

Construyendo una nueva visión de la historia de la Vida

Constructing a new perspective on the history of life

ESPERANZA M. FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ.

Área de Paleontología. Facultad de Ciencias Biológicas y Ambientales. Universidad de León. Campus de Vegazana s/n. 24071 León. c/e: e.fernandez@unileon.es

Resumen Uno de los temas más atractivos, polémicos y fecundos de la investigación sobre la historia de la Tierra y de la vida son los acontecimientos inusuales y, entre ellos, las denominadas extinciones en masa. Su divulgación nos muestra habitualmente acontecimientos súbitos a escala ecológica, catastróficos para organismos individuales y ocasionados por causas estocásticas de naturaleza extraterrestre. Esta visión no refleja las ideas actuales de la comunidad científica sobre los eventos de extinción. Este artículo pretende proporcionar algunas claves sobre qué son, cómo se estudian y qué problemas no resueltos plantean estos acontecimientos. A modo de ejemplo, tanto de la complejidad de las extinciones como de la problemática asociada a su estudio, se describe en detalle la crisis biótica de finales del Pérmico, las señales que presenta y algunas de las hipótesis propuestas para explicar su origen.

Palabras clave: Extinción en masa, eventos, isótopos, Pérmico, Triásico

Abstract *One of the most interesting, controversial and fertile areas of research into the history of the Earth and life is that of unusual events, and among these, the so-called mass extinctions. Information concerning these latter frequently describes events considered sudden on an ecological scale, catastrophic for individual organisms and resulted from stochastic events of an extraterrestrial nature. This perception does not reflect the current views held by the scientific community regarding extinction events. The aim of this paper is to provide some indications as to what these were, how they can be studied and what unresolved problems such events currently present. As an example of both the complexity of the extinctions and the problems associated with their study, a detailed description is given of the End-Permian biotic crisis, together with the corresponding evidence available and some of the hypotheses which have been proposed to explain its origin.*

Keywords: Mass extinction, events, isotopes, Permian, Triassic

La historia de cualquier parte aislada de la Tierra, como la vida de un soldado, consiste en largos periodos de aburrimiento y breves periodos de terror.

Derek V. Ager

INTRODUCCIÓN

Las extinciones en masa, como la que diezmó a los dinosaurios a finales del Cretácico, son acontecimientos sumamente atractivos para la mayoría de las personas. Prueba de ello es el éxito de películas como Deep Impact o Armagedón. Cuando las visionamos, miramos de frente el fin de los tiempos: gigantescas bolas de fuego, densas nubes de polvo, ausencia de luz, aguas ácidas, falta de oxígeno, escasez de comida, exterminio de poblaciones... un Apocalipsis en el pasado. Paralelamente, los documentales sobre extinciones masivas muestran similitudes con los reportajes de catástrofes naturales

exhibidos por los medios de comunicación: ambos tratan de acontecimientos terribles asociados a la muerte de seres vivos y, sobre todo, en ambos casos las catástrofes ocurren siempre fuera de nuestro alcance: en otro lugar o en otro tiempo.

Sin embargo, la visión transmitida por muchos documentales y artículos de divulgación es una mera simplificación, cuando no una tergiversación, de lo que debió suceder (Fig. 1). Lo que sabemos hasta ahora de las extinciones masivas no conlleva la morbosidad o el sensacionalismo de las playas turísticas azotadas por tsunamis, pero nos aporta dos elementos que son decisivos para nuestra comprensión actual y futura del planeta que habitamos. Uno

