

EXTINCIONES Y CAMBIOS FOSILIFEROS EN RELACIÓN CON LOS GRANDES LÍMITES CRONOESTRATIGRÁFICOS

A. Linares(*)

(*) Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias. Universidad 18071-GRANADA

RESUMEN

Se tratan los aspectos generales del proceso de extinción subrayando la importancia de las extinciones masivas desde el punto de vista evolutivo y cronoestratigráfico.

Los dos regímenes macroevolutivos, extinción normal (*background extinction*) y extinción masiva (*mass extinction*) que integran el proceso de extinción a gran escala son analizados. Ambos regímenes parecen ser cualitativa y cuantitativamente diferentes. La característica diferencial, más fácilmente apreciable, es el ritmo de extinción: bajo o relativamente bajo en la extinción normal, alto o muy alto en la extinción masiva. La alternancia de los dos regímenes ha configurado los grandes modelos evolutivos de la historia de la vida. La extinción normal es la que ha prevalecido durante la mayor parte del tiempo geológico; la extinción masiva es un evento de corta duración, a veces casi instantáneo, en el que desaparecieron numerosos linajes de categorías taxonómicas elevadas sin que entre ellas hubiera relación filogenética ni ecológica alguna. Actualmente se estima que la extinción masiva es una desviación del régimen de extinción normal, originada por causas físicas diversas, entre las que destacan los cambios de nivel del mar y de temperatura; causas cósmicas, como posibles desencadenantes de los grandes eventos de extinción, son también tenidas en cuenta.

Cada extinción masiva fue seguida de inmediato o después de un intervalo de tiempo más o menos largo por una radiación adaptativa que dió lugar a nuevos grupos de organismos, diferentes de los preexistentes, que ocuparon el bioespacio dejado por los que se extinguieron y/o colonizaron nuevas zonas ecológicas. Estos relevos o reemplazamientos representan discontinuidades o rupturas biológicas que son utilizadas como límites cronoestratigráficos. Algunos de estos límites fueron causados por bioeventos mayores, que afectaron a la totalidad del planeta, y en consecuencia, son utilizados en correlaciones a escala geográfica global.

Palabras clave: crisis bióticas, extinción normal, extinción masiva, competición, reemplazamiento, radiación adaptativa, catástrofe, periodicidad.

ABSTRACT

The general aspects of the extinction process are dealt with, paying special attention to the importance of mass extinction from both the evolutionary and chronostratigraphic points of view.

The two macroevolutionary regimes that go to make up the major extinction event, background extinction and mass extinction, are examined. These regimes would appear to be both qualitatively and quantitatively different. The most easily distinguishable differential characteristic lies in the rhythm of extinction, which is low or relatively low in background extinction and high or extremely high in mass extinction. An alternation of the two regimes accounts for the wide evolutionary models of the history of life. Background evolution is that which has prevailed throughout most of geological time, while mass extinction is an abrupt event involving the sudden disappearance of numerous taxonomic groups between which there existed no phylogenetic nor ecological relationship whatsoever. Nowadays mass extinction is considered as being departure from the background extinction regime, caused by physical phenomena such as changes in sea level and the temperature of the environment; cosmic events have also been mooted as possibly being responsible for moments of mass extinction.

Every period of mass extinction has been followed immediately or shortly afterwards by an adaptive radiation, giving rise to completely new and different groups of organisms, which occupied the environmental niches left vacant by the extinct species and/or colonised new ecological zones. These specific changes represent biological discontinuities that can be used as chronostratigraphic boundaries. Some of these boundaries reflect major biological events which affected the entire planet and thus are useful pointers in correlations on a global scale.

Key words: crises, background extinction, mass extinction, competition, replacement, adaptative radiation, catastrophism, periodicity.

Linares, A. (1989): Extinciones y cambios fosilíferos en relación con los grandes límites cronoestratigráficos. *Rev.Soc.Geol.España*, 2: 235-250.

Linares, A. (1989): Extinctions and fossiliferous changes with relation to great chronostratigraphic boundaries. *Rev.Soc.Geol.España*, 2: 235-250.

1. INTRODUCCIÓN

La historia de la vida sobre la Tierra ha sido continua desde que se originó hace tres o cuatro mil millones de años. El registro fósil no es una simple cronología de los organismos que existieron; el registro presenta, frecuentemente, abruptos cambios ambientales que hicieron variar los ritmos de evolución, extinción y repoblación de los taxa que vivieron en el pasado geológico. Biotas diferentes se reemplazaron unas a otras en una especie de relevo. Extinciones masivas tuvieron lugar a gran escala, que hicieron desaparecer, casi simultáneamente y en breves intervalos de tiempo, numerosos linajes. Estos acontecimientos que han jalonado la historia de la vida, han quedado marcados en el registro estratigráfico bajo las apariencias de discontinuidades bióticas que pueden relacionarse, además, con alteraciones sedimentarias. Estas discontinuidades, desde el principio, atrajeron la atención de los paleontólogos que las utilizaron, de inmediato, como criterios para el reconocimiento de unidades cronoestratigráficas de rangos diferentes. Algunos de los límites cronoestratigráficos reflejan eventos mayores de extinción, que afectaron a amplias regiones del planeta y, por consiguiente, permiten correlaciones a gran escala.

En los recientes años, dos hipótesis, bastante controvertidas, han hecho resurgir el interés por las extinciones masivas. La primera sostiene que el fenómeno de extinción masiva fué causado por el impacto sobre la tierra de un meteorito o de un cometa. Esta idea ha tenido gran aceptación a partir de la publicación de Alvarez *et al.* (1980) para explicar la gran crisis del límite Cretácico-Terciario que puso fin a varios linajes, entre ellos el de los dinosaurios. Pero también ha habido autores que han rechazado esta hipótesis con argumentos bien documentados.

La segunda hipótesis sugiere que las extinciones masivas tuvieron lugar a intervalos regulares. Esta periodicidad, deducida del registro fósil, es generalmente atribuida a causas periódicas de origen cósmico, aunque actualmente se han formulado otras hipótesis que las relacionan con causas terrestres endógenas, como p.e., el volcanismo explosivo.

En este artículo se pretende analizar, aunque de forma somera, el proceso de extinción, resaltando especialmente la extinción masiva por su interés en el establecimiento de los grandes límites cronoestratigráficos.

2. LOS BIOEVENTOS DE EXTINCIÓN MASIVA

La extinción es un proceso normal y continuo ligado a la competición y al reemplazamiento en las comunidades de organismos y, por consiguiente, debe ser considerado como un aspecto esencial de la evolución orgánica. Sin embargo, la muerte rápida y masiva de organismos, ecológicamente diferentes, lleva a la consideración de que debe existir algún agente ambiental externo causante de este fenómeno, puesto que factores puramente biológicos, tales como la acumulación de genes letales, no llegarían, probablemente, a afectar a comunidades enteras de organismos.

La desaparición de los ammonites y los dinosaurios, al final del Mesozoico, recuerda extinciones similares de otros grupos de organismos, de elevadas categorías taxonómicas, que dominaron en el Fanerozoico y que fueron víctimas de episodios de extinción en el Cámbrico superior, Ordovícico superior, Devónico superior, finales del Pérmico, finales del Triásico y diferentes intervalos del Cenozoico. Otros muchos episodios de extinción, de importancia menor, se encuentran igualmente a lo largo del registro fósil (fig.1). Estos eventos de extinción fueron seguidos de una disminución o pérdida general de la diversidad, (fig.2) reducción de la provincialidad y eliminación de los grupos más especializados (Newell 1967). Cada uno de los eventos citados implicó diferentes condiciones geográficas y/o climáticas y en este sentido podemos considerar que cada evento fue único. Hay que reconocer, no obstante, que en todos ellos hay evidentes aspectos comunes, lo que obliga a buscar causas generales.

Cuvier y Brongniart fueron los primeros en constatar, cuando trabajaban en la Cuenca de Paris —finales del siglo XVIII y comienzos del XIX—, que existían notables cambios en el límite Cretácico-Terciario, que ellos atribuyeron a fenómenos de diastrofismo. En los comienzos del siglo XIX, gran parte de los paleontólogos compartían virtualmente la idea de Cuvier y d'Orbigny sobre el registro fósil. Este era considerado como una sucesión de faunas y floras distintas, jalonada por abruptos cambios, no solo en el contenido taxonómico, sino en lo que parece ser más importante, en la estructura ecológica de las comunidades, lo que sugería significativos cambios en la Biosfera.

A mediados del siglo XIX, y antes de que Phyllips, discípulo de W. Smith, denominara los eratemas

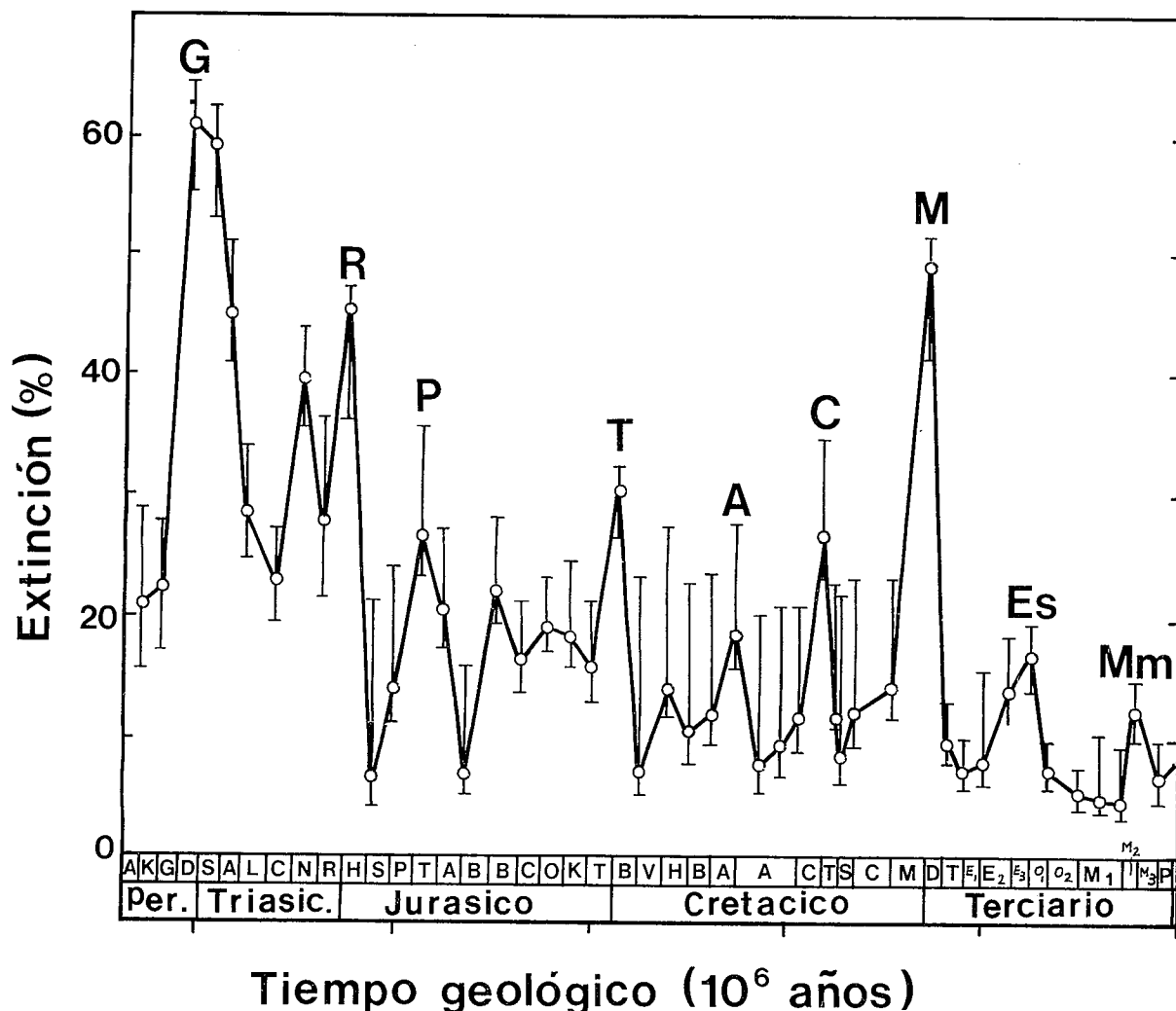


Fig. 1. Porcentaje de extinción de géneros de animales marinos por intervalo estratigráfico entre el Pérmico medio y la actualidad (tomado de Crowley y North 1988).

