1995).



Figura 7: Trilobites fósil, [5]



Figura 8: braquiópodos, [6]

Posteriormente a la primera extinción, la vida comienza a resurgir paulatinamente y se va extendiendo por todas las masas continentales. El planeta estaba ocupado en su mayor parte por el gran océano Panthalassa, donde los tiburones habitaban con dominancia. Sobre las áreas continentales comenzaron a surgir plantas que colonizaron el mundo y la concentración de oxígeno comenzó a elevarse en la atmósfera.

La segunda extinción ocurrió hace 360 millones de años en el periodo de cambio de Devónico al Carbonífero. Esta extinción afectó mayoritariamente a las especies marinas y, sobre todo, a todas esas especies que se localizaban en las zonas más cálidas, debido al enfriamiento global que se produjo. La extinción también fue debida a otros factores, como a ciertas condiciones de anoxia, debido a que disminuyó la cantidad de oxígeno en el mar; a la gran salinidad de las aguas, y a la gran actividad volcánica que existía en esa época. Todo este conjunto provocó cambios en el nivel del mar. La principal causa que se asocia a esta extinción es la modificación del nivel del mar, ya que casi todas las especies que existían en este momento en el planeta eran marinas, y transgresiones y regresiones del mar provocan pérdidas de hábitat marinos y reducción del oxígeno, provocando también la muerte de una gran cantidad de especies bentónicas. En definitiva, las familias más importantes extinguidas al final del Devónico son los equinodermos (Carpóideos y Cistoideosrombíferos); 60% de ostrácodos y el 42% de asteroideos y, aproximadamente, el 32 % de de crinoideos (McGhee, 1996).



Figura 9: Placodermo, animal extinto en el devónico-carbonífero. [7]

En el Pérmico, el gran continente (Pangea) estaba totalmente formado, el clima era óptimo para la vida, era muy cálido, en los hábitats terrestres comenzaron a haber grandes proliferaciones de insectos, donde podemos destacar a los coleópteros, como dominantes de este grupo.

Empezaron a surgir gigantescos herbívoros y grandes carnívoros. La vegetación en esta época se disparó, surgieron enormes bosques e impresionantes selvas con gran contenido vegetal, mundo vegetal dominado por las gimnospermas. Y existía una gran diversidad de vida en los mares y océanos, como principales dominadores los tiburones y peces óseos.

La tercera gran extinción ocurrió hace 251 millones de años y tuvo una duración aproximada de un millón de años, conocida como la extinción del Pérmico-Triásico. Fue la más devastadora donde desaparecieron hasta el 95% de especies marinas y el 70% de vertebrados terrestres.

Existía un supercontinente (Pangea), donde todos los continentes estaban juntos, conocido como Pangea, que se situaba de un polo a otro. En esta época el nivel del mar estaba bajo en general y los hábitats cercanos a la costa eran menos abundantes por la unificación continental. Por ejemplo, si pensamos en dos cuadrados, cuando los pegamos uno al otro por un lado, su perímetro se ve reducido. Si lo hacemos con cuatro cuadrados el efecto es superior porque vamos a disminuir la suma de los perímetros de los cuatro cuadrados en dos lados por cada cuadrado, y así sucesivamente.

Si el nivel del mar desciende, las plataformas continentales quedan al descubierto, produciéndose su desecación, quedando expuestos a todos los procesos de erosión y sufriendo procesos de oxidación de la materia orgánica que se situaba en el fondo del mar. Esta oxidación masiva de esta materia orgánica absorbe el oxígeno atmosférico y devuelve carbono, provocando el descenso del oxígeno hasta la mitad, produciendo la mortalidad mayoritariamente de vertebrados activos. A finales de este periodo (Pérmico), el nivel del mar comenzó a subir y esto produjo la reducción del oxígeno disuelto en el mar y en los ecosistemas terrestres (Wignall, 2004).

Según Molina (2006), en esta época se produjeron flujos masivos de basalto en la zona que hoy conocemos como Siberia, perdurando por miles de años y “cubriendo aproximadamente 7 millones de km². Basándose en esta cantidad de lava, se calcula que se liberó suficiente dióxido de carbono para aumentar la temperatura del océano hasta descongelar los depósitos de hidratos de metano que hay debajo del fondo oceánico, provocando el aumento de la temperatura del planeta en 5°C”.

Otra posible causa que se suma a la gran actividad volcánica es el impacto de un asteroide en la Antártida, que además se cree que pudo impulsar la separación de la Antártida y Australia.

Y aún se han argüido otras causas que se suman a las que pudieron generar esta gran extinción, como es la gran liberación de sulfuro de hidrogeno en el mar. En los océanos se reduce de forma gradual la cantidad de oxígeno, especialmente si no existe una suficiente renovación de las aguas por las corrientes marinas, lo que conlleva un aumento de las bacterias anaerobias, sobre todo las bacterias verdes del azufre, que aumentan la cantidad de sulfuro de hidrogeno (Kaiho *et al.*, 2013).

Posiblemente, el conjunto de todos estos hechos contribuyeron, en mayor o menor medida, a la mayor extinción que ha ocurrido en la Tierra haciendo desaparecer hasta el 96% de las especies que en ese momento habitaban el planeta, desde especies marinas, hasta insectos, vertebrados, etc. Si tenemos en cuenta todo lo que hemos comentado anteriormente y haciendo referencia a Wignall (2004), “la extinción permotriásica parece que fue un caso de muerte por asfixia, tanto para la vida marina como para la terrestre”.

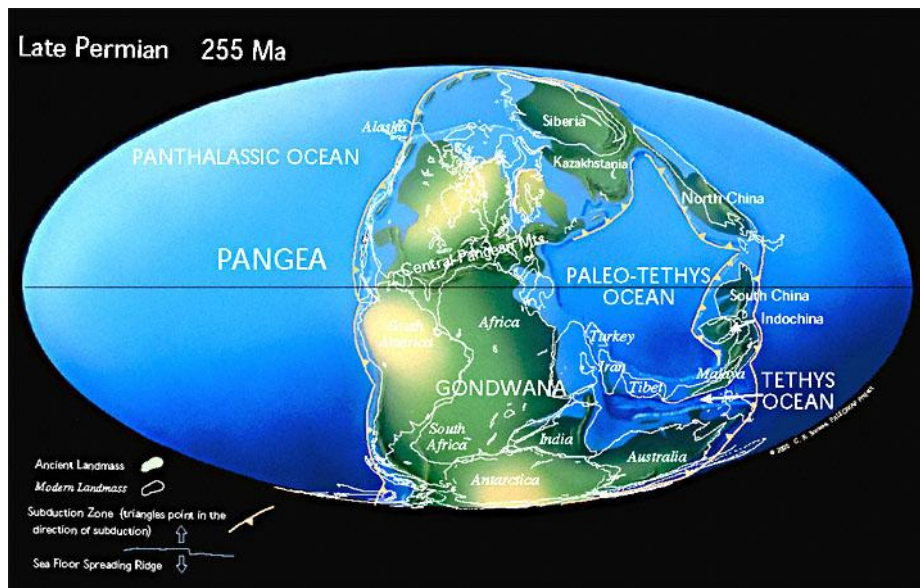


Figura 10: Paleogeografía hace 250 millones de años [8].

El Triásico, fue el siguiente periodo al Pérmico, es decir, el periodo que siguió a la extinción más devastadora que ha sucedido en el planeta. Por lo tanto, en este momento existía un planeta prácticamente sin vida y vacío. Aún seguía el supercontinente conocido como Pangea, a priori las condiciones de vida eran óptimas, a simple vista no había glaciaciones, ambos polos eran zonas donde la vida podía desarrollarse de forma óptima con un clima idóneo para la vida, seco y cálido.

La vegetación era similar a la del Pérmico, debido a que la vegetación en general no sufrió mucho por la extinción del Pérmico, conocida como Gran Mortandad. En esta época las plantas estaban adaptadas a todo tipo de zonas, a las zonas secas y cálidas y húmedas; de hecho en las zonas húmedas las plantas que reinaban estas zonas eran voluminosos helechos y bosques de coníferas. Los musgos fueron capaces de sobrevivir en zonas costeras pese a la aridez (Molina, 2006).

Haciendo referencia a la vida animal, los reptiles dominaron la tierra en este periodo, a pesar de que la extinción anterior del Pérmico aniquiló la gran mayoría de este género, pero esa minoría superviviente proliferó y se diversificó en el Triásico con mucha rapidez. Se han encontrado hasta 60 especies de reptiles en el Triásico; eran más pequeños y se encontraban en

minoría, algunos comenzaron a evolucionar y desarrollar adaptaciones muy ventajosas como las alas. Los temnospóndilos que no desaparecieron en la anterior extinción, se situaban en ecosistemas acuáticos. Comenzaron a aparecer los primeros dinosaurios, que llegaron a tener hasta 9 metros de longitud a final de este periodo. También comenzaron a aparecer los mamíferos en el Triásico medio, de pequeños tamaños. Igualmente existen evidencias de pequeños artrópodos: diplópodos, quilópodos, coleópteros, arácnidos y caelíferos.

En los ecosistemas marinos, los ammonoideos que se creía que habían desaparecido en la extinción del Pérmico, resurgieron. El resto de especies marinas tuvieron un resurgimiento mucho más lento, pero a finales del Triásico después de 50 millones de años, existía una gran diversidad marina. A modo de ejemplo, Leaky y Lewin (1995) establecen que los corales hexacorarios experimentaron una especie de transformación y surgieron en forma de arrecifes a mediados del Triásico. Cuando todo parecía estable, hace 210 millones de años, la extinción masiva del tránsito Triásico-Jurásico exterminó aproximadamente al 20% de las especies marinas, la mayoría de los grandes anfibios, y la mayoría de los arqueosauros y terápsidos. La extinción de un gran número de especies y liberación de nichos ecológicos provocó, que los dinosaurios fuesen la raza dominante durante millones de años.

