



Academia de Ciencias Matemáticas,  
Físico-Químicas y Naturales de Granada

**LA EXTINCIÓN EN EL SENO DE LA  
MACROEVOLUCIÓN**

DISCURSO LEÍDO EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN  
COMO ACADÉMICO NUMERARIO POR EL

**EXCMO. SR. D.  
PASCUAL RIVAS CARRERA**

GRANADA, 2004



Academia de Ciencias Matemáticas,  
Físico-Químicas y Naturales de Granada

**LA EXTINCIÓN EN EL SENO DE LA  
MACROEVOLUCIÓN**

DISCURSO LEÍDO EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN  
COMO ACADÉMICO NUMERARIO POR EL

**EXCMO. SR. D.  
PASCUAL RIVAS CARRERA**

GRANADA, 2004

**LA EXTINCIÓN EN  
EL SENO DE LA  
MACROEVOLUCIÓN**

## **LA EXTINCIÓN EN EL SENO DE LA MACROEVOLUCIÓN**

**PASCUAL RIVAS CARRERA**

Excmo. Sr. Presidente  
Excelentísimos Sres. Académicos  
Sras. y Sres.

Mi parte académica no desea hacerlo, pero mi carácter lúdico me lleva a empezar con una muletilla que frecuentemente se oye en los informativos radiofónicos. Empiezo así la lectura, «como no podía ser de otra forma», por los agradecimientos. Muestro también así mi gratitud a la radiofonía, que me acompaña intermitentemente las largas noches de duermevela de mis últimos años.

Debo dar gracias a esta Academia por haber aceptado mi candidatura y también por la paciencia en la espera de esta lectura. Doy naturalmente las gracias a los académicos que me alentaron a solicitar integrarme en la Institución. A la Academia pertenecen una parte importante de mis maestros o aquellos que, entre maestros y

amigos, me han apoyado en mi vida académica que, para los que nos dedicamos a la Universidad, es más que una simple parte de esta.

A pesar de mi actividad pública, más aparente que real, conservo de los consejos de mi padre, y de los comportamientos de campesino que he hecho míos por herencia y voluntad, un gran pudor para solicitar algo. En mi tierra no se pide, primero por vergüenza pero, sobre todo, por no mostrar una debilidad que permitiría a otro obtener ventaja en la subsistencia, esto es, por no caer en el hambre o en la necesidad de prescindir de algo imprescindible. Creo que, como a casi todos, me gusta más dar que recibir. De todas las atribuciones que tenía el cargo de Rector en el pasado, o que tienen aún los de Presidente del Gobierno o Jefe del Estado, la más poderosa es la de perdonar, la de ser magnífico o magnánimo, la de poder dar a unos, sin menoscabo de otros. Los envidio por eso, y estoy con el Dr. Alberti cuando, al ser investido doctor honoris causa por nuestra universidad, preguntó si con ese honor ya podía examinar a los estudiantes. Al saber que sí, prometió aprobado general.

Esto viene a cuento de mi solicitud consciente para pertenecer a esta Institución, que es lo que es, por lo que son y fueron sus miembros actuales y pasados y, por serlo así, lo considero de gran valor. Sres. Académicos con mi solicitud pedí, sobre todo, poder departir con ustedes y hablar de ciencia que es a lo que me he dedicado, pienso yo, de una forma u otra, toda mi vida. Creo que son una buena compañía, además, cito de nuevo a mi padre, «de los que saben,...siempre algo se aprende». Nos

hemos acompañado en la Facultad o sus alrededores muchos años y me he alegrado viéndoles caminar por la vida y la ciencia.

El agradecimiento se ejemplifica directamente en el que se ha tomado la molestia de contestarme, el Dr. Vera. Hay personas que se encuentran una vez y a partir de ahí se acompañan y se juntan, y no hay forma de decir cuándo lo hacen por voluntad de uno, del otro, o de los dos. El Prof. Vera, mi profesor, ha estado a mi lado, me ha apoyado en todos mis momentos importantes, desde que nos conocimos y, de nuevo hoy repite actuación. No deseo seguir por este camino, aunque como los afectos suelen ser mutuos, en silencio, con complicidad, saboreo la amistad de ustedes, colectiva y personal.

He elegido para tema de esta conferencia hacer algunas reflexiones sobre la extinción. El concepto, aparentemente negativo es, en cambio, un proceso positivo para el discurso evolutivo, en especial la extinción que afecta a muchas especies al mismo tiempo. Mejor cuanto mayor catástrofe. Podré así pasar por algunas ideas sobre la evolución, en concreto de la macroevolución, que es la que afecta a los niveles de organización altos de los sistemas orgánicos; más próxima al trabajo paleontológico que la microevolución. Puedo así tratar de dar una visión optimista de la vida, incluso en sus peores momentos, lo que me parece un buen regalo.

Las cosas no terminan aquí, solicito de ustedes algo más: una atención especial. He tratado de realizar este discurso sólo con el instrumento de la palabra, sin

apoyarme en imágenes. Lo que les pido de comprensión corresponde a un mayor esfuerzo al tratar de utilizar un lenguaje más preciso y explicativo. Supongo obtenida su venia, por lo que empiezo con la extinción.

## CONCEPTO

Extinción, en su sentido más amplio, es la desaparición, la muerte, de un grupo o sistema orgánico. En puridad podría referirse sólo a la desaparición de estos de una región determinada, sin que se vean afectadas las restantes en las que existen. De forma absoluta, puede referirse a la extinción en toda la Tierra. Según la definición anterior, incluye desde las desapariciones en el seno de procesos biogeográficos (Mac Arthur y Wilson, 1967), hasta las transformaciones evolutivas de un grupo en otro, en la más clásica anagénesis gradualista, —paso lento y gradual de una especie a otra—. En el primer caso los autores denominan expresamente extinción a la desaparición de una especie solo en una región determinada, que se equilibra con la llegada a la misma de individuos de nuevas especies por inmigración. Darwin consideraba la extinción biogeográfica como un paso de la extinción total: «Las especies o grupos de especies desaparecen unos detrás de otros, primero de un lugar, luego de otro, y finalmente del mundo».

En los últimos años, dentro de una filosofía dominante de tipo neocatastrofista, se tiende a ser más restrictivo en el concepto de extinción, aunque aún hay muchos autores que defienden la visión clásica neodarwinista. Van Vallen (1994), gradualista convencido, considera que la extinción es la muerte irrevocable en el tiempo de un grupo de organismos. Entiende por grupo desde una población a cualquier otro discreto, incluso si proviene

de una transformación gradual, aunque en este último caso, en la extinción, no existe interrupción genética. Parece así más un artefacto interpretado que natural.

El concepto de extinción regional o biogeográfica está fuera del interés de la macroevolución, como lo expresaron las críticas al trabajo de Williamson (pseudoextinción: extinción de poblaciones en una región) en el Coloquio Evolución y Extinción de 1989 (Chaloner y Hallam eds.) entre otras razones por la posibilidad de ser reversible; la región puede repoblarse por la misma especie. De ahí que lo irreversible debe ser un carácter definitorio para las extinciones.

Aún hay que avanzar más para entender el término extinción en el contexto de la macroevolución. Todos los grupos terminan por extinguirse (especies, géneros, familias, clados, ...) y la extinción de especies puede ser un paso hacia la menor frecuencia de un grupo de rango superior (género, familia, etc.). Darwin ya indicaba las diferencias, aparentemente no justificadas, entre lo natural que nos parece que dos grupos próximos sean uno frecuente y otro raro, y lo atónitos que nos quedamos ante el hecho que esta rareza esté a un paso de la extinción (pensemos los distintos efectivos de cebras, emiones y caballos salvajes). Esta fragilidad está hasta en la prensa diaria, e incluso se usa como arma política (especies en peligro de extinción, especies amenazadas, especies vulnerables, etc.).

La transformación filética de una especie en otra da lugar a la extinción de la primera, que tendrá a la segunda como su única descendiente directa, en un proceso continuo, sin rupturas. No hay desaparición de ningún linaje evolutivo, pero, si comparamos dos periodos de tiempo sucesivos, se registra la extinción de una especie y la aparición de otra (extinción taxonómica o filética). La diversidad medida por el número de especies no varía. En el proceso de especiación cladogenético se produce, en cambio, una verdadera extinción pues una, dos o más especies sucesoras sufren un proceso de segregación de la ancestral en un momento reconocible. En este modelo la diversidad cambia, y aumenta o disminuye según los casos.

Kowalski (1996) reconoce cuatro tipos de extinciones. Además de la extinción taxonómica, cita la sustitución activa, que ocurre cuando dos especies compiten por la ocupación de un mismo nicho, que consigue con ventaja una de ellas. La otra se extingue poco a poco y deja su lugar a una especie hermana o cualquier otra próxima mejor adaptada. La sustitución pasiva se da cuando lo anterior ocurre por la desaparición, por cambios en los factores abióticos, de una especie, que es sustituida por otra que ocupa el nicho de la anterior. En realidad es muy difícil separar una sustitución activa de una pasiva pues la competencia entre dos especies próximas normalmente se resuelve cuando, después de una pequeña catástrofe, una compete con ventaja con la otra en la recolonización posterior. La coextinción se produce cuando una misma causa da lugar a la desaparición de dos o más especies al mismo tiempo; más específicamen-

te, cuando la extinción de una conlleva la extinción de otra (i.e.: parásito específico y huésped, presa y depredador).

Hay que remarcar la importancia de la extinción, frente a otros fenómenos evolutivos. Raup (1991), en un cálculo muy optimista, piensa que hoy en día hay cuarenta millones de especies, y que en la historia de la vida se han extinguido al menos unos cinco mil millones de ellas; otros autores son aún más osados y creen que la proporción es de mil a una. Parece razonable por ello preguntarse, al hablar de evolución: ¿porqué desaparecieron esas especies?, y ¿cómo lo hicieron?, aunque los cálculos anteriores nos parezcan, a algunos, exagerados.

Conceptualmente no se puede admitir la comparación reduccionista de considerar que la existencia de una especie sea paralela a la vida de un organismo, de un humano por ejemplo, con una duración limitada: nacimiento, juventud, madurez, vejez y muerte. No hay evidencias de envejecimiento en las especies, aunque sí parece que unas tienen mayores probabilidades de extinguirse que otras. Esta reducción parece una interpretación muy forzada de la conocida idea de tipogénesis, tipostasia y tipolísis de Schindewolf, que se refiere concretamente a la morfología y a la diversidad morfológica a lo largo del tiempo de existencia de una especie.

Para terminar este apartado, acudo a una referencia próxima y docta como Margalef (1998), que conside-

ra que la vida es historia: persistencia y cambio. La persistencia relativa incluye modificaciones lentas inevitables y hasta cierto punto anticipables. Los cambios realmente importantes significan discontinuidades que cortan o interrumpen la historia dejando abierto un interrogante sobre el futuro.



## UNA APROXIMACIÓN A LA EXTINCIÓN EN EL MARCO DE LA EVOLUCIÓN JERARQUIZADA

No obstante lo expuesto en el apartado anterior, en el marco de la evolución entendida como un sistema complejo jerarquizado, según la idea de Eldredge (1989), reconsiderada por otros autores (Brandon, 1990; Eldredge y Green, 1992; y Grantham 2001) habría que definir la extinción en todos los niveles evolutivos, ya sean los de las jerarquías ecológicas o los de las genealógicas, desde el gen a la biosfera, y no limitarse a las extinciones clásicas referidas fundamentalmente a las especies o poblaciones.

Dentro de la microevolución, y las jerarquías genealógicas o genéticas (nivel genético, organismo y población), las extinciones más limitadas son las que implican a los genes o al genotipo. La desaparición de parte de sus elementos constituye lo que se denomina empobrecimiento genético o pérdida de biodiversidad genética. En este nivel, la mutación es la principal responsable de la extinción de genes por evolución, diferente de la desaparición implicada en la extinción de niveles jerárquicos genealógicos superiores, como la desaparición de una información genética por muerte de su portador.

Esta muerte del organismo conlleva la eliminación o extinción de un genotipo determinado. En este caso la extinción, en el juego de la evolución de

poblaciones o especies, tiene connotaciones particulares. Los organismos emparentados pueden colaborar en el mantenimiento de un determinado paquete genético a través de procesos como el «gen egoísta» o el «altruismo genético». La muerte sin descendencia de un organismo supone una extinción genética aunque normalmente no se mire así. El acervo genético de una población sufre extinción durante el proceso de evolución darwinista en el que intervienen mutación, recombinación y selección.

La microevolución en la jerarquía ecológica implica cambios en los fenotipos, en sistemas u órganos y, en cualquier caso, cambios en el organismo durante el desarrollo que hacen desaparecer morfologías juveniles o adultas. Este proceso es muy evidente en las formas que crecen por metamorfosis. El individuo, como actor ecológico, se extingue con la muerte, algo que no necesita mayor consideración. Los avatares (poblaciones o partes de ellas implicadas en un ecosistema) sufren la extinción biogeográfica o ecológica en sentido estricto, esto es, la desaparición en una región determinada, que conlleva la desaparición en la misma del nivel superior: la especie. Normalmente el proceso implicado es la competencia.

La extinción de las especies (macroevolución) puede estar ligada a cambios lentos y progresivos de transformación de una especie en otra (extinción filética). Las mutaciones en el «sistema de reconocimiento de parejas» llevan a un proceso evolutivo rápido, normalmente cladogenético, por aislamiento reproductivo de unos individuos en el seno de las especies

preexistentes. La macroevolución a escala genealógica mayor, esto es, la evolución de las líneas monofiléticas y de los «esquemas» evolutivos (grandes grupos emparentados, como mamíferos y reptiles mamiferoides; dinosaurios y aves; etc.) tienen más que ver con las extinciones en masa, la radiación adaptativa, etc.

En el caso de las jerarquías ecológicas superiores (macroevolución) la comunidad evoluciona y se extingue a lo largo de la sucesión ecológica, ya sea por sustitución o facilitación. Serán los cambios ambientales o las modificaciones ambientales introducidas por la maduración del ecosistema los responsables del proceso de extinción. Las faunas evolutivas (grandes asociaciones de fauna muy diversas que aparecen en momentos determinados y tienen un proceso de diversificación y desaparición característicos) parecen evolucionar y extinguirse por «competencia» entre familias combinada con extinciones en masa.

## **HISTORIA**

Visto el concepto, conviene perfilarlo por la consideración de su evolución histórica. Se puede interpretar, pues documentos directos y ciertos hay pocos, que desde la antigüedad se consideró la existencia de extinciones de organismos en el curso de la historia de la Tierra, aunque el camino hasta la concepción moderna e integral del fenómeno haya sido largo y su estudio poco agradecido. Hasta el siglo XVIII las dificultades mayores para una interpretación correcta de las extinciones, como un fenómeno normal y generalizado, provenían de una concepción de una historia de la Tierra muy corta, miles de años, así como de la aceptación de la idea religiosa de la perfección de la creación, y de la filosófica de la plenitud de la vida (ambos integrados en la filosofía natural).

A pesar de ello, ahora es posible un recorrido por la historia, pues hay autores, algunos próximos en el espacio, en el tiempo y en las intenciones, que han allanado el camino. El estudio de Leandro Sequeiros (2002) recopila los principales hitos históricos en la conformación del paradigma de las extinciones, y fue presentado como discurso de ingreso como Académico Correspondiente de la Institución hermana de Zaragoza. Para ello utiliza datos de diversos autores, entre ellos de Eladio Liñán (1998) de un ensayo sobre la historia de los fósiles preparado para el mismo trance en que me veo, en la mencionada Institución.

Respecto al tema que nos ocupa, entre las culturas antiguas existe mayor conexión de la que cabría esperar, de forma que se encuentran similitudes, y hasta coincidencias, entre las de Mesopotamia, Egipto e Israel. No existe en ellas un planteamiento científico sobre los fósiles o la extinción, pero sí sabemos de su interés por estos y por explicar su localización. La presencia de restos de conchas marinas en zonas alejadas de las costas actuales, y los normales cambios climáticos, más monzónicos que mediterráneos, llevó a mesopotámicos y egipcios a proponer cambios en la extensión de tierras y mares. Con ello introdujeron, aunque no lo precisaron como tal, el concepto de pseudoextinción: una especie, o muchas desaparecen de regiones que ocuparon en el pasado. De la misma época se piensa que es la idea de la generación espontánea, bien utilizada en la Biblia, y permanente en nuestra cultura hasta hace no mucho. Los cambios climáticos monzónicos se integraron fácilmente con la idea del diluvio, que normalmente se ha relacionado con el descrito en el Gilgamest, y que ahora se acerca más a la gran inundación del Mar Negro. Al final, un pueblo mediterráneo introduce en su historia un discurso sobre el origen de la Tierra que, como el diluvio, es más propio de los pueblos mesopotámicos, de donde supuestamente lo incorporaron durante su destierro en Babilonia. Lo monzónico, concepto que tomo de Antonio Malpica, resulta especialmente útil también para explicar otros temas, como la historia diferencial de Granada de otras zonas de Andalucía.