Fig. 1. Percentage of extinction of marine animal genera in stratigraphic intervals between the mid-Permian and the Recent (from Crowley and North 1988)

(1840-1841), muchos de los sistemas geológicos standard estaban ya en uso y eran reconocidos por su contenido fósil.

El catastrofismo, en aquellos tiempos, era generalmente aceptado, y los geólogos consideraban que una clasificación natural del registro fósil podría basarse en las extinciones masivas (Nicketi, 1984). Pese a que esta idea no fue unánimemente acogida, porque parte de los geólogos permanecía fiel al uniformitarismo de Lyell, que rechazaba todo cambio brusco, las extinciones en masa fueron finalmente aceptadas y los bioestratígrafos las utilizaron, desde el primer momento, para definir los límites de los pisos.

2.1. Los regímenes de extinción: Extinción normal y extinción masiva.

La extinción es un proceso complicado que resulta de la interacción de dos o más factores físicos o biológicos (competición, predación, reducción del bioespacio) o de la acción conjunta de todos ellos. También

los factores de azar juegan, frecuentemente, un importante papel en la desaparición final de las especies, después de que sus poblaciones han sido reducidas por los factores anteriormente citados. Los daños son mucho más intensos en las poblaciones pequeñas que en las grandes a igualdad de rango geográfico.

Se conoce muy poco del mecanismo de extinción; sólo en raras ocasiones se puede desentrañar, con un cierto grado de certeza, la(s) causa(s) real(es) de la extinción. En la mayoría de los casos, ni siquiera se puede reconstruir la historia demográfica de las especies, ni la complejidad del cambio ambiental. No obstante, se mantiene la idea convencional de que el medio biológico y físico, en constante cambio, va eliminando continuamente especies, al mismo tiempo que la evolución va formando otras, algunas de las cuales se parecen enormemente a las previamente existentes y otras desarrollan características nuevas. Esta desaparición paulatina de especies constituye la extinción normal o de fondo (*background extinction*).

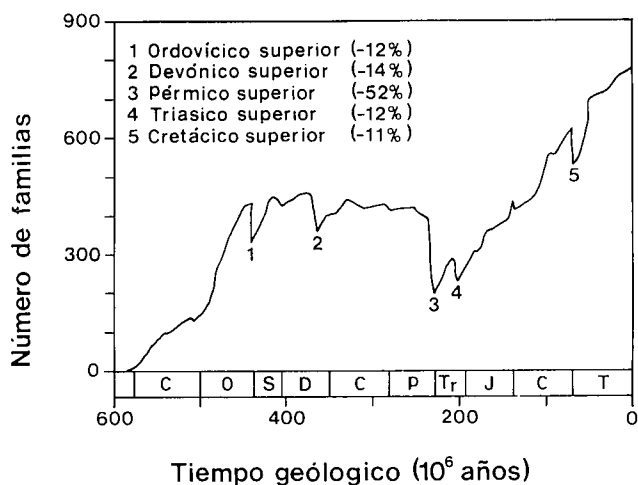


Fig. 2. Diversidad a través del tiempo de familias marinas de vertebrados e invertebrados. Cinco extinciones masivas, indicadas por números, son reconocibles por abruptos descensos de la curva de diversidad. Las magnitudes relativas de estos descensos (medidos desde el piso anterior al piso posterior después del evento de extinción) están indicados en el ángulo superior izquierdo. Todas las extinciones masivas excepto la número 2 (Devónico) son estadísticamente significativas (ver fig.3) y tres de ellas (números 1, 3 y 5) son altamente significativas (Diagrama tomado de Raup y Sepkoski 1982).

Fig. 2. Standing diversity through time for families of marine vertebrate and invertebrate. Five mass extinctions, indicated by numerals, are recognizable by abrupt drops in the diversity curve. The relative magnitudes of these drops (measured from the stage before to the stage after the extinction event) are given in parentheses in the upper left. All mass extinction but No. 2 (Devonian) are statistically significant in fig. 3 and three (nos. 1, 3 and 5) are highly significant (from the Raup and Sepkoski 1982)

La extinción masiva (*mass extinction*), al parecer, cualitativa y cuantitativamente diferente de la extinción normal, tuvo lugar durante cortos intervalos de tiempo, en los cuales se eliminaron simultáneamente gran número de organismos. En este proceso se produjeron verdaderas catástrofes en los ecosistemas, desapareciendo muchos grupos de rango taxonómico elevado: los phyla apenas fueron afectados, por el contrario, las clases, órdenes y familias, sufrieron considerables pérdidas y los grupos taxonómicos más bajos, géneros y especies, fueron eliminados en su mayoría.

La extinción de una familia u otro taxon mayor implica la desaparición de todas sus especies. La reducción del número de especies hasta llegar a cero puede darse también en la extinción normal. Una reducción tan exagerada podría esperarse cuando un grupo de animales se confronta con otro de depredadores recién evolucionados o con un grupo de competidores superiores y, por supuesto, cuando se produce un fuerte cambio ambiental.

Una cuestión importante por aclarar es si la extinción masiva es realmente diferente de la extinción normal en los taxa de cierto nivel, tales como las familias. La respuesta fue dada por Raup y Sepkoski (1982) quienes elaboraron una gráfica en la que figuraron el nú-

mero de extinciones de familias de vertebrados e invertebrados marinos por millón de años, durante los últimos 560 m. a. La gráfica (fig.1, op.cit. fig.3 de nuestro texto), muestra cinco épocas geológicas en las que se registraron cinco importantes extinciones masivas. Una de éstas es la del final del período Cretácico, durante la cual los dinosaurios declinaron hasta llegar a la extinción. Además de esas cinco grandes crisis, las más importantes de la historia de la tierra, Sepkoski (1982) sugirió que hubo alrededor de diez extinciones masivas de segundo orden en los pasados 600 m.a.

Se puede conjeturar si los ritmos de desaparición en las extinciones masivas fueron realmente altos y se destacaron claramente de los ritmos bajos de extinción normal, que son los que han prevalecido a lo largo de la mayor parte del tiempo geológico. Las respuestas a

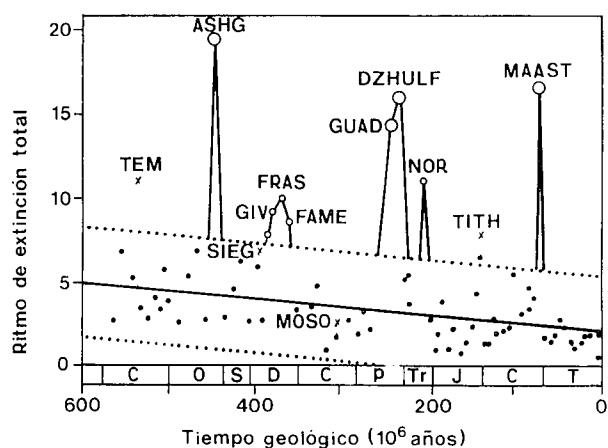


Fig. 3. Ritmo de extinción total (extinciones por millón de años) a través del tiempo de familias de invertebrados y vertebrados marinos. La gráfica muestra las extinciones masivas estadísticamente significativas en el Ordovícico superior (Ashgiliense), Pérmico superior (Guadalupense - Dzhulfiense), Triásico superior (Noriense) y Cretácico superior (Maastrichtiense). El evento de extinción del Devónico superior (Givetiano - Frasniano - Fameriense) es notable pero no estadísticamente significativo. La figura muestra también un declive general del ritmo de extinción normal a través del tiempo. La línea de regresión está trazada en relación con los 67 puntos que tienen ritmos de extinción inferiores a ocho familias por 10^6 años. Los puntos correspondientes a las extinciones masivas se destacan por ser considerablemente más altos que los de extinción normal y muestran un máximo de 19,3 extinciones familiares por 10^6 años. (Tomado de Raup y Sepkoski 1982).

Fig. 3. Total extinction rate (extinctions per million years) through time for families of marine invertebrates and vertebrates. The plot shows statistically significant mass extinction late in the Ordovician (Ashgiliense), Permian (Guadalupian - Dzhulfiense) Triassic (Norian) and Cretaceous (Maastrichtian). An extinction event in the late Devonian (Givetian - Frasnian - Famenian) is noticeable but not statistically significant. The figure also shows a general decline in background extinction rate through time. The regression line is fit to the 67 points having extinction rates less than eight families per 10^6 years several points stand out as being considerably higher than the background and show a maximum of 19.3 families extinctions per 10^6 years. (From Raup and Sepkoski 1982).

esta cuestión son contradictorias: Jablonski (1986) y Raup y Sepkoski (1982) consideran que las extinciones masivas se caracterizan por tener altos ritmos de extinción, mientras que McKinney (1987) mantiene que, excepto en el Pérmico superior, los ritmos de extinción masiva para cada taxon, no fueron, generalmente, más altos que muchos de los ritmos de extinción normal, y aporta evidencias de que hay variación continua entre ambos.

Por otro lado, parece ser que los ritmos altos de extinción de familias no son el único indicio de las extinciones masivas. Estos eventos están comúnmente caracterizados por la desaparición repentina de grupos taxonómicos incluso más elevados, órdenes y clases, que sólo raramente sufren extinción en otros tiempos. Tampoco pueden distinguirse las extinciones masivas de las normales por criterios cualitativos. Hay ejemplos muy significativos a este respecto, como los modelos de extinción de los briozoos del Paleozoico que consideraremos más adelante.