Existen varias hipótesis que intentan explicar esta extinción. Ante la falta de pruebas de que un fenómeno catastrófico sucediera en esta época, se piensa que el motivo principal fue la separación de la Pangea. El supercontinente, que se localizaba en el ecuador, empezó a separarse, formando lo que conocemos hoy como América del Norte, desplazándose hacia norte durante este periodo. De igual manera, comenzó a formarse la Provincia Ígnea (LIP, Large Igneous Province) del Atlántico Central, de roca metamórfica mayoritariamente que formaban traps, láminas y diques. La separación del océano Neo-Tetis originó el ensanchamiento del océano Paleo-Tetis, y comenzó a abrirse y extenderse el océano Atlántico originando los continentes Gondwana y Laurasia.

Haciendo referencia a la paleoclimatología, se calcula que la temperatura era menor a la actualidad. Probablemente causado por emisiones de gases de

CO₂ y SO₂, derivados de la gran actividad volcánica que originó la provincia magmática del atlántico, causando efecto invernadero y un gran recalentamiento del planeta en el supuesto caso del CO₂ y un enfriamiento masivo de iguales magnitudes en el caso del SO₂. Posteriormente se volverá sobre el tema.

6 EXTINCIÓN DEL LÍMITE CRETÁCICO - TERCIARIO

El evento que sucedió en el límite K/T es la última extinción en masa y de la que más se conoce de las cinco grandes extinciones, ya que es la más cercana a nosotros y existe una mejor conservación fósil de esa época. En la actualidad no existe una opinión consensuada de la causa originaria de la extinción. Pero existen numerosos artículos, sobre todo desde que (Álvarez *et al.*, 1980) y (Smit y Hertogen, 1980), encontraran una pequeña anomalía de iridio que coincidía con la extinción del Límite K/T. El iridio es un metal enormemente raro en la superficie terrestre, pero muy abundante en los meteoritos. Alvarez *et al.*, (1980) calcularon el tamaño del meteorito que habría provocado la extinción, llegando a la conclusión de que tendría unos 10 km de diámetro. Que su impacto se produjo en la Península de Yucatán no se conoció hasta varios años después. Anterior a ellos De Laubenfel (1956), publicó que; el impacto de un demoledor meteorito era la principal causa que originó la extinción de los dinosaurios, pero sin ninguna prueba de ello. El proceso de extinción asociado al impacto del meteorito parece sencillo, pero la combinación de un conjunto de causas lo hace un proceso complejo. La colisión generó un gigantesco tsunami en el Golfo de México, la ruptura de las plataformas marinas, produciendo megaturbiditas de cientos de metros de potencia (Alegret *et al.*, 2005b). La vaporización del meteorito y el material contra el que colisionó, asociado al humo de los incendios (Wolbach *et al.*, 1985), originó un oscurecimiento planetario durante meses, deteniéndose la fotosíntesis y una enorme bajada de las temperaturas (Pollack *et al.*, 1983). Asimismo, hay opiniones que documentan que existió lluvia ácida y de anoxia en el fondo marino. Donde según algunos autores (Sigurdsson *et al.* 1991; D'Hondt *et al.*, 1994), "la

oxidación atmosférica del ácido sulfúrico y nítrico generados por la naturaleza evaporítica de las rocas impactadas produciría lluvia ácida, la cual habría contribuido a una reducción del pH de la superficie de los océanos y afectado a las conchas de los organismos calcáreos” (Molina *et al.*, 2006a).

El vulcanismo es otra posibilidad que se añade como posible causa a esta extinción y otras extinciones, idea que apoyan muchos seguidores por el descubrimiento de iridio en las partículas expulsadas por el volcán Kilauea. Igualmente, algunos autores documentan que el iridio puede surgir como pequeñas concentraciones por la actividad biológica de algunos microorganismos como las cianobacterias. Sin embargo, han sido las numerosas erupciones volcánicas del Deccan, las pruebas más importantes para esta extinción (Officer y Drake, 1985; Courtillot *et al.*, 1986), ya que sucedieron hasta el final del límite K/T. De hecho, trabajos actuales (Keller *et al.*, 2009), han revelado que estas erupciones volcánicas duraron entorno a 3 millones de años, iniciándose 2 millones de años antes del límite K/T. Igualmente, el iridio originado por vulcanismo es relativamente escaso en semejanza con el depositado en el límite K/T, concentrado en un intervalo menor de tiempo (Molina, 1995). Y no se puede asociar a cianobacterias, ya que en este límite, no son muy abundantes restos de su actividad. Definitivamente, las pequeñas concentraciones a lo largo del periodo, defienden la posibilidad del vulcanismo u otro tipo y los restos concentrados en la base de arcilla del límite K/T respaldan la hipótesis del impacto del meteorito. Gerta Keller, (Paleontóloga de la Universidad de Princeton, USA), asegura, que el impacto del meteorito que originó el cráter Chicxulub, se produjo 300.000 años antes de esta gran extinción. “El impacto de Chicxulub no pudo haber causado la extinción masiva”, confirmó Keller “porque precede a la extinción masiva y, aparentemente, no causó ninguna extinción”.

En el año 2006, un equipo de investigación, comenzó una intensiva colaboración con científicos de la India, para buscar el límite KT en los sedimentos entre, los flujos de lava del Decán (intertrappeans), así como por encima y por debajo. En primer lugar, se centró en Deccan Traps, en la cuenca de Krishna-Godavari, cerca de Rajahmundry, donde se explota el basalto exponiendo una unidad volcánica entre los traps de Deccan inferior (fase 2) y

superior (fase 3). Al final del Cretácico, Rajahmundry, estaba en un ambiente de estuario poco profundo, el cual, presenta una posibilidad de que los microfósiles marinos podrían estar presentes. Esta investigación, puso de manifiesto por primera vez la relación directa entre el vulcanismo de los Traps del Deccan y la extinción masiva K-T. Estas investigaciones han situado, en la actualidad, el vulcanismo del Deccan al frente y en el centro del debate sobre la extinción en masa. Cada vez más, los científicos están reconociendo la importancia del vulcanismo del Deccan y se están investigando sus efectos globales.



Figura 11: Las sierras masivas Deccan volcánicas de Ghats Occidental (aleste de Mumbai) alcanzan hasta una altura de 3500 m y consisten completamente en flujos de lava acodados. (Keller *et al.*, 2011).

La provincia volcánica del Deccan (DVP), formada durante la migración hacia el norte de la India, que pasó sobre el punto caliente de Reunión (que es hoy

Isla Reunión). Este punto caliente, está todavía activo hoy y último el 7 de abril de 2007. La DVP es una de las erupciones volcánicas más grandes en la historia de Tierra y hoy cubre un área de 500,000 km². El volumen de lava expulsada, como se estima, ha sido aproximadamente 1.2 millones de km³ y hoy se puede ver en montañas tan altas los como Alpes (~3500 m).

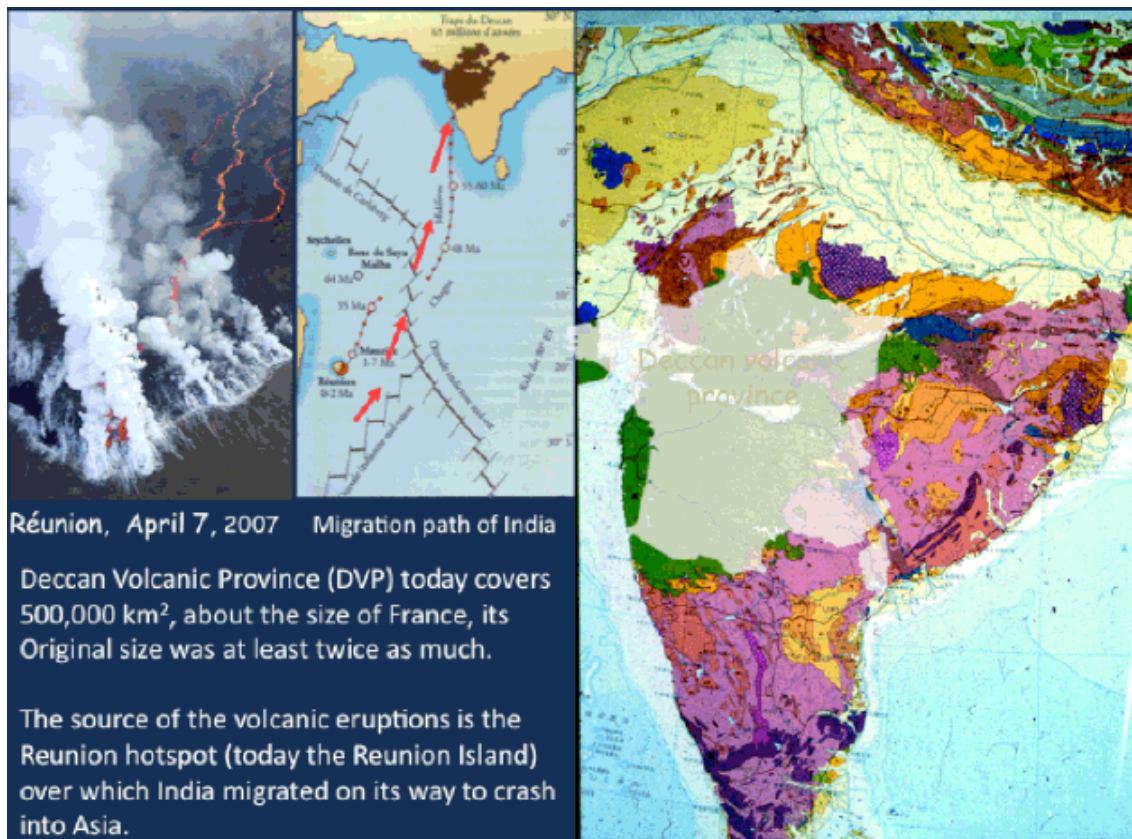


Figura 12: La provincia volcánica del Deccan en India hoy cubre un área del tamaño de Francia o Texas. El tamaño original se estima que fue dos veces este tamaño, pero se ha reducido por la erosión. (Keller *et al.*, 2011).