Las explicaciones más o menos naturales se extienden a las culturas primitivas donde, junto a ellas (pre-socráticos, Herodoto, Plinio, etc.), aparecen otras que mantuvieron fuera de la realidad a los fósiles y a las extinciones por siglos. La escuela platónica ve a estos restos como juegos de la naturaleza en el interior de las rocas, copias o consecuencias de la acción de fuerzas universales, tan poco relacionados con lo vivo como los ve Aristóteles, para el que a lo sumo son ensayos fallidos de la vida en el seno de las rocas. La idea aristotélica de la «perfección» de la vida se mantiene aún hoy en día y aparece en aspectos como nuestro rechazo a la manipulación genética (no alterar la perfección introducida por la naturaleza o el creador).

A pesar de ello encontramos en el mundo antiguo explicaciones absolutamente asombrosas, con mezcla de lo mítico y la observación. La presencia de fósiles marinos miocenos y pliocenos en la depresión de Al Fayun, y la presencia, aún hoy en día en lagos salados de la región (además de un gran lago de agua dulce) de algunas formas de «berberechos» provocó una teoría especialmente próxima. Su explicación estaría en la desecación de una parte del Mediterráneo provocada por movimientos en las columnas de Hércules (Gibraltar) que al separarse hicieron bajar el nivel del mar, aislaron lagos y extinguieron a los habitantes marinos. Algo que ha costado aceptar en la Geología moderna del final de los años sesenta (la desecación del Mediterráneo) pareció una explicación plausible hace dos mil años.

De todas las interpretaciones relacionadas con las extinciones, la bíblica del diluvio ha sido la más duradera y hasta hace bien poco la encontrábamos en nuestro lenguaje común. Se denominaban antediluvianos a los animales extintos (por lo general grandes y «monstruosos») incluso, como dice Sequeiros: «durante veinte siglos la doctrina del Diluvio Universal ha tenido fuerza de dogma para muchos científicos».

El diluvio supone la unión de las aguas de arriba (lluvia) con las de abajo (interior de la Tierra). Sólo con las de arriba no habría suficientes para cubrir la Tierra cuarenta codos por encima de las más grandes montañas. Esto es, el diluvio es una catástrofe destructora que, según qué parte de la Biblia, tiene diferentes interpretaciones. Hay una idea de premio y castigo en los aniquilamientos y supervivencias de animales en el arca de Noe, y separación de los puros e impuros.

Hasta el siglo XVIII, con algunas excepciones, la idea del diluvio fue utilizada más o menos textualmente. Incluso en el siglo XIX en la Universidad de Granada, en los años cuarenta, se propone como tema de licenciatura la refutación de las teorías diluvistas como origen de los fósiles de las montañas de la región.

Vuelvo de nuevo a Sequeiros para considerar las claves que desde la idea del diluvio, pasaron a la tradición occidental:

a) Dios creó un mundo perfecto. Lo que hoy existe desciende directamente de ese mundo, que además era completo. Todos los nichos ecológicos estarían ocupados desde el inicio.

b) Dios es el único creador, esto es, capaz de hacer aparecer la vida de la nada. Ha impuesto las leyes a la naturaleza y cualquier alteración requiere la intervención directa y milagrosa del creador (el diluvio por ejemplo).

c) En contradicción con lo que ahora aceptamos, lo creado está al servicio del hombre. La humanidad introdujo el desorden en la naturaleza y el diluvio es un castigo ejemplar por ello. Como se podrá ver un castigo muy superior al imaginado por los ecologistas para nuestro pecado actual.

d) El diluvio es la causa de la extinción de las especies y sólo ha habido un diluvio.

e) Antes del diluvio existió un mundo de gigantes cuyos restos son los fósiles de los antediluvianos.

A esta tradición clásica hay que añadir la filosofía aristotélica sobre los fósiles que rompe en gran medida con la historia presocrática. El mundo aristotélico tiene una naturaleza estática, ordenada, escalonada, en la que cada cosa ocupa su lugar, sin posibilidad para las extinciones.

De la combinación de ambas tradiciones nacieron las ideas medievales occidentales. En oriente el conservadurismo clásico duró mil años, y llegó a Europa a tra-

vés de los árabes por España (Escuela de Toledo) y definitivamente a la caída del imperio bizantino, que dio lugar al renacimiento.

Durante el medioevo la ciencia y la religión se amalgamaron y de la «fuerza plástica» platónica y de la «formativa» aristotélica se pasa a la «fuerza divina» de Alberto Magno (1196-1280) en los orígenes de la Universidad. La capacidad de la Tierra para producir formas se une a la generación espontánea para dar lugar a nuevos organismos. Nace aquí la creencia de que los fósiles son restos de organismos que aparecieron y vivieron en el seno de las rocas, idea que perdurará hasta casi el siglo XVIII («Los fósiles son el ornamento del interior de la Tierra como las flores lo son de su exterior»).

Hay autores que, desde la observación de la naturaleza, negaron estas creencias. Leonardo constituye un ejemplo de la singularidad, pues se opone a que los fósiles de conchas y otros animales marinos que encontramos alejados de las costas actuales, tengan su origen en el diluvio. En cuarenta días no tuvieron tiempo de llegar hasta donde hoy se encuentran y por otro lado no están afectados por las fuertes corrientes que debieron aparecer como consecuencia de la subida y bajada de las aguas.

Bernard Palissy (ajusticiado por hereje en 1589) es un caso excepcional. Defiende ideas mezcla de lo más acertado y alejado de lo real. Como ceramista entendió perfectamente el proceso de fosilización y de ahí llegó de

inmediato al de la existencia de restos fósiles que no tienen representantes actuales y están, por ello, extintos. El hallazgo en el seno de las rocas de estos restos suponía que vivieron allí donde los encontramos. Finalmente la sobrepesca sería la responsable de las extinciones. Su cerámica, muy cuidada e incrustada de fósiles de la cuenca de París, aun se aprecia y cotiza.

A partir del siglo XVII aparece claramente el paradigma diluvista como explicación (científica) del origen de los fósiles. A ello contribuyó que se establecieron diferencias entre los fósiles fáciles (formas con representantes actuales) y los difíciles (sin formas actuales similares). A lo que se unió la aparición de huesos de grandes animales en América y en Europa, que dieron lugar al desarrollo de la interpretación gigantista. Los gigantes están presentes en la historia de casi todas las culturas, incluida la judía, y en ciencia se ha citado la relación entre el mito de Polifemo y los cráneos de elefantes fósiles del Mediterráneo, teoría que ya defendió Empédocles.

a) En el siglo XVII y XVIII hay historias y descripciones de gigantes en el Nuevo Mundo y un granadino, Torrubia, tiene mucho que ver en ello. Los gigantes, representantes del mal en la Biblia, desaparecieron con el diluvio, se extinguieron.

b) Otro aspecto del gigantismo es el de los animales fantásticos: dragones, unicornios, dientes de dragón, etc., presentes en la realidad del medioevo y aún en épocas posteriores. Hoy en día se mantiene una criptozoología

gía en la que se contabilizan mas de 150 especies y que incluye al *yeti*, *big-foot*, el monstruo del lago Ness, etc. La joya de nuestra biblioteca, el Codex Granatensis, tiene un bestiario con descripciones y figuraciones de organismos que se pueden incluir en este apartado, aunque la mayor parte de las veces son consecuencia de una ilustración, de oídas, de verdaderos animales, sobre todo marinos: vaca marina, lobo marino, elefante marino,... (Les invito a recorrer las páginas de este orgullo universitario y de paso hacer un homenaje a algunos miembros de nuestra comunidad: el profesor García Ballester, Dña. Elena Calandre, el prof. Mayor Zaragoza y el prof. López González, que actuaron como estudiosos, editores o difusores del Codex) .

c) Los fósiles difíciles tienen su mejor representación en las Glossopetrae (piedras con forma de lengua) a las que se concedieron diversos poderes curativos y que fueron correctamente interpretadas por algunos autores a partir del siglo XVI (Gesner, Colonna, Steno) como dientes de tiburón. Silla, a principios del XVIII, zanjó definitivamente la discusión y con ello se perdió un remedio histórico contra las picaduras de las víboras.

Curiosamente el paradigma diluvista se desarrolla en el XVIII para explicar estas extinciones, cuando ya no es necesaria la «vis plastica» para establecer el origen de los fósiles en el seno de las rocas. Aparece al fin un sistema que pone de acuerdo observaciones y creencias: el diluvio.

Otro obstáculo para aceptar las extinciones como algo natural e inherente a la vida está en el concepto de la plenitud de la creación, tanto cristiano como pagano. La observación de la realidad lleva a la consideración del mundo como resultante de un proceso de degradación; desde la perfección inicial de la creación ha degenerado hasta la actual. Aparece así el paradigma de degeneración de la Tierra. En el diluvio ya no es el único proceso de pérdida de especies, hay también una degeneración continua y postdiluviana. El diluvismo toca a su fin y se sustituye por el paradigma catastrofista de carácter laico. Le seguirá el debate entre neptunistas y plutonistas, y a ellos el uniformitarismo de Hutton y Lyell.

Vivimos una época de pensamiento neocatastrofista, repetición moderada de otra que tuvo lugar a principios del siglo XIX y que duró casi cuarenta años. Cuvier, representante del catastrofismo decimonónico, fue el primero, a fines del XVIII, en aceptar expresamente la existencia de grandes extinciones. Los cambios bióticos correspondientes a las eras geológicas eran debidos a catástrofes que destruían gran parte de los organismos existentes, que eran reemplazados por los supervivientes, que hasta esa fecha vivían en regiones remotas, previamente desconocidas en el registro fósil. Otros científicos consideraban que cada catástrofe era seguida de una etapa completa de nueva creación, en vez de colonización. La no aceptación del transformismo dio un valor extra a la extinción, que se convierte en la mejor explicación para el cambio de especies en el tiempo.

Lamarck, un transformista biológico, defiende una teoría que incluye la generación espontánea a partir de la cual, de forma continua, los organismos se transforman, se adaptan a las nuevas circunstancias, en un proceso de complejidad progresivo. Las especies no existen como unidades reales, hay solo líneas de organismos transformándose continuamente. El motor de la evolución es la tendencia al cambio, que utiliza el uso y el desuso como mecanismo de elección de las variaciones, en un proceso de herencia de los caracteres adquiridos en el curso de la vida.

La aparición de los gradualistas (Lyell, Darwin, Wallace, etc.) da un nuevo giro a las extinciones, que dejan de estar relacionadas con catástrofes y se enmarcan en el proceso evolutivo normal: la aparición y extinción de especies. Para Lyell el cambio en los organismos era debido a una continua fluctuación de las poblaciones que ampliaban y constreñían su distribución de acuerdo con los procesos geológicos, como los cambios en la topografía local o en el clima. Wallace avanza un poco más y considera que las nuevas especies aparecen para ocupar el lugar de las que se extinguen, aunque no se pronuncia sobre la relación causal entre ambos procesos, cosa que hace Darwin, que considera que las especies desaparecen por competencia con otras próximas. Para él la aparición y desaparición súbita de especies en el registro fósil es debido a la imperfección de este, pues la extinción es un proceso, o una consecuencia, de la evolución gradual. Estas ideas gradualistas dominan la mayor parte del resto

del siglo XIX y casi la mitad del XX y las extinciones más importantes y evidentes se explicarán como incremento del ritmo evolutivo, fundamentalmente por aumento en la tasa de mutación (agentes mutágenos como las radiaciones, etc.).

El desarrollo de la genética supone la crisis del darwinismo, por la dificultad de imbricar la selección natural (continua) con las mutaciones (discontinuas). Al tiempo, desde el socialismo real, Lisenko, da nueva vida al lamarckismo que se enfrentará, a partir de los años treinta del siglo XX, con la teoría sintética o neodarwinismo, para la que la extinción es un proceso normal ligado al desplazamiento de unas especies por otras.

En los años sesenta autores como Schindewolf, Bramlette, Newell, etc., describen etapas catastróficas en el proceso evolutivo. Se conocían desde el siglo XVIII y las principales fueron descritas en el XIX con precisión (Paleozoico, Mesozoico, Cenozoico). La teoría del equilibrio interrumpido a intervalos (Gould & Eldredge, 1977) sustenta la idea de apariciones y extinciones súbitas de especies, sin que esas extinciones sean coetáneas y globales. En 1973 (Tarling & Runcorn) aparece un trabajo que después no se ha relacionado con las extinciones en la extensión que merece, pero que es necesario integrar en su contexto. Se trata del estudio de los ritmos evolutivos, acelerados en ciertos momentos de la historia de la Tierra, y su relación con los grandes eventos geográficos, consecuencia de la tectónica de placas. Lo que después se denominará el «efecto área». En gran medida

este incremento de la tasa de cambio evolutivo no es más que una consecuencia de las extinciones. Los eventos que se incluyen en los de cambios importantes de tasa evolutiva son más que las meras extinciones en masa pues también incluyen los aumentos en el ritmo evolutivo, que no están relacionados con extinciones previas.

Para Hoffman (1989), un profundo crítico de las hipótesis neocatastrofistas, el interés a partir de los años 80 por las extinciones descansa en una serie de hitos e hipótesis: el principal la teoría de Alvarez y colb.(1980) sobre el impacto de un meteorito para explicar la extinción del final del Cretácico. Segundo, que esas extinciones son periódicas (Raup & Sepkoski, 1984) y causadas por lluvias de cometas provocadas por una estrella gemela al Sol: el asunto Némesis. Tercero, que las consecuencias evolutivas de esas extinciones son cualitativamente diferentes de cualquier otro fenómeno en la historia de la vida (Jablonski, 1986, 1996).

A esto hay que unir otros trabajos, como los de Sepkoski, sobre los cambios en la diversidad de las faunas marinas a través del Fanerozoico, estudiadas para todos los niveles taxonómicos durante más de diez años. La gestación y uso de esos trabajos (hipótesis de las radiaciones y de las faunas evolutivas) así como las interrelaciones científicas y personales entre este autor, y otros: Raup, Gould, Schopf, Simberloff, Benton, etc., están en el meollo de la historia actual de las extinciones en masa y su interés en la explicación de los esquemas macroevolutivos.

En los últimos quince años, y aún en la actualidad (Hallam, 1989) hay una serie de cuestiones sobre las que se trabaja prioritariamente pues se considera que no están suficientemente resueltas:

- ¿Las extinciones en masa son verdaderos eventos catastróficos? Esto es: ¿tienen lugar en un lapso de tiempo corto? La solución requiere la mejora del registro bioestratigráfico fino.
- ¿Tienen lugar de forma periódica o episódica?
- Hasta qué punto la práctica taxonómica y bioestratigráfica afecta al reconocimiento de los eventos catastróficos. Esto es, establecer la precisión de la metodología básica tanto orgánica como temporal.
- La evolución ¿está dirigida fundamentalmente por procesos bióticos como la competencia (de acuerdo con Darwin) o por cambios en el medio físico que dan lugar a extinciones, y por ello al vaciado de nichos ecológicos, que ocupan los supervivientes, que sufren una radiación evolutiva de forma inmediata?
- Los grandes cambios en el medio físico ¿están en relación con regresiones marinas y/o anoxia, cambios climáticos, vulcanismo masivo, impacto de cuerpos extraterrestres, o por la interrelación de esos fenómenos?
- Los organismos supervivientes lo son ¿por estar mejor adaptados o por tener más suerte que los grupos que se extinguieron? (¿Malos genes o mala suerte?). De hecho ¿qué papel juega la suerte en la evolución?



- ¿Vivimos una etapa de extinción en masa catastrófica? Si es así ¿qué podemos hacer al respecto?

En este relato tienen especial interés los trabajos dedicados al estudio del porqué de las extinciones (Raup 1981) y a lo que ocurre en el mismo momento de la catástrofe y en tiempos inmediatamente posteriores (Kauffmann y colaboradores). Son numerosas las reuniones científicas dedicadas exclusivamente a las extinciones en los últimos veinte años, que han dado lugar a muchas monografías, aunque las causas se tratan nueve veces más que el funcionamiento y sus consecuencias evolutivas.

## **TIPOS DE EXTINCIÓN. EXTINCIÓN DE FONDO Y EXTINCIÓN EN MASA**

Las extinciones se han estudiado en los últimos años, aparte del interés para el proceso evolutivo (bajo cualquier teoría, gradualista o saltacionista) sobre todo, como procesos catastróficos cuyas consecuencias, supuestamente, han sido de fundamental importancia para la evolución de la vida sobre la Tierra. Algunos las consideran un factor determinante para entender los resultados de la evolución a gran escala.