Los dos regímenes de extinción, masiva y normal, están influenciados lógicamente, por características biológicas y ecológicas (Jablonski, 1986; McKinney, 1987). En los organismos marinos de mares someros, que constituyen la mayor parte del registro fósil, Jablonski destaca tres rasgos que afectan esencialmente a la supervivencia de las especies y taxa más elevados durante los tiempos de extinción normal: tipo de desarrollo larvario (plancotrófico y no plancotrófico), rango geográfico, y número de especies del grupo taxonómico (riqueza en especies). Los ritmos de especiación y extinción son relativamente altos en las especies que tienen desarrollo no plancotrófico porque el bajo poder de dispersión puede llegar a impedir la continuidad genética entre las poblaciones disjuntas y, a su vez, las poblaciones aisladas tienden a extinguirse o a dar nuevas especies por divergencia. Ambos ritmos de especiación y extinción serán más bajos en los plancotróficos, con dispersión larvaria más amplia, lo que suprime la divergencia de las poblaciones y aumenta el potencial de colonización. Al mismo tiempo, los amplios rangos geográficos elevan la supervivencia frente a las extinciones locales. Estas predicciones fueron comprobadas en el registro fósil de los gasterópodos marinos, en los que se conservan las primeras vueltas de la concha, que pertenecen al estado embrionario. De igual manera, se ha podido confirmar que en las faunas del Cretácico superior, comienzos del Cenozoico y Cenozoico superior, las especies no plancotróficas muestran ritmos de especiación y extinción más altos que las especies plancotróficas durante los tiempos de cambio normal. Además, incluso en los taxa en los que los tipos de desarrollo larvario no son conocidos, se puede comprobar que generalmente el rango geográfico está íntimamente relacionado con la longevidad. Los análisis taxonómicos de supervivencia revelan también interesantes diferencias en la duración de las especies cuando se comparan rangos geográficos restringidos, intermedios y amplios.

Otra característica que proporciona resistencia a

la extinción en los taxa más altos o clados (linajes evolutivamente monofiléticos) es la riqueza en especies: los clados pobres en especies desaparecen con más probabilidad, que los clados ricos en especies como resultado de la extinción al azar de sus especies constituyentes.

En los bivalvos y gasterópodos del Cretácico superior, la duración geológica de los géneros ricos en especies es significativamente más grande que la de los géneros pobres en especies. Puesto que un cierto número de géneros ricos en especies atravesó el límite Cretácico-Terciario, se podría sospechar que esto fue el resultado de una integración de las fases de extinción normal y masiva más bien que la incidencia del proceso normal exclusivamente. Sin embargo, el modelo observado es debido a diferencias en la supervivencia entre los géneros endémicos en relación con la riqueza de las especies.

En contraste a los modelos de extinción normal, la extinción y supervivencia en el régimen de extinción masiva no fue influenciado ni por el tipo de desarrollo larvario ni por la riqueza de especies. El rango geográfico a nivel de clado, pero no de especie, parece estar entre los rasgos más favorables.

Los modelos de extinción y supervivencia, durante la extinción masiva del final del Cretácico, son diferentes de los modelos de expansión y extinción del clado durante los tiempos de extinción normal, que precedieron y siguieron al evento de extinción masiva. No solamente los ritmos de extinción se elevaron durante ese intervalo de tiempo, sino que diferentes clases de taxa fueron vulnerables a la extinción.

Después de la extinción masiva hubo un retorno a los niveles de cambio normal y a la obtención de rasgos que favorecieron la supervivencia taxonómica. Datos comparativos con otras extinciones masivas son escasos, pero los estudios disponibles son coherentes con los modelos del final del Cretácico.

Entre los bivalvos del Ordovícico al Jurásico, los géneros endémicos se diversificaron durante los tiempos de tasa de cambio normal, pero sufrieron extinción preferencial con respecto a los géneros cosmopolitas y de amplia distribución, durante las cuatro extinciones masivas, al final del Ordovícico, en el Devónico superior, Pérmico superior y final del Triásico. La recuperación de la fauna de bivalvos, después de estas extinciones, se hizo principalmente a expensas de los supervivientes cosmopolitas. La supervivencia de especies durante la extinción de los moluscos del Mioceno en el Atlántico Norte tampoco estuvo relacionada con los caracteres que elevaron la supervivencia durante los intervalos de extinción normal.

También se han detectado diferencias cualitativas entre las extinciones masivas y normales en los briozoos del Paleozoico. Los géneros morfológicamente simples (interpretados ecológicamente como generalistas) tuvieron ritmos de extinción casi constantes a lo largo del Paleozoico, pero los géneros polimorfos, (inferidos como especialistas) sufrieron ritmos de extinción extraordinariamente altos en dos importantes crisis masivas Ordovícico superior y Devónico superior.

No obstante, cuando el intervalo de extinción masiva hubo finalizado, los taxa polimorfos tuvieron realmente extinciones normales, incluso más bajas que los taxa morfológicamente simples. De acuerdo con esto puede deducirse una relación entre el comportamiento ecológico de los organismos analizados y sus modelos de extinción.

Las extinciones masivas no son simples intensificaciones de los procesos que operan durante los intervalos con tasas de cambio normal, ni tampoco el resultado de una incidencia enteramente al azar sobre las biotas.

Los modelos evolutivos a gran escala están configurados por la alternancia de los regímenes macroevolutivos mencionados, con raras pero importantes extinciones masivas. Estas originan variaciones en la composición de las biotas cuya configuración, después del evento, puede diferir notablemente respecto a las fases evolutivas anteriores, independientemente del éxito alcanzado en ellas. Así pues, en las extinciones masivas pueden perderse linajes o adaptaciones por razones no relacionadas con los valores de supervivencia de los organismos o especies durante los tiempos de cambio normal. El éxito evolutivo, a largo plazo, requeriría que se diera la oportunidad de que aparecieran caracteres que condujeran a la supervivencia bajo los dos regímenes macroevolutivos previamente mencionados.

En los eventos de renovación orgánica, las extinciones masivas jugaron un papel importante creando oportunidades de cambio faunístico y florístico al eliminar grupos dominantes e impulsar la evolución de otros grupos previamente poco importantes. En el caso de que estos grupos presentaran caracteres potencialmente adaptativos a las nuevas condiciones ambientales, el efecto positivo de la extinción masiva se materializaría con fenómenos de radiación adaptativa, lo que presupone, implícitamente, la elevación de la supervivencia de dichos grupos. Algunos reemplazamientos importantes se han interpretado de esta manera como veremos más adelante.

Un examen comparativo de los modelos de supervivencia, en un espectro de magnitudes de extinción, puede revelar si hay un verdadero umbral o un cambio gradual entre los regímenes de extinción normal y masiva.

En las extinciones masivas existen, ciertamente, algunas similitudes en los modelos de extinción y también algunas diferencias, tales como la aparente selectividad en favor de los clados no planctotróficos durante la extinción del final del Pérmico y la dificultad para identificar alguna modalidad dominante de desarrollo larvario al final del Cretácico. Esto puede estar relacionado con diferenciaciones en la dinámica biogeográfica y con otros factores ecológicos activos, inmediatamente antes de los eventos de extinción. La dificultad para reconocer una modalidad larvaria dominante en estos casos de extinción masiva, nos revela, además, la amplitud del deterioro ecológico, al menos, cuando todos los tipos larvarios fueron afectados con tasas de extinción similares. En cualquier caso, cada ex-

tinción masiva particular, se debe considerar como una desviación del regimen de extinción normal.

2.2. Causas de las extinciones masivas.

La interpretación de las extinciones masivas es uno de los problemas más complejos de la Paleontología. Las investigaciones llevadas a cabo durante más de un siglo han dado lugar a numerosas teorías basadas en causas diversas, algunas de las cuales están siendo actualmente muy discutidas.

Se diferencian dos grupos de causas de extinción: (1) Cósmicas o extraterrestres y (2) terrestres.

2.2.1. Causas Cósmicas.

Entre éstas se cuenta la conocida popularmente como "teoría del impacto". Recientemente, Álvarez *et al.* (1980, 1984a,b) consideraron que la extinción del Cretácico terminal fué originada por el impacto de un gran meteorito y sus inmediatas consecuencias. Su propuesta difiere claramente de otras hechas con anterioridad, porque, independientemente de la extinción en sí misma, está basada en un considerable cuerpo de datos empíricos. En un gran número de lugares, más o menos distantes, los sedimentos que se depositaron precisamente durante la extinción del plancton marino hacia el final del Mesozoico, están fuertemente enriquecidos en iridio y otros elementos (Smit y Ten Kate, 1982), que probablemente proceden de una fuente extraterrestre. Contienen, además, considerables cantidades de microtectitas y granos de cuarzo con facetas, resultantes de choques a presiones extremadamente altas (Bohor *et al.* 1984). De esta evidencia, Alvarez *et al.* (1980) postularon un impacto extraterrestre al final del Maastrichtiense, el cual causó todos los efectos considerados y finalmente condujo a una extinción masiva.

Esta hipótesis fue pronto contestada, y así, McLean (1985 a,b,c), Officer y Drake (1985), arguyeron que toda la evidencia citada podía ser explicada por una serie de grandes explosiones volcánicas que tuvieron lugar a lo largo de centenares de millones de años. Estos autores destacaron también que no se ha encontrado ningún cráter en relación con el aludido impacto extraterrestre. Por otro lado, las enormes cantidades de rocas volcánicas de aquella edad que se encuentran en la India, indican un área considerable de erupciones volcánicas. La cuestión está pues, lejos de ser zanjada.

El principal problema que debe resolverse en favor de una u otra hipótesis se refiere a la calidad del registro fósil. Los paleontólogos no están absolutamente seguros de que la extinción del plancton marino, la desaparición de los últimos dinosaurios terrestres y la extinción de muchos invertebrados marinos, sucediera simultáneamente. El hecho de que el registro del límite Cretácico-Terciario sea incompleto, en la mayor parte de los puntos estudiados, deja la cuestión abierta (Dingus 1984). Por otro lado, los datos obtenidos por Wiedmann (1986) en el Cretácico superior de Zumaya (España), relativos a la extinción de los ammonites (fig.4) y otros grupos de moluscos (fig.5), -belemnites, inoceramidos, rudistas-, dan un modelo no catastrófico. Los

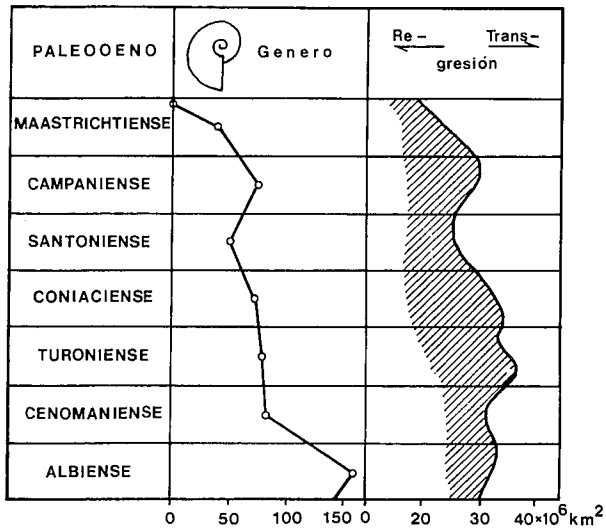


Fig. 4. Extinción gradual de los Ammonites a través del Cretácico superior y cambios globales del nivel del mar (según Wiedmann 1969 y Sliter 1976).

Fig. 4. Ammonite decline through the Upper cretaceous and global sea level changes (after Wiedmann 1969, Sliter 1976).