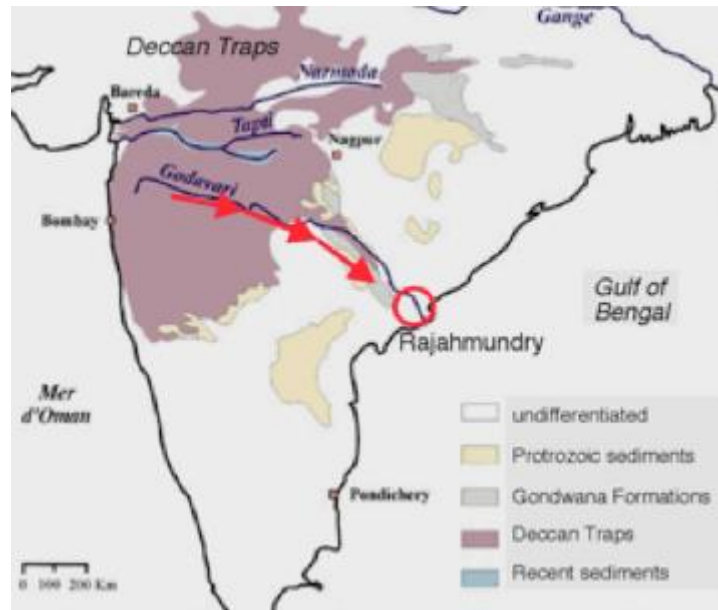


Figura 13: Los flujos de lava más extenso sobre la Tierra se encuentran en las Trampas del Deccan; ellos, Se estima que, fluyeron hasta 1500 Km a través de la India y hacia el Golfo de Bengala. (Keller *et al.*, 2011).

Según Keller (2014), el vulcanismo del Deccan, produjo los megaflujos de lava más extensos sobre la Tierra, atravesando, más de 1.500 kilómetros de la Provincia principal del Deccan, a través, de India a Rajahmundry y, hacia fuera en el Golfo de Bengala. Aproximadamente, de cuatro a cinco de estos flujos, ocurrieron solamente antes de la extinción de masa del límite KT. Otros cuatro, ocurrieron durante la última fase de erupción del Deccan, en el Daniense inferior (Keller *et al.*, 2008). Algunos de estos megaflujos, pueden ser observados en canteras Rajahmundry, donde sedimentos intertrappean, entre la fase 2 y la fase 3 están presentes, cediendo, las primeras pruebas de edad de límite K - T para la fase 2 del vulcanismo.



Figura 14: La cantera Gauriputnam, Rajahmundry, donde las rocas volcánicas de la fase 2 (que termina con el límite KT) y la fase 3 (Daniense inferior) afloran los sedimentos intercalados, lo más antiguos de todos ellos.(Keller *et al.*, 2011).

Estudios recientes indican que las erupciones volcánicas del Deccan sucedieron en tres fases principales con la Fase inicial y más pequeña, aproximadamente, hace 67.4 Ma; la Fase Principal, relativamente corta, con aproximadamente, el 80 % del volumen total, que acaba en la Cronozona C29 por debajo del límite KT; y la última Fase, de la base de la Cronozona C29n, del Daniense inferior (Chenet *et al.*, 2007, 2008, 2009), aproximadamente, 280.000 años después del límite Cretácico - Terciario. Nuevos estudios (Gertsch *et al.*, 2011; Keller *et al.*, 2012), ponen de manifiesto que, la fase 2, la principal, del vulcanismo del Deccan, se liga directamente a la extinción en masa del límite K-T.

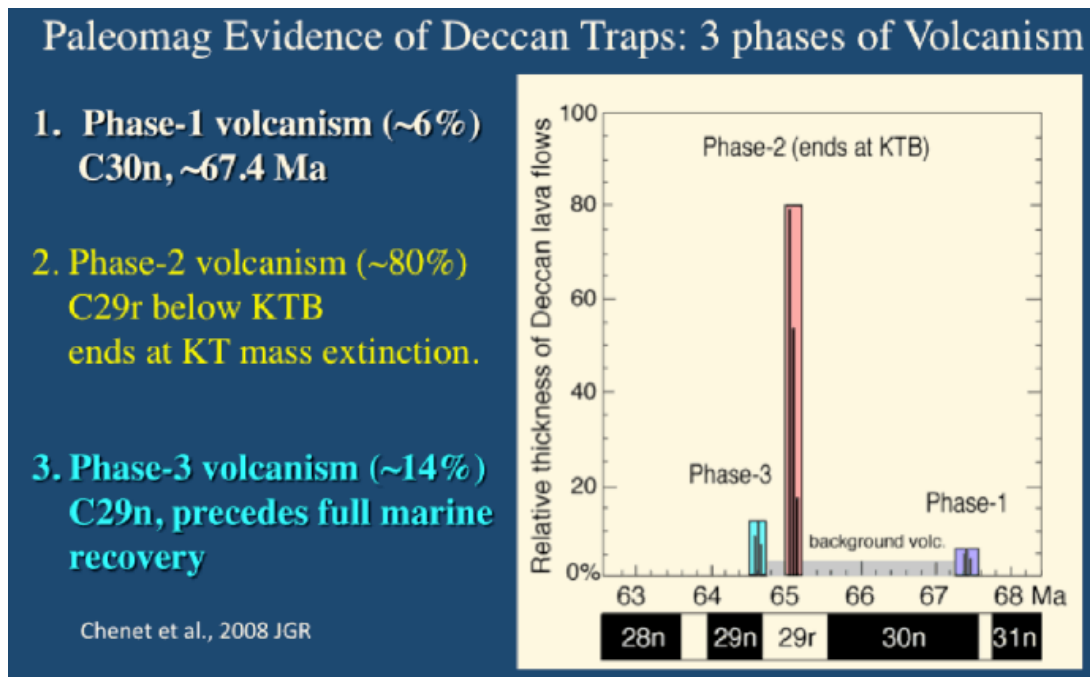


Figura 15: La datación del vulcanismo del Deccan revela que la fase principal de las erupciones comenzó durante la magnetozona C29r y terminó con la extinción en masa del KTB. (Modificado después de Chenet et al., 2007). (Keller *et al.*, 2011).

Existen más hipótesis que se asocian a esta extinción. Otra que podemos recalcar es el cambio del nivel del mar, hipótesis expuesta por Leonard Ginsburg en 1984, que defiende la extinción de organismos, no solo de los dinosaurios a finales del Cretácico, por fluctuaciones del nivel del mar. Después, Ginsburg (1984) mejoró su hipótesis introduciendo aspectos como el descenso de las temperaturas. Estas modificaciones del nivel del mar son influenciadas por cambios de temperatura y acreción de las dorsales oceánicas. Hipótesis que se muestra como alternativa a una extinción gradual del límite K/T en contraposición a una alternativa catastrofista.

La extinción de los dinosaurios es la más representativa de este acontecimiento, pero otras especies extintas asociadas a esta catástrofe, como son todas las variedades de belemnites, ammonites y determinados bivalvos como inocerámidos y rudistas son también extinciones muy notorias e importantes. Según MacLeod (1994), algunos grupos de bivalvos como los inocerámidos fueron extintos a principios del Maastrichtiense superior

aproximadamente tres millones de años antes al límite K/T, siendo aquí donde fue extinta la última especie de estos bivalvos (*T.argentea*).

Dentro de los foraminíferos (pequeños protistas ameboideos generalmente de aguas marinas, que se distinguen por tener una concha provista de cámaras comunicadas entre ellas), podemos encontrar los foraminíferos bentónicos que habitaban fondos oceánicos abisales y batiales (Coccioni y Galeotti, 1994), que sufrieron una extinción aproximadamente del 15%, pero no una extinción en masa. En este caso, los patrones cambiaron, los infaunales (organismos que habitan en el interior del sedimento marino), se vieron más perjudicados que los epifaunales (organismos anexos a otros organismos), por la reducida accesibilidad de nutrientes que bajaban de medios planctónicos (Peryt *et al.*, 2002; Alegret *et al.*, 2003; Alegret y Thomas, 2005). Los foraminíferos planctónicos si sufrieron una extinción en masa ya que se extinguieron bruscamente hasta el 90% de las especies. Existen estudios (Smit, 1982) que determinan que esta catástrofe afectó a todas las especies menos a una (*Guemhelitria cretácea*). En referencia a esto, el estudio de los cortes españoles (Canudo *et al.*, 1991; Canudo y Molina, 1992a y Arz *et al.*, 1992) han concluido que no solo sobrevivió una sola especie. Además, existen estudios realizados por Keller (1993), donde refleja que los foraminíferos planctónicos de altas latitudes se vieron menos damnificados que los de bajas latitudes. Por último, concluye que los foraminíferos planctónicos especializados, sufrieron una extinción masiva y, más gradual, para los menos adaptados.