Cabe pensar (Jablonski, 1986) por sus consecuencias, que las extinciones normales, a ritmo normal (extinciones de fondo) son cualitativamente diferentes de las extinciones en masa. Como dice Gould (en Glen, 1994) «después de los trabajos sobre el límite Cretácico-Terciario de los años ochenta es imposible ver la extinción en masa como una intensificación en el ritmo, y por ello como una continuación de las extinciones de fondo». La diferencia entre ambas se desprende del estudio de la intensidad de la extinción en el tiempo, desde el Cámbrico a la actualidad. Sepkoski (1996) ha medido el porcentaje de las familias existentes que desaparecen en ochenta intervalos de tiempo (pisos: de cinco a ocho millones de años por cada intervalo) y los resultados fluctúan entre el 25% y el 2% de extinción, en disminución progresiva desde el Cámbrico a la actualidad, en un proceso prácticamente constante. Al tiempo se observan cinco momen-

tos en los que la tasa de extinción supera ampliamente a la que correspondería a ese tiempo. Algo similar ocurre cuando la tasa se mide en el nivel de género; la tasa media es del 50% en el Cámbrico y disminuye hasta el 5% en el Cuaternario. La explicación para este descenso en la tasa de extinción hay que buscarla en la mayor diversidad de especies por taxón, según avanzamos en la historia de la vida, pues la unidad de extinción es la especie (mayor diversidad, menor disparidad). Los géneros y familias monoespecíficos son más abundantes en el Cámbrico que en la actualidad. Por otro lado, la colonización de nichos es ahora mucho mayor –según el modelo logístico y no el de equilibrio– y en las gráficas de diversidad hay un fuerte incremento en la genérica y específica. Si tenemos un incremento en la diversidad y se mantiene el ritmo de extinción (unos 7-10 millones de años por especie) la tasa de extinción total debe disminuir.

Las ideas de Van Valen (1973) son una aproximación, en consonancia con las teorías neodarwinistas, que analizan los modelos de supervivencia de taxones. Para muchos grupos de organismos, marinos y continentales, la supervivencia, expresada en diagramas semilogarítmicos (curvas de supervivencia) a lo largo del tiempo, es lineal. Esta observación constituye la Ley de Van Valen o Ley de Extinción Constante. En el seno de un grupo la probabilidad de extinción de un taxón es constante, independientemente de su antigüedad. La capacidad de supervivencia no aumenta con el paso del tiempo, y la adaptación es similar para todas las especies de un grupo en un momento dado. Sea o no válida en toda su extensión, esta teoría sirve para comparar el funciona-

miento de las extinciones. El comportamiento supuesto tiene mucho que ver con la sustitución activa y la coevolución: la evolución y adaptación conjunta de organismos en el tiempo, dentro de un ecosistema, que lleva a la conocida «Hipótesis de la Reina Roja» («corre para permanecer donde estás»). Los organismos evolucionan, a la par que otros, para mantener su posición en el ecosistema (naturalmente estable o con variaciones graduales). Existen análisis que hacen pensar que esta teoría funciona (foraminíferos planctónicos) pero existen otros (moluscos) en los que las extinciones se concentran en algunos momentos, muy probablemente debido a alteraciones ambientales de cierta intensidad, según un modelo a saltos, más próximo al equilibrio interrumpido a intervalos.

Las extinciones son en realidad procesos muy complejos en los que se integran factores ambientales y biológicos diversos, difíciles de analizar. Aunque elemento a elemento los comportamientos sean deterministas, en conjunto se presentan como procesos al azar y por ello abordables en términos estadísticos. Raup (1991) ofrece la posibilidad de analizarlos como si fuesen recorridos aleatorios (*random walks*) esto es, procesos al azar que, en cada momento, se comportan independientemente de lo ocurrido en el momento anterior. Los recorridos aleatorios pueden, o no, tener límites. En el caso de las extinciones se puede pensar que el límite superior en el número de especies prácticamente no existe, pero sí el límite inferior, que supone la desaparición del grupo. Se convierte así el sistema en un fenómeno denominado «quiebra del tahúr» o «paradoja del borracho», pues su

destino final es determinista, la desaparición de sus componentes, la extinción.

Un análisis simple de este funcionamiento al azar nos permite predecir que, cuanto mayor sea la diversidad dentro de un grupo taxonómico determinado (género, familia, línea monofilética, etc.) menor será la probabilidad de extinción o más se dilatará esta en el tiempo. Aparece así una regla de la extinción: la diversidad específica de los géneros les confiere supervivencia.

Una especie con muchas poblaciones, con hábitats diversos, tiene menos probabilidades de desaparecer que otra menos cosmopolita, más estenócora. De ahí que el alto número de poblaciones y su diversidad sea un factor negativo para la extinción. Dentro de los taxones superiores la capacidad de diversificación, especiación, será también un factor negativo ante la extinción y aumentará la supervivencia.

De la observación de la realidad se establecen otras generalidades:

- a) La mayor parte de los géneros y especies tienen escasa duración. Los géneros con más de veinte millones de años son escasos.
- b) La mayor parte de las especies tienen pocas poblaciones y escaso número de individuos.

c) La mayor parte de los géneros son poco diversos, esto es tienen pocas especies.

d) La mayor parte de las especies tienen una distribución restringida en el espacio.

Todas estas características explican la alta probabilidad de las extinciones de fondo.

Hay tiempos de extinción catastrófica en que sólo se han afectado especies de algunos grupos concretos, como los grandes mamíferos en el Pleistoceno (Leakey & Levin, 1997). En otros, en cambio, se produce la desaparición de especies de muy diferentes grupos, desde formas planctónicas a vertebrados terrestres. A estas extinciones, que son ecológica y biogeográficamente muy amplias en relación a los taxones implicados, y cortas en el tiempo, se las denomina extinciones en masa, de las que se reconocen, al menos, cinco, las llamadas «Cinco Grandes»: 1) la del final del Ordovícico; 2) la del final del Devónico; 3) la del final del Pérmico; 4) la del final del Triásico; y 5) la del final del Cretácico.

Sepkoski (1996) ha establecido la intensidad de la extinción para estas cinco en porcentaje (géneros y familias). La extinción de las especies está calculada por el método de rarefacción, que posteriormente se considerará.

	Familias %	Géneros %	Especies % (cálculo)
Final del Ordovícico	26	60	84- 85
Final del Devónico	22	57	79-83
Final del Pérmico	51	82	95
Final del Triásico	22	53	79-80
Final del Cretácico	16	47	70-76

Llevar las teorías gradualistas a sus límites para que traten de explicar todas las extinciones es insostenible en el pensamiento actual. Hacerlo nos situaría en el más puro direccionalismo y finalismo, al admitir prácticamente que las faunas sucesivas (entre dos extinciones) han «vencido» a las anteriores en la lucha por la vida y, por ello, además de posteriores en el tiempo, tienen una posición más alta en la escala de la naturaleza. Hay autores más radicales que aducen que «el uniformitarismo aplicado a las extinciones en masa es el epítome de la ignorancia y la arrogancia de los científicos del siglo XIX».

Autores como Briggs (1994) consideran fuera de lugar los términos de «extinción en masa» o «evento catastrófico» pues la mayoría no cumplen las condiciones de extinción súbita, carácter global, y de efectos drásticos

en la diversidad específica, características básicas que se supone deben tener las extinciones en masa. Solo la extinción del Pérmico-Triásico se acercaría, para él, al carácter de global, aunque no es súbita pues, como la mayor parte de las extinciones en masa, según estos autores, se han desarrollado entre 1 y 10 millones de años. Finalmente, los efectos catastróficos para la diversidad no se pueden alegar, pues después de algunas de las más fuertes extinciones, en especial la del Cretácico-Terciario, ha habido un incremento inmediato de la diversidad específica. No obstante, en una entrevista en la misma publicación, este autor reconoce que las extinciones en masa son ciertamente una fuerza evolutiva de diferente sentido que las extinciones de fondo, y por su carácter de fuerza evolutiva pueden ser una excepción al uniformitarismo. Esto es, no son catástrofes en toda la extensión del término pero tampoco son normales.

Se ha argumentado que Darwin y Lyell no conocieron las extinciones en masa, pero que, si lo hubieran hecho, las habrían aceptado como una parte más del gradualismo. En realidad parece que ambos autores reconocían que el final del Mesozoico estaba marcado por un horizonte característico, «cuando» desaparecieron el 75% de las especies existentes. La diferencia entre el evolucionismo darwiniano y el revolucionismo cuvieriano es justamente la duración de ese «cuando». Aún hoy hay autores que consideran que la imprecisión del registro es responsable de dar apariencia de extinción en masa a lo que no lo es en realidad. Argumentan que la amplitud de los intervalos tomados para medir las apariciones y desapariciones de especies, entre uno y seis millones de

años según ellos, hacen imposible establecer la existencia de extinciones súbitas. En realidad los intervalos de los estudios de detalle tienen menos de tres millones de años y la mayor parte menos de uno.

Aunque se reconozca la existencia de épocas en las que desaparecen un mayor número de grupos, queda la cuestión más de detalle de si el proceso se produce de forma «aceptablemente» súbita o no. Esto es, si las extinciones en masa son o no catastróficas.

Margalef considera que una catástrofe se puede definir como un evento no previsto por el que lo sufre, que interfiere con un sistema orgánico, y afecta a su ocurrir posterior de forma profunda. Los eventos externos (ambientales, orgánicos, extraterrestres, etc.) pueden no afectar a los sistemas, o hacerlo de forma ligera, no letal, o incluso de forma positiva ya que el sistema puede, por ellos, obtener ventajas respecto a otros sistemas. La historia de los mamíferos comparada con la de los reptiles puede ser paradigmática, al menos en una primera aproximación.

Muchos individuos y las poblaciones, especies, los sistemas superiores normalmente, no suelen afectarse por procesos estacionales y anuales, letales para otros organismos (que llamamos inferiores). Las especies soportan también fenómenos ambientales de mayor rango, como los de Milankovich. Los géneros, familias, etc., naturalmente a través de las especies, se pueden ver afec-

tados por procesos ambientales intensos que en un momento concreto provocan su extinción. Justamente a esto se le considera un evento catastrófico con consecuencia de extinción en masa. Estas extinciones, aunque masivas, tienen la cualidad de relativas pues hay grupos que no las sufren y por ello obtienen ventaja en el desarrollo futuro. El caso es poder establecer si la supervivencia es por «preadaptación» o por suerte. Al respecto es difícil asumir que una especie, o cualquier taxón de orden superior, está adaptado a fenómenos que ocurren cada millones de años (media de más de 60 millones para los más intensos y de 25 para los de grande y mediana intensidad).

Podemos encontrar buenas razones para explicar la extinción súbita de una especie (enfermedad, etc.) pero no se pueden explicar tan fácilmente las extinciones en masa. Hay pocos fenómenos que produzcan la extinción súbita de muchas especies de forma coetánea, excepto causas globales: climáticas, ambientales, volcánicas, de impactos de cuerpos extraterrestres, etc., así como orgánicas o endógenas a la biosfera (Margalef, 1998)

La mayor parte de las críticas anteriores han servido para matizar el carácter de las extinciones en masa pues no hay otra forma de denominar la desaparición de más del 80% de las especies al final del Pérmico o el 65% en el límite Cretácico-Terciario. En los últimos años (Kauffman, 1988; Kauffman y Harries, 1996, etc.) se ha profundizado en su estudio y se reconocen varias categorías para las extinciones en masa, entre ellas: las que han

seguido procesos más o menos graduales, las súbitas y las escalonadas.

- **Extinciones en masa catastróficas**, tienen lugar en un intervalo de tiempo que va de días a centenares de años. Están relacionadas con perturbaciones globales puntuales de las que los impactos de cuerpos extraterrestres de gran tamaño son los mejores candidatos. La predicción es que la extinción afectará a un gran número de especies; los supervivientes serán pocos y de especies generalistas o especies refugiadas (Kauffmann y Harries (1996), ver más adelante) en las que la regeneración es lenta. La extinción del Cretácico es un buen ejemplo, aunque en realidad es más compleja de lo que se pensaba inicialmente y en su conjunto se extiende a lo largo de 2-3 millones de años, si bien existe un fenómeno puntual muy acusado en relación con el impacto del cuerpo extraterrestre.
- **Extinciones en masa escalonadas**. Están formadas por episodios ecológicamente selectivos de corta duración (menos de 100.000 años) espaciados entre 100.000 y 500.000 años. El conjunto se extiende por entre 1 y 3 millones de años. Entre los episodios se puede regenerar el ambiente y producirse evolución hacia nuevas especies, normalmente de gran interés en el resultado final de la extinción. En las extinciones del Cretácico y del Devónico hay una tendencia a que los organismos tropicales y subtropicales se vean más afectados durante los escalones iniciales, mien-

tras que los que viven hacia los polos sufren más en los tardíos. Cada episodio suele estar asociado con grandes cambios en la circulación oceánica o atmosférica. La extinción intracretácica (Cenomanense-Turonense) se considera un ejemplo de extinción en masa escalonada (Kauffman, 1988) asociada a facies anóxicas (cambios oceánicos y en la productividad orgánica).

- **Extinciones en masa graduales** con procesos que duran entre 1 y 5 millones de años en los que se cumple que las tasas de extinción son netamente mayores que las de especiación. Los patrones son similares a las extinciones de fondo pero más acelerados. Los factores se consideran de ámbito global, como cambios geográficos importantes, cambios persistentes en el nivel del mar, etc. La extinción del Pérmico-Triásico tiene características de este tipo, aunque se reconocen algunas pulsaciones.
- **Extinciones complejas.** Kauffman y Harries (1996) distinguen varias fases en las extinciones en masa, por ello, a los modelos anteriores, se pueden añadir:
  - **Extinciones en masa de taxones con alta tasa de extinción de fondo y baja tasa de especiación.** En parte corresponde a una extinción gradual. Es el caso de los trilobites que sufren «extinción en masa» al final del Pérmico, después de un lento pero continuado declive (pérdida de diversidad) a lo largo del Paleozoico. La razón para este comportamiento se desconoce, pero lo cierto

es que lleva implícita la extinción total, que puede deberse a un fenómeno casual cuando alguna alteración ambiental regional afecta a todas las comunidades restantes del grupo. Este proceso puede dar lugar a la desaparición de otros grupos lo que lo convierte en una extinción en masa general, aunque de carácter más o menos gradual para un grupo determinado.

- **Extinciones aceleradas por disminución de la diversidad seguidas de extinciones en masa súbitas.** Hay muchos modelos para explicar la extinción de los ammonites al final del Cretácico. Ward (1988); Ward et al (1991); Ward (1995), etc. proponen un modelo complejo que combina una extinción acelerada y continua de los ammonites durante el Cretácico superior, de forma selectiva. Se extinguen los taxones más ornamentados, de mayor tasa de especiación y de menor extensión temporal. Al final del Cretácico, o un poco antes, desaparecen también los taxones de larga duración, coincidiendo con la reducción mundial de las cuencas oceánicas someras. Su desaparición selectiva respecto a los nautiloideos, con características morfológicas y tasa de especiación similares, es posible se debiese a diferencias en las estrategias reproductoras. La amplia etapa planctónica de las larvas de los ammonoideos, que fue muy importante para su éxito, por aumentar su capacidad de dispersión y colonización, se convierte en su principal enemigo cuando existe una crisis en el plancton. Los nautiloideos con

larvas de mayor tamaño, que se pueden refugiar en el bentos inmediatamente después de la eclosión, aumentan su supervivencia en estas crisis.



## RECONOCIMIENTO DE LAS EXTINCIONES

Los modelos anteriores no son más que meras aproximaciones, la realidad, en especial el registro, es aún más compleja. Los efectos tafonómicos, relacionados con la conservación de organismos y su actividad como fósiles; taxonómicos, consecuencia de la forma de clasificar los organismos, y bioestratigráficos, relativos a su distribución espacio-temporal en los sedimentos, complican aún más el reconocimiento y la evaluación de las extinciones.

Para evitar errores en la apreciación de su amplitud y ritmo, hay que reconocer con precisión el tipo y la intensidad de las extinciones en masa, lo que pasa en primer lugar por evaluar los criterios usados para su definición.

I.- Raup (1989), Benton (1996), etc. analizan los posibles *efectos del registro fósil (tafonómicos y bioestratigráficos)* sobre la percepción de las extinciones en masa y concluyen que existen todo tipo de ruidos en la interpretación, que se pueden resumir en:

- 1) Extinciones en masa y súbitas, cuando en realidad no son tan rápidas, debido al *efecto hiatus*, esto es a la ausencia de datos (i.e.: laguna estratigráfica) para un tiempo relativamente

amplio. El salto en la continuidad de la información que esto produce hace que los resultados de un proceso evolutivo, con un ritmo de extinción normal, aparezcan como un salto entre dos momentos que se interpretan como inmediatos en el tiempo, pero que en realidad están separados por un amplio lapso. Este efecto ha sido invocado por los gradualistas, desde Darwin, para explicar los saltos en el registro fósil, sean o no extinciones. La ausencia de formas intermedias o las extinciones catastróficas serían en este caso un artefacto introducido por «un registro fósil incompleto».