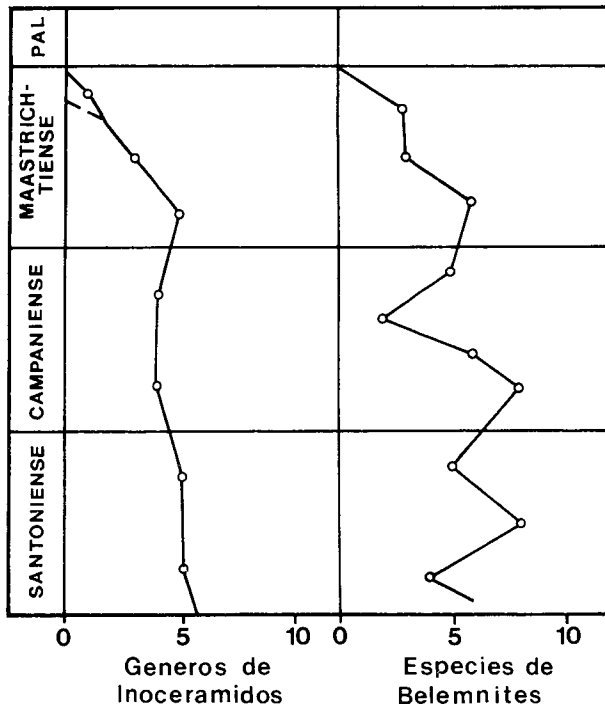


Fig. 5. Extinción gradual de los inoceránidos en el Cretácico superior (según Dhondt 1983) y de los belemnites (según Christensen 1976).

Fig. 5. Late Cretaceous decline of inoceramids (after Dhondt 1983) and belemnites (after Christensen 1976).

ammonites a lo largo de varios millones de años, fueron declinando progresivamente hasta el Maastrichtiense superior en el que prácticamente desaparecieron, -trece metros por debajo del límite establecido en Zumaya.

Pero la cuestión verdaderamente enigmática es ésta: ¿Cómo una catástrofe de dimensiones tan enormes, originada por un impacto extraterrestre o por inmensas explosiones volcánicas, pudo dejar indemnes a tantos grupos de organismos, —nautilidos, cocodrilos, mamíferos, etc.? Por otra parte, cualquiera de los dos mecanismos citados debió dar lugar a una contaminación tremenda del agua del mar y, sin embargo, algunos grupos marinos, incluso los que vivían en aguas muy someras, sobrevivieron.

El dilema real que ahora plantean los paleontólogos está en relación con otros eventos de esta clase: ¿Se puede extrapolar a otras extinciones masivas lo que se conoce o se sospecha de la extinción del Maastrichtiense?. La respuesta tradicional es que no. De acuerdo con esta idea, cada extinción masiva podría haber estado causada por una combinación de factores distintivos propios y, por consiguiente, debe ser interpretada en función de los mismos. De hecho, campos de microtectitas y un enriquecimiento en iridio están asociados también al evento del Eoceno superior, el cual ha sido considerado como una extinción masiva, pese a que ninguna evidencia decisiva en favor de una catástrofe física de esta clase ha sido encontrada.

Raup y Sepkoski (1984, 1986) desarrollaron una ingeniosa hipótesis en favor de la extrapolación del mecanismo causal de la extinción del Maastrichtiense a otras extinciones masivas. Calcularon la intensidad de extinción de las familias de animales marinos de cada piso geológico en los últimos 250 millones de años; definieron los eventos de extinción como intervalos, en los cuales la intensidad de extinción fué más alta que en los pisos precedente y subsiguiente y encontraron 12 eventos de extinción en el intervalo de tiempo considerado. Después, analizaron la distribución de los eventos de extinción en el tiempo y llegaron a la conclusión que esta distribución refleja un fenómeno periódico, o sea, el evento de extinción se repite cada 26 m.a. Tal periodicidad sugiere una unidad causal de los eventos de extinción.

Las circunstancias, aparentemente catastróficas, del final del Maastrichtiense, podrían, por consiguiente, ser extrapoladas también a otros eventos de extinción de los últimos 250 m.a.: Pérmico superior, Triásico superior, Eoceno superior y gran número de otras extinciones menores. Pero por otra parte, no hay ningún mecanismo terrestre simple que pueda ser invocado como explicación causal. Esta circunstancia hizo que se recurriera a los astrónomos en un intento de reconocer una dinámica compatible con el fenómeno, semejante a la imaginada por Alvarez *et al.* (1980) y que explicara, además, la periodicidad de los impactos extraterrestres. En efecto, varias hipótesis diferentes fueron propuestas prediciendo cada una de ellas lluvias de cometas que caerían periódicamente sobre la tierra, y causarían extinciones más o menos devastadoras. De todas las hipótesis formuladas, la más atractiva, quizás, sea la presentada por Davis *et al.* (1984) y Hut (1984), quienes sugirieron que una estrella distante e invisible, compañera del Sol, llamada Némesis, periódicamente

—cada 30 m.a.— pasaría a través de la nube de Oort, perturbando las órbitas de sus cometas y desencadenando lluvias de cometas hacia el interior del Sistema Solar; ocasionalmente, algunos de ellos colisionarían con la Tierra y producirían extinciones masivas.

Ha habido apasionados debates entre los astrónomos acerca de las causas de la periodicidad de las extinciones masivas catastróficas: la estrella Némesis, el hipotético planeta X y las oscilaciones del sistema solar en el plano de nuestra galaxia son las más comúnmente invocadas (Clube y Napier, 1984; Rampino y Stothers, 1984 a, b; Schwartz y James, 1984; Whitmire y Jackson, 1984); Whitmire y Matese, 1985. Por el momento, ninguna de estas hipótesis parece ser viable; se puede considerar que representan niveles de especulación que están siendo muy discutidos.

2.2.2. Causas Terrestres

Mientras que la única evidencia en favor de una causa extraterrestre de extinción masiva es una anomalía de iridio en el límite Cretácico-Terciario, existen numerosas pruebas que relacionan las extinciones masivas con eventos terrestres.

2.2.2.1. El Cambio de nivel del mar.

La hipótesis que parece dar una explicación más completa y coherente del proceso de especiación y extinción masiva es la de los cambios de nivel del mar, los cuales han mostrado una ciclicidad a lo largo del Fanerozoico (Haq *et al.*, 1987, 1988). Estos cambios, a su vez, son inducidos por causas generalmente tectónicas de gran escala.

Newell (1967) fué el primero en relacionar los episodios de extinción masiva de diversas familias de animales marinos con descensos eustáticos del nivel del mar. Entre las grandes fases de extinción que él reconoció en o hacia finales del Cámbrico, Ordovícico, Devónico, Pérmico, Triásico y Cretácico, todas, excepto la primera, han sido recientemente confirmadas por los análisis estadísticos de Raup y Sepkoski (1982). Detalles de los grupos implicados fueron dados por Newell (1967) y Hallam (1981). Por otro lado, Schoff (1974) y Simberloff (1974) han demostrado que la disminución de la diversidad de los invertebrados marinos a lo largo del Pérmico, se correlaciona bien con el inferido descenso del nivel del mar y concuerda con las predicciones ecológicas basadas en la relación especie/área. A igualdad de otros factores, cuando el área del mar epicontinental se reduce el ritmo de extinción aumenta y, en consecuencia, la diversidad disminuye. Hay algunos fundamentos estadísticos para creer que la relación especie/área se pudo mantener durante todo el Fanerozoico (Sepkoski, 1976; Flessa y Sepkoski, 1978).

En casos particulares, se duda si el ritmo de extinción aumentó directamente a causa de la regresión o si fue a causa de las condiciones anóxicas del fondo del mar que, en ocasiones, acompañan el comienzo de la transgresión siguiente (Hallam, 1981). Por ejemplo, muchas especies endémicas desaparecieron de Europa en el Pliensbachiense (Hallam, 1986) y los mares fueron

seguidamente repoblados por inmigrantes del Proto-Pacífico. Así se muestra que los eventos físicos a escala regional pueden ser significativos promotores de extinción donde existe endemismo, aunque, en este caso, el evento de control, de hecho, fué el eustatismo. Si la causa inmediata de extinción fue la regresión que condujo a emersiones locales y a temperaturas y salinidades variables en los mares ahora más someros, o, en su lugar, fue una extensa fase de anoxia, el resultado final fue, claramente, un aumento del stress ambiental y una reducción drástica del área habitable. Como se podría esperar, los invertebrados más vulnerables a la extinción, aparte de los ammonites y foraminíferos planctónicos, serían aquellos adaptados a los habitats de aguas más someras (arrecifales o periarrecifales).

Aún no se conocen con suficiente detalle las consecuencias ecológicas del descenso del nivel del mar. Una breve consideración de las bien documentadas oscilaciones del nivel del mar, causadas por los fenómenos de glaciación y desglaciación durante el Pleistoceno, induce a pensar que estos eventos no estuvieron correlacionados con episodios de pronunciada extinción o especiación. Realmente, la respuesta característica de los organismos terrestres y marinos a los cambios climáticos intensos en este caso fué la migración hacia refugios ecológicos. Se podría cuestionar porqué los organismos no respondieron de manera similar a los cambios mucho más lentos de nivel del mar en periodos de uniformidad climática de amplio intervalo. Hay dos posibles respuestas. Quizás los descensos del nivel del mar del Pleistoceno, aunque dramáticos, en términos geológicos, fueron de intervalo demasiado reducido como para producir la clase de impacto ambiental requerido para causar extinción, o bien, los ambientes crecientemente inestables del Cenozoico superior, asociados con el deterioro climático, dieron lugar a una selección de organismos euritópicos bien adaptados a una elevada inestabilidad ambiental. En contraste, la estabilidad de los ambientes del Mesozoico, por ejemplo, podría haber permitido el establecimiento de sistemas complejos, caracterizados por organismos estenotópicos, los cuales habrían sido vulnerables incluso a modestas vicisitudes ambientales.

Otro hecho a tener en cuenta es que no todos los grandes descensos del nivel del mar se correlacionan con eventos de extinciones masivas a nivel de familia, aunque esto no descarta, por supuesto, extinciones a niveles genérico y específico. Este caso está claramente documentado en el Silúrico superior-Devónico inferior que mantuvieron bajos niveles eustáticos sin que fueran acompañados de extinción. Quizá, los eventos más críticos fueron los descensos relativamente rápidos del nivel del mar, que parece que acaecieron al final del Ordovícico, Pérmico, Cretácico y probablemente Triásico, los cuales fueron demasiado rápidos para que muchos o la mayoría de los organismos pudieran adaptarse.