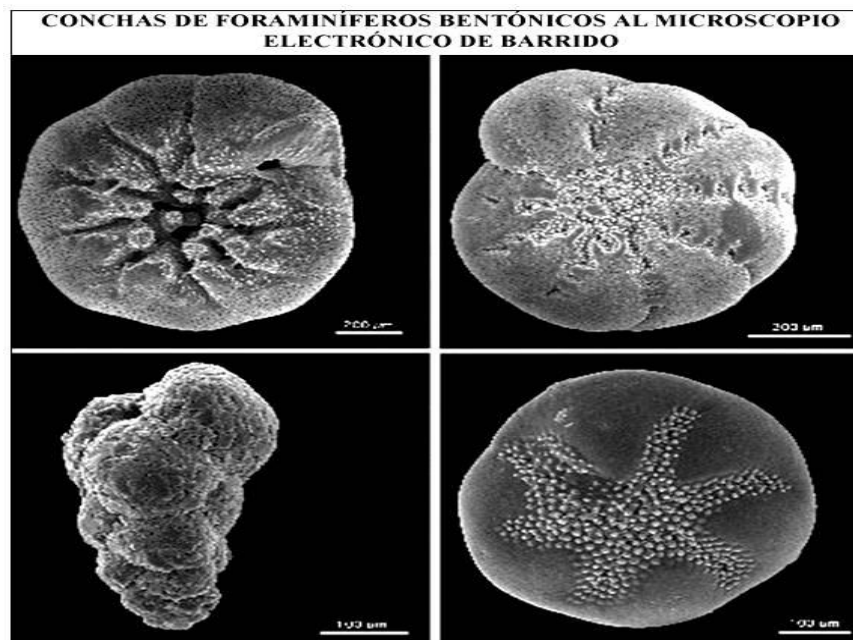


Figura 16: Conchas de foraminíferos bentónicos al microscopio electrónico de barrido que desaparecieron en la extinción del límite K/T [9].

En definitiva, los invertebrados más importantes extinguidos al final del Cretácico son los rudistas, belemnites, inocerámidos y ammonites, cuya afección fue del 100%; a los crinoides y a las plantas solo les afectó al 20% de la totalidad; las especies con esqueleto calcáreo fueron muy perjudicadas (90% de nannoplancton y 75% de foraminíferos planctónicos), y un 80% de braquiópodos y corales; los organismos silíceos, no fueron muy afectados por la extinción (25 % de diatomeas y un disminuido 10% de radiolarios); finalmente las algas rojas, cianobacterias y los erizos de mar sobrevivieron casi en su totalidad.



Figura 17: Rudistas [10].



Figura 18: Rudistas fósiles, Polyconites, Aptiense inferior, Sierra de Seguilí (Alicante, España), (Cedida por el Profesor Pedro Alejandro Ruiz Ortiz).



Figuras 19: Crinoidea, genero extinto en el Terciario [11].



Figura 20: Braquiópodo extinto en el cretácico [12].

Dentro del grupo de los vertebrados, los menos afectados fueron las tortugas, anfibios (como tritones y salamandras), mamíferos placentados y reptiles escamosos como camaleones, extinguiéndose hasta un 80% de mamíferos marsupiales y aproximadamente hasta la mitad de aves y cocodrilos. Los menos afectados fueron los peces óseos, pero muy afectados los tiburones y rayas (eslamobranquios).



Figura 21: camaleón (reptil escamoso), genero de los principales supervivientes al límite K/T [13].



Figura 22: rana (anfibio), genero de los principales supervivientes al límite K/T [14].



Figura 23: salamandra (anfibio), genero de los principales supervivientes al límite K/T [15].



Figura 24: Tortuga, genero de los principales supervivientes al límite K/T [16].

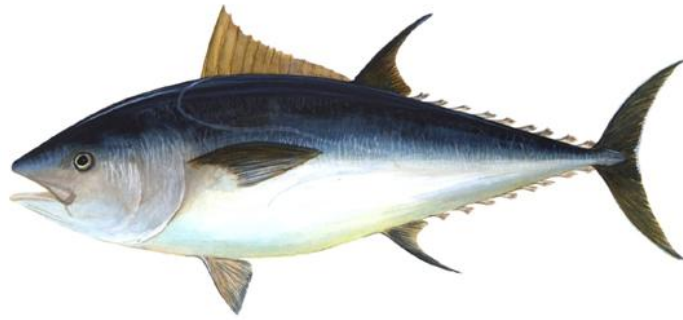


Figura 25: Atún de aleta azul (*Thunnus thynnus*), genero de los principales supervivientes al límite K/T [17].

No existe una relación directa entre la dimensión de la extinción y la riqueza específica, debido a que grupos con un gran número de especies fueron afectados tan poco o tanto como otros con un número de especies menor. Las comunidades afectadas de forma similar fueron las marinas, terrestres, nectónicas, planctónicas y bentónicas en esta extinción. La biota de las aguas dulces fue la menos afectada (Peryt *et al.*, 2002). Esto deja ver, que en los ambientes de agua dulce tienen menos dependencia de la productividad autótrofa ya que reciben, en su defecto, aportes organolépticos del exterior, lo que conlleva a que dispongan de nutrientes en periodos críticos. La extinción del límite K/T afectó, aparentemente, menos a regiones de alta latitudes que a zonas tropicales, esto se ha verificado solo en la extinción de los foraminíferos planctónicos. No se puede afirmar que exista un patrón en común entre las especies que fueron más afectadas en la extinción, dentro de algunos grupos de especies se ha buscado correlaciones entre el tamaño de los individuos, adaptación de sus nichos ecológicos, la magnitud de la catástrofe, pero todas estas relaciones se esfuman cuando se considera grupos de diferentes especies en conjunto.

Todas estas causas de extinción estudiadas se asocian a una causa única que prevalece sobre el resto de las hipótesis catastrofistas: desplome de las cadenas tróficas, como consecuencia del bloqueo de la fotosíntesis temporal, durante centenares o hasta miles de años después del impacto del meteorito. A partir de aquí, fueron proliferando muy pocas especies heterótrofas. La

recuperación de los ambientes terrestres fue más rápida que en ambientes marinos; aquí la recuperación comenzó muy lentamente; tras la catástrofe las comunidades marinas tardaron unos 300.000 años en reorganizarse, y su estructuración no se produjo en el fondo marino hasta 3 millones de años más tarde (D'Hont *et al.*, 1994). La recuperación marina se produjo por reinvasión de algunas especies que temporalmente estuvieron desaparecidas o descendientes de ellas, individuos en forma de esporas, gérmenes o incluso de diminutas poblaciones locales. La proliferación de la mayoría de las especies cretácicas después de la catástrofe es muy diversa, algunas comunidades desaparecidas, vuelven tras el periodo vacío de vida global. En muchos casos se hace referencia al "efecto Lázaro", que resucitan tras un largo periodo aparentemente extintos; por ejemplo, los briozoos marinos y ostrácodos de agua dulce (Leaky y Lewin, 1995).

En las hipótesis gradualistas, el proceso de extinción es mucho más prolongado, siendo la antesala de la extinción del Paleoceno – Eoceno, aproximadamente en 0,5 millones de años, y la extinción del límite K/T se debe principalmente a tres factores relacionados: 1.- Una bajada de las temperaturas a nivel global debido al descenso del nivel del mar, produciendo un gradiente térmico mayor, 2.- Las expulsiones masivas de material volcánico procedente de la meseta del Deccan, situado en India, que expulso basaltos produciendo depósitos de hasta 3.000 metros de espesor en este periodo, 3.- Pérdida de hábitats marinos por regresión, reducción y exhumación, conllevando a la disminución de las plataformas continentales.

Los que defienden ambas hipótesis comparadas, (gradualista y catastrofista), recurren al registro fósil, como fundamento de su ideología ante las desfavorables pruebas paleontológicas (Álvarez *et al.*, 1982; Macleod, 1994). Estos autores establecen que la perfección del registro se relaciona con la continuidad de procesos de sedimentación, que en ocasiones es inferido en base al espesor de depósitos preservados. Pese a que los tres procesos son independientes, es necesario buscar secciones estratigráficas ricas en material paleontológico para conseguir datos con mayor representatividad temporal y resolución.

En los últimos años está ganando peso las hipótesis del vulcanismo, concretamente de la erupción fisural del Deccan, de la mano de la profesora Keller (Universidad de Princeton, USA) y su equipo, en el que se integran científicos de otras nacionalidades (Suiza, por ejemplo). Además de las aportaciones que están realizando a partir del estudio de la segunda fase de la erupción fisural del Deccan, que ocurrió precisamente hace 66 Ma, en torno al límite K-Pg, también es crucial su aportación basada en datos bioestratigráficos de las sucesiones próximas al Golfo de Méjico, como la del río Brazos, donde obtienen una edad para el impacto de Chicxulub como 300.000 años más antiguo que el límite K-Pg (66 Ma).

K-Pg es la nueva expresión, más correcta, K, de Cretácico y Pg, de Paleógeno, de lo que hasta ahora se denominaba límite K-T, tomando las siglas del Cretácico y del Terciario, término este último que pertenece a un orden diferente al del Cretácico y que además está en desuso.