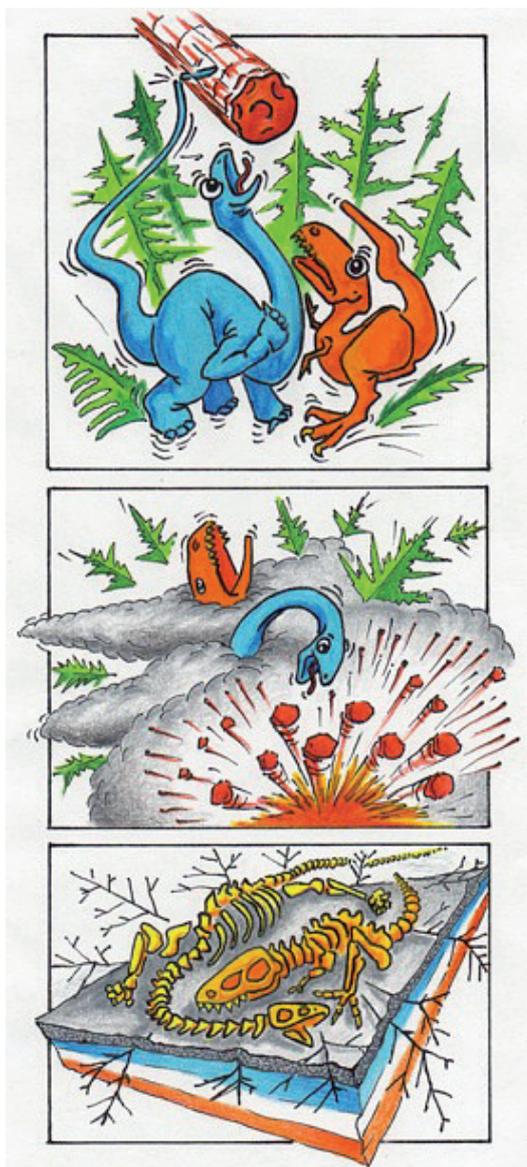


Fig. 1. Estas viñetas resumen la idea generalizada de las extinciones en masa como acontecimientos súbitos y devastadores, provocados por causas impredecibles. Se trata de una tergiversación con tintes mitológicos de la idea científica de extinción en masa. Dibujo de Antonio López Alcántara.

de ellos es la existencia de una intrincada red de causas y efectos tejida entre todas las piezas (y subrayo *todas*), vivas e inertes, que conforman nuestro planeta. La segunda aportación es una visión de la historia de la Tierra y de su actual funcionamiento nueva y radicalmente diferente de la anterior.

En este artículo, intento describir cómo miramos y cómo estudiamos las denominadas extinciones en masa y cómo esta nueva visión está cambiando no solamente nuestras ideas sobre la historia de la vida sino, muy especialmente, sobre la relación de los seres vivos con el resto del planeta que habitamos. A modo de ejemplo, utilizaré el mayor evento de extinción acontecido en la Tierra, temporalmente localizado en la frontera entre dos grandes eras: el Paleozoico y el Mesozoico.

EL CONTEXTO HISTÓRICO

Uniformismo versus catastrofismo

En 1796, George Cuvier pronunció una conferencia que supuso la aceptación de la extinción de las especies como un hecho. Adicionalmente, sus estudios de materiales del Cenozoico de la cuenca de París, que incluyen varias capas caracterizadas por la desaparición simultánea de numerosas especies, llevaron a Cuvier y a algunos de sus discípulos a investigar la existencia de hechos excepcionales, catástrofes o revoluciones en la historia de la vida. Las ideas surgidas de estos trabajos, defendidas por autores mayoritariamente franceses y alemanes, se agruparon bajo el nombre de “catastrofismo”.

Entre 1830 y 1833, al mismo tiempo que en Gran Bretaña comenzaban a ordenarse cronológicamente diversos conjuntos de estratos, se producía la publicación de los *Principios de Geología* de Charles Lyell. La visión gradualista de la historia de la Tierra defendida por este pionero de la Geología, conocida con el nombre de “uniformismo”, fue realimentada por las ideas también gradualistas de Darwin (sobre la figura de Lyell y sus contribuciones, recomiendo el trabajo de Sequeiros *et al.*, 1997).

Las ideas uniformistas chocaron frontalmente con la visión catastrofista defendida por los naturalistas del continente. La guerra entre ambos bandos fue corta, aunque no incruenta, y ha sido descrita magistralmente por Rudwick (1987) en su libro *El significado de los fósiles*. Para nuestros fines, basta señalar el triunfo total de los gradualistas y la consiguiente instauración del paradigma uniformista. En este contexto, la existencia de capas que registran la desaparición múltiple de organismos pasó a interpretarse como el reflejo de un registro fósil sumamente incompleto o, en su defecto, como el resultado de acontecimientos peculiares y muy ocasionales que apenas merecía la pena investigar. No obstante, y ejercitando la contradicción, estas capas siguieron funcionando como niveles límite para la definición grosera de unidades de tiempo geológico. Por este motivo, varias de las extinciones más conocidas se sitúan en la frontera entre dos unidades temporales de alto rango: la extinción del límite Pérmico/Triásico o la del Mesozoico/Cenozoico son los ejemplos más representativos.