Por otro lado, es bastante sorprendente que las extinciones masivas de los grupos marinos del final del Pérmico, final del Triásico y final del Cretácico, coincidieran con extinciones masivas de grandes reptiles te-

restres (Bakker, 1977; Tucker y Benton, 1982; Cooper, 1982). Una correlación semejante tuvo lugar en el Eoceno superior en el que se produjo una extinción masiva de mamíferos terrestres arcaicos (Colbert, 1955) y microfauna marina (Benson, 1975; Corliss, 1979). El evento de control, en este caso, fue, probablemente, un pronunciado deterioro climático, asociado con la glaciación de la Antártida, el cual llevó consigo un marcado descenso del nivel del mar. Pero tal evento, significativamente inducido por la glaciación, se presentó en un contexto ambiental que permite su diferenciación respecto a los otros tres eventos de extinción correlacionados. Un componente climático, no obstante, puede estar implicado en los eventos del Paleozoico y Mesozoico, puesto que las regresiones marinas tienden a incrementar las oscilaciones extremas del clima continental. En particular, la Pangea, al final del Paleozoico, debió tener un clima extremadamente continental, no solamente a causa de su cohesión (Valentine y Moores, 1970) sino también a causa del alto albedo de los extensos desiertos de latitudes bajas (Barron *et al.*, 1980).

Es evidente, que no solamente hay una buena correlación entre regresiones inducidas eustáticamente y ritmos crecientes de extinción, (fig. 6) sino que lo contrario también parece cierto. Las mayores transgresiones, con frecuencia, se correlacionan con las grandes radiaciones adaptativas de los organismos marinos, presumiblemente, como una consecuencia de las mejoras del área y calidad del habitat. De hecho, las radiaciones de invertebrados del Cámbrico y Ordovícico han sido correlacionadas con subidas simultáneas del nivel del mar (Brasier, 1979; House, 1967). Entre otros muchos ejemplos, las subidas eustáticas del Triásico y Jurásico se correlacionan con dos fases sucesivas de radiación de ammonites. Por otro lado, la más espectacular diversificación explosiva de grupos tales como: colitofóridos, foraminíferos, diatomeas, dinoflagelados, ichnofauna de mar profundo, bivalvos veneroides, mesogasterópodos, crustáceos y teleósteos, tuvo lugar en el Cretáceo medio, en coincidencia con el comienzo de la subida mayor del nivel del mar, desde el Paleozoico medio (Hallam, 1983b).

Los efectos evolutivos a pequeña escala tampoco deben infravalorarse. Fortey (1984) ha observado que la longevidad de los trilobites que vivieron en aguas más profundas (en plataformas externas) es más grande que la de las formas de aguas más someras, más costeras. Esto, probablemente, puede ser debido al stress más alto de los habitats someros, que promocionan extinciones más altas en intervalos de cambio de nivel del mar a escala regional y global.

Un ejemplo ilustrativo lo proporcionan los ammonites jurásicos: los ammonitina que vivieron en medios distales, de aguas más profundas, fueron genéricamente más longevos y, en consecuencia, menos útiles estratigráficamente que los que colonizaron medios proximales, de aguas más someras, los cuales presentan ritmos de especiación más altos.

Conviene destacar, por último, que para muchas especies, el crecimiento de población, migración y ex-

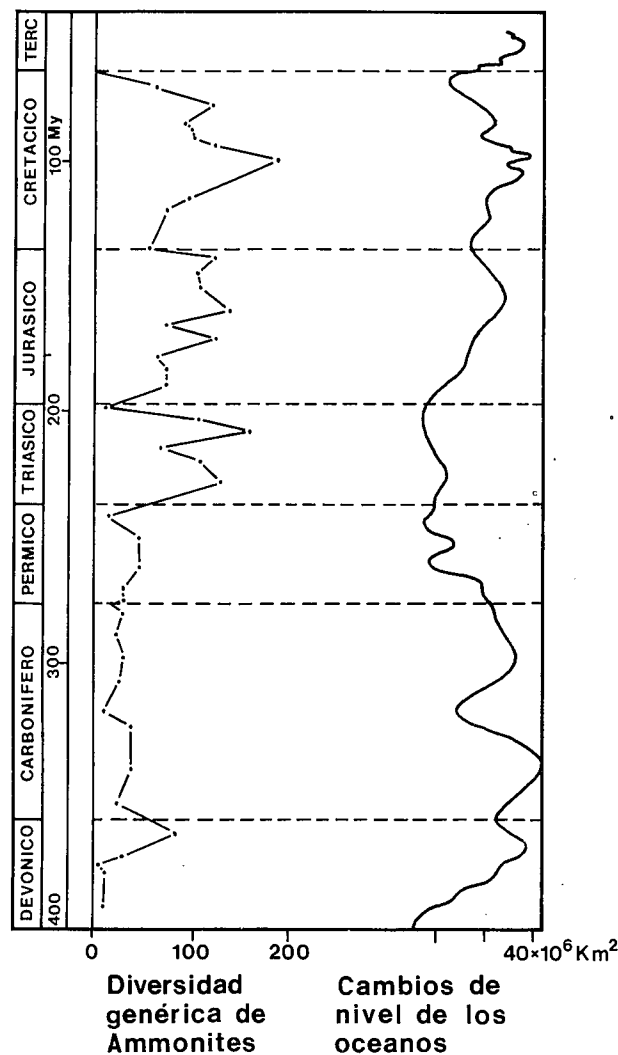


Fig. 6. Curso de la diversidad de los ammonites (según House 1985) y cambios globales del nivel del mar (según Yanshin 1973 y Sliter 1976) a través del Fanerozoico.

Fig. 6. Course of ammonites diversity (from House 1985) and global sea level changes (from Yanshin 1973) and Sliter 1976) through the Phanerozoic.

tinción, pueden estar relacionados con transgresiones y regresiones a escala regional y global y, como se ha visto anteriormente, con radiaciones y extinciones masivas (Hallam, 1983a). Esto sugiere que extinciones tales como aquellas del final del Paleozoico y Mesozoico quizás sean los términos finales de un espectro completo de eventos físicos que afectaron a la biosfera.

2.2.2.2. El cambio climático

Otra hipótesis bastante utilizada para explicar las extinciones masivas es la que propugna cambios climáticos, los cuales, frecuentemente, son inseparables de los cambios del nivel del mar. Cambios de temperatura a escala global han tenido lugar muchas veces en el pasado geológico. El registro de la vida muestra que la biosfera, en varias épocas geológicas, fluctuó en relación con la extensión de los mantos de hielo. Estos eventos han dejado un inconfundible registro, evidenciado en algunas de las grandes extinciones masivas.

Cambios importantes de temperaturas han ocurrido en el reciente intervalo Plioceno-Pleistoceno en el que tuvieron lugar repetidas glaciaciones. Por otro lado Hallam (1981) ha argüido que el intervalo Oligoceno-Reciente, caracterizado por el desarrollo de casquetes polares de hielo y elevados gradientes latitudinales de temperatura, debió ser un tiempo en el que los cambios de temperatura jugaron un papel especialmente importante en la extinción.

El evento de enfriamiento próximo al final del Eoceno está bien documentado por varias líneas de evidencia. Las faunas de ostrácodos y foraminíferos de mar profundo (Benson 1975) revelan que en este tiempo se formó la psicrosfera. En el Eoceno superior y Oligoceno inferior los foraminíferos sufrieron una extinción masiva global. El grupo dominante que emergió en el Oligoceno fué el de las globigerinas. Las extinciones de foraminíferos planctónicos y de los adaptados al mar profundo tuvieron lugar no repentinamente sino en una serie de etapas que empezaron a principio del Eoceno superior (Aubry, 1983; Corliss y Keigwin, 1983; Keller, 1983; Miller, 1983).

La extinción del Eoceno superior fué más importante de lo que comúnmente se cree. Aunque muchos de los taxa que desaparecieron fueron menores, la pérdida total se elevó aproximadamente al 50% de todas las familias que se extinguieron desde el Eoceno medio. Numerosos grupos de moluscos se extinguieron antes del final del Eoceno; los taxa más intensamente afectos

fueron, aparentemente, aquellos que tuvieron más afinidad por las aguas cálidas. Las floras de angiospermas terrestres corroboran la evidencia que el enfriamiento climático empezó antes del final del Eoceno. La considerable extinción que coincidió con el enfriamiento durante las últimas etapas del Eoceno muestra un marcado contraste con el bajo nivel de extinción durante la gran regresión del Oligoceno.

Por otro lado la estratigrafía sísmica revela que precisamente al final del Eoceno hubo también un descenso del nivel del mar, pero éste es considerado como un evento secundario. En contraste, un enorme descenso eustático durante el Oligoceno (fig. 7) hizo descender el nivel del mar a la posición más baja reconocida por Vail *et al.*, (1977) en su compendio de datos del Fanerozoico. La fauna marina debió reaccionar de alguna manera a este evento. Aunque parece haber habido un pequeño pulso de extinción de los foraminíferos planctónicos de aguas cálidas, que puede indicar un pulso menor de enfriamiento (Keller, 1983), no hubo ningún cambio equivalente en el nannoplancton (Aubry, 1983) ni en los foraminíferos abisales (Miller, 1983). A pesar de la gran regresión, no se conoce ninguna extinción realmente importante en el bentos de aguas someras. Conviene subrayar, no obstante, dos hechos especialmente relevantes en relación con el potencial de extinción del efecto especie-área: (1) antes de la gran regresión del Oligoceno, los mares estuvieron a un alto nivel, aproximadamente durante unos 5 m.a., y (2) cuan-

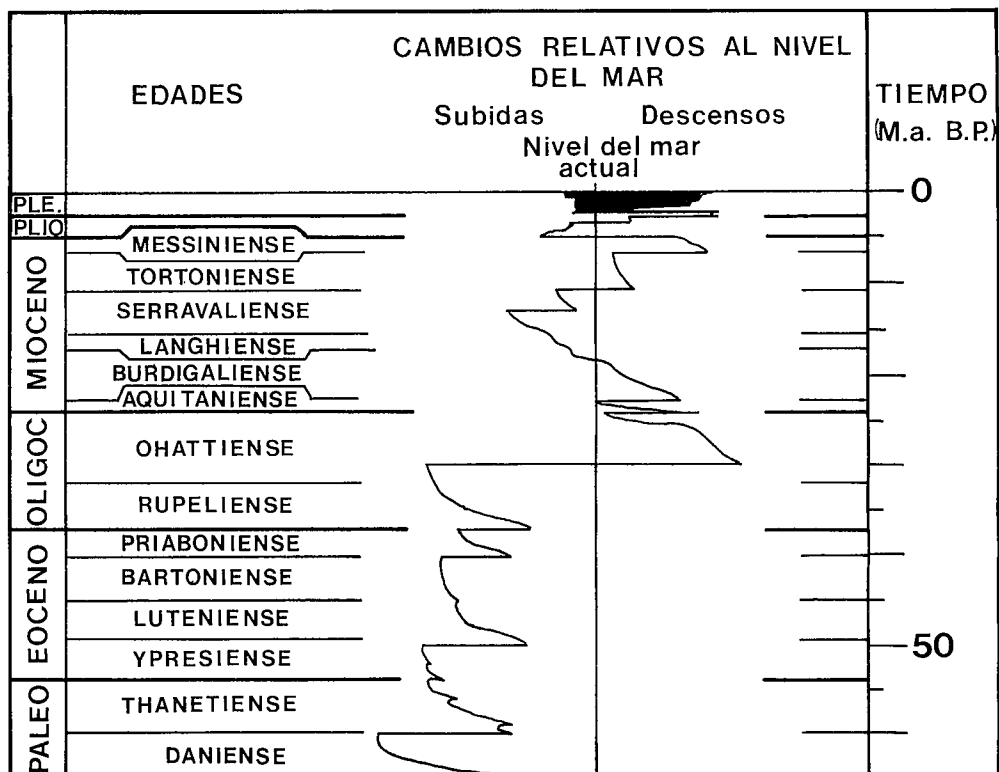


Fig. 7. -Cambios globales del nivel del mar deducidos de la estratigrafía sísmica y de los márgenes continentales. El descenso eustático del Chattiense inferior puede ser el más grande de todo el Fanerozoico. (De Vail *et al.* 1977).