- 2) Extinciones que parecen graduales y que en realidad son súbitas debidas al *efecto Signor-Lipps*. Un muestreo defectuoso o poco intenso permite reconocer sólo las formas más frecuentes. A esto hay que añadir lo improbable que es la conservación como fósiles, en el nivel de máxima extinción (nivel de la catástrofe) de restos de todos los taxones que desaparecen en él. La última aparición de un fósil en una secuencia indica que aún estaba vivo en ese momento, no que se extinguió en él. Los sucesivos trabajos de Ward en la región de Zumaya pueden ser un buen ejemplo de lo anterior. Dos estudios de este autor sobre los ammonioideos del final del Cretácico, con menos de cinco años de separación, con muestreos exhaustivos en el segundo caso, han transformado la desaparición de los am-

monites de un proceso gradual en catastrófico, dentro de un cierto orden.

- 3) La presencia de un organismo fósil en un estrato puede indicar que está en nueve más, en los que no se encontrará salvo en un muestreo muy minucioso. Al respecto Strauss y Sadler (1989) evalúan los intervalos de posible existencia de un taxón en la columna estratigráfica, con una fiabilidad del 95%, a partir del número de registros reales que tienen. Un solo registro en un estrato extiende la probabilidad de existencia del taxón en una columna estratigráfica (al 95% de posibilidades) a diez veces el que corresponde al de cien registros. Esto nos llevaría a considerar como extinción catastrófica a una gradual, o a la inversa.

II.- Hay un efecto general que se suele olvidar, que es la proporcionalidad entre el número de especies fósiles, en un momento de la historia, y la **extensión de los afloramientos** (Signor, 1985). En ella intervienen no tanto fenómenos de conservación como de accesibilidad y facilidad de muestreo. Que este efecto sesgue los datos correspondientes a las extinciones queda por demostrar. Puede acentuar los efectos, pero cabe pensar que los límites de las unidades cronoestratigráficas o bioestratigráficas entre los que se suele situar una extinción tienen una intensidad de muestreo similar a la del resto de la unidad.

Dentro de este apartado podemos incluir también otros posibles sesgos por razones más o menos equiva-

lentes. La curva de **volumen de sedimento** por unidad de tiempo es relativamente paralela a la de diversidad de especies o a la relación de especies cada millón de años. Trazado similar tiene la curva de **interés de los paleontólogos** en el estudio de las unidades por millón de años

III.- Por los trabajos sucesivos de Sepkopsi (1993), Benton (1996), etc., se evidencia que aunque el conocimiento paleontológico cambia, se supone que a mejor, los grandes patrones en el ámbito de la macroevolución permanecen estables. De ahí se puede aceptar que el conocimiento del registro es significativamente bueno, y representativo, sea o no exhaustivo.

Que el reconocimiento de las extinciones en masa se deben o puedan deberse a un **artefacto taxonómico**, en vez de tafonómico y bioestratigráfico, lo defienden desde Patterson y Smith (1987) hasta Holland (1989), que hacen una crítica dura a los trabajos de Raup y Sepkoski (1984) sobre la periodicidad de las extinciones, y tratan de invalidar la mayor parte de los taxones usados para establecerla.

Los errores introducidos por los taxónomos, o los diferentes criterios usados por estos y la existencia de taxonomías con un fuerte carácter geográfico o temporal («*Si hoy es martes, esto es Bélgica*», Braga & Rivas, 1986) hacen poco fiable la medida de las extinciones. De nuevo hay que resaltar que trabajos sucesivos, con taxonomías diferentes, llegan a evidenciar de forma similar

las extinciones en masa. En el artefacto taxonómico, en resumen, pueden actuar (Benton,1996):

- Cambio en los criterios taxonómicos, incluso por el mismo autor. Simpson, en menos de 20 años, llega a reconocer cambios en el número de órdenes de mamíferos de más del 20%.

- Relación diversidad/taxonomía (diversidad/disparidad). La aparición de una nueva especie en el Cámbrico suele suponer también un nuevo género, una nueva familia, orden, etc. En cambio en el Cenozoico una nueva especie no suele ser más que eso, pues ya existían el género, familia, etc., a los que pertenece.

- El desarrollo de una ciencia por países lleva a un exceso en la valoración de algunos caracteres que hacen aparecer nuevas especies de tipo regional. A principios del siglo XX algunos paleontólogos británicos percibieron su salario en relación con el número de especies nuevas que definían.

- Hay parataxones y taxonomías puramente morfológicas, que multiplican las especies y con ello la diversidad específica. Existen estudios que reducen veinte especies a una, por mero cambio en el criterio de clasificación. La actividad de un trilobite en el sedimento puede dar lugar a cinco o seis tipos de parataxones (géneros y especies) de huellas fósiles, y sus mudas a muchos restos fragmentarios perfectamente clasificables.

Dentro de los artefactos taxonómicos el más evidente es el del **nivel taxonómico elegido para medir las extinciones**. Las curvas de diversidad en el tiempo, co-

rrespondientes a las «faunas evolutivas», son un buen ejemplo. La diversidad (número) de los fila en el tiempo no ha sufrido cambios desde el Cámbrico. El diseño del comportamiento del número de órdenes se acerca mucho al modelo de equilibrio: un incremento rápido y constante en el número desde el Cámbrico al final del Ordovícico, para su posterior mantenimiento en aproximadamente ciento veinte órdenes (de organismos marinos) hasta la actualidad. Las grandes extinciones prácticamente no se aprecian en este nivel y tipo de medida. La diversidad de familias, en cambio, tiene profundos mínimos relativos (extinciones) en el número total de taxones. A partir del Triásico se produce un incremento constante en el número de familias solo interrumpido por un mínimo en el Cretácico superior. La curva de los géneros es similar aunque con el comportamiento postpaleozoico mucho más acusado. En el caso de las especies, las curvas no se refieren normalmente a la diversidad (número de especies) sino al tanto por ciento de cambio respecto al total de especies existentes que se incrementa rápidamente. Dado que la duración media de especies es de unos siete millones de años y los intervalos de medida son, normalmente, de cinco millones, la curva resultante tiene escasos mínimos. En lo referente a las extinciones en masa, en cinco millones de años se producen tanto las extinciones como las recuperaciones. Las extinciones por causas biogeográficas son mucho más lentas, tanto en la desaparición como en la recuperación, por lo que en las curvas de especies se marcan, sobre todo, las extinciones del Ordovícico y Pérmico.

IV.- Hay efectos debidos a la **cronología**, esto es al lapso de tiempo elegido para medir las extinciones. La elección de la extensión de los periodos y los límites de estos, hacen que una extinción se remarque o casi desaparezca, pues hay muchas especies que pueden aparecer o desaparecer en ese intervalo. El uso de unidades cronoestratigráficas, o biocronológicas introduce un efecto tautológico. Normalmente esas unidades se definen por cambios bióticos importantes, por lo que contienen o marcan sus límites por taxones muy concretos o fenómenos bióticos específicos. Si definimos las unidades de tiempo (pisos, periodos, eras, etc.) por cambios en la composición de la fauna, luego, al medir los cambios entre una unidad y otra, se verán realizadas las extinciones, o en cualquier caso los cambios.

V.- Existen además otro tipo de artefactos que pueden alterar la percepción de las extinciones en masa, como el **efecto tasa de extinción-tasa de aparición**. Benton (1985) considera que las extinciones en masa se producen por una, un tanto mayor, tasa de extinción y una baja tasa de aparición, que precede inmediatamente en el tiempo a una alta tasa de aparición. El análisis de las extinciones complejas nos lleva a pensar que ambos hechos no son más que partes de un mismo fenómeno. Si la tasa de especiación es mayor que la normal, o que la supuestamente posible por la diversidad existente, es que se ha producido una extinción no compensada y por ello estamos ante un evento de extinción diferente de una extinción de fondo.

VI.- Cabe pensar también que la extinción en masa no sea más que el **caso extremo de un ritmo variable de extinción**. Raup (1991), con su curva de extinción, alienta la interpretación de que la extinción en masa no sea más que un caso extremo de las extinciones normales que tienen una tasa que varía de forma continua entre dos extremos, uno en las extinciones de fondo y otros en las llamadas en masa, lo que no obsta para que finalmente estas segundas sigan, al menos aparentemente, unas reglas diferentes que las primeras (i.e: teoría de catástrofes). Para este autor como para Van Valen, etc., puede no existir correlación entre la intensidad de las causas y los efectos y producirse una extinción de ciertas especies que, por encima de su número o cualidad, rompe la estructura del ecosistema, lo que da lugar a consecuencias evolutivas no proporcionales a las que se producen con una tasa menor de extinción. La **curva de extinción** (de «asesinato» en el original de Raup) nos informa del riesgo de las extinciones o de la frecuencia de las de carácter catastrófico. La curva se ha calculado empíricamente con extinciones en intervalos de 10.000 años por lo que no detecta bien las diferencias entre extinciones verdaderamente puntuales y otras más dilatadas en el tiempo, dentro de esos 10.000 años. La curva no informa del tanto por ciento de especies que se extinguen cada cierto tiempo, sino que nos dice: hay que esperar un millón de años para que ocurra una extinción que afecte al 5% de las especies vivientes y 100 millones para un evento que aniquile al 65%. Conceptualmente es similar a las curvas

que se emplean para la predicción de catástrofes naturales, como el riesgo de inundación o de terremotos.

Los efectos anteriores son complejos de estudiar y reconocer pues las extinciones graduales se dan por la extinción escalonada y continua de especies a lo largo de un lapso de tiempo y, en otro nivel, por la pérdida progresiva de efectivos de las especies o por reducción progresiva de la distribución de las especies presentes, lo que nos lleva a la necesidad de reconocer las extinciones en masa en múltiples lugares de la Tierra (*efecto de reducción de la diversidad, de los efectivos o de la distribución*). Como parece, esta reducción de efectivos y de su distribución acentuará aun más los errores introducidos por los efectos tafonómicos y taxonómicos en un proceso bien conocido de interrelación de los factores ecológicos, biogeográficos, tafonómicos y taxonómicos.

VII.- El sistema de expresión de las extinciones hace que varíe su reconocimiento e intensidad, como se ha visto en parte. Se suministran datos muy variados con distinto valor. La medida de la **diversidad pura**, esto es, el número de especies en cada momento, puede dar idea de las extinciones y apariciones, pero solo de forma imprecisa. La sustitución de especies, esto es, la extinción de una especie y la aparición de otra, emparentada directamente o no, y dentro de un lapso de tiempo determinado, que en ciertos casos es de cinco a siete millones de años, no ayuda al reconocimiento de una extinción. Es el caso de la extinción Cretácico-Terciaria que no se reconoce con este sistema cuando usamos periodos de medida de va-

rios millones de años. La recuperación de especies hace que cinco millones de años después de la extinción, el número de especies se haya recuperado, e incluso sobrepase al que existía en épocas previas. No ocurre lo mismo con otras extinciones con radiación posterior lenta que aparecen muy acentuadas en las curvas de diversidad.

Hay esquemas realizados a partir de la **tasa de cambio taxonómico**, esto es, cuantos taxones (los hay para diferentes niveles: especies, géneros y familias principalmente) cambian en una unidad de tiempo determinada. Para normalizar los datos anteriores hay también medidas de la tasa de cambio taxonómico por millón de años. Los resultados difieren sobre todo para las épocas más antiguas, donde los taxones, o su registro, tienen una extensión temporal corta. Las variaciones de los resultados según el nivel taxonómico utilizado, puede ser muy alto.

El análisis de la intensidad y significado de una extinción se complementa con la tasa de recuperación, sobre todo si tratamos de conocer su efecto evolutivo, de ahí que resulten, en casos, muy útiles las expresiones conjuntas de las **curvas de desapariciones y de apariciones**, o las de taxones nuevos respecto a heredados de épocas anteriores.

Dentro de los métodos, y por no extender más este apartado, se usan con mayor frecuencia las **tasas de extinción total**, que relativizan las desapariciones por cada millón de años.

A pesar de lo anterior, por todos los métodos, se reconocen las cinco grandes extinciones, aunque su importancia relativa varíe.

## CARÁCTER SELECTIVO DE LAS EXTINCIONES

Cabe argüir que para que las extinciones se integren en la «selección natural», sus causas deben ser selectivas respecto a los organismos; es decir que grupos con ciertas características puedan tener mayores probabilidades de supervivencia, y esto deberse a razones conocidas, más que al mero azar. Las extinciones en masa, para reconocer su carácter independiente, deben tener un efecto diferente del de las extinciones de fondo. Se ha argumentado hasta la saciedad que las extinciones en masa suelen hacer desaparecer taxones que no son lábiles a las extinciones de fondo, por estar bien adaptados (como todos, se supone) aunque también es cierto que, durante muchos años, se ha visto en la fuerte adaptación (especialización) una causa de extinción. La discusión está fuera de este punto, pero parece claro que, como consecuencia de las extinciones en masa, la evolución se ha canalizado hacia direcciones imprevisibles en un proceso evolutivo normal. A pesar de todo, la selección de taxones en la extinción tiene claroscuros, e incluso interpretaciones contradictorias, máxime cuando a priori introducimos factores subjetivos. El éxito actual de los mamíferos no existe si consideramos a las aves como lo que son realmente: dinosaurios de sangre caliente. Por otra parte su metabolismo y/o forma de vida da a aves y reptiles una capacidad de dispersión insular muy superior a la de los mamíferos.

La extinción s.l. raramente ocurre al azar, sea cual sea la escala temporal o espacial que se use. Esto se debe a que las especies difieren en características tan diversas como las genéticas, fisiológicas, poblacionales, etc. que influyen en su respuesta selectiva al cambio. La selectividad de las extinciones es un tema antiguo que ya se encuentra en Lamarck, Lyell, Darwin, Simpson, etc. y que actualmente está de moda como consecuencia del movimiento ecologista.

## Regularidades y modelos en la historia evolutiva

Para evaluar el efecto de las extinciones en masa sobre la historia evolutiva interesa conocer antes las posibles regularidades que existen en ella al más alto nivel. En el estudio e interpretación del «esquema evolutivo» a grandes rasgos se ha intentado reconocer regularidades, sobre todo por aspectos como diversificación, evolución de comunidades, etc.

I.- Sepkoski (1981) introduce el concepto de **faunas evolutivas (diversidad taxonómica)** para conjuntos de taxones de alto nivel, normalmente clases, que tienen historias similares de diversificación, y dominan la biota marina durante un amplio espacio de tiempo. Su expansión y declive pueden usarse para describir variaciones en el dominio de faunas a gran escala y para interpretar cambios temporales en la diversidad taxonómica global. Las faunas evolutivas se definieron estadísticamente en un análisis factorial de la diversidad de familias de las

clases, de manera que se agrupan en una unidad (fauna) las clases que alcanzan su máxima diversidad en la misma época. En el medio marino se definen tres grandes faunas evolutivas. La *cámbrica*, importante en el Cámbrico; la *paleozoica* que aparece también en el Cámbrico y dominó entre el Ordovícico y el Pérmico, en especial hasta el final del Devónico; la *moderna*, también de origen Cámbrico, que se hace dominante a partir del Mesozoico. Otros autores añaden la de *Ediacara* para las formas sin esqueleto típicas del Precámbrico y las del *Tomnontiense* para faunas raras con esqueleto de la base del Cámbrico.

La *fauna cámbrica* esta formada por trilobites, hyolites, eocrinoideos, etc., todos extintos, así como por braquiópodos primitivos y moluscos monoplacóforos que persisten en la actualidad como formas marginales, que constituyen verdaderos fósiles vivientes. El conjunto es fundamentalmente epifaúnico o infaúnico somero, suspensívoro y detritívoro con algunas formas pelágicas. La *fauna paleozoica* está muy afectada por las extinciones del final del Ordovícico y del final del Devónico, donde prácticamente desaparece. La constituyen braquiópodos, corales, crinoides, cefalópodos, briozoos, etc. A las formas de vida anteriores esta fauna añade los carnívoros y suspensívoros pelágicos. Asimismo hay una diversificación que hace que los epifaúnicos se desarrollen a diferentes alturas, no sólo en el nivel del sedimento. Las *faunas modernas* tienen un desarrollo muy tímido desde el Cámbrico hasta el final del Paleozoico, en que explotan la ventaja de la desaparición de la *fauna paleozoica*. Sufre una gran crisis en la extinción cretácica y se diversifi-

ca posteriormente sobre todo a partir de formas infaúnicas y predatoras.