El moderno estudio de las extinciones en masa comenzó en los años 50, con una serie de trabajos centrados en el límite Pérmico/Triásico que culminaron con un artículo de Newell (1967) en cuyo título, *Revolutions in the history of life*, aparece la palabra utilizada por los catastrofistas para hablar de las extinciones en masa: revoluciones. En su trabajo, Newell (*op. cit.*) reconoció hasta seis episodios de extinción durante el Fanerozoico. Paralelamente, el destacado estratógrafo Derek Ager publicó *The nature of the stratigraphic record* (Ager, 1973), un manual de referencia obligada en el que realizaba una defensa de la importancia del evento inusual en la

historia geológica de nuestro planeta. En 1993 Ager editó su testamento vital, un texto titulado *The New Catastrophism. The importance of the rare event in geological history*, que el autor dedicó parcialmente al equipo médico que le mantuvo con vida el tiempo suficiente para terminarlo. Se trata de un libro que aúna grandes conocimientos geológicos con un peculiar sentido del humor, y en el que este autor desarrolla su visión de una Tierra cuya historia está formada por largos episodios de cambio gradual puntuados por cortos momentos (a escala geológica) de intenso cambio.

No obstante, y al menos hasta los años 80-90, estas ideas no fueron compartidas por la mayoría de los investigadores de la historia de la Tierra, que intentaban resolver los problemas suscitados por el registro geológico desde el protector refugio del paradigma uniformista. Esta tendencia comenzó a experimentar un cambio radical en la década de los 80, principalmente con dos artículos cuya publicación supuso el inicio del cambio de nuestra visión del mundo.

El nuevo catastrofismo

En 1980, un grupo de trabajo de Berkeley, encabezado por Louis Álvarez, publicó un artículo en *Science* (Álvarez *et al.*, 1980) donde se sugería que la conocida extinción de finales del Cretácico podría estar provocada por un acontecimiento extraterrestre, posiblemente el impacto de un bólido. No era la primera vez que se mencionaban fenómenos extraterrestres en relación con acontecimientos catastróficos, pero este artículo aportaba la novedad de proporcionar un elemento tangible y medible relacionado con el elemento extraterrestre: una anomalía geoquímica de iridio presente en la capa ligada a la extinción.

En el segundo trabajo seminal, Raup y Sepkoski (1982) recopilaron información sobre la distribución bioestratigráfica de las familias de invertebrados marinos bentónicos a lo largo del Fanerozoico. Un análisis estadístico de dichos datos confirmaba la presencia de cinco grandes episodios caracteriza-

dos por un abrupto descenso del número de familias y, por tanto, de la diversidad biológica (Fig. 2). Estos momentos recibieron el nombre de extinciones en masa y estaban localizados en el Ordovícico superior, Devónico (en el límite entre los pisos Frasnienense y Famenienense), límite Pérmico/Triásico, Triásico superior y límite Cretácico/Paleógeno.

Una segunda gráfica del trabajo de Raup y Sepkoski (*op. cit.*) mostraba que estos acontecimientos eran estadísticamente significativos en relación a un índice de extinción de fondo situado en torno a una recta de regresión progresivamente descendente (Fig. 3).

El significado de ambos trabajos es más profundo de lo que pudiera parecer ya que, a pesar de no ser ni los primeros ni los únicos que abordaban estas cuestiones, abrieron la puerta a estudios previamente condenados al olvido y supusieron un importante estímulo a la investigación de las extinciones en masa y otros posibles eventos catastróficos.