7 EXTINCCIONES POSTERIORES

7.1 Extinción del límite Paleoceno - Eoceno.

El límite Paleoceno – Eoceno, es menos conocido que la catástrofe ocurrida en el límite del Cretácico – Terciario, porque los efectos ocurridos en el primero, fueron más pequeños en diversos grupos de organismos, o directamente porque no se tiene tanta información en la actualidad. Este evento, es más conocido por la gran proliferación de la biodiversidad, que por las extinciones ocurridas. Desde el inicio del Siglo XIX, diferentes paleontólogos de vertebrados establecieron que, en esta época, se produjo una extraordinaria diversificación, llamada “evento de dispersión de los mamíferos”. En este episodio, hubo una gran interacción de mamíferos entre Europa, Norteamérica y Asia, gracias a puentes paleogeográficos, que se situaban entre el estrecho del Atlántico Norte y Bering (Clyde y Gingerich, 1998) , creciendo potencialmente la diversidad de mamíferos y produciéndose la Era de los

mamíferos. Comenzaron a aparecer numerosos órdenes de mamíferos, sobre todo, de primates del género prosimios, artiodáctilos, murciélagos, proboscídeos y perisodáctilos. Fueron creciendo, evolucionando en mamíferos de gran tamaño y al no enfrentarse a sus principales competidores, que eran los dinosaurios, la gran mayoría extintos en el límite del Cretácico- Terciario, ocuparon los nichos ecológicos que quedaron libres desde la extinción de estos últimos. Por otro lado, algunos de los grandes reptiles que sobrevivieron a la anterior catástrofe, como los cocodrilos, emigraron hacia zonas más cálidas. En resumen, hubo una gran migración de especies que estaban adaptadas a ambientes tropicales y subtropicales, desplazándose hasta latitudes más altas. Por ejemplo, según Harrington y Jaramillo (2007) “La vegetación típica tropical y subtropical que estaba dominada por especies de selva húmeda se extendió hacia los polos hasta los 50-60° de latitud” y además, añade, que resultados de estudios de esporomorfos (esporas y polen) del Golfo de México afirman que la diversidad creció aproximadamente durante 1 millón de años y seguidamente hubo una extinción de casi el 20% de la palinoflora tropical.

Existieron más migraciones en ámbitos marinos que se han podido documentar hacia latitudes más altas. Se produjo una gran diversificación de los foraminíferos planctónicos como los acaríninidos, que evolucionaron, en diversas especies como; *Acarinina Africana*, *Morozovella Allisonensis* y *Acarinina Sibaiyaensis*. Estas importantes migraciones de zonas tropicales a latitudes altas fueron identificadas en algunos cortes españoles (Canudo *et al.*, 1995; Arenillas *et al.*, 1999; Molina *et al.*, 1999). Otros que experimentaron una gran diversificación y no una extinción, los nanofósiles calcáreos. Grupos oligotróficos como *Zyghabolithus*, *Octolithus*, *Sphenolithus* y *Faxiculithus* sufren un descenso muy fuerte, y formas residuadas comienzan a aumentar. “Todos estos cambios manifiestan un incremento de nutrientes y sedimentación terrígena siliciclástica” (Agnini *et al.*, 2007). Por otro lado, los dinoflagelados manifestaron su máximo esplendor en el género *Apectodinium*, que se vieron afectados, pero no sufrieron extinción en masa. Este máximo esplendor, derivó de una migración global por consecuencia del aumento de las temperaturas, hacia latitudes más altas (Crouch *et al.*, 2001). También, los macroforaminíferos bentónicos como *Nummulites* o *Alveolina*, experimentaron

una gran diversificación y aumento de tamaño desde el inicio Ileridiense (Orue-Etxebarria *et al.*, 2001).

El límite del Paleoceno - Eoceno ha sido datado hace, aproximadamente , 55,8 millones de años en el corte de Dababiya, en Egipto. Los estudios realizados en el isótopo ^{18}O en las conchas de foraminíferos, muestran resultado negativo, que establecen un aumento de temperatura, alcanzando niveles similares a los más altos del Cretácico (Shackleton, 1986). También, detallan que el isótopo ^{13}C , experimenta un descenso que coincide con el periodo de extinción. La crisis de extinción es asociada a una disminución del contenido de oxígeno (Thomas, 2003) y un calentamiento global de los fondos oceánicos (Kennett y Stott, 1991). Esta crisis, es la que más perjudicó a los foraminíferos que habitaban fondos marinos abisales y batiales (Kennett y Stott, 1991; Thomas y Shackleton, 1996). A los ostrácodos, que habitaban fondos marinos, no se les observa una extinción tan catastrófica, pero un pequeño porcentaje de especies desaparecieron coincidiendo con este evento (Guernet y Molina, 1997). Los ostrácodos calcificados del Paleoceno, específicamente los taxones epifaunales, fueron reemplazados, aproximadamente en 10.000 años por un conjunto de que pequeñas formas con pared fina, generalistas y oportunistas que subsistieron entre 25.000 y 40.000 años. Seguidamente, esta gran fauna de Ostrácodos resurgió y volvieron a los fondos marinos batiales, pero las especies eran más pequeñas y menos calcificadas (Steineck y Thomas, 1996).

Existieron cambios en el nivel del mar, aproximadamente 60.000 años antes de este evento, hubo una caída del nivel del mar de 15 metros, a la que le siguió una subida de 20 metros durante este evento (Speijer y Morsi, 2002). En general, en este evento, al contrario que el límite del Cretácico - Terciario, el grupo más afectado en esta extinción fueron los bentónicos de fondos marinos que experimentaron una extinción gradual muy rápida (Molina, 2006). En la actualidad, existen varias hipótesis que intentan explicar cuáles fueron las causas detonantes de esta catástrofe y aumento global de las temperaturas.

Entre todas las causas que se barajan, la más aceptable, sugiere que el incremento de las temperaturas fue iniciado por la apertura del Atlántico Norte, generando un gran vulcanismo e incremento de la actividad hidrotermal,

provocando la liberación de grandes cantidades de CO₂ (Owen y Rea, 1992,) y el cierre del Mar Tetis, como consecuencia, del desplazamiento de las placas africanas hacía Euroasia y la placa india. Debido al cierre del Mar del Tetis, se produjeron variaciones en el modelo de circulación oceánica, donde en este momento, existía una circulación termohalina, donde las aguas en las profundidades se generaban en las regiones polares y pasó a un sistema de circulación halotermal, donde las aguas en las profundidades oceánicas se generaron en zona tropical del Mar del Tetis. Todo esto, provocó la elevación paulatinamente de las temperaturas del fondo marino, desequilibrando los depósitos de hidratos de metano y liberando enormes cantidades de metano al mar y de carbono orgánico ¹²C.

El aumento en la atmosfera de metano y CO₂, provocó efecto invernadero (Sloan *et al.*, 1992; Dickens *et al.*, 1997), provocando un evento hipertermal (Arenillas *et al.*, 1999; Arenillas y Molina, 2000; Thomas y Zachos, 2000; Thomas, 2003), llegando a las temperaturas más elevadas del Terciario. La superficie del Antártico llegó a unas temperaturas de 18°C, incrementándose aproximadamente en 10°C y siendo prácticamente tropical (Sluijs *et al.*, 2006).

Se produjeron cambios en los océanos, aumento el nivel del mar, fueron anóxicos o hipóxicos. El conjunto de todo esto provocó grandes acumulaciones de la capa de arcilla en el límite del Paleoceno-Eoceno, donde en el inicio de este, comienza la extinción. En resumen, en esta extinción, existe una correlación entre la causa y efecto que engloba la transgresión, el evento hipertermal, la anoxia, el aumento de los niveles de equilibrio de calcita, y la extinción de los foraminíferos que habitaban en los fondos abisales y batiales.

7.2 Extinción del Eoceno Superior

En esta época, se generaron numerosos eventos de extinción que perjudicaron a varios grupos paleontológicos, tanto continentales como marinos. Por otro lado, varios autores consideran que solo se produjo un evento de extinción gradual, que duró, aproximadamente, 10 millones de años, desde la mitad del

Eoceno hasta el Oligoceno inferior. Las causas generales de esta extinción, son los impactos de numerosos meteoritos (Ganapathy, 1982; Álvarez *et al.*, 1982) y la continua disminución de las temperaturas (Stanley, 1984). Hay que recalcar, que la disminución de las temperaturas fue previa al primer impacto del meteorito, por tanto, el causante del descenso de las temperaturas y de las extinciones no fue el impacto del meteorito. Además, el registro fósil manifiesta que varias extinciones se agruparon en dos eventos; una en el tránsito Eoceno medio y Eoceno superior y otra en el límite Eoceno-Oligoceno.

7.2.1 Límite del Eoceno Medio – Eoceno Superior

Existen numerosos grupos, tanto continentales como marinos, que experimentan tasas muy altas de extinción, las especies tropicales fueron las más perjudicadas (Prothero y Berggren, 1992). El reparto estratigráfico de especies de moluscos en el Golfo de México, refleja una extinción gradual que comenzó el Eoceno medio y finalizando en el Oligoceno, es decir, en el periodo de transición del Eoceno medio - Eoceno superior. Hansen (1987), establece que la principal causa de esta extinción fue la disminución de las temperaturas, teniendo un gran efecto perjudicial en taxones de gasterópodos y bivalvos que estaban adaptados a aguas cálidas. Además, otro autor Hickman (2003), documenta que se extinguieron hasta el 100% de los moluscos en la costa Oeste de Norteamérica. También, Gaskell (1991) manifiesta que la extinción de foraminíferos bentónicos del Golfo de México refleja una relación entre las fluctuaciones climáticas y las extinciones. Una vez que los foraminíferos consiguieron su máximo punto de diversidad en el Eoceno medio, varias especies como *Nummulites* y *Alveolina*, de estrategia K, desaparecieron al final del evento (Hallock *et al.*, 1991). En términos cronológicos, este evento se establece, aproximadamente, hace 38 Millones de años.

La segunda extinción de los foraminíferos planctónicos más importantes, tras la mayor, que se produjo en el límite del Crétacico – Paleoceno, Taxones muy abundantes (*Acarinina* y *Morozovella*), que estaban muy diversificados en el Eoceno medio, desaparecieron de forma gradual en este periodo. La causa

más aceptable fue el continuo enfriamiento, el deterioro por simbiosis con algas y el incremento de productividad en aguas superficiales (Wade, 2004). Se observaron la extinción de tres de los dieciséis géneros que existían (19%) (Morozovella, Acarinina y Truncorotaloides). La biodiversidad descendió en un 25 %, debido a que, desaparecieron nueve de 36 especies reconocidas. (Gonzalo y Molina, 1992; Gonzalo y Molina, 1996). El periodo de extinción fue muy largo, que tuvo una duración de 700.000 años (Molina, 2006).