Fig. 7. Global sea level changes estimated from seismic stratigraphy of continental margins. The Lower Chattian eustatic fall may be the largest of the entire Phanerozoic. (From Vail *et al.* 1977).

do los mares descendieron permaneciendo a un nivel muy bajo, durante un intervalo de tiempo similar. Así pues, las condiciones fueron óptimas para el efecto especie-área. No hay ningún argumento para que la riqueza de especies no fuera equilibrada inicialmente en una gran área o que la dramática regresión fuera demasiado breve para equilibrar un área más pequeña. Si el efecto especie-área hubiera devastado siempre, globalmente, las especies del bentos marino de aguas someras, debería haber ocurrido así en este tiempo.

Consideraciones basadas en evidencias indirectas del registro de mar profundo, de que este descenso del nivel del mar del Chattense inferior fue menos drástico que la del Eoceno terminal (Olson *et al.*, 1980; Angsdot *et al.*, 1983), van en contra no solamente de la más directa evidencia de la estratigrafía sísmica de los márgenes continentales sino que también ignora la de los depósitos expuestos en secciones que representan mares epicontinentales y de plataforma. Loutit *et al.*, (1983) encontraron, en una sección de Alabama, evidencias de una subida del nivel del mar que abarcó el límite Eoceno-Oligoceno; la misma sección muestra una discontinuidad que representa la regresión documentada por Vail *et al.*, (1977). Durante la parte terminal del Eoceno, los mares ocuparon extensas áreas de Europa y Asia. Estos mares fueron tan amplios que su existencia debió estar bajo control eustático y así permanecieron durante la transición Eoceno-Oligoceno y desaparecieron en la regresión del Chattense inferior lo que confirma la idea de Vail *et al.*, (1977), que esta regresión fué un factor dominante en el intervalo de tiempo en cuestión.

Aunque se ha discutido mucho sobre la correlación y datación absoluta del límite Eoceno-Oligoceno, el registro europeo revela que el cambio hacia floras más frías y la crisis de la vida marina -aparentemente resultante del influjo de las aguas frías del Artico-, ocurrieron antes de la gran regresión del Oligoceno (Collinson *et al.*, 1981; Pomerol, 1977).

De igual manera que las temperaturas han sido un importante agente de extinción marina durante el Cenozoico, en las extinciones más antiguas también jugaron un prominente papel. De hecho, no hay duda que algunas extinciones marinas pre-Cenozoicas coincidieron con descensos eustáticos y, como es bien sabido, la regresión, la mayoría de las veces, contribuye a intensificar el deterioro climático.

Otra premisa importante concierne al enfriamiento global como opuesto al polar. Desde el Eoceno, los eventos de enfriamiento climático han emanado de los polos. Esto no debe ser interpretado en el sentido de que los episodios glaciales del pasado, podrían haber causado solamente modestas extinciones como las del Plio-Pleistoceno. Algunos episodios glaciales más antiguos pueden haber resultado del enfriamiento glacial asociado a fenómenos más generales, tales como el decrecimiento de la radiación solar que refrigeró la tierra en su totalidad, produciendo importantes extinciones tropicales. Otros episodios glaciales pre-Cenozoicos pueden no haber causado extinciones masivas globales

al afectar exclusivamente a las biotas de altas latitudes. El episodio glacial del Carbonífero puede representar un ejemplo que tuvo lugar en un tiempo de fuertes gradientes latitudinales de temperatura.

Por otra parte, se debe considerar la posibilidad de que cambios en la constante solar hayan causado episodios de cambio de temperatura biotícamente significativos en el curso de la historia de la tierra. Un episodio para el cual este mecanismo parece especialmente adecuado es el intervalo del Precámbrico superior, durante el cual la glaciación afectó a la mayor parte de los continentes, incluso parece ser que llegó a latitudes bajas (McWilliams y McElhinny 1980) dañando intensamente a la nannoflora de acritarcos.

Es posible que, en ocasiones, un decrecimiento progresivo en la "constante solar" de 10^6 - 10^7 años, haya causado extinción masiva por medio de pulsos de enfriamiento. También se debe considerar la probabilidad de que dos o más factores hayan contribuido a originar cambios climáticos de mayor envergadura. Las regresiones globales de los mares pueden haber jugado también un gran papel en este sentido, bien porque hayan producido un cambio en el albedo de la tierra, o bien porque podrían, indirectamente, haber debilitado el "efecto greenhouse" originado por el CO₂ atmosférico. El nivel de equilibrio del CO₂ atmosférico y oceánico, está positivamente correlacionado con el área de la superficie de la tierra debido a que en la interfase tierra-aire el CO₂ es consumido por meteorización. En el modelo desarrollado por Berner *et al.* (1983), el área terrestre ejerce un poderoso control sobre el CO₂ atmosférico y, en consecuencia, sobre la temperatura global. Parece pues razonable, sugerir que durante una regresión mayor, cuando ningún factor de compensación existe, esta relación podría contribuir al enfriamiento global.

Hemos considerado las dos causas de extinción masiva más frecuentes y que parecen estar mejor evidenciadas en el registro fósil: el cambio climático y el cambio de nivel del mar. Se ha insistido en la estrecha correlación entre ambas y en su importancia en los eventos de extinción. Otros fenómenos geológicos a gran escala: volcanismo, actividad tectónica, inversiones magnéticas, fluctuaciones del CO₂ atmosférico, circulación oceánica, craterización, movimientos galácticos, etc. tienen una relación causal más o menos directa con las extinciones masivas y muestran también un comportamiento cíclico.

La base de la correlación de los fenómenos anteriormente citados, se cree que es debida a la inestabilidad repetitiva de la capa térmica límite (D'') de la base del manto de la Tierra (Fischer 1984; Loper *et al.* 1988). Cuando esta capa móvil aumenta su volumen por difusión térmica, llega a ser dinámicamente inestable y emite material ardiente que sube a la superficie a manera de plumas del manto. Se estima que el intervalo de tiempo entre las emisiones de la capa D'' es similar al de periodicidad de las extinciones masivas y de otros fenómenos que afectan a la Tierra (26-32 m.a.).

El flujo creciente de calor a través de la capa D''

alteraría la energía de la dinamo terrestre y causaría una mayor frecuencia de las inversiones geomagnéticas. La llegada del material ardiente a niveles más superficiales de la Tierra daría lugar a cambios periódicos en el tectonicismo y en el volcanismo (Kenett y Watkins, 1970; Vogt, 1972, 1975), claramente reconocibles en el registro geológico. Las erupciones volcánicas a su vez, liberarían grandes cantidades de CO₂ y sulfatos que tendrían un pronunciado efecto sobre el clima y las biotas. Los ciclos climáticos han sido relacionados también con los ciclos eustáticos (Hays y Pitman, 1973); posiblemente, también con los movimientos galácticos (McCrea 1975) y con los cambios en la posición de la tierra con respecto al Sol, Arthur y Garrison (1986), que son la causa última de la dinámica climática global.

2.3. Reemplazamientos

Las extinciones masivas van seguidas normalmente por radiaciones adaptativas importantes que dan lugar a reemplazamientos taxonómicos mayores. Las explicaciones que se han dado del fenómeno de reemplazamiento incluyen competición a gran escala y extinción, seguida de una nueva radiación adaptativa. La competición a nivel específico o supervivencia diferencial a nivel de especie, ha sido la explicación preferida cuando dos grupos taxonómicos, que aparentemente ocupan la misma zona adaptativa, coexisten algún tiempo y uno de ellos se hace más abundante a expensas del otro. La explicación alternativa de que ciertos cambios mayores en la historia de la vida son debidos a alteraciones en el ambiente físico, es particularmente aplicable a los eventos de extinción masiva que son seguidos por radiaciones adaptativas de otros grupos. Hay una evidencia creciente que el cambio ambiental origina cambios evolutivos a mucha mayor escala que la competición. Estas dos clases de explicaciones se basan en efectos biológicos (competición) y efectos físicos (causas de la extinción masiva) respectivamente y, por supuesto, ambos son inseparables en la historia evolutiva de cualquier especie. Existe una tercera posibilidad: que todo cambio en los niveles taxonómicos más elevados sea debido al azar. Las especies evolucionan y llegan a extinguirse por azar y una serie de extinciones fortuitas puede conducir a la extinción de un grupo entero de categoría superior. que será reemplazado por otro diferente.

En ciertas ocasiones, durante la radiación adaptativa, se puede elevar la probabilidad de especiación por la adquisición de una nueva innovación adaptativa. El registro nos muestra numerosos ejemplos: aparición de sifones en los bivalvos postpaleozoicos, formación de la membrana amniótica en el huevo de los reptiles, realización de las numerosas y variadas innovaciones estructurales que dieron origen a la gran diversidad a nivel de orden de los mamíferos en el Paleoceno y Eoceno, etc.

Desde un punto de vista teórico se han sugerido (Benton, 1983) tres modelos de eventos de extinción -reemplazamiento a gran escala: (1) competición / su-

pervivencia diferencial (factores bióticos). Se trata de numerosos encuentros competitivos entre poblaciones y/o especies, en los que se modifica la supervivencia diferencial que determina las relaciones de dominancia; (2) extinción masiva / reemplazamiento oportunístico (factores físicos). Todos los miembros de un linaje particular se extinguen al mismo tiempo y son reemplazados por otro linaje después de la extinción; (3) reemplazamiento estocástico (al azar); mezcla de factores biológicos y físicos. A nivel de individuos o especies, cada muerte / extinción tiene causas particulares, que en conjunto ofrecen los rasgos de un proceso al azar con respecto al linaje considerado.

La competitividad ha sido tradicionalmente invocada para explicar el reemplazamiento de los braquiópodos por los bivalvos, la sustitución parcial de los perisodáctilos por los artiodáctilos, el gran intercambio de mamíferos entre América del Norte y América del Sur, etc.. En todos los casos, estas explicaciones han sido cuestionadas por estudios más detallados del registro fósil.

Estudios cuantitativos de los braquiópodos y bivalvos (Gould y Calloway 1980) han demostrado que los mayores eventos de extinción al final del Pérmico (225 m.a.) redujeron el número de braquiópodos más drásticamente que el de los bivalvos. Estos últimos se recuperaron y radiaron rápidamente, mientras que los braquiópodos han mantenido la misma baja diversidad a que llegaron. De hecho, el evento determinante fue una alta extinción de periodo corto-causada por factores externos —y no el desgaste competitivo. También se había asumido que durante el Terciario, los artiodáctilos, - antilopes, camellos, etc.—, reemplazaron ampliamente a los perisodáctilos, —caballos, rinocerontes, etc.— y esto ha sido explicado en términos de ventaja competitiva de varios caracteres de sus patas y dientes y la habilidad para rumiar. Sin embargo los estudios de Cifelli (1981) han demostrado que no hay ninguna relación entre las diversidades relativas de ambos grupos a través del tiempo y tampoco ninguna evidencia de competición o desplazamiento a nivel de orden.