Así, la publicación del trabajo del equipo de Berkeley fue seguida de otras investigaciones que atestiguaban la existencia de la anomalía de iridio en diversas secciones del límite Cretácico/Terciario, incluyendo un afloramiento próximo a Caravaca (Murcia). En cuestión de meses, se hallaron nuevos elementos que podrían estar relacionados con impactos cometarios: cuarzos de choque, microtectitas, e incluso un cráter de impacto. La importancia de estos trabajos radica no tanto en el reconocimiento de las causas de la gran extinción finicretácica, sino en el hallazgo de elementos que permiten investigar las extinciones en masa y sus causas de una forma científica (a este respecto puede consultarse el magnífico artículo de Gould, 1995, titulado "El sexo, las drogas, los desastres y la extinción de los dinosaurios").

Fig. 2. Gráfica modificada del trabajo original de Raup & Sepkoski (1982). Representa la variación en el número de familias a lo largo del Fanerozoico (desde el Cámbrico hasta la actualidad). La curva resultante sugiere la existencia de 5 momentos caracterizados por una disminución, súbita a escala geológica, en la diversidad familiar. Son las extinciones en masa del a) Ordovícico terminal; b) Frasnienense/Famenienense; c) Pérmico/Triásico; d) Triásico Superior; e) Cretácico/Terciario.

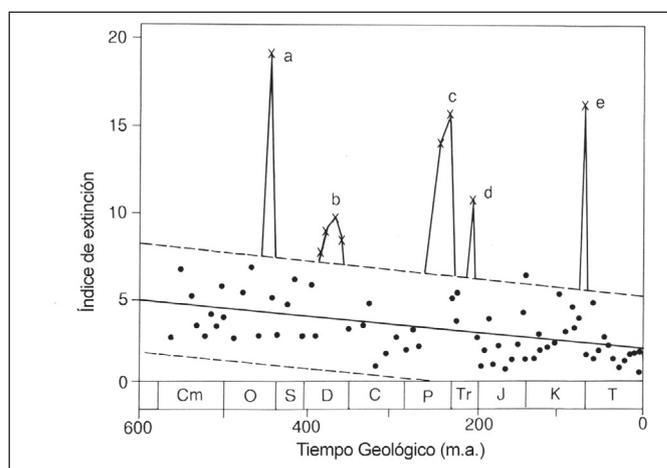
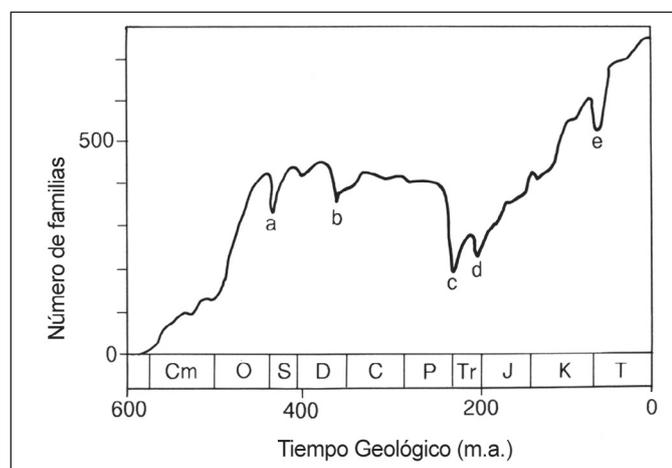


Fig. 3. Gráfica modificada del trabajo original de Raup & Sepkoski (1982). Representa la variación en el índice de extinción a lo largo del Fanerozoico. Se reconocen las 5 extinciones en masa (Fig. 2), que destacan sobre un conjunto de extinciones menores agrupadas en torno a una recta de regresión (extinción de fondo).

En el segundo de los trabajos citados, las investigaciones posteriores han revisado y completado las bases de datos utilizadas inicialmente por Raup y Sepkoski, afinado los métodos estadísticos, introduciendo correcciones, reinterpretado datos estratigráficos y taxonómicos, etc. pero todos estos cambios sólo han servido para reafirmar la idea de las cinco grandes extinciones registradas por el trabajo inicial.