Las clases dentro de cada fauna tienden a diversificarse al mismo tiempo y cada fauna tiene una tasa (ritmo) de diversificación más baja que la anterior, pero más larga y con mayor diversidad máxima. Esto da lugar a una curva en escalones, con mesetas, rota por mínimos correspondientes a las extinciones en masa. Aunque la mayor parte de las clases aparecen pronto en el Fanerozoico, el declive lento de una *fauna* se produce al tiempo que la diversificación relativamente más rápida de la siguiente. Parece que esto es difícil que ocurra en un proceso al azar, y puede describirse por pares de ecuaciones logísticas. La tasa de diversificación de cada fauna debe ser baja, menor que la precedente, y la diversidad de equilibrio mayor que en la anterior. Las clases dentro de cada fauna evolutiva tienden a tener una menor «tasa de cambio taxonómico», que se refleja en sus respuestas a las extinciones en masa. La *fauna cámbrica* sufrió en el Ordovícico y en el Devónico mayor tasa de extinción que la *fauna paleozoica*. Esta última la sufrió mayor en el Pérmico que la *fauna moderna*, que sufrió un profundo reajuste en la extinción cretácica, y un cambio en el ritmo de diversificación, que aumentó a partir de ese momento.

II.- En el tiempo se da también una disminución en **la diversificación dentro de cada clado (disparidad)**, que es máxima al inicio de este. Las extinciones en masa producen un efecto de rejuvenecimiento y hacen que mu-



chos clados se comporten, después de ellas, como clados nuevos.

Se han hecho estudios de la diversidad de géneros y especies dentro de los clados (líneas monofiléticas) pero los estudios más frecuentes se refieren al número de familias en el interior de órdenes o clases, representados en diagramas «*en huso*», en los que el centro de gravedad representa la diversidad media (diversificación pequeña en un principio, que se incrementa y se hace máxima en un momento, para simétricamente disminuir hasta la extinción).

En los años ochenta se postuló (Gould et al, 1987) que la diversidad de familias dentro de un clado era mayor al inicio del mismo. Esto es, que la disparidad alta es muy temprana (formas muy diferentes). La diversidad posterior se basa en caracteres secundarios, con repetición de los primitivos (muchas formas poco diferentes).

Respecto a la ecología se puede establecer una regularidad, de forma que los clados de orden superior suelen tener su origen en zonas costeras para posteriormente migrar hacia zonas más profundas. En cambio familias y géneros aparecen por primera vez tanto en medios costeros como profundos o pelágicos.

III.- Se han descrito otras regularidades que se pueden expresar como tendencias paleoecológicas entre ellas **la**

**riqueza de especies en las paleocomunidades** de Bambach (1977), estudiada a partir de la media de especies (diversidad alfa) para cada paleocomunidad bentónica marina en cinco épocas diferentes. A lo largo del Fanerozoico la diversidad crece desde los medios marginales hacia los típicamente marinos. En los primeros, en las zonas más inhóspitas con mayor estrés ambiental, la diversidad se mantiene constante desde el Cámbrico. Para los medios próximos a costas la diversidad es mayor, pero constante hasta el Mesozoico para, a partir de ese momento, crecer significativamente. En mar abierto la diversidad es mucho más alta y sigue el mismo esquema temporal de crecimiento del caso anterior. Parece por ello que, después de la extinción del Pérmico, se produce un nuevo modelo de diversificación de paleocomunidades marinas. Por lo que cabe concluir que las extinciones no sólo afectan a las jerarquías taxonómicas sino también a las ecológicas, aunque su estudio está aún en sus inicios.

IV.- El análisis de la **ocupación de tribus**, definidas a partir de la forma de vida y el tipo de alimentación, permite establecer que la *fauna cámbrica* utiliza poco ecoespacio, sobre todo epifaúnico. La *fauna paleozoica* incrementa la ocupación por el mayor desarrollo de formas pelágicas e infaúnicas. La *fauna moderna* se caracteriza por la explotación de la forma de vida infaúnica. Lo mismo se puede estudiar para la **estratificación de faunas** en relación con el fondo marino. Durante el Cámbrico hay escasos niveles de estratificación epi e infaúnica. Desde el Ordovícico al Pérmico la estratificación epifaúnica es muy extensa y compleja. Desde el Triásico medio al Jurásico se desarrolla una gran estratificación epi e in-

faúnic; finalmente a partir del Cretácico se produce la máxima estratificación infaúnica. En estas fases, además del incremento en el uso del ecoespacio y en la interacción biótica, tienen mucho que ver las extinciones en masa, que renuevan profundamente las faunas y permiten el desarrollo de nuevas adaptaciones.

V.- A lo largo del tiempo también se producen **derivados en los organismos** bentónicos entre las zonas próximas a costas y el mar abierto. Un origen costero, en medios próximos a costas o de plataforma interna, puede pasar a dar dos esquemas ecológicos diferentes: la *expansión*, esto es, el origen costero con paso posterior a mar abierto sin abandonar los espacios originales, y la *retirada*, que es el paso a mar abierto abandonando los ambientes puramente costeros. Hay multitud de ejemplos en crinoideos, braquiópodos y bivalvos. El mecanismo no se conoce ni se corresponde con cambios en el nivel del mar. En algunos casos la competencia lo puede explicar, caso del supuesto desplazamiento de los braquiópodos por los bivalvos a partir de la extinción del Pérmico.

VI.- Es frecuente en la historia evolutiva que el desarrollo de un grupo coincida con el deterioro de otro, como si ambos procesos estuviesen relacionados (**interacción de clados**). El fenómeno ocurre según modelos muy diversos, pero casi siempre alrededor de las extinciones en masa. Benton, en 1996, describe una serie de ellos:

- Desaparición progresiva de un clado y aparición, también progresiva, de otro. Es el caso de sustituciones de reptiles sinápsidos por dinosaurios durante el Trías

- Desaparición progresiva de dos grupos en un momento, con la posterior recuperación de uno de ellos y la extinción del otro. Lo mismo que el caso anterior se ha tratado de explicar por competencia entre clados.

- La sustitución del dominio de un grupo por otro (braquiópodos por bivalvos en el Mesozoico) no puede explicarse por simple competencia. Parece que es el resultado de una distinta incidencia de la extinción en masa lo que provoca esta sustitución. Los casos de sustitución pueden tener un carácter más o menos brusco dependiendo de si está involucrada la competencia débil o procesos de azar.

El problema es explicar cómo compiten los clados, pues superan la escala ecológica de las especies. Que todas las especies de un clado compitan con ventaja con todas las especies de otro clado parece una explicación forzada, y más si esta competencia se mantiene a lo largo de millones de años. Se podrá explicar por ventajas después de la extinción de una especie. El nicho vacío es ocupado por una especie del nuevo clado que tiene ventaja en la colonización, lo que ocurre más o menos súbitamente después de una gran extinción, si el medio recupera sus características.

## Selectividad

Las especies tienen capacidad de supervivencia a la extinción por diferentes razones, aunque hay datos que también apuntan a que esa capacidad es similar. Hay estudios sobre el comportamiento de la diversidad en islas que sufren elevaciones del nivel del mar. La superficie resultante de las islas es demasiado pequeña para soportar toda la fauna preexistente, por lo que algunas especies se extinguen. Lo sorprendente es que tienden a hacerlo en el mismo orden en todas las islas. Se podría concluir que, respecto a la biota, la selección natural tiene lugar por medio de la extinción.

La supervivencia diferencial puede ser debida a (Mc Kinney 2001):

- los rasgos biológicos
- la taxonomía
- la distribución geográfica

Son bien conocidos algunos ejemplos de **resistencia a la extinción de fondo**. Las especies de braquiópodos paleozoicos cementados al sustrato tienen una supervivencia mayor que las pedunculadas. Lo mismo se puede decir de los bivalvos detritívoros, más conservadores que los suspensívoros, o de los gasterópodos con estadios larvarios de mayor duración. Las diferentes morfologías de ammonites suministran datos en el mismo sentido, los platíconos (crecimiento medio de la espira) más ornamentados, tienen una tasa de extinción mayor que

los oxiconos (crecimiento rápido de la espira) menos ornamentados.

Respecto a los dinosaurios se ha argumentado que su gran tamaño es desfavorable para la supervivencia, lo que hasta cierto punto coincide con la favorable de las aves (dinosaurios de menor tamaño). La taxonomía también puede intervenir en grupos como la extinción de los grandes mamíferos del Pleistoceno, donde se incluyen rasgos biológicos (gran tamaño) y taxonómicos (mamíferos). En estos ejemplos parecen coincidir un comportamiento ante las extinciones similar para las de fondo y las en masa. Los bivalvos de gran tamaño y hábito arrecifal se ven especialmente afectados por la extinción del final del Cretácico (Jablonski 1996).

Mc Kinney (2001) establece una serie de características que favorecen las extinciones, de fondo y en masa, ligadas a la especialización y a la abundancia. Dentro de la primera cabe citar: estenotermia, alto nivel trófico, dieta especializada, gran tamaño, baja reproducción, longevidad, desarrollo ontogenético lento, complejidad morfológica, comportamiento complejo, escasa movilidad, así como simbiosis, etc. Respecto a la abundancia, las características negativas para la supervivencia son la estenocoria (distribución reducida) la baja abundancia y la baja densidad. Además se conocen extinciones en masa que han afectado sobre todo a los suspensívoros, epifaúnicos y planctónicos, esto es a formas de vida específicas.

Parece evidente que hay selectividad taxonómica en algunas extinciones en masa. Ya se ha citado la de los dinosaurios al final del Cretácico. A pesar de que para la época estos ya estaban en decadencia y que algunos autores (Keller 2003) defienden que hay dinosaurios después del impacto, Raup (1991) establece el carácter especial del grupo, que supera, en tasa de extinción, más del 50%, a la media de los vertebrados. A pesar de ello no se han podido establecer las características que hicieron a los dinosaurios más débiles frente a la extinción finicretácica. Se podría pensar como explicación la «quiebra del tahúr», por la baja diversidad de los dinosaurios durante el Cretácico terminal.

También durante el Cretácico las especies de moluscos tienen mayor probabilidad de supervivencia cuanto mayor extensión geográfica y distribución temporal, al menos en los tiempos normales de extinción de fondo, lo que contradice, hasta cierto punto, la regla de Van Vallen con extinciones a ritmo constante y al azar.

Asimismo **la diversidad específica de los géneros** (ya citada) es un factor favorable para la supervivencia de estos, aunque la eventual extinción de los géneros es inevitable. Es la consecuencia de un mero proceso al azar con un límite inferior. El género se extingue cuando lo hace su última especie. Si las especies se extinguen en un proceso al puro azar, el «recorrido aleatorio» para los géneros tiene un límite inferior que cabe esperar que se alcance en algún momento. Es, de nuevo, el caso del pro-

blema de la «quiebra del tahúr» o la «paradoja del borracho».

Por el contrario en tiempos de extinciones en masa la mayor diversidad específica no es significativa para la supervivencia de los géneros. Según se desprende de los datos del final del Cretácico, el 42% de las especies que sobrevivieron y el 40% de las que desaparecieron pertenecían a géneros de gran diversidad específica. Aún van más allá los gasterópodos de los que, en la misma época, Jablonski (1986), sobreviven menos especies de los géneros más diversos que de otros de menor diversidad.

Durante los tiempos normales hay una interacción sinérgica entre diversidad específica y amplitud en la **distribución de las especies**, interacción que se pierde al final del Cretácico (extinción en masa) en que desaparecen el 59% de formas más persistentes frente al 56% de especies vulnerables.

Además de lo anterior se han citado otras regularidades en esta extinción. La **supervivencia de géneros** de moluscos con especies de mar abierto es mayor que los que las tienen endémicas, en la llanura costera. El 54% de los géneros de mayor dispersión sobrevivieron frente a solo el 9% de los endémicos. En los gasterópodos las cifras son similares: el 50% y el 11% respectivamente.

La distribución geográfica de las formas marinas es indiferente para la supervivencia de las especies en las extinciones en masa, pero en cambio es importante para la de los géneros, que aumenta cinco veces desde los endémicos a los de mayor distribución geográfica. Agustí (1996) al resumir los trabajos de múltiples autores, pone esta regla como prácticamente la única de carácter taxonómico para las extinciones en masa.

Hay casos similares para los briozoos (Anstey, 1986). Géneros de formas relativamente simples, poco diversificadas específicamente y generalistas ecológicas, tienen unas tasas de extinción relativamente altas durante el Paleozoico. Por el contrario los géneros de formas complejas, supuestamente especialistas y de gran diversidad específica, tienen una baja extinción de fondo, pero sufren mayores pérdidas durante las extinciones en masa. Anstey da un paso más en los argumentos para establecer los diferentes comportamientos de estas extinciones, pues afirma «La pérdida diferencial de briozoos complejos de larga supervivencia sugiere que la extinción del final del Ordovícico fue tanto cuantitativa como cualitativamente diferente de los niveles precedentes de extinción de fondo».

Hay también un aspecto selectivo en los **comportamientos latitudinales de las extinciones**. Las formas tropicales y de áreas cálidas son manifiestamente más lábiles a las extinciones en masa que a las de fondo. Se

han dado múltiples razones pero, básicamente, todas ellas están en relación con la estabilidad de las condiciones en las zonas cálidas. Hay escasas variaciones a lo largo del tiempo de evolución normal, con alta diversidad y fuerte dependencia de los factores biológicos. Pequeños cambios en las condiciones pueden producir la extinción de algunos grupos que inducirán cambios profundos en el ecosistema que llevará a la extinción masiva. De aquí se ha desprendido una visión nueva de las extinciones en masa. La extensión de las zonas templadas y cálidas ha sido muy superior a la actual hasta prácticamente la mitad del Cenozoico, por ello las extinciones en masa eran más amplias que las que podríamos suponer en un esquema actual de distribuciones de taxones según el clima. Un caso extremo parece corresponder a los medios arrecifales, que participan de las condiciones anteriores además de otra, que es la supuesta lenta recuperación de estos medios. El efecto de una extinción sería por ello especialmente visible al ser ecosistemas muy lábiles y poco recuperables.

Otra visión algo diferente proviene de la aplicación de los modelos estocásticos, por **extinciones al azar**, que adquieren mayor interés cuando suponemos que los datos que tenemos en la actualidad y sobre los que se basan los comportamientos selectivos anteriores, son escasos y corresponden a un registro fósil incompleto. Si aplicamos los modelos de «**campo de tiro**» o de «**rarefacción inversa de especies**» no aparecen sesgos en las extinciones. Supongamos una biota compuesta por una organización de múltiplos de 10. Diez individuos por especie, diez especies por género, diez géneros por fami-

lia, etc., todas ellas dentro de una misma línea monofilética. En un modelo de campo de tiro desaparecerían individuos al azar. Si lo hacen el 75%, no desaparecerá ningún filo ni tampoco probablemente ninguna clase que tendría 100.000 individuos. Según descendemos en la escala taxonómica aumenta la probabilidad de extinción hasta un 5% en el caso de las especies. El modelo, fuera de la realidad, explica la dificultad de extinción de los niveles taxonómicos superiores, pero falla al suponer que todos los individuos de diferentes especies tienen el mismo valor ecológico y por ello igual comportamiento frente a las extinciones.

El método de rarefacción inversa de especies parte de un comportamiento más o menos similar de estas frente a la extinción, supuestamente en masa. Sobre datos actuales de reparto de especies por género, de géneros por familia, de familias por órdenes, de estos por clases y de todos ellos por filo, se pueden hacer cálculos sobre las extinciones en cada nivel en un proceso catastrófico. Curiosamente los resultados coinciden en más del 90% con los datos de la extinción del final del Cretácico (ningún filo, 1% de las clases, 10% de los órdenes, 14% de las familias, 38% de los géneros y entre el 65 y el 70% de las especies). Salvo coincidencias extraordinarias esto parece indicar, al contrario de lo que se postula por otras hipótesis, que la extinción no tuvo carácter selectivo sino al azar.

En resumen, las pautas de las extinciones en masa pueden dar lugar a ciertos modelos de comportamiento:

A) En algunos casos parece que las extinciones en masa no son más que una aceleración de las extinciones de fondo. Los rasgos biológicos y taxonómicos que favorecen la extinción de fondo lo hacen también con la extinción en masa. Este modelo, descrito por Raup (1991), es llamado «**juego limpio**».

B) La «**selectividad caprichosa**» aparece cuando los caracteres biológicos y taxonómicos favorecen selectivamente a las especies durante las extinciones de fondo o las extinciones en masa.

C) La selectividad en «**campo de tiro**», ya considerada, se produce totalmente al azar y la supervivencia es asunto de suerte.

Por lo visto hasta aquí, no parece que las extinciones en masa sean meras aceleraciones de las extinciones de fondo, ni que actúen totalmente al azar, aunque algo de esto puede ser posible para explicar las extinciones de altos niveles taxonómicos. Sin embargo los comportamientos de las distribuciones geográficas se enmarcan claramente en el segundo apartado y dan lugar a comportamientos diferentes en las extinciones en masa que en las de fondo. En las extinciones de fondo es significativa la distribución geográfica de las especies y en la de en masa la de los géneros.