El movimiento de las placas australianas, antártica y americana, provocó un aislamiento climático en la Antártida, generando un masivo enfriamiento de la región, siendo el origen de hielo permanente en la región del polo Sur. Esta acumulación de nieve y hielo provocó un incremento continuo del efecto albedo, reflejando los rayos de sol y haciendo disminuir la temperatura media global. Esto, se ha documentado estudiando el ^{18}C , que inicia una glaciación antártica (Shackleton y Kennett, 1975; Livermore *et al.*, 2005; Tripathi *et al.*, 2005). Esta época de enfriamiento, no se ha relacionado con impactos de meteoritos, debido a que no existen evidencias de impactos. La causa desencadenante fue la separación de las placas tectónicas Australianas, americana y Antártica, dando origen al enfriamiento climático, generando la extinción de innumerables especies adaptadas a zonas cálidas.

7.2.2 Límite del Eoceno - Oligoceno

Durante el límite Eoceno-Oligoceno, las especies emblemáticas que más se vieron afectadas, fueron los mamíferos, que padecieron una gran renovación, conocida como la “gran ruptura faunística de Stehlin”. Provocó una intensa extinción de muchos mamíferos, sobre todo, de especies europeas, que posteriormente, fueron sustituidas por especies inmigrantes procedentes de Asia, afectando a la flora y fauna endémica. Aproximadamente, el 60 % de taxones de mamíferos fueron extinguidos y reemplazados por rumiantes, carnívoros y rinocerontes y, favoreciendo las migraciones entre Europa y Asia. Muchas especies autóctonas se extinguieron como consecuencia de la invasión de gran cantidad de especies exóticas en Europa, como consecuencia

de mecanismos como la competencia interespecífica, extinguiéndose antes, las especies que estaban adaptadas a una temperatura más cálida.

Existen estudios, como el de la Costa Oeste de EEUU, donde se documenta una extinción de moluscos en esta época (Hickman, 2003). En la costa Norte del Golfo de México la población de molusco se renovó un 90%. También, existen estudios paleoclimáticos que se han realizado sobre los otolitos de algunos peces, que establecen que las temperaturas de los inviernos alcanzaron 4 °C más que lo normal, siendo unos de los detonantes de la extinción de las poblaciones de moluscos (Ivany *et al.*, 2000). Otros estudios en Oregón sobre la flora e invertebrados, evidencian una sequia gradual y enfriamiento durante el Límite Eoceno-Oligoceno (Retallack *et al.*, 2004). Los foraminíferos reflejan una extinción selectiva, los más perjudicados en este límite fueron los que poseían concha calcárea, al contrario que lo sucedido en el límite del Cretácico - Paleoceno (Banerjee y Boyajian, 1996).

La extinción de los moluscos, especies de floras y mamíferos se produce de forma rápida, todavía no está bien definida la edad, pero existen investigadores de macroforaminíferos que manifiestan que especies de discociclínidos fueron extintos en este periodo de transito del Eoceno - Oligoceno. El estudio de los foraminíferos, ha permitido datar el límite del Eoceno -Oligoceno aproximadamente hace 33,9 millones de años. Concretamente Premoli Silva *et al.*, (1987) utiliza los últimos hantkenínidos como criterio para caracterizar y correlación.

Los cortes españoles más representativos para estudiar los foraminíferos son Torre Cardela (Martínez Gallego y Molina, 1975), Molino de Cobo (Molina *et al.*, 1988) y Fuente Caldera (Molina, 1986; Molina *et al.*, 2006a), localizados en la provincia de Granada, donde se puede observar los patrones de extinción y duración de las etapas. En esta catástrofe, el grupo de especies más perjudicado fueron los hantkenínidos, provocando aproximadamente la extinción del 17 % de toda la especie, extinguiéndose una de las seis existentes en ese momento. Fueron extintos tres géneros: Turborotalia, Cribrohanntkenina y Hantkenina, correspondiendo aproximadamente al 38% de los géneros que existían. El periodo de extinción comenzó con la extinción de

Turborotalia cocoaensis y finalizó con la extinción de *Cribohantkenina lazzarii*. Este periodo según Molina (2006) fue corto, duró aproximadamente 40.000 años.

El origen de esta extinción fue la misma que generó el gradual enfriamiento provocado por la Corriente Circumpolar Antártica, que se agravó debido a la unión de Asia y Europa. Este prolongado enfriamiento, agravado por la acción del albedo, originó la aparición de un gran casquete de hielo en la zona de la Antártida (Livermore *et al.*, 2005). Según estudios sobre isótopos de oxígeno, este enfriamiento coronó el límite Eoceno - Oligoceno. La catástrofe de este evento fue muy similar al límite del Eoceno medio -Eoceno superior, donde se extinguieron un gran número de especies adaptadas a zonas cálidas, que sobrevivieron a la anterior catástrofe. Por último, en la base del Oligoceno sobrevivió una fauna poco diversificada y adaptada a aguas frías o templadas. La causa principal desencadenante de esta extinción, es la misma causa que de la separación de las placas tectónicas de Australia, Antártida y de América del Sur, generando un nuevo enfriamiento prolongado, muy probablemente agravado por la unión de Asia y Europa.

8 CONCLUSIONES

Las extinciones que han sucedido a lo largo de la Historia de la Tierra tuvieron probablemente diferentes causas desencadenantes. En términos generales, se puede decir que el origen de una extinción puede ser de tipo geológico, biológico o extraterrestre. Las causas geológicas como vulcanismos, cambios climáticos, cambios de nivel del mar y cambios de corrientes provocados por la tectónica de placas, son las causas más comunes. Biológicas como endemismos, y varios fenómenos de competencia y, extraterrestres como grandes impactos de cometas o meteoritos y posibles radiaciones solares y cósmicas.

Las extinciones masivas, precisan causas extraordinarias, mientras que en lo que se denomina “extinción de fondo” predominan causas biológicas, tales

como endemismos o competencias. En la extinción gradual, predominan causas geológicas, sobre todo cuando se acelera.

Entre todos los factores que determinan una extinción, la temperatura suele ser uno de los más importantes y presente en todas las catástrofes. Las extinciones suelen estar generadas por descensos de temperatura globales mientras que, por el contrario, los incrementos de las temperaturas ocasionan un aumento de la diversidad de especies. En las zonas tropicales existe una mayor diversidad y más especializada, durante estos descensos de temperatura globales, puede ocurrir: 1.- Algunas especies adaptadas no consiguen migrar para equilibrar su temperatura y desaparecen, 2.- Otras pueden migrar, hacia latitudes más altas, lo que conlleva mucho tiempo de evolución para adaptarse nuevas temperaturas.

El impacto de un gigantesco meteorito que ocasionó un cráter de aproximadamente 10 Km en la península de Yucantán unido, con el gran vulcanismo, concretamente, la erupción fisural del Deccan, fueron el origen de la extinción en el límite del Cretácico – Terciario. Este impacto, dispersó por todo el planeta iridio, microtecticas, espinelas de níquel, etc. Además, las múltiples erupciones volcánicas del Deccan, en India, las inmensas cantidades de gases y polvo que fueron expulsadas, originaron modificaciones de temperaturas y luminosidad a nivel global, colapsando ecosistemas marinos y terrestres. Estos cambios generaron una extinción veloz y simultánea de muchos grupos de distintas especies de organismos, tanto en ambientes terrestres como en marinos, siendo por sus dimensiones catastróficas la segunda extinción masiva mayor después de la del límite del Pérmico – Triásico.

El cierre del Mar del Tetis y la apertura del Atlántico, provocó modificaciones en las corrientes oceánicas y un intenso vulcanismo, generando un incremento de temperaturas en el límite Paleoceno – Oligoceno. Las temperaturas se incrementaron cambiando un sistema de circulación termohalina a un sistema halotermal, desequilibrando los depósitos de metanos localizados en los fondos marinos. El dióxido de carbono y el metano generarían un poderoso efecto invernadero y un veloz fenómeno hipertermal. Este incremento de

temperaturas, provocó anoxia en el océano y la subida del nivel del mar, generando extinción de los foraminíferos bentónicos de los fondos abisales y batiales. Sin embargo, ayudó a un gran número de especies a diversificarse y emigrar hacía latitudes más altas.

La separación definitiva de América del Sur y la Antártida probablemente fue el origen de la extinción del Eoceno superior. Provocó una corriente en las cercanías de la Antártida enfriando el clima de la región, originando hielos y nieves permanentes en la Antártida. Como consecuencia de la formación de la Antártica se generó un efecto albedo muy intenso, reflejando más rayos solares y produciendo una disminución de la temperatura a nivel global con una duración de millones de años.

9 AGRADECIMIENTOS

Un objetivo más conseguido, no existen palabras de gratitud hacia mis padres, Emilio y Pilar, el constante apoyo durante estos últimos años y momentos complicados. Por facilitarme el apoyo económico y sobre todo, por haber sido un modelo a seguir para mí.

A mi tutor de proyecto, Don Pedro Alejandro Ruiz Ortiz, primero, por la paciencia y esfuerzo que ha demostrado y me ha transmitido continuamente. Segundo, por fomentar en mí, aspectos como iniciativa, trabajo y esfuerzo. Sin su dedicación, este trabajo, no hubiera sido posible.

10 . REFERENCIAS

Agnini, C., Fornaciari, E., Rio, D., Tateo, F., Backman, J. Giusberti, L., 2007. Responses of calcareous nannofossil assemblages, mineralogy and geochemistry to the environmental perturbations across the Paleocene/Eocene boundary in the Venetian Pre-Alps. *Marine Micropaleontology*, 63, 19-38.