CONCEPTO ACTUAL DE EXTINCIÓN EN MASA

Si los artículos de los años 80 abrieron la puerta a las investigaciones sobre las extinciones en masa, los trabajos posteriores se concentraron en determinar aspectos tan esenciales como la terminología a emplear, la búsqueda de nuevos métodos de estudio, la forma adecuada de muestrear el registro fósil, las posibles formas de representar la pérdida de biodiversidad, la identificación del número y de la estructura de las extinciones o el significado profundo de estos acontecimientos sobre la historia de la vida. A estos aspectos habría que añadir el análisis de las posibles causas, tanto últimas como directas, de estos acontecimientos; una búsqueda que constituye el objetivo final de muchos de estos trabajos.

No es posible tratar, en un artículo como el que nos ocupa, todos los aspectos citados, pero considero interesante insistir sobre algunos de ellos por ser los que se encuentran más sometidos a discusión o resultan imprescindibles para comprender el concepto de extinción en masa que se está gestando en estos momentos.

Terminología

Se han propuesto diferentes denominaciones para estos acontecimientos. En un primer momento se utilizó de forma general la locución “extinción en masa” como algo opuesto a “extinción de fondo”. La extinción en masa alude a fenómenos globales, súbitos a escala geológica (en todo caso menos de 3 m.a.) y que afectan a numerosos taxones no relacionados entre sí ni sistemática ni ecológicamente. El segundo vocablo se reservó para la extinción local, continuada y de baja intensidad que se observaba en una de las gráficas del trabajo de Raup y Sepkoski (1982, ver Fig. 3) pero la existencia de este tipo de extinción ha sido considerada como un simple artefacto estadístico (Boucot, 2006). Paralelamente se propusieron términos como crisis (cuando provocan cambios que el sistema puede absorber); catástrofes (cuando el sistema afectado requiere tiempo para recuperarse y, cuando lo hace, tiene componentes distintos); y cataclismos (cuando el sistema no se recupera).

En la actualidad, no existe una terminología plenamente aceptada y en general se utilizan casi todos los vocablos citados, pero ya ha comenzado a im-

ponerse el término “evento”, usualmente acompañado de algún calificativo. Esta palabra parece más adecuada, no sólo por la ausencia de connotaciones negativas que sí estaban presentes en nombres anteriores, sino muy especialmente porque, una vez aceptada la existencia de sucesos excepcionales, ha sido posible hablar de eventos de extinción, pero también de eventos de diversificación, bio-eventos, geo-eventos, eventos de profundización, eventos de anoxia, eventos geoquímicos, y un largo etcétera.

Número de eventos

Los recientes análisis del registro geológico y paleontológico han aumentado de manera extraordinaria la presencia de eventos de extinción. Así, una recopilación realizada en 1996 (Barnes y otros, en Walliser, 1996) y aumentada con datos procedentes de diversas fuentes bibliográficas recopiladas por J.L. García-Alcalde (comunicación personal) indica la presencia de, al menos, 66 eventos de extinción que pueden catalogarse en función de su severidad en cinco categorías (desde A, la más severa a E, la más suave). Los siete eventos con categoría A serían los correspondientes al límite Precámbrico/Cámbrico, Ordovícico/Silúrico, Frasnense/Fameniense (Devónico), Pérmico/Triásico, Triásico superior, Cretácico/Terciario y Holoceno terminal.

Estructura de los eventos de extinción

Los eventos de extinción no son acontecimientos simples. Los primeros análisis detallados sugirieron tres posibles modelos: extinción catastrófica (con desaparición súbita de los taxones que se extinguen en un momento preciso), escalonada (con desaparición de los taxones en diversos momentos) y gradual (en el que los organismos desaparecían y aparecían de forma progresiva a lo largo de un intervalo temporal amplio). Paralelamente, el estudio inicial de las extinciones masivas principales permitió describir éstas mediante un conjunto de tres fases: extinción, supervivencia y recuperación (Kauffman & Harries, 1996).

Ambos modelos han sido útiles en las primeras descripciones de algunas extinciones pero, como queda ejemplificado en el caso de la crisis finipérmica, no permiten detallar la complejidad de los fenómenos de extinción y diversificación que conforman los eventos más estudiados hasta la fecha.