Si unimos todo lo expuesto en este apartado es fácil entender que las extinciones tengan consecuencias evolutivas generales. Así, dado que los comportamientos que mejoran la supervivencia en las extinciones en masa

tienen poco que ver con los que aumentan la supervivencia y diversificación durante los tiempos normales, cabe esperar que las extinciones en masa no den lugar a una adaptación de la biota de amplio rango. Esta «**selección no constructiva**» puede alterar significativamente los procesos evolutivos de corta y larga duración y hacer desaparecer taxones bien adaptados en una época normal. Las extinciones en masa pueden dar lugar a la extinción de clados más o menos endémicos y en vías de extinción (paleoendemismos) al mismo tiempo que de otros de éxito, con aun escasa distribución geográfica (neoendemismos) o que viven en zonas especialmente vulnerables, como las tropicales.

### Otras consecuencias

Una consecuencia de lo anterior puede ser la cierta frecuencia de las **formas iterativas** que, aunque bien adaptadas, se pierden en las extinciones en masa para ser de nuevo reinventadas (alveolionidae o naticidae) en épocas de evolución normal.

Se reconocen ampliamente los efectos de **cuello de botella** de las extinciones en masa, como las que fijan el número de filas de placas en los equínidos al final del Paleozoico.

Las extinciones en masa no sólo hacen desaparecer adaptaciones de éxito en épocas normales, también

crean la **oportunidad para los cambios faunísticos** pues eliminan grupos bien instalados que son sustituidos, por radiación, en las épocas post-extinción. El caso de los dinosaurios y los mamíferos parece ser uno de los mejores ejemplos.

Las extinciones en masa ejemplifican la **contin-gencia** que abarca, según Gould (2001), «uno de los aspectos más amplios y profundos que podremos utilizar en ciencia: la naturaleza y estatus de la historia en comparación con el estilo más convencional de explicación a través de las leyes de la naturaleza bajo condiciones intemporales, predecibles y posibles de repetir».

La explicación histórica difiere del modelo experimental estándar sólo si la materia a tratar tiene dos propiedades:

- Los eventos pueden ocurrir solo una vez en sus aspectos de detalle, y esos detalles pertenecen a la explicación.
- Trata de eventos que no se pueden predecir por condiciones anteriores y pueden explicarse solo a partir de su existencia probabilística.

En resumen, se trata de una ciencia idiográfica (históricamente irreplicable) que trata de fenómenos que aparecen por razones científicas perfectamente comprensibles, pero que no tienen porqué necesariamente haber ocurrido como consecuencia predecible de las leyes naturales. Son procesos que no están en contra de esas leyes, que sí, en cambio, pueden ayudar a explicar los eventos.

En jerga científica podríamos llamar a esos fenómenos, «postdecibles» (explicables pero no predecibles).

Gould da tres ejemplos de contingencia, dos de los cuales son perfectamente aplicables a las extinciones:

1.- La emergencia y estabilización de los fila animales modernos como resultado de la explosión cámbrica. El registro fósil pone de manifiesto una explosión de la disparidad después de la aparición de las faunas cámbricas, con muchos diseños básicos, pero con pocas especies cada uno, seguida de una extinción de la mayor parte de los diseños por razones inmediatas, sin relación con su capacidad futura de diversificación. Si pudiésemos rebobinar la historia de la vida hasta la fauna de Burgess, e hiciésemos una mera redistribución de los «billetes de lotería» para la supervivencia contingente de los primeros diseños de organismos, obtendríamos una historia de la vida completamente diferente, pero igualmente explicable. En ese caso habría una probabilidad muy baja para la aparición de los vertebrados y ninguna posibilidad para la de los humanos. Naturalmente hay autores que tratan de introducir esta contingencia en el marco de la ciencia nomotética utilizando el concepto de convergencia, lo que daría un carácter predecible a formas características de la historia de la vida.

2.- El reemplazamiento de los dinosaurios por mamíferos bajo un punto de vista no catastrófico se produciría por un proceso gradual de desaparición de los dinosaurios a lo largo del Cretácico por razones climáticas

y un desarrollo ventajoso de los mamíferos que ocuparían sus nichos.

La extinción en masa del final del Cretácico aporta un nuevo escenario con la desaparición de los dinosaurios, bien adaptados, y la supervivencia, por azar, de los mamíferos, poco desarrollados en ese momento. Los humanos descendientes de esos mamíferos existimos por contingencia, explicación que está en las antípodas del finalismo o la ortogénesis de fondo de Crusafont y de los evolucionistas españoles de los años cuarenta a setenta que, sin embargo, abrieron el camino de esta ciencia en España.



## DESPUÉS DE LA EXTINCIÓN EN MASA

La extinción como fenómeno evolutivo, que al menos en parte no sigue las reglas de la selección natural, interesa por sus efectos y estos dependen de cómo funciona la extinción y de cómo es la recuperación posterior.

Se intenta ver en las extinciones el carácter selectivo que se espera en un proceso evolutivo, pero hay que aceptar que las extinciones son un proceso complejo que tiene una primera fase de extinción con un fuerte carácter de azar y otras fases posteriores, supervivencia y recuperación, en las que el carácter determinista parece claro aunque complejo. Es por ello que conviene estudiar este apartado.

Hay un aspecto muy poco tratado en la literatura que sin embargo aparece claro en la mayor parte de las curvas de diversidad. Hay extinciones con una **recuperación rápida**, tanto que no se detectan si medimos la diversidad en intervalos de cinco millones de años, y otras de **recuperación lenta**, por lo general más profundas, que se detectan sea cual sea el sistema de medida. Entre las primeras la del Cretácico, mientras que la del Pérmico ejemplifica las segundas.

Sea cual sea el o los procesos que dan lugar a la extinción Cretácica, todos parecen tener carácter de pun-

tuales: clima, vulcanismo, impacto de bólido. Destruyen o degradan rápidamente el ambiente y dan lugar a la extinción. Las condiciones adversas cesan inmediatamente y el medio se recupera relativamente en pocos miles de años, lo que da lugar a que la fauna ocupe de nuevo sus nichos por una rápida radiación adaptativa.

Las extinciones profundas pueden estar ligadas a muchas causas, pero por lo general son graduales y conectadas a fenómenos biogeográficos como la aparición y destrucción del gran continente único o Pangea. Las extinciones pueden ser bruscas o en escalón por causas asociadas a la tectónica de placas, como el vulcanismo y los cambios climáticos. Tampoco se pueden desechar las colisiones de objetos extraterrestres, pero el fenómeno principal por el que se mantiene una baja diversidad está en la distribución de tierras y mares. Los cambios en esa distribución que permiten mayor diversidad sólo ocurren muy lentamente. De ahí que la recuperación de la diversidad hasta niveles similares a los previos a la extinción sea muy lenta. Con unidades de medida de cinco millones de años se detecta durante mucho tiempo. Podemos resumir que si grande fue la extinción del Pérmico, pequeña fue la diversificación triásica.

Bottjer (2001) resume a autores anteriores, y postula que los intervalos aparecen como «Unidades Evolutivas Ecológicas» que son periodos largos, distinguibles, del Fanerozoico, en los que las paleocomunidades bentónicas se componen de un conjunto estático de géneros que perduran por entre 30 y 140 millones de años. Dentro

de esas unidades (nueve, según Sheeham, 1996) o limitándolas, existen **intervalos de recuperación** (cinco según el mismo autor) caracterizados por la inestabilidad, remplazamientos recurrentes y reorganización de comunidades, con una duración de entre 3 y 8 millones años. Estos intervalos siguen a las cinco grandes extinciones. Existen también otros periodos más cortos, en el seno de las Unidades Evolutivas Ecológicas, correlativas con extinciones menores como la del Cenomanense. El estudio de estos intervalos presenta dificultades pues debe abordarse por medios no actualísticos por razones evidentes.

Cada recuperación tiene una característica única que depende de:

- a) el efecto taxonómico de la extinción en masa, amplitud de la extinción y las características de los supervivientes,
- b) el efecto de las extinciones en masa sobre la estructura ecológica,
- c) si el estrés ambiental que produjo la extinción en masa cesó durante ella o continuó más o menos activo con posterioridad, y
- d) la situación y tamaño de los refugios geográficos y ecológicos.

Dentro de las regularidades de las extinciones se pueden definir intervalos temporales sobre la base de los comportamientos de las especies:

- **Etapa de extinción en masa**, en la que la diversidad taxonómica desciende más o menos rápidamente y en la que la tasa de extinción es mucho mayor que la tasa de aparición de nuevas especies.

- **Etapa de supervivencia**. La diversidad taxonómica es baja pues se mantiene un equilibrio entre la tasa de extinción y la de aparición de nuevas especies.

- **Etapa de recuperación** en la que la diversidad taxonómica comienza a recuperarse, con mayor tasa de apariciones que de extinciones y reaparición de las especies Lázaro y similares, que indican condiciones equivalentes a las anteriores a la extinción.

- **Etapa de expansión** con incremento en la diversidad hasta niveles muy altos, incluso superiores a los anteriores a la extinción.

En este esquema, el intervalo de recuperación va desde el final de la extinción en masa hasta el inicio de la época de expansión. Naturalmente a pesar de definir esta regularidad no todas las extinciones tienen bien marcadas las etapas y estas pueden no aparecer en todos los ecosistemas de una misma extinción en masa, o tener dependencia geográfica.

El comportamiento de la diversidad durante estas etapas, al menos en las extinciones en masa catastróficas, dibuja un esquema que caracteriza a las extinciones. Durante la etapa de extinción la diversidad cae rápidamente,

con una tasa en incremento hasta el mínimo de diversidad que corresponde con el máximo de extinción e inicio de la supervivencia, en la que la diversidad se mantiene o recupera ligeramente, para iniciar un incremento uniformemente acelerado en la etapa de recuperación, y mayor aún en el de expansión.

En el estudio de las recuperaciones se utilizan dos tipos de aproximaciones: taxonómica y ecológica, e incluso la mixta (Hallam y Wignall, 1997).

Para la primera hay datos en Hallam y Wignall (1997); Agustí (1996); Bottjer (2001); Braga y Rivas (2001); etc. por lo que voy a hacer sólo una descripción somera:

- **especies extinguidas.** Son las que desaparecen en la fase de extinción sin dejar descendientes. Sus mejores ejemplos los conocemos en el Cretácico con los ammonites, rudistas, globotruncanas, dinosaurios, etc.

- **especies aplazadas.** Son también especies que se extinguen pero que soportan, en casos con fuertes pérdidas, la fase de extinción y desaparecen durante las fases siguientes (supervivencia e incluso al inicio de la recuperación). Se ha citado como ejemplo a los estromatopóridos durante la extinción del Devónico, aunque algunos llegan hasta el Cretácico.

- **taxones desastre.** Son típicos de la fase de supervivencia. Suelen tener amplio rango temporal, pero su máxima abundancia ocurre en estos momentos. Los es-

tromatolitos que tuvieron su máxima abundancia y dispersión en el Precámbrico, aparecen con cierta abundancia durante algunas extinciones posteriores y aún hoy se encuentran en ambientes marginales.

- **taxones progenitores.** Aparecen durante las diferentes fases de la extinción, en especial en la supervivencia y recuperación y es durante esta última en la que comienzan una diversificación importante. Los braquiópodos de braquidium espiralado aparecen en la extinción ordovícica (*Atrypida*) y se desarrollan después hasta ser una de las faunas más importantes de algunos momentos del Paleozoico.

- **taxones Lázaro,** que desaparecen durante la fase de extinción para volver a encontrarse en la de recuperación. Se trata de formas con requerimientos ecológicos suficientemente altos como para no poder desarrollarse en la etapa de supervivencia. Hay formas actuales que se comportaron así durante el Pérmico, como *Chlamys* y *Pinna*.

- **taxones Elvis.** Son grupos nuevos pero similares a otros anteriores desaparecidos durante la etapa de extinción. Es el caso de los alveolínidos. Son producto por lo general de una evolución iterativa.

- **taxones supervivientes,** que soportan la extinción y sufren una diversificación posterior, como los mamíferos en el Cretácico.

Dentro de las aproximaciones ecológicas encontramos comportamientos similares a las de los taxones anteriores, como **generalistas ecológicos, oportunistas,**

**especies desastre, especies refugiadas, letargo**, etc. Así mismo, el estudio comparativo de las paleocomunidades o la Paleoecología evolutiva comparada entre las etapas de extinción y de recuperación aporta datos sobre el comportamiento de las extinciones.

Finalmente hay **biofábricas** en relación con las extinciones como estructuras microbianas, capas de conchas, trazas fósiles e **ichnofábricas**. La abundancia de estas estructuras se distribuye a lo largo de las etapas de la extinción dando lugar a un registro característico.

Un fenómeno especialmente interesante es el «prevaciado» de los nichos ecológicos. Una nueva especie ocupa un nuevo nicho sólo cuando la precedente lo ha dejado libre por extinción, lo que ocurre en gran medida en las extinciones en masa. La selección natural y los fenómenos microevolutivos, y macroevolutivos en el nivel de especie, empiezan de nuevo a funcionar cuando termina la extinción en masa y aparece de nuevo la normalidad.

## RESUMEN

*1.- Existen crisis biológicas (entre 5 y 12) que algunos autores llegaron a pensar hace unos veinte años que tenían una cierta regularidad (alrededor de 26 millones de años)*

*2.- Tienen una amplia incidencia y afectan a todo tipo de ecosistemas y taxones*

*3.- Tienen una fuerte asimetría temporal con la fase inicial por lo general más corta que la posterior*

*a) hay una fase o componente contingente, catastrófica, impredecible. Sólo la distribución geográfica de un género parece un factor de resistencia a la extinción.*

*b) hay una fase de recuperación predecible y determinista, con resultados muy variables en función de los supervivientes.*

*4.- Son procesos multicausales con fuertes retroactividades. En la extinción de un grupo son más importantes las condiciones previas que el factor determinante.*

*5.- Los ecosistemas tropicales son las víctimas más sensibles y los que más tardan en recuperarse. Los sistemas bentónicos oceánicos parece sufrir menos los efectos de las extinciones por lo que su estudio puede ser de especial valor.*

Hay todo un tratado, mayor incluso que lo que he expuesto, sobre las causas de las extinciones, pero eso es otro tema que prometo discutir en otro momento, pues ahora nos hubiera distraído de considerar el fenómeno evolutivo.

## REFERENCIAS

- AGUSTÍ, J. (Ed.) (1996). *La lógica de las extinciones*. Metatemas. Tusquets. Barcelona
- ALVAREZ, L.W.; ALVAREZ, W.; ASARO, F. y MICHEL, H.V. (1980). Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinctions. *Science*, 208, 1095-1108
- ANSTEY, R.L. (1986). Briozooan provinces and patterns of generic evolution and extinction in the Late Ordovician of North America. *Lethaia*, 19, 33-51
- BAMBACH, R.K. (1977). Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. *Palaeobiology*, 3, 152-167
- BENTON, M.J. (1985). Patterns in the diversification of Mesozoic non marine tetrapods and problems in historical diversity analysis. *Special Papers in Palaeontology*, 33, 185-202
- BENTON, M.J. (1996). Los datos paleontológicos y la identificación de extinciones en masa. En: Agustí, J. (Ed.): *La lógica de las extinciones*. pp:135-194. Metatemas. Tusquets. Barcelona
- BENTON, M.J. (1996). On the non prevalence of competitive replacement in the evolution of tetrapods. En Jablonski, D; Erwin, D.H. y Lipps, J.H. (Eds.): *Evolutionary Palaeobiology*. pp: 185-210. Univ. of Chicago Press. Chicago
- BOTTJER, D.J. (2001). Biotic recovery from mass extinction. En: Briggs, D.E.G y Crowther, P.R. (Eds.): *Palaeobiology II*. pp: 202-206. Blackwell. Oxford
- BRAGA, J.C. y RIVAS, P. (1986). Si hoy es martes esto es Bélgica (Problemas bioestratigráficos y recurrencias morfológicas en los ammonoideos del Jurásico inferior). En: Villas, E. (Ed.): *Memorias I Jornadas de Paleontología*. Dip. Gral. Aragón. pp.61-70
- BRAGA, J.C. y RIVAS, P. (2001). Macroevolución. En: Soler, M. (Ed): *Evolución. La base de la Biología*. pp: 323-353. Proyecto Sur Ediciones. Granada
- BRANDON, R.N. (1990). *Adaptation and environment*. Princeton Univ. Press. Princeton. Nueva Jersey
- BRIGGS, J.C. (1994). Mass Extinctions. Fact or Fallacy?. En: Glen, W. (Ed.): *The Mass Extinction debates. How Science works in a Crisis*. pp: 230-236. Stanford Univ. Press. Stanford
- CHALONER, W.G y HALLAM, A. (Eds.) (1989). *Evolution and Extinction*. Cambridge Univ. Press. Cambridge
- ELDEDGE, N. (1989). *Macroevolutionary dynamics*. McGraw-Hill. New York.
- ELDREDGE, N. y GREENE, M. (1992). *Interactions the biological context of social systems*. Columbia Univ. Press. Nueva York.
- GLEN, W. (Ed.) (1994): *The Mass-Extinction debates: How Science works in a Crisis*. Stanford Univ. Press. Stanford.