El ejemplo más citado y más estudiado, que indica, supuestamente, reemplazamiento competitivo, es el gran intercambio de mamíferos americanos. Hace aproximadamente tres millones de años que se formó el istmo de Panamá el cual permitió que faunas previamente aisladas de Norteamérica y Suramérica se intercambiaran. Muchos géneros nativos suramericanos se extinguieron y fueron reemplazados por formas norteamericanas. Ciertos grupos suramericanos: *Notoungulata*, *Litopterna*, *Xenarthra*, etc., fueron, por el contrario, poco afectados, y los inmigrantes norteamericanos se instalaron entre ellos sin causar apenas extinciones. Los cambios climáticos y el medio ambiental tendió también a favorecer a algunos grupos norteamericanos. Por otra parte, muchos mamíferos suramericanos se desplazaron hacia el norte y se establecieron con éxito en América Central y Norteamérica. En este caso, tampoco hay ninguna evidencia clara de superioridad competitiva constante de un grupo sobre el otro.

Extinciones de grandes grupos causadas por factores físicos y subsecuentes radiaciones adaptativas, se pueden observar frecuentemente en el registro fósil. Es evidente, además, que ha habido períodos en la historia de la vida, durante los cuales grupos no relacionados de plantas y animales se extinguieron posiblemente al mismo tiempo y fueron reemplazados por nuevos linajes. Entre los grupos marinos son destacables cuatro grandes eventos de extinción; el más importante de ellos, en el límite Permo-Triásico (225 m.a), en el que más del 90% de especies de aguas someras se extinguieron. Esta drástica desaparición se explica —como ya se dijo en páginas anteriores—, por la reducción que sufrieron los mares de las áreas de plataforma, cuando los continentes se reunieron en un único supercontinente, la Pangea.

Otro gran evento de extinción ocurrió en el límite Cretácico-Terciario (65m.a.), que como es bien sabido, tuvo importantes consecuencias en los demonios marino y terrestre. Pero este evento es mejor conocido por la extinción de los dinosaurios y la subsecuente radiación espectacular de los mamíferos. Como en todos los eventos de extinción y reemplazamiento un esquema inferido del registro fósil debe ser establecido antes de que el proceso pueda ser determinado. Hay muchas preguntas acerca de la extinción de los dinosaurios que aún no han sido suficientemente contestadas; (1) ¿cuánto duró el proceso de extinción?; (2) ¿ocurrió al mismo tiempo en todas las regiones?; (3) ¿estaban ya los dinosaurios en pleno declive?; (4) ¿se extinguieron al mismo tiempo que el plancton?; (5) ¿hasta qué punto el cambio climático y otros cambios, si los hubo, aumentaron la eficacia biológica relativa de los mamíferos?, y por último; (6) ¿hubo competición?

Las explicaciones de los reemplazamientos puramente competitivos y de las radiaciones adaptativas oportunísticas, que siguen a las grandes extinciones, son deterministas en el sentido de implicar relaciones causa-efecto. Estas asignan valores de eficacia biológica relativa a los diferentes grupos para explicar la supervivencia o extinción selectiva frente a los cambios en las relaciones bióticas o en el ambiente físico. La explicación estocástica alternativa es probablemente aplicable a muchos reemplazamientos mayores. En tales casos, no hay ninguna causa simple de extinción, sino un espectro completo que incluye factores físicos y biológicos, uno o más por cada especie implicada. Tales explicaciones son probablemente más válidas de lo que frecuentemente ha sido asumido, aunque puede parecer insatisfactorio no poder llegar a la admisión de una conclusión definitiva. Las explicaciones estocásticas incluyen, no obstante, todos los casos; los puramente competitivos y los mayores eventos de extinción - reemplazamiento oportunístico. La competición puede aumentar la probabilidad de extinción de un linaje particular, pero rara vez será la única causa responsable, mientras que podría postularse que un cambio catastrófico en el ambiente físico es suficiente por sí mismo para producirla.

3. EXTINCCIONES MASIVAS Y CRONOESTRATIGRAFÍA: ALGUNAS CONCLUSIONES

La Geología adolece de falta de límites precisos. Para definir un límite se pueden seguir dos caminos diferentes. Newell (1967) y otros autores estiman que hay que situar los límites en horizontes geológicos donde se aprecian cambios importantes en la historia evolutiva de varios grupos de animales y/o plantas. Por otra parte la Subcomisión de Clasificación Estratigráfica recomienda que los límites sean elegidos en secuencias de sedimentación continua, donde no existan cambios drásticos ni repentinos en la litología o en el contenido fósil, a ser posible, en áreas donde no hayan ocurrido acontecimientos geológicos importantes.

La historia de la Geología nos muestra que lo que ahora llamamos límites cronoestratigráficos se establecieron siempre haciéndolos coincidir con algún acontecimiento físico o biológico notable. Los límites entre eras y sistemas suelen considerarse, en general, reales, en el sentido de que reflejan grandes acontecimientos de alcance global, y, por consiguiente, permiten correlaciones mundiales. Otras discontinuidades ligadas a procesos diastróficos, se estiman, implícita o explícitamente, como correlacionables a través de extensas regiones, como parecen demostrarlo las extinciones de faunas y floras que pueden relacionarse con ellas.

La cronología geológica básica se desarrolló en el siglo XIX, y la mayor parte de los intervalos de tiempo denominados fueron establecidos sobre la base de cambios de las biotas fósiles, que fueron solidarios con variaciones litológicas importantes, inducidos por algún evento de los ya mencionados. Así pues, no es accidental que la mayor parte de las extinciones masivas caigan en o cerca de los límites mayores de la escala de tiempo geológico. La popular extinción Cretácico-Terciario, al final del periodo Cretácico, marca el límite entre las eras Mesozoica y Cenozoica. La más grande de todas las extinciones conocidas, la de final del Pérmico, ocurrió en o cerca del límite entre las eras Paleozoica y Mesozoica.

Con el descubrimiento de la radioactividad, en el siglo XX, la datación cronoestratigráfica, basada en los fósiles, fue calibrada en unos pocos puntos ("tie-points") datados radiométricamente, pero la clasificación del tiempo no se alteró por la calibración. Esto lleva a la siguiente consideración: si las extinciones masivas manifiestan alguna señal de periodicidad, cabría esperar que ésta se reflejara en la escala de tiempo radiométrico hasta el punto de que los límites radiométricos estarían localizados en los tiempos de extinción. Esto no quiere decir que todos los límites en la escala de tiempo geológico estén situados en eventos mayores de extinción, porque otros criterios para definir límites han sido y están siendo utilizados. Pero lo que sí podemos asegurar es que una conexión entre la escala de tiempo geológico y las extinciones es incontrovertible.

De hecho, la extinción masiva es el fenómeno que

nos proporciona la clave para el establecimiento de correlaciones a escala mundial, con un grado de exactitud superior a cualquier otro. Así pues, parece significativo, que dos de las más grandes extinciones masivas, la del final del Pérmico y del Cretácico, fueran sincrónicas con el final de largos intervalos de quietud geomagnética. También es digno de mención la correlación entre cambios mayores en la tectónica de placas y en la frecuencia de inversiones magnéticas, coincidentes, como es bien sabido, con ciertos eventos de extinción. Igualmente, hay evidencias de periodicidad en el nivel de los océanos, en la diversidad biótica y, posiblemente, en la craterización, la cual se ha intentado paralelizar con las inversiones magnéticas, las extinciones masivas y el volcanismo.

Pero el establecimiento de correlaciones entre eventos geológicos exige una gran cautela, por el hecho de que la interpretación del registro fósil es frecuentemente oscura, y quizás errónea, y puede dar la impresión, ilusoria, de periodicidad o correlación donde realmente no la hay, o por el contrario, que la propia interpretación del registro pueda disimular una periodicidad o correlación que realmente existe. Hay que tener en cuenta, además, que un evento puede tener más de una causa, lo que hace su análisis mucho más difícil.

BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez, L.W., Alvarez, W., Asaro, F. y Michel, H.V. (1980): Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction: experimental results and theoretical interpretation. *Science*, 208: 1095-1108.
- Álvarez, W., Alvarez, L.W., Asaro, F. y Michel, H.V. (1984a): The end of Cretaceous: sharp boundary or gradual transition?. *Science*, 223: 1183-1186.
- Álvarez, W., Kauffman, E.G., Surlyk, F., Alvarez, L.W., Asaro, F. y Michel, H.V. (1984b): Impact theory of mass extinction and the marine invertebrate fossil record across the Cretaceous-Tertiary boundary. *Science*, 223: 1135-1141.
- Angst, D.M., Austin, J.A. y Bufler, R.T. (1983): Deep-sea erosional unconformity in the Southeastern Gulf of Mexico. *Geology*, 11: 215-218.
- Arthur, M.A. y Garrison, R. (1986): Milankovitch cycles through geologic time. *Paleoceanography*, 1: 369-386.
- Aubry, M.P. (1983): Late Eocene to Early Oligocene calcareous nannoplankton biostratigraphy and biogeography. *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, 67: 415-416.
- Bakker, R.T. (1977): Tetrapod mass extinction - a model of the regulation of speciation rates and immigration by cycles of topographic diversity. In: A. Hallam (Ed.): *Patterns of Evolution as illustrated by the Fossils Record*. Elsevier. Amsterdam. 439-468.
- Barron, E.J., Sloan, J.L. y Harrison, C.G.A. (1980): Potencial significance of land-sea distribution and surface albedo variations as a climatic forcing factor: 180 m.a. to the present. *Jour. Geol.*, 30: 17-40.
- Benson, R.H. (1975): The origin of the psychrosphere as recorded in changes of deep-sea ostracodes assemblages. *Lethaia*, 8: 69-83.
- Benton, M.J. (1983): Large-scale replacement in the history of life. *Nature*, 302: 16-17.
- Berner, R.A., Lasaga, A.C. y Garrels, R.M. (1983): The carbonate-silicate geochemical cycle and its effect on atmospheric carbon dioxide over the past 100 million years. *Amer. Jour. Sci.*, 283: 641-683.
- Bohor, B.F., Foord, E.E., Modreski, P.J. y Triplehorn, D.M. (1984): Mineralogic evidence for an impact event at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Science*, 224: 867-869.
- Brasier, M.D. (1979): The Cambrian radiation event. In: M.R. House (Ed.): *The origin of Major Invertebrate Groups*. Academic Press. London/New York, 103-159.
- Ciffeli, R.L. (1981): Patterns of evolution among the Artiodactyla and Perisodactyla (Mammalia). *Evolution*, 35: 433-440.
- Clube, S.V. y Napier, W.M. (1984): Terrestrial catastrophism - Nemesis of galaxy?. *Nature*, 311: 635-636.
- Colbert, E.H. (1955): *Evolution of the Vertebrata*. John Wiley, New York, 479p.
- Collinson, M.E., Fowler, K. y Boulter, M.C. (1981): Floristic changes indicate a cooling climate in the Eocene of Southern England. *Nature*, 291: 315-317.
- Cooper, M.R. (1982): A mid-Permian to earliest Jurassic tetrapod biostratigraphy and its significance. *Arnoldia Zimbabwe*, 9: 77-104.
- Corliss, B.H. (1979): Response of deep-sea benthonic Foraminifera to development of the psychrosphere near the Eocene/Oligocene boundary. *Nature*, 282: 63-65.
- Corliss, B.H. y Keigwin, L.E. (1983): Eocene-Oligocene benthic foraminifera: Implications for deep-water circulation history. *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, 67: 443-444.
- Crowley, T.J. y North, G.R. (1988): Abrupt climate change and extinction Events in Earth History. *Science*, 996-1002.
- Christensen, W.K. (1976): Paleobiography of Late Cretaceous

Como colofón, me parece oportuno transcribir un párrafo de S.J. Gould (Nat.Hist., 93, 14 (Agosto, 1984)) que considero especialmente significativo para los geólogos que estamos acostumbrados a analizar y describir fenómenos para los que no podemos encontrar una causa última convincente.