Significado de los eventos en la historia de la vida

Aunque la aceptación de las extinciones en masa tras los trabajos citados anteriormente fue rápida y generalizada, algunos autores defendieron que estos acontecimientos no suponían sino aceleraciones de fenómenos que hubieran ocurrido a un ritmo más lento. Esta idea ha perdido adeptos en los últimos años porque numerosos trabajos han mostrado que los supervivientes de las extinciones en masa no se corresponden con los grupos

que tienen mayores posibilidades de sobrevivir durante los momentos “normales”. Es decir, que las extinciones masivas no funcionan intensificando la extinción, sino cambiando las morfologías y estrategias vitales que favorecen la supervivencia (Kauffman & Harries, 1996) y, por tanto, dirigiendo la evolución hacia una dirección del todo imprevisible antes del evento.

Hoy, la mayoría de los autores acepta que los eventos de extinción son una fuerza básica que vertebra la historia de la vida, aniquilando seres y adaptaciones exitosas, y generando nuevas vías en la evolución biológica (Jablonski, 1996).

Una de las consecuencias principales de los eventos de extinción es la llamada “selectividad no constructiva” es decir, la pérdida temporal o permanente de alguna adaptación exitosa en tiempos anteriores. Un ejemplo claro lo encontramos en los trilobites de la familia Phacopidae, caracterizados por desarrollar ojos de tipo esquizocroal (Fig. 4). Al extinguirse la familia Phacopidae, estos ojos desaparecieron y no se conocen analogías convincentes en la actualidad (Fortey, 2006). Otros ejemplos pueden encontrarse en la pérdida de los tabiques complejos de los ammonoideos o en de la movilidad de las placas tectónicas de los equinoideos.

Otra consecuencia interesante son los denominados “cuellos de botella”. Se refiere al hecho de que son los supervivientes de una extinción quienes determinan la futura evolución del grupo. Por ejemplo, hoy todos los dinosaurios vivos son aves porque éste es el único grupo que superó el evento finí-cretácico. La diversificación de las aves es enorme pero todas siguen el mismo patrón estructural y ya no es posible ver, en nuestro mundo, algo que se aproxime, por ejemplo, a un *Triceratops*.

Por último, es preciso indicar que muchas adaptaciones fructíferas aparecen después de un episodio de extinción: los sifones de los bivalvos post-paleozoicos y la membrana amniótica de los reptiles son algunos ejemplos de este fenómeno.

Fig. 4. Ojo esquizocroal perteneciente a un trilobite del género *Phacops* del Devónico de la Zona Cantábrica. Este tipo de ojo desapareció al extinguirse la familia *Phacopidae* durante el evento Frasnense/Famenense. Fotografía realizada por Rodrigo Castaño de Luis.



Nuevos métodos de estudio

Tradicionalmente, los eventos de extinción han sido reconocidos en el registro geológico por la desaparición conjunta y súbita de diversos grupos de organismos y, por tanto, su estudio se inició desde la paleontología. Este hecho cambió radicalmente cuando se reconocieron evidencias de diversos tipos de anomalías (geoquímicas, magnéticas, eustáticas, etc...) que en muchos casos están ligadas a las capas donde se registra el descenso en la diversidad orgánica. Es el caso de las altas concentraciones de iridio halladas en el límite entre el Cretácico y el Paleógeno. El reconocimiento de estas anomalías, detectables mediante el estudio de diversos marcadores geoquímicos y biológicos, así como el desarrollo de la estratigrafía secuencial y las mejoras en los métodos de correlación, están permitiendo documentar diversas variaciones en la composición de las esferas terrestres del pasado.

Por este motivo, el análisis actual de los eventos lo realizan investigadores de disciplinas muy diversas, que incluyen, junto a los paleontológicos y estratigráficos, estudios sobre geoquímica, astronomía, paleomagnetismo, petrología endógena, oceanografía, climatología, sismología, etc. Y de alguna manera, ha sido la conjunción de muchas especialidades trabajando sobre un mismo objetivo lo que ha actuado como detonante del intenso debate que conduce a una nueva visión de la historia de la Tierra y de su vida.