- GLEN, W. (1994). On the Mass Extinction debates: An Interview with Stephen Jay Gould. En: Glen, W. (Ed.). *The Mass Extinction debates. How the Science works in a Crisis*. pp: 253-267. Stanford Univ. Press. Stanford
- GOULD, S.J. (2001). Contingency. En: Briggs, D.E.G. y Crowther P.R. (Eds.): *Palaeobiology II*. pp:195-198. Blackwell. Oxford
- GOULD S.J. y ELDREDGE, N. (1977). Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Palaeobiology*, 3(2), 115-151
- GOULD, S.J.; GILINSKY, N.L. y GERMA, R.Z. (1987). Asymmetry of lineages and the direction of evolutionary time. *Science*, 236, 1437-1441
- GRANTHAM, T.A. (2001). Hierarchies in evolution. En: Briggs D.E.G y Crowther P.R (Eds.): *Palaeobiology II*. pp: 188-192. Blackwell . Oxford
- HOFFMAN, A. (1989). What, if anything, are mass extinctions? *Phil. Trans. R. Soc. London*, B 325, 253-261
- HALLAM, A. (1989). Introduction En: Chaloner, W.G. y Hallam, A. (Eds.): *Evolution and Extinction*. pp: ix-xii. Cambridge Univ. Press.
- HALLAM, A. Y WIGNALL, P.B. (1997). *Mass extinctions and their aftermath*. Oxford Univ. Press. Oxford
- HOLLAND, C.H. (1989). Synchronology, taxonomy and reality. En: Chaloner, W.G. y Hallam, A. (Eds.): *Evolution and extinction*. pp: 23-37. Univ. Cambridge Press. Cambridge.
- JABLONSKI, D. (1986). Background and mass extinctions: the alteration of macroevolutionary regimens. *Science*, 231, 129-133
- JABLONSKI, D. (1986). Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach. En: Elliot, D.K. (Ed.): *Dynamics of extinction*. pp:183-230. J. Willey. Nueva York
- JABLONSKI, D. (1989). The biology of mass extinctions. A Palaeontological view. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B 325, 357-368
- JABLONSKI, D. (1996). La extinción de fondo frente a la extinción en masa. En: Agustí, J. (Ed.): *La lógica de las extinciones*. pp: 65-91. Metatemas, Tusquets. Barcelona
- KAUFFMAN, E.G. (1988). The dynamic of the massive stepwise mass extinction. *Rev. Esp. Paleontología*. Num. Extraord., 57-71
- KAUFFMAN, E.G. y HARRIES, P.J. (1996). Las consecuencias de la extinción en masa. Predicciones para la supervivencia y regeneración de ecosistemas antiguos y modernos. En: Agustí, J. (Ed.): *La lógica de las extinciones*. pp: 17-64. Metatemas. Tusquets. Barcelona.
- KELLER, G. (2003). Biotic effects of impacts and vulcanism. *Earth and Planetary Science Letters*, 215, 249-264
- KOWALSKI, K. (1996). Modelo de extinción de mamíferos durante el Cuaternario. En: Agustí, J. (Ed.): *La lógica de las extinciones*. pp: 193-212 Metatemas. Tusquets. Barcelona

- LEAKEY, R. y LEVIN, R. (1997). *La Sexta Extinción*. Temas, Madrid,
- LIÑÁN, E. (1998). *Los fósiles y el pensamiento paleontológico. La interpretación histórica de los fósiles*. Discurso de ingreso en la Academia de Ciencias de Zaragoza, 38pp
- MAC ARTHUR, R.H. y WILSON, E.O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press. Princeton. Nueva Jersey
- MC KINNEY, M.L. (2001). Selectivity during the extinctions. En: Brigg, D.E.G. y Crowther, P.R. (Eds.): *Palaeobiology II*. pp: 198-202. Blackwell. Oxford
- MARGALEF, R. (1998). ¿Pueden ser de origen endógeno las grandes catástrofes de la biosfera? La otra sombra de Gaia. En: Agustí, J. (Ed.): *La lógica de las extinciones*. pp: 155-192. Metatemas. Tusquets. Barcelona
- PATTERSON, C. y SMITH, A.P. (1987). Is the periodicity of extinctions a taxonomic artefact? *Nature*, 330, 248-251
- RAUP, D.M. (1989). The case for extraterrestrial causes of extinctions. *Phil. Trans. R. Soc. London*, 352B, 421-435
- RAUP, D.M. (1991). *Extinction: Bad genes or Bad luck?* W.W. Morton, Nueva York.
- RAUP, D.M. y SEPKOSKI, J.J. (1984). Periodicity of extinctions in the geological past. *Proc. Natur. Acad. Sci. U.S.A.*, 81, 801-805
- SEPKOSKI, J.J. (1981). A factor analithic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Palaeobiology*, 7, 36-53
- SEPKOSKI, J.J. (1993). Ten years in the library: new palaeontological data confirm evolutionary patterns. *Palaeobiology*, 19, 42-51
- SEPKOSKI, J.J. (1996). Patterns of Phanerozoic extinctions: a perspective from global data base. En: Wallister, O. (Ed.): *Global events and event stratigraphy in the Palaeozoic*. pp:35-51. Springer. Berlin
- SEQUEIROS, L. (2002). *La extinción de las especies biológicas. Construcción de un paradigma científico*. Monografías de la Acad. de Ciencias Exactas, Físico, Químicas y Naturales de Zaragoza, 85pp.
- SHEEHAN, P.M. (1996). A new look at Ecologic Evolutionary Units (EEUs). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 127, 21-33
- SIGNOR, P.W. (1985). Real and apparent trends in species richness through time. En: Valentine, J.W. (Ed.): *Phanerozoic diversity patterns. Profiles in macroevolution*. pp: 129-150. Princeton Univ. Press. Princeton. Nueva Jersey
- STRAUSS, D. y SADLER, P.M. (1989). Classical confidence intervals and Bayesian probability estimates for end of local taxon range. *Math. Geology*, 21, 411-427
- TARLING, D.H. y RUNCORN, S.K. (Eds.) (1973) *Implications of Continental Drift on the Earth Sciences*. 2 vol. Academic Press. Londres y Nueva York.



VAN VALLEN, L.M. (1973). A new evolutionary law. *Evol. Theory*, 1, 1-30

VAN VALEN, L.M. (1994). Concepts and the Nature of selection by Extinction. Is Generalization Possible? En: Glen, W. (Ed.): *The mass Extinction debates: How Science works in a crisis*. pp: 200-216 Stanford Univ. Press. Stanford

WARD, P.D. (1988). Maastrichtian ammonite and inoceramid ranges from Bay of Biscay Cretaceous-Tertiary boundary sections. *Rev. Española Paleontología*, No. Extraord., 127-140

WARD, P.D. (1995). The K/T transition. *Palaeobiology*, 21, 121-142

WARD, P.D., KENNEDY, W.J., MAC LEOD, K.G. y MOUNT, J.F. (1991). Ammonite and inoceramid bivalve extinction pattern in the Cretaceous-Tertiary boundary sections of the Biscay region (southwestern France, northern Spain). *Geology*, 19, 1181-1184

CONTESTACIÓN DEL  
EXCMO. SR. D. JUAN ANTONIO VERA TORRES

Excmo. Sr. Presidente  
Excelentísimos e Ilustrísimos Sres.  
Señoras y Señores

Constituye para mi un honor ser el miembro de esta Academia de Ciencias que conteste al discurso del nuevo académico, el Excmo. Sr. D. Pascual Rivas Carrera. Sin embargo, debo decir en estas mis primeras palabras, que intervengo en este acto, a petición de nuestro presidente, como ya lo hice hace un año en el acto de ingreso como Académico Correspondiente de D. José María González Donoso, en representación de nuestra compañera de Academia la Excma. Sra. D.<sup>a</sup> Asunción Linares Rodríguez. Tanto José María González Donoso, como Pascual Rivas, como yo mismo la consideramos como nuestra «maestra». Ellos dos han sido discípulos directos de ella, ya que les dirigió sus respectivas Tesis Doctorales. Yo, discípulo directo del Dr. Fontboté, tuve el privilegio de mantener con ella intensa colaboración científica desde la elaboración de mi Tesis Doctoral. Ellos dos, José María y Pascual, forman parte de una escuela de paleontólogos del máximo prestigio nacional e internacional creada e impulsada por D.<sup>a</sup> Asunción Linares. Sirvan, por tanto, estas frases iniciales de una parte para dar la bienvenida al nuevo académico numerario y de otra parte

para hacer un reconocimiento público de la magnífica labor científica desarrollada durante muchos años por nuestra querida compañera de Academia D.<sup>a</sup> Asunción Linares.

Tuve el placer de trabajar, desde hace mucho tiempo, conjuntamente con este equipo de paleontólogos, ya que siempre procuré relacionar el estudio de las rocas estratificadas con el de los fósiles que contienen. Con la nostalgia usual de los tiempos pasados, recuerdo que los tres primeros paleontólogos con quien colaboré más directamente, y durante más tiempo, fueron precisamente D.<sup>a</sup> Asunción Linares, José María González Donoso y Pascual Rivas Carrera. Son múltiples los trabajos científicos que tengo firmados conjuntamente con ellos o incluso algunos con todos ellos a la vez. Tengo un entrañable recuerdo de aquellos años en los que compartíamos numerosas jornadas de campo, en las que explorábamos regiones donde antes no había entrado un geólogo y donde abordábamos conjuntamente el estudio de aspectos litoestratigráficos y bioestratigráficos.

Pascual Rivas Carrera, nuestro nuevo Académico Numerario, es santanderino de nacimiento y de sentimiento (él siempre presumió de su tierra). Cursó sus estudios de la Licenciatura en Ciencias Geológicas de esta Universidad finalizando en 1969. Realizó su Tesis Doctoral sobre los ammonites del Jurásico inferior del Subbético y la defendió en 1972. Ha pasado por todos los escalones docentes universitarios, Becario de FPI, Profesor Ayudante, Profesor Agregado y es Catedrático de Paleontología, en esta Universidad, desde 1983, destacando siempre por su entrega y sus cualidades docentes. En 1975, recién nombrado Decano de la Facultad de Cien-

cias, propuse a Pascual Rivas como Secretario de la Facultad, puesto en el que permaneció hasta el final de nuestro mandato conjunto en 1978. Desde entonces ha desempeñado múltiples puestos de gestión universitaria: Vicedecano (1979-1984), Director de Departamento (1986-1988 y 1996-2004), Vicerrector de Investigación (1988-1889) y Rector Magnífico de la Universidad de Granada (1989-1992), todos ellos con gran brillantez. Desde el año 1999 desempeña el cargo de Director del Centro Andaluz de Medio Ambiente.

Su investigación se centró inicialmente en el estudio de los ammonites del Jurásico y en esta línea dirigió varias Tesis Doctorales. Después, diversificó sus líneas de investigación, ocupándose de diferentes temas como la paleoecología y paleobiogeografía del Neógeno superior y Cuaternario del sur de España a partir del estudio de las cuencas neógenas béticas, las construcciones arrecifales y, en los últimos años, de manera preferente de temas medio-ambientales. Fruto de estas investigaciones son las 150 publicaciones que aparecen en su *curriculum vitae* sobre los temas indicados, incluidos varios trabajos de divulgación científica. La calidad de sus trabajos y el prestigio de las revistas en las que se publicaron, son criterios que avalan la calidad de la investigación de Pascual, nuestro nuevo académico.

En su discurso de ingreso ha tratado sobre un tema paleontológico de gran interés (*La extinción en el seno de la macroevolución*). Se trata de un tema de gran actualidad, pero tiene, además, relación con las fases iniciales de la Paleontología y la Estratigrafía, cuando ambas ciencias se encontraban dentro de un cuerpo de doctrina único (la Geología) antes de la propia diferencia-

ción de dichas ciencias de dicho tronco común y en las que sus conocimientos eran muy rudimentarios.

La existencia y datación de extinciones, los mecanismos que las regulan y las causas de las mismas han sido objeto de discusión permanente desde finales del siglo XVIII y, especialmente, durante el siglo XIX. En este mismo intervalo de tiempo, paradójicamente, se definieron la mayoría de las unidades cronoestratigráficas que figuran en la tabla cronoestratigráfica vigente, tanto del rango de sistemas (o sus equivalentes geocronológicos, los periodos) como gran parte de los pisos (y sus equivalentes geocronológicos las edades), en casi todos los casos basándose en los cambios bruscos en el contenido en fósiles detectados en las rocas estratificadas antiguas, entre ellos los que son actualmente interpretados como extinciones.

Se trata como en otros muchos casos de la ciencia de una doble utilización de un concepto. De una parte está el hecho objetivo del reconocimiento de cambios bruscos de los organismos fósiles en una misma posición estratigráfica en secciones de muy diferentes localidades que se utiliza como criterio de correlación, criterio de división de tiempo relativo y criterio de definición de las unidades cronoestratigráficas. De otra parte está la discusión puramente filosófica de la explicación de dichos cambios, si se trata realmente de cambios bruscos (extinciones) o son simplemente apariencias debidas al carácter incompleto y discontinuo del registro estratigráfico. Para quienes admiten la existencia de extinciones, la discusión filosófica se amplía sobre los aspectos de detalle de las mismas, concretamente, sobre: como y cuando ocurrieron durante la historia geológica, si se originaron debido

a fenómenos catastróficos o a cambios graduales y, especialmente, sobre las causas que los originaron, sobre los que sigue abierta la discusión actualmente.

Hasta bien avanzado el siglo XVIII los fósiles se interpretaban como restos de organismos dejados en su posición actual por el Diluvio bíblico: Como plantea Sequeiros (2000) en este intervalo de tiempo son muy pocos los que tuvieron la osadía de interpretar a los fósiles como restos de organismos de épocas pretéritas. Es precisamente en el siglo XVIII, como dice Pascual Rivas en su discurso, cuando se desarrolla el que se ha denominado «*paradigma diluvista*» mediante el que se intentan explicar los fenómenos geológicos en tiempos pasados ligados al Diluvio.

En la segunda mitad del siglo XVIII se desarrolla una interesante controversia científica. De una parte **Linneo** defiende las ideas clásicas basadas en el «*paradigma diluvista*» antes mencionado y añade otro paradigma complementario («*paradigma de la decadencia*») en el que se admitía que tras el Diluvio se inició un proceso irreversible de ruina y de degradación de la Tierra. De otra parte **Buffon** defendía ideas que ahora se podrían considerar actualistas, tanto sobre la formación de las montañas como del origen de los fósiles; es el primer autor que habla de extinciones de ciertos grupos de animales exclusivamente fósiles sin representación actual, extinciones que explica por la supuesta pérdida de la capacidad reproductora debida a cambios en la temperatura del agua del mar (ver: Sequeiros, 2002) a lo largo de decenas de miles de años (cifra considerada verdaderamente revolucionaria en su época).

Durante el primer tercio del siglo XIX tuvo lugar otra interesante controversia científica, en este caso entre dos precursores de la Paleontología (Cuvier y Lamarck) sobre la que hay una amplia bibliografía (Coleman, 1983; Hallam, 1985; Sequeiros, 2002; entre otros). De una parte **Cuvier** defiende lo que se ha venido en denominar «*paradigma catastrofista*» que explica todos los cambios ocurridos en la Tierra, y en los organismos que la han ocupado, como efectos de catástrofes naturales y explica las extinciones periódicas relacionadas con grandes catástrofes, las cuales estarían seguidas de periodos de recuperación o creación. De otra parte estaba **Lamarck** que defiende un «*paradigma transformista*» en el que se explican todos los cambios en los organismos fósiles a largo del tiempo como expresión de cambios graduales, lentos, continuos y progresivos, descartando la existencia de extinciones.

Durante el decenio comprendido entre 1830 y 1840 tuvo lugar una de las controversias más significativas e interesantes de la historia de la Geología (Hallam, 1985), en la que se enfrentaron dos conceptos doctrinales muy diferentes (*catastrofismo* y *uniformitarismo*). La controversia se inició con la publicación del libro de «*Principios de Geología*» de Lyell en 1830, en el que se recopilaban, ampliaban, matizaban y completaban las ideas de Hutton, emitidas 30 años antes, que suponían un choque frontal con las teorías dominantes. Hutton y Lyell (ver revisiones en: Blundell y Scott, 1997; Craig y Hull, 1999), simplemente proponían que los fenómenos que ocurren en la tierra son uniformes (*uniformitarismo* o *uniformismo*) y que los fenómenos ocurridos en tiempos pasados han sido semejantes a los actuales (*actualismo*).