Alegret, L, Molina, E. Thomas, E., 2003. Benthic foraminiferal turnover across the Cretaceous/Paleogene boundary at Agost (southeastern Spain): paleoenvironmental inferences. *Marine Micropaleontology*, 48, 251-279.

Alegret, L., Thomas, E., 2005. Cretaceous/Paleogene boundary bathyal paleoenvironments in the central North Pacific (DSDP Site 465), the

Northwestern Atlantic (ODP Site 1049), the Gulf of Mexico and the Tethys: The benthic foraminiferal record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 224, 563-82.

Alegret, L., Ortiz, S., Arenillas, I. Molina, E., 2005b. Paleoenvironmental turnover across the Paleocene/Eocene Boundary at the Stratotype section in Dababiya (Egypt) based on benthic foraminifera. *Terra Nova*, 17, 526-536.

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

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

Arenillas, I., Molina, E. Schmitz, B., 1999. Planktic foraminiferal and $\delta^{13}\text{C}$ isotopic changes across the Paleocene/Eocene boundary at Possagno (Italy). *International Journal of Earth Sciences*, 88, 352-364.

Arenillas I. Molina E., 2000. Reconstrucción paleoambiental con foraminíferos planctónicos y cronoestratigrafía del tránsito Paleoceno-Eoceno de Zumaya (Guipúzcoa). *Revista Española de Micropaleontología*. 32(3), 283-300.

Arz, J.A., Canudo, J.L. Molina E., 1992: Estudio comparativo del Maastrichtense de Zumaya (Pirineos) y Agost (Béticas) basado en el análisis cuantitativo de los foraminíferos planctónicos. *Actas III Congreso Geológico de España*. 1, 487-491.

Banerjee A. Boyajian, G., 1996. Changing biologic selectivity of extinction in the foraminifera over the past 150 m.y. *Geology*, 24(7), 607-610.

Brock J., MADIGAN, M.; MARTINKO, J. M.; PARKER. *Biología de los Microorganismos*, 1999.

Canudo, J.L., Keller, G. Molina, E., 1991: Cretaceous/tertiary boundary pattern and faunal turnover at Agost and Caravaca. S.L. *Spain Marne Micropaleontology* 17,319-341.

Canudo, J.L. Molina, E., 1992a: Bioestratigrafía y evolución de los foraminíferos del límite Crétacico/ Terciario en Osinaga (Principio de Navarra), *Actas III Congreso Geológico de España*. 2, 54-62.

Canudo, J.L., Keller, G., Molina, E. Ortiz, N., 1995. Planktic foraminiferal turnover and $\delta^{13}\text{C}$ isotopes across the Paleocene-Eocene transition at Caravaca and Zumaya, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114, 75-10.

Chenet, A.-L., Quidelleur, X., Fluteau, F., Courtillot, V., 2007. 40K/40Ar dating of the main Deccan large igneous province: further evidence of KTB age and short duration. *Earth and Planetary Science Letters*. 263, 1–15.

Chenet, A.-L., Fluteau, F., Courtillot, V., Gerard, M., Subbarao, K.V., 2008. Determination of rapid Deccan eruptions across the Cretaceous–Tertiary boundary using paleomagnetic secular variation: results from a 1200-m-thick section in the Mahabaleshwar. *Journal of Geophysical Research* 113.

Chenet, A.L., Courtillot, V., Fluteau, F., Gérard, M., Quidelleur, X., Khadri, S.F.R., Subbarao, K.V., Thordarson, T., 2009. Determination of rapid Deccan eruptions across the Cretaceous–Tertiary boundary using paleomagnetic secular variation: 2. Constraints from analysis of eight new sections and synthesis for a 3500-m-thick composite section. *Journal of Geophysical Research* 114 (B06103).

Clyde W.C. Gingerich, P.D., 1998. Mammalian community response to the latest Paleocene thermal maximum: an isotaphonomic study in the northern Bighorn Basin, Wyoming. *Geology*, 26, 1011-1014.

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

Courtillot, V.E., Besse, J., Vandamme. Montigny, R., Jaeger, J.J. Cappetta., 1986. Deccan flood basalts at the Cretaceous/Tertiary Boundary: *Earth and Planetary Science Letters*. 80,361-374.

Crouch, E.M., Heilmann-Clausen, C., Brinkhuis, H., Morgans, H.E.G., Rogers, K.M., Egger, H. Schmitz, B., 2001. Global dinoflagellate event associated with the late Paleocene thermal maximum. *Geology*, 29(4), 315-318.

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

D'Hondt, S., Pilson, M.E.Q. Sigurdsson, H., Hanson, A.K. Carey, S., 1994. Surface-water acidification and extinction at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Geology*, 22, 983-986.

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

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

Gaskel, B.A., 1991. Extinction patterns in Paleogene benthic foraminiferal faunas: relationship to climate and sea level. *Palaaios*, 6(1), 2-16.

Gertsch, B., Keller, G., Adatte, T., Berner, Z., 2011. Platinum Group Element (PGE) Geochemistry of Brazos Sections, Texas, U.S.A. In: Keller, G., Adatte, T. (Eds.), *The End-Cretaceous Mass Extinction and the Chicxulub impact in Texas: SEPM Special Publication*, No. 100.

Ginsburg, L., 1984. Théories scientifiques et extinctions des dinosaures. *Comptes- Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*. 298 (II), 317-320.

Gonzalvo, C. Molina, E., 1992. Bioestratigrafía y cronoestratigrafía del tránsito Eoceno-Oligoceno en Torre Cardela y Massignano (Italia). *Revista Española de Paleontología*, 7, 109-126.

Gonzalvo, C. y Molina, E. 1996. Bioestratigrafía y cronoestratigrafía del tránsito Eoceno medio-Eoceno superior en la Cordillera Bética. *Revista Española de Micropaleontología*, 27, 25-44.

Gonzalvo, C. Molina, E., 1996. Bioestratigrafía y cronoestratigrafía del tránsito Eoceno medio-Eoceno superior en la Cordillera Bética. *Revista Española de Micropaleontología*, 27, 25-44.

Guernet C. Molina E., 1997. Les Ostracodes et le passage Paléocène-Eocène dans les Cordillères Bétiques (coupe de Caravaca, Espagne). *Geobios*. 30(1), 31-43.

Hallock, P., Premoli Silva, I. Boersma, A., 1991. Similarities between planktonic and larger foraminiferal evolutionary trends through Paleogene paleocenographic changes. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 83, 49-64.

Hansen, T.A., 1987. Extinction of late Eocene to Oligocene molluscs: relationship to shell area, temperature changes, and impact events. *Palaios*, 2(1), 69-75.

Harrington G.J. Jaramillo, C.A., 2007. Paratropical floral extinction in the late Paleocene-early Eocene. *Journal of the Geological Society*, 164(2), 323-332.

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

Ivany, L.C., Patterson, W.P. Lohmann, K.C., 2000. Cooler winters as a possible cause of mass extinctions at the Eocene/Oligocene boundary. *Nature*, 407, 887-890.

Kaiho, K., Yatsu, S., Oba, M., Gorjan, P., Casier, J.G., Ikeda, M., 2013. "A forest fire and soil erosion event during the Late Devonian mass extinction": *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Elsevier, 392: 272-280. Japón.

- Keller, G., 1993. The Cretaceous-Tertiary boundary transition in the Antarctic Ocean and its global implications. *Maring Micropaleontology*, 21, 1-45.
- Keller, G., Adatte, T., Gardin, S., Bartolini, A., Bajpai, S., 2008. Main Deccan volcanism phase ends at K-T mass extinction: Evidence from the Krishna-Godavari Basin, SE India. *Earth and Planetary Science Letters – Journal*, 268, 293-311.
- Keller, G., Abramovich, S., Berner, Z., Adatte, T., 2009. Biotic effects of the Chicxulub impact, K-T catastrophe and sea-level change in Texas. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 271: 52-68.
- Keller, G. Bhowmick, P.K., Upadhyay, H., Dave, A., Reddy, A.N., Jaiprakash, B.C., Adatte, T., 2011. Deccan volcanism linked to the Cretaceous-Tertiary Boundary (KTB) mass extinction: New evidence from ONGC wells in the Krishna-Godavari Basin, India. *Journal of the Geological Society of India*, vol. 78, pp. 399- 428.
- Keller, G., Adatte, T., Bhowmick, P.K., Upadhyay, H., Dave, A., Reddy, A.N., Jaiprakash, B.C., 2012. Nature and timing of extinctions in Cretaceous-Tertiary planktic foraminifera preserved in Deccan intertrappean sediments of the Krishna-Godavari Basin, India.
- Keller, G., 2014. Deccan volcanism, the Chicxulub impact and the end-Cretaceous mass extinction: Coincidence? Cause and Effect? In: *Volcanism, Impacts and Mass Extinctions: Causes and Effects* (Eds.) Keller, G., Kerr, A., *GSA Special Paper 505*.
- Kennet, J.P. Stott, L.D., 1991. Abrupt deep-sea warming, palaeoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Palaeocene, *Nature*, 353, 225-229.
- Leakey, R. Lewin R., 1995. The sixth extinction. Patterns of life and the future of humankind. Doubleday, New York. 271 pp.
- Livermore, R., Nankivell, A., Eagles, G. Morris, P., 2005. Paleogene opening of Drake Passage. *Earth and Planetary Science Letters*, 236, 459-470.
- Lourens, L.J., Sluijs, A., Kroon, D., Zachos, J.C., Thomas, E., Rohl, U. Bowles, J., 2005. Astronomical pacing of late Palaeocene to early Eocene global warming events. *Nature*, 435, 1083-1087.
- MacLeod, K.G., 1994. Extinction of inoceramid bivalves in Maastrichtian strata of the Bay of Biscay region of France and Spain. *Journal of Paleontology*, 68(5), 1048-1066.