QUÉ SON Y CÓMO SE ESTUDIAN LOS EVENTOS DE EXTINCIÓN

Puede decirse que, en la actualidad, un evento de extinción es un momento de la historia de la Tierra caracterizado por una serie de anomalías en la composición química y en el funcionamiento del planeta, las cuales conducen a un importante descenso de la biodiversidad. La dificultad estriba en relacionar dicho descenso con los cambios ambientales detectados y en reconocer las relaciones entre acontecimientos coetáneos.

En este contexto, el estudio de un evento de extinción consiste en buscar y correlacionar secciones de rocas que hayan registrado dicho evento y que estuvieran originariamente en diversas partes geográficas del planeta. Diferentes grupos de trabajo realizan estudios en estas secciones que permiten obtener datos sobre el estado del planeta en el momento del evento. Estos datos deben ponerse en paralelo, a nivel local primero y a nivel global después, y funcionan como evidencias de un fenómeno (alteraciones en el ambiente) que podrían obedecer a una causa última (Fig. 5). La degradación ambiental sería la causa directa de la pérdida de la biodiversidad, es decir, de la extinción biótica en sí, mientras que el origen de estas alteraciones es el motivo final o causa última del evento.

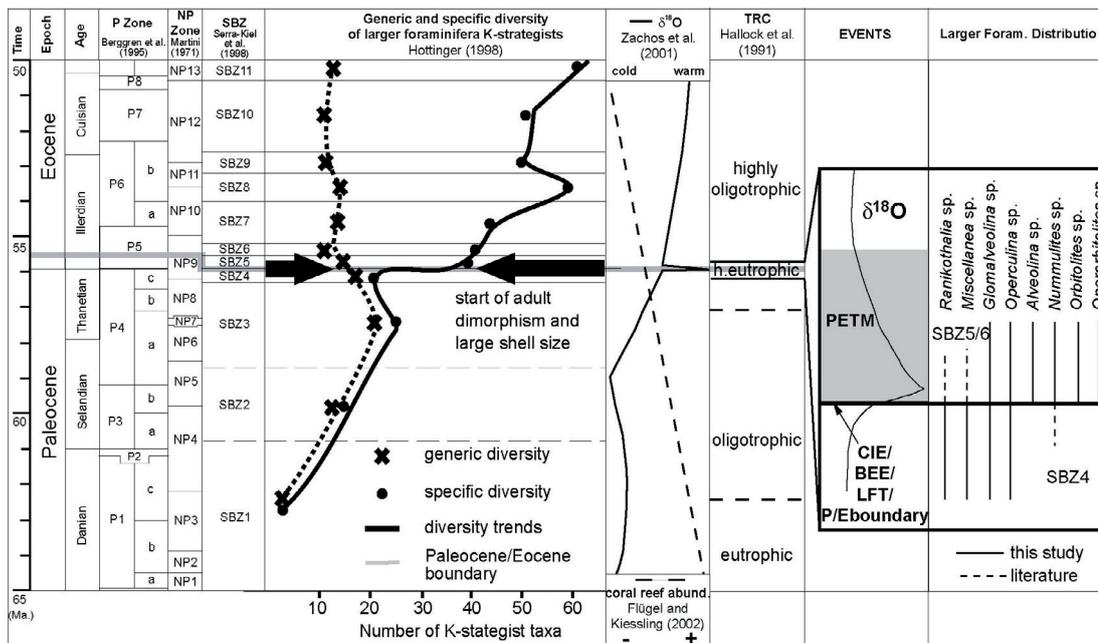


Fig. 5. Ejemplo de metodología de trabajo sobre un evento de extinción, en este caso el acontecido en el límite Paleoceno/Eoceno. Se disponen en paralelo varios tipos de datos coetáneos que evidencian acontecimientos biológicos y geoquímicos. El gráfico se inicia con el marco cronoestratigráfico (época y edad), en este caso calibrado (con edades absolutas); siguen columnas con datos bioestratigráficos (intervalos de existencia de diferentes especies de tres grupos de organismos). A continuación se ha comparado las tendencias evolutivas y diversidad genérica y específica de un grupo de foraminíferos. A la derecha, cambios en la paleotemperatura