Bajo este enfoque el estudio de los procesos actuales y su comparación con los rasgos observados en rocas antiguas («*método actualista*») permite explicar la génesis de las mismas y la tasa de los diferentes procesos, con lo que se introduce una forma muy lógica de estimar, al menos de forma aproximada, la coordenada tiempo en el estudio de los procesos geológicos. La aceptación de manera casi generalizada de estas ideas al final del decenio, hacia 1840, marcaron lo que muchos han denominado el inicio de la Geología moderna y que trajo consigo el gran desarrollo de la Geología como ciencia, de la cual, consecuencia de su progresivo desarrollo y el notable aumento del cuerpo de doctrina se van a separar posteriormente la Paleontología, la Estratigrafía y otras ciencias geológicas. La aceptación generalizada del «*paradigma uniformitarista*» y la aplicación del «*método actualista*» permite hablar por primera vez de una edad de la Tierra de millones de años o decenas (e incluso centenas) de millones de años, lo que contrasta enormemente con los 70.000 años que proponía Buffon, cifra que en su momento, como ya decía, se consideraba como revolucionaria. Curiosamente, en cuanto se refiere a la explicación de las extinciones, el paradigma uniformista significó un paso atrás, ya que se implantaron de manera bastante generalizada las ideas gradualistas de Lamarck, en detrimento de las catastrofistas de Cuvier.

Simultáneamente, en la primera mitad del siglo XIX se estudiaron amplios sectores del centro de Europa, en los que se reconocieron diferentes tipos de fósiles que presentaban las rocas sedimentarias. Se puso de manifiesto un hecho objetivo: el cambio brusco en el contenido fosilífero en momentos determinados de la historia

geológica. Este hecho se utilizó como herramienta esencial para definir gran cantidad de unidades cronoestratigráficas de rango de sistemas (Carbonífero y Cretácico en 1822; Jurásico en 1830; Triásico en 1834; Cámbrico y Silúrico en 1835; Devónico en 1836; ver el resto de sistemas en Riba y Reguant, 1985), las cuales se mantienen casi todas en la escala de tiempo geológico aceptada internacionalmente en la actualidad. Unos decenios después (entre 1845-1885) se definieron gran parte de los pisos, la mayoría de los cuales también siguen vigentes en la escala cronoestratigráfica internacional de referencia usada en la actualidad. Los límites entre unidades cronoestratigráficas sucesivas se establecieron, como ya dije, esencialmente coincidiendo con los cambios fosilíferos más significativos detectados en las secciones estratigráficas, aunque en muchos casos, además, se utilizaron otros rasgos coincidentes, tales como cambios litológicos bruscos o la existencia de discontinuidades. Los límites de las unidades en detalle se han reajustado con criterios cada vez más objetivos a medida que el grado de información disponible ha sido mayor, especialmente con criterios magnetoestratigráficos no disponibles cuando se definieron las unidades.

Darwin (1859), uniformitarista convencido, desarrolló el «*paradigma evolutivo gradualista*» (ver revisión en Sequeiros, 2002) en el que el exterminio repentino de familias y órdenes se interpreta como sensaciones (no como realidades) debidas a que el registro fósil siempre es incompleto y con frecuencia muy incompleto. La progresiva acumulación de información de datos paleontológicos de secciones estratigráficas de muy diferentes regiones y el progresivo aumento del detalle en cuanto a

la información fue poniendo claramente de manifiesto que hay momentos de la historia de la Tierra en los que hay cambios muy bruscos de la biota, lo que actualmente se llaman extinciones en masa, que afectaron a toda la superficie de la Tierra.

En el decenio situado a caballo del cambio del siglo XIX al XX, se descubrió la radioactividad, y muy pocos años después se aplicó a la medida de edades numéricas (expresadas en años y sus múltiplos) de las rocas, con lo que a partir de este momento la coordenada tiempo se introdujo en el estudio de las rocas estratificadas de manera correcta y definitiva. Las dataciones radiométricas permitieron que la escala de tiempo geológico se ampliase sustancialmente, ya que la edad de la Tierra se fechó en hace 4.500 Ma y el inicio del Fanerozoico en hace 570 Ma. Estas cifras numéricas, mucho mayores que las estimadas previamente por la aplicación del método actualista, hacen más factible la interpretación de que el registro estratigráfico y fosilífero es bastante discontinuo lo que favorece la interpretación de las extinciones como sensaciones (no como realidades) tal como se explicaba en el «paradigma evolutivo gradualista».

Los avances en el conocimiento de la Genética, como indica Pascual Rivas en su discurso, trajeron como consecuencia entre 1900 y 1930 lo que Sequeiros (2002) denomina el «*declive darwinista*» y propiciaron cambios importantes en las teorías dominantes. Inicialmente se aceptaba bajo un planteamiento gradualista la existencia de equilibrios intermitentes y posteriormente se llegó a una doctrina en las que se acercaban las dos posturas hasta entonces antagónicas: catastrofismo y gradualismo, de manera que surge lo que Sequeiros (2002) denomina el

«*paradigma evolucionista neocatastrofista*» que admite que en los fenómenos normales, lentos y graduales se intercalan eventualmente fenómenos catastróficos que ocasionan cambios bruscos en el registro fósil. Entre 1960-1970 se planteó por diferentes autores la existencia de verdaderas etapas catastróficas en el proceso evolutivo que coinciden, como era presumible, con límites cronoestratigráficos, establecidos previamente a partir del reconocimiento sobre el campo de cambios en el registro fósil.

Paralelamente, en otros campos de la Geología, mediante la aplicación del método actualista se produjo un avance vertiginoso del conocimiento constatándose un cambio en el planteamiento doctrinal. La acumulación de nuevos datos de múltiples secciones estratigráficas de las más diferentes partes del mundo y la interpretación del registro estratigráfico obtenido a partir de ellas, pusieron de manifiesto que hay dos tipos de fenómenos que quedaron reflejados en el registro fósil, unos graduales, lentos y continuos (sobre los que se aplica usualmente el método actualista) y otros raros eventuales, que frecuentemente son, además, catastróficos, a los que se denominan *eventos* (Walliser, 1984, 1995; Vera, 1990, 1994, 2003; Einsele, 1998). Se diferencian muchos tipos de eventos según la causa que los originan o según los rasgos con que se reconocen en el registro estratigráfico. Se marca claramente la diferencia entre evento y catástrofe, ya que muchos eventos coinciden con grandes catástrofes naturales (explosiones volcánicas de gran envergadura, cambios climáticos bruscos, impactos de meteoritos, etc.), mientras que otros eventos no conllevan catástrofes, siendo el ejemplo más significativo de este caso las

inversiones magnéticas. Muchos eventos son compuestos y tienen varios componentes. En unos casos se sabe que hubo una causa inicial que desencadenó las otras mientras que en otros casos resulta difícil conocer si se trata de una causa única inicial que produjo otros efectos en cadena o si se trata de varias causas simultáneas coincidentes.

Uno de los tipos de eventos más significativos son los *bioeventos*, que son una expresión de las extinciones, especialmente de las extinciones en masa. Mediante análisis numérico de los géneros y especies desaparecidas, y las que aparecen nuevas tras el evento, se delimitaron cinco grandes extinciones en masa durante el Fanerozoico. Se abrió un nuevo debate sobre las causas de los bioeventos en el que participaron múltiples autores (ver revisiones en: Walliser, 1984, 1995; Linares, 1989; Hallam y Wignall, 1999; Wignall, 2001; Pope, 2002; Sequeiros, 2002; entre otros). Como causas de las extinciones en masa se plantearon dos grandes bloques de hipótesis: terrestres y extraterrestres. Entre las causas terrestres se consideraron, principalmente, los cambios climáticos, los cambios del nivel del mar y el vulcanismo explosivo de gran envergadura. Entre las causas extraterrestres se proponen los impactos de bólidos (meteoritos o asteroides) sobre la Tierra. Hace veinte años se planteó otra hipótesis alternativa (totalmente descartada en la actualidad) sobre una supuesta estrella gemela del Sol (Némesis) que causaba la emisión de cometas (ver discusión en Álvarez, 1997, pp. 113-114). La mayoría de los autores consideran que pueden coincidir varias causas a la vez, como puede ser el impacto de un meteorito que ocasiona eventos biológicos.

El ejemplo más significativo y más estudiado de evento cósmico, pero también de evento compuesto, es el propuesto por Alvarez *et al.* (1980), que admite el impacto de un gran meteorito (o asteroide) sobre la Tierra (*evento cósmico*) ocurrido hace 65 Ma, coincidiendo con el límite entre el Cretácico-Terciario y con uno de los bioeventos más significativos en la historia de la Tierra. El trabajo de Alvarez *et al.* (1980) alcanzó un grado de difusión enorme y tuvo una amplia repercusión en medios de comunicación social. En los años siguientes a su publicación se convirtió en el trabajo más citado de entre todos los publicados en Geología; en unos casos se aportaban argumentos nuevos a favor y en otros se discutía la validez de dicha hipótesis e, incluso, se daban hipótesis alternativas, mayoritariamente también catastróficas (p. ej. eventos volcánicos) aunque había algunas gradualistas. Los argumentos a favor del impacto se van incrementando (Smit, 1990, 1999; Alvarez, 1997, 2003; Pope, 2002; Korberl y Martínez-Ruiz, 2003; entre otros muchos) especialmente desde que se descubrió el cráter de Chicxulub, en el Yucatán, como el lugar donde ocurrió dicho impacto. El área del Caribe se convierte en la región de máximo interés del estudio del fenómeno y en ella trabajan autores de muy diferentes países entre ellos españoles.

El artículo originario de Álvarez *et al.* (1980) puede considerarse como el que reabre definitivamente la polémica sobre la validez total del uniformitarismo, sobre los posibles errores de la aplicación del método actualista y sobre la posibilidad de coexistencia de fenómenos geológicos normales y otros catastróficos eventuales. El cambio más singular en la explicación de los fenóme-

nos geológicos antiguos consistió en considerar como intervalo temporal de la «actualidad» para la aplicación del método actualista un intervalo muy superior al del periodo de vida de una generación humana. Concretamente, se empieza a considerar la utilización del Cuaternario (1,8 Ma) como lapsus de tiempo de referencia, con lo que la famosa frase «*el presente es clave del pasado*» se reescribe diciendo «*el Cuaternario es la clave del pasado*». Nace con ello la nueva concepción doctrinal: el **neocatastrofismo** (Ager, 1993) también llamado *catastrofismo actualista* (Vera, 1990) o *postuniformitarismo* (Álvarez, 1997), que se refleja en lo que se ha venido en llamar del «*principio de la simultaneidad de eventos*» (Vera, 1994, 2003), quinto principio fundamental de la Estratigrafía que se une a los otros cuatro definidos en los siglos XVII y XVIII. Dicho principio admite que los «*eventos pueden quedar reflejados en los estratos de muy diferentes localidades y constituyen un excelente criterio de correlación, a veces, a escala mundial*» (Vera, 1994) con lo que se abre un nuevo e interesante campo de estudio que permite establecer correlaciones temporales de muy alta precisión entre horizontes (expresión de eventos) delimitados en secciones estratigráficas de regiones muy alejadas entre sí.

Pascual Rivas dice en su discurso «*vivimos en una época de pensamiento neocatastrofista, repetición moderada de la que tuvo lugar a principios del siglo XIX que duró cuarenta años*». Como ocurre en todo cambio brusco de ideas la nueva teoría tiene un enorme grado de aceptación y, a veces, faltan algunas visiones críticas. Precisamente Pascual Rivas en su discurso alude a Hoffman como un crítico profundo del neocatastrofismo

que aporta interpretaciones alternativas. En definitiva la extinción, en especial la extinción en masa, ha constituido y sigue constituyendo un tema importante, objeto de continuo debate, elemento esencial para el conocimiento de la evolución, y elemento básico en la construcción de las concepciones filosóficas dominantes en cada intervalo de tiempo, incluido el actual.

Paradójicamente, muchos de los límites de unidades cronoestratigráficas (escala de tiempo geológico) aceptados actualmente fueron definidos a partir del reconocimiento en el campo de cambios en los fósiles que contienen los estratos (extinciones) y algunos de ellos fueron especialmente significativos por cuanto que afectaron a un porcentaje muy elevado de organismos (extinciones en masa). Estos límites fueron establecidos basándose en criterios de observación en el campo (criterios objetivos) mucho antes de que se intentase explicar satisfactoriamente el origen de las extinciones. Las discusiones sobre las causas de las extinciones e incluso sobre el carácter catastrófico o no catastrófico de las mismas no afectaron al hecho objetivo en el que se basa la clasificación del tiempo geológico relativo que se utiliza en la actualidad.

En definitiva, y termino, el tema que has elegido para el discurso es un tema clásico y actual, que pone de manifiesto cómo los hechos objetivos basados en la observación apenas cambian, mientras que las interpretaciones de los mismos pueden sufrir múltiples y notorios cambios a lo largo del tiempo.

En nombre de la Academia de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales de Granada te doy, Pascual, la bienvenida como Académico Numerario.



## REFERENCIAS:

- Ager, D.V. (1993): *The New Catastrophism. The importance of the rare event in Geological History*. Cambridge University Press, Cambridge, 254 pp.
- Alvarez, L.W., Alvarez, W., Asaro, F. y Michael, H.V. (1980): Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, 208: 1095-1108.
- Alvarez, W. (1997): *Tyrannosaurus rex and the crater of doom*. Princeton University Press, Princeton, New York, 185 pp. (Traducción al castellano: Ed. Crítica, Barcelona, 201 pp, 1998).
- Alvarez, W. (2003): Comparing the evidence relevant to impact and flood basalt at times of major mass extinctions. *Astrobiology*, 3: 153-161.
- Blundell, D.J. y Scott, A.C. (1997): *Lyell: the Past is the Key to the Present*. Geological Society (London), Special Publication, no. 143, 376 p.
- Coleman, W. (1983): La biología en el siglo XIX: problemas de forma, función y transformación. FCE, Mexico, 9-11, 37-40 y 118-121.
- Craig, G.Y. y Hull, J.H. (1999): *James Hutton – Present and future*. Geological Society (London), Special Publication, no. 150, 184 p.
- Darwin, C.R. (1859): *The Origin of Species by means of Natural Selection*, Londres (numerosas traducciones al castellano, ver: Sequeiros, 2002).
- Einsele, G. (1998): Event Stratigraphy: Recognition and interpretation of sedimentary event horizons. En: *Unlocking the Stratigraphical Record. Advances in Modern Stratigraphy* (P. Doyle y M.R. Bennet, Eds.), John Wiley & Sons, Chichester, 145-193.
- Hallam, A. (1985): *Grandes controversias geológicas*. Editorial Labor SA, Barcelona, 180 pp.
- Hallam, A. y Wignall, P.B. (1999): Mass extinctions and sea-level changes. *Earth-Science Reviews*, 48: 217-250.
- Korberl, C. y Martínez-Ruiz, F. (2003): The Stratigraphic Record of Impact Events: A short Overview. En: *Impact Markers in the Stratigraphic Record* (C. Korberl y F. Martínez-Ruiz, Eds.), Springer, Berlín. pp. 1-40.
- Linares, A. (1989): Extinciones y cambios fosilíferos en relación con los grandes límites cronoestratigráficos. En: *División de unidades estratigráficas en el análisis de cuencas* (J.A. Vera. Ed.), *Rev. Soc. Geol. España*, 2: 235-250.
- Pope, K.O. (2002): Impact dust not the cause of the Cretaceous-Tertiary mass extinction. *Geology*, 30: 99-102.
- Riba, O. y Reguant, L. (1985): *Una taula dels temps geològics*. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona, 127 pp.
- Sequeiros, L. (2000): Teología y Ciencias Naturales. Las ideas del Diluvio y la extinción de las especies biológicas hasta el siglo XVIII. *Archivo Teológico Granadino*, 69: 91-160.
- Sequeiros, L. (2002): *La extinción de las especies biológicas. Construcción de un paradigma científico*. Monografías de la Academia de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales de Zaragoza, Zaragoza. 85 pp.
- Smit, J. (1990): Meteorite impact, extinctions and Cretaceous-Tertiary boundary. *Geologie in*

- Mijnbouw*, 69: 187-204.
- Smit, J. (1999): The global stratigraphy of the Cretaceous-Tertiary boundary impact ejecta. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 27: 75-113.
- Vera, J.A. (1990): *Estratigrafía y Geología de eventos*. Discurso de Ingreso, Academia de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales, Granada, 36 pp.
- Vera, J.A. (1994): *Estratigrafía: Principios y métodos*. Rueda, Madrid, 808 pp.
- Vera, J.A. (2003): *Temas de actualidad en la interpretación del registro estratigráfico*. Discurso de Ingreso en la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid, 103 p.
- Walliser, O.H. (editor) (1986): *Global bio-events. A critical approach*. Lectures Notes in Earth Sciences, 8, 442 pp.
- Walliser, O.H. (editor) (1995): *Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic*. Springer, 333 p.
- Wignall, P.B. (2001): Large igneous provinces and mass extinctions. *Earth-Science Reviews*, 53: 1-33.