Martínez Gallego, J. Molina, E., 1975. Estudio del tránsito Eoceno-Oligoceno con foraminíferos planctónicos al Sur de Torre Cardela (Provincia de Granada, Zona Subbética). *Cuadernos de Geología*, 6, 177-19.

McGhee, G. R., 1996. The Late Devonian Mass Extinction. The Frasnian-Famenian Crisis". *Columbia University Press*, New York. 303 pp

Molina, E., 1986. Description and biostratigraphy of the main reference section of the Eocene/Oligocene boundary in Spain: Fuente Caldera section. In: Terminal Eocene Events. (Eds. Pomerol Ch. y Premoli Silva I.). Elsevier, Amsterdam, 53-63.

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

Molina, E., 1995. "Modelos y causas de extinción masiva". *Interciencia*, 20 (2): 83-89.

Molina, E., Arenillas, I. Pardo, A., 1999. High resolution planktic foraminiferal biostratigraphy and correlation across the Paleocene/Eocene boundary in the Tethys. *Bulletin de la Société géologique de France*, 170, 521-530.

Molina E., Alegret L., Arenillas I., Arz JA., Gallala N., Hardenbol J., Von Salis K., Steurbaut E., Vandenbeghe N. Zaghib-Turki D., 2006a. The Global Boundary Stratotype Section and Point for the base of the Danian Stage (Paleocene, Paleogene, "Tertiary", Cenozoic) at El Kef, Tunisia: original definition and revision. *Episodes*, 29(4), 263-278.

Molina, E., 2006. Evidencias y causas de los principales eventos del Paleógeno basadas en los patrones de extinción y supervivencia de los foraminíferos. *Revista Española de Paleontología*, 21(2), 159-173.

Officer, C.B. Drake, C.L., 1985. Terminal Cretaceous environmental events, *Science* 277, 1161-1167.

Orue-Etxebarria, X., Pujalte, V., Bernaola, G., Apellaniz, E., Baceta, J.I., Payros, A., Núñez-Betelu, K., Serra-Kiel, J. Tosquella, J., 2001. Did the late Paleocene Thermal Maximum affect the evolution of larger foraminifers? Evidence from calcareous plankton of the Campo section (Pyrenees, Spain). *Marine Micropaleontology*, 41, 45-7.

Owen, R.M. Rea, D.K., 1992. Sea floor hydrothermal activity links climate to tectonics: The Eocene CO₂ greenhouse. *Science*, 227, 166-169.

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

Pollack, J.B., Toon, O.B., Ackerman, T.P., McKay, C.P. Turco, R.P., 1983. Environmental effects of an impact-generated dust cloud: implications for the Cretaceous-Tertiary extinctions. *Science*, 219, 287-289.

Premoli Silva, I., Coccioni, R. Montanari, A. (eds.) 1988. The Eocene-Oligocene boundary in the Marche-Umbria basin Italy. Proceedings of the Eocene-Oligocene Boundary Meeting, Ancona., 1987. *Annibali/IUGS*, 268 pp.

Prothero, D.R. Berggren, W.A. eds., 1992. Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution. Princeton University Press. 568 pp.

Retallack, G.J., Orr, W.N., Prothero, D.R., Duncan, R.A., Kester, P.R. Ambers, C.P., 2004. Eocene-Oligocene extinction and paleoclimatic change near Eugene, Oregon. *GSA Bulletin*, 116(7-8), 817-839.

Schmitz, B., Asaro, F., Molina, E., Monechi, S., Von Salis, K. Speijer, R.P., 1997. High-resolution iridium, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, foraminifera and nannofossil profiles across the latest Paleocene benthic extinction event at Zumaya, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 133, 49-68.

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

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

Shackleton, N.J., 1986. Paleogene stable isotope events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 57, 91-102.

Sigurdsson, H., Bonté, P., Turpin, L., Chaussidon, M., Metrich, N., Steinberg, M., Pradel, P. D'Hondt, S., 1991. Geochemical constraints on source region of Cretaceous/Tertiary impact glasses. *Nature*, 353, 839-842.

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

Sluijs, A., Schouten, S., Pagani, M., Woltering, M., Brinkhuis, H., Damsté, J. S. S., Matthiessen, J., 2006. Subtropical Arctic Ocean temperatures during the Palaeocene/Eocene thermal maximum. *Nature*, 441(7093), 610-613.

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

Smit, J., 1982. Extinction and evolution of planktonic foraminífera after a major impact at the Cretaceous/ Tertiary boundary, *GSA Special Paper* 190:329-352.

Speijer, R.P. Morsi, A.M., 2002. Ostracode turnover and sea-level changes associated with the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Geology*, 30(1), 23-26.

Stanley, SM., 1984. Temperature and biotic crises in the marine realm. *Geology*, 12, 205-208.

Steineck, P.L. Thomas, E., 1996. The latest Paleocene crisis in the deep sea: ostracode succession at Maud Rise, southern ocean. *Geology*, 24(7), 583-586.

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

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

Thomas, E., 2003. Extinction and food at the sea floor: a high-resolution benthic foraminiferal record across the Initial Eocene Thermal Maximum, Southern Ocean Site 690. In: Causes and Consequences of Globally Warm Climates of the Paleogene (Eds. Wing, S. et al.). *Geological Society of America, Special Paper*, 369, 319-332.

Tripathi, A., Backman, J., Elderfield, H. Ferretti, P., 2005. Eocene bipolar glaciation associated with global carbon cycle changes. *Nature*, 436, 341-346.

Wade, B.S., 2004. Planktonic foraminiferal biostratigraphy and mechanisms in the extinction of *Morozovella* in the late middle Eocene. *Marine Micropaleontology*, 51, 23-38.

Wignall, P.B., 2004. Causes of mass extinctions. In: Taylor, P.D. ed. Extinctions in the History of Life. Cambridge University Press, 119-150.

Wolbach, W.S., Lewis, R.S. Anters, E., 1985. Cretaceous extinctions: Evidence for wildfires and search for meteoritic material. *Science*, 230, 167-170.

REFERENCIAS WEB

[1]

<https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbn=isch&#tbn=isch&q=fauna+ediacara&imgsrc=oCVM-l19Xe7tTM%3A>

[2]

<https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&#tbm=isch&q=fauna+ediacara&imgsrc=4Da7CEkwEDgDNM%3A>

[3] https://es.wikipedia.org/wiki/Extinci%C3%B3n_masiva

[4]

https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&sa=X&ved=0ahUKEwigqbzLnYTNAhVTsBQKHYNCDVMQ_AUIBigB&dpr=1.1#tbm=isch&q=extincion+de+fondo+y+masiva&imgsrc=U_2WX4Eq3RCYkM%3A

[5] https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&sa=X&ved=0ahUKEwigqbzLnYTNAhVTsBQKHYNCDVMQ_AUIBigB&dpr=1.1#tbm=isch&q=trilobites+fosiles&imgsrc=8IFFN8amo-TTJM%3A

[6] https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&sa=X&ved=0ahUKEwigqbzLnYTNAhVTsBQKHYNCDVMQ_AUIBigB&dpr=1.1#tbm=isch&q=braquiopodos+fosiles&imgsrc=HjyBxANB1W1I1M%3A

[7]

https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&#tbm=isch&q=Placodermos+&imgsrc=9YTe9_MlcpqrzM%3A

[8]

<https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&#tbm=isch&q=Chris+Scotese%2C+de+la+p%C3%A1gina+web+THE+GREAT+DYING&imgsrc=FfGsh6Kq8jfo6M%3A>

[9]

<https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&#tbm=isch&q=Conchas+de+foramin%C3%ADferos+bent%C3%B3nicos+al+microscopio+electr%C3%B3nico+&imgsrc=8PeuRgGJzRuTIM%3A>

[10]

https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&#tbm=isch&q=Rudistas&imgsrc=j6ASZHJO_u8QZM%3A

[11]

https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&sa=X&ved=0ahUKEwjgqbzLnYTNAhVTsBQKHYNCDVMQ_AUIBigB&dpr=1.1#tbm=isch&q=Crinoidea&imgsrc=-VStg745R56scM%3A

[12]

<https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&#tbm=isch&q=braquiopodo&imgsrc=28-CjdJluJ0yIM%3A>

[13]

<https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&#tbm=isch&q=camaleon&imgsrc=FuQvTUKq6gKQAM%3A>

[14]

https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&#tbm=isch&tbs=rimg%3ACcCleaESyi5HIjgZKSxioLMT5XGEYmXZTVay6eJ9t_1a4aCncFXWWqSa0AaFyJHEfbWtRwHEu-n1NwzXdS2BWZhJpCioSCRkpLGKgsxPIEZG99Z1QWKWVKhJcYRiZdlO8DIR6c3-TM7G6PsgEgnp4n239rhoKREOUVzmF-jZ9ioSCdwVdZapJrQBEbMaa0ygMFSKhIJoXIkcr9ta1ERAIWOQNASxvcqEgnAcS76fU3DNREWp4xJC-j-yCoSCd1LYFZmEmkKEfvCcDuuZGI2&q=rana%20anfibio%20fondo%20blanco&imgsrc=j8gkZX4JoOp0TM%3A

[15]

https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&#tbm=isch&q=salamandra+anfibio+fondo+blanco&imgsrc=q_5fxNeaoWeDxM%3A

[16]

<https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&#tbm=isch&q=tortuga+con+fondo+blanco&imgsrc=hbxbu74mhITlpM%3A>

[17]

<https://www.google.es/search?q=comparacion+extincion+de+fondo+y+masiva&biw=1242&bih=606&source=lnms&tbm=isch&#tbm=isch&q=Thunnus+thynnus&imgsrc=EOBoO39p-Ob-VM%3A>