"... Our geological time scale depends of those events of mass extinction since they set the boundaries of major divisions. My standard reponse to generations of student groans (at the imposed necessity of memorizing all those funny names from Cambrian to Pleistocene) reminds my charges that they are not learning capricious words for the arbitrary divisions of continuous time, but rather the dates of major events in the History of Life".

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los Profesores Doctores Vera Torres y Olóriz Sáez (Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Granada) la lectura crítica del manuscrito, así como sus sugerencias durante la realización del trabajo. Este artículo ha sido financiado por la CICYT (Proyecto 0887).

- belemnites of Europe. *Pläont.Z.*, 50: 113-129.
- Davis, M., Hut, P. y Muller, R.A. (1984): Extinction of species by periodic comet showers. *Nature*, 308: 715-717.
- Dingus, L. (1984): Effects of stratigraphic completeness on interpretations of extinctions rates across the Cretaceous Tertiary boundary. *Paleobiology*, 10: 420-438.
- Dhondt, A.V. (1983): Campanian and Maastrichtian inoceramids: a review. *Zitteliana*, 10: 689-701.
- Fischer, A.G. (1984): Climatic oscillations in the Biosphere. In: M.H. Nitecki (Ed.). *Biotic Crises in Ecological and Evolutionary Time*. Academic Press. New York, 103-131.
- Flessa, K.V. y Sepkoski, J.J. (1978): On the relationship between Phanerozoic diversity and changes in habitable area. *Paleobiology*, 4: 359-366.
- Fortey, R.A. (1984): Global earlier Ordovician transgressions and regressions and their biological implications. In: D.L. Bouton (Ed.): *Aspects of the Ordovician System*. Universitetsforlaget. Oslo: 37-50.
- Gould, S.J. y Calloway, C.B. (1980): Clams and brachiopods that pass in the night. *Paleobiology*, 6: 383-396.
- Hallam, A. (1981): *Facies interpretation and the stratigraphic Record*. Freeman. Oxford. 297p.
- Hallam, A. (1983a): Patterns of speciation in Jurassic-Gryphaea. *Paleobiology*, 8: 354-366.
- Hallam, A. (1983b): Plate tectonics and evolution. In: D.S. Bendall (Ed.): *Evolution from Molecules to Men*. Cambridge Univ. Press. 367-386.
- Hallam, A. (1986): The Pliensbachian and Tithonian Extinctions Events. *Nature*, 319: 765-768.
- Hallam, A. (1987): Radiations and extinctions in relation to environmental change in the marine Lower Jurassic of northwest Europe. *Paleobiology*, 13: 152-168.
- Haq, B.U., Hardenbol, J. y Vail, P. (1987): Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235: 1156-1167.
- Haq, B.U., Hardenbol, J. y Vail, P. (1988): Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and Eustatic Cycles. In: C.K. Wilgus, B.S. Hastings, C.G.S.C. Kendall, H. Posamentier, C.A. Ross y J.C. van Wagoner, (Eds.): *Sea level changes. An integrated approach*. Soc. Econ. Paleont. Mineral. Spec. Pub. 42: 71-108.
- Hays, J.D. y Pitman, W.C. (1973): Lithospheric plate motion, sea level changes and climatic and ecological consequences. *Nature*, 246: 16-22.
- House, M.R. (1967): Fluctuations in the evolution of Paleozoic invertebrate. In: W.B. Harland et al. (Ed.): *The Fossils Record*, Geol.Soc. London. 41-54.
- House, M.R. (1985): The ammonoid time-scale and ammonoid evolution. In: E.J. Snelling (Ed.): *The chronology of the geological Record*. Geol.Soc. Mem. 10: 273-283.
- Hut, P. (1984): How stable is an astronomical clock that can trigger mass extinction on the earth. *Nature*, 311: 638.
- Jablonski, D. (1986): Background and mass extinction: The alternation of macroevolutionary regimes. *Science*, 131: 129-133.
- Keller, G. (1983): Eocene-Oligocene: a time of transition. *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, 67: 494.
- Kenett, J.P. y Wathins, N.D. (1970): Geomagnetic polarity change, volcanic maxima and faunal extinction in the South Pacific. *Nature*, 227: 930-934.
- Loper, D.E., McCartney, K. y Buzyna, G. (1988): A model of correlated episodicity in magnetic-field reversals, climate, and mass extinctions. *Jour. Geol.*, 96: 1-15.
- Loutit, T.S., Baum, G.R. y Wright, C. (1983): Eocene-Oligocene sea level changes as reflected in Alabama Outcrop sections. *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, 67: 506.
- McCrea, W.H. (1975): Ice ages and the galaxy. *Nature*, 255: 607-609.
- McLean, D.M. (1985a): Mantle degassing induced dead ocean in the Cretaceous-Tertiary transition. *Geophysics Monographs Ser.*, 32: 493-503.
- McLean, D.M. (1985b): Deccan Traps mantle degassing in the terminal Cretaceous marine extinctions. *Cretac. Res.*, 6: 235-259.
- McLean, D.M. (1985c): Mantle degassing unification of the trans-K-T geobiological record. *Evolutionary Biology*, 19: 287-313.
- McKinney (1987): Taxonomic selectivity and continuous variation in mass and background extinction of marine taxa. *Nature*, 325: 143-145.
- Mc Williams, M.O. y Mc Elhinny (1980): Late Precambrian paleomagnetism of Australia: the Adelaide geosyncline. *Jour. Geol.*, 88: 1-26.
- Miller, K.G. (1983): Paleogene bathymetry and oceanography of deep-sea benthic Foraminifera from Atlantic Ocean. *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.* 67: 515-516.
- Newell, N.P. (1967): Revolution in the history of life. *Scient. Amer.*, 208: 76-92.
- Nitecki, M.H. (1984): *Extinctions*. M.H. Nitecki (Ed.). Univ. Chicago Press. Chicago, 334 p.
- Officer, C.B. y Drake, C.L. (1985): Terminal Cretaceous environmental events. *Science*, 227: 1161-1167.
- Olsson, R.K., Miller, M.G. y Ungrady (1980): Late Oligocene transgression of middle Atlantic coastal plain. *Geology*, 8: 549-554.
- Pomeroy, C. (1977): *Ere Cénozoïque (Tertiaire et Quaternaire)*. Ed. Doin. Paris 269p.
- Rampino, M.R. y Stothers, R.B. (1984a): Terrestrial mass extinction, cometary impacts, and the sun's motion perpendicular to the galactic plane. *Nature*, 308: 709-712.
- Rampino, M.R. y Stothers, R.B. (1984b): Geological rhythms and cometary impacts. *Science*, 206: 217-218.
- Raup, D.M. y Sepkoski, J.J. (1982): Mass extinction in the Marine Fossil Record. *Science*, 215: 1501-1502.
- Raup, D.M. y Sepkoski, J.J. (1984): Periodicity of extinction in the geologic past. *Proceeding of the Nat. Acad. of Sciences*, 81: 801-805.
- Raup, D.M. y Sepkoski, J.J. (1986): Periodic extinction of families and genera. *Science*, 231: 833-836.
- Schoff, T.J.M. (1974): Permo-Triassic extinctions relation to seafloor spreading. *Jour. Geol.*, 82: 129-143.
- Schwartz, R.D. y James, P.B. (1984): Periodic mass extinction and the sun's oscillation about the galactic plane. *Nature*, 308: 712-713.
- Sepkoski, J.J. (1976): Species diversity in the Phanerozoic: species-area effects. *Paleobiology*, 2: 298-303.
- Sepkoski, J.J. (1982): Mass extinctions in the Phanerozoic oceans. A review. *Geol.Soc.Amer. Special Paper*. 190: 283-289.
- Simberloff, D. (1974): Permo-Triassic extinction: effects of area on biotic equilibrium. *Jour. Geol.*, 82: 267-274.
- Sliter, W.V. (1976): Cretaceous foraminifers from the Southwestern Atlantic Ocean, Leg 36, D.S.D.P.: In Barker, P.F., Dalziel, I.W.D. et al. (Eds.): *Init Reps: DSDP 36: 519-537*.
- Smit, J. y Ten Kate, W.G.H.Z. (1982): Trace element patterns at the Cretaceous-Tertiary boundary-Consequences of a large impact. *Cret. Res.*, 3: 307-332.
- Tucker, M.E. y Benton, M.J. (1982): Triassic environments, climates and reptile evolution. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 40: 561-579.
- Vail, P.R., Mitchum, R.M. y Tompson, S. (1977): Seismic stratigraphy and global changes of the sea level. Part 4. Global Cycles of relative changes of sea level. In: C.E. Payton (Ed.): *Seismic Stratigraphy*. Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem. 26: 83-97.

- Valentine, J.W. y Moores, E.M. (1970): Plate-tectonic regulation of faunal diversity and sea level: a model. *Nature*, 228: 657-659.
- Vogt, P.R. (1972): Evidence for global synchronism in mantle plume convection and possible significance for geology. *Nature*, 240: 338-342.
- Vogt, P.R. (1975): Changes in geomagnetic reversal frequency at times of tectonic change: evidence for coupling between core and upper mantle. *Earth Planet. Sci. Letters*, 25: 313-321.
- Whitmire, D.P. y Jackson, A.A. (1984): Are periodic mass extinctions driven by a distant solar companion?. *Nature*, 308: 713-715.
- Whitmire, D.P. y Matese, J.J. (1985): Periodic comet showers and planet X. *Nature*, 313: 36-38.
- Wiedmann, J. (1969): The heteromorphs and ammonoid extinction. *Biol.Rev.*, 44: 563-602.
- Wiedmann, J. (1986): Macro invertebrate and the Cretaceous-Tertiary boundary. *Global Bio-Events*, 8: 397-409.
- Yanshin, A.L. (1973): On so-called word transgression and regression (in russ.). *Bjul.Moskovsk.Obc. ispyt. priorody, m.ser., otd. geol.*, 48: 9-44.

Entregado el 20 de junio de 1989
Aceptado el 25 de septiembre de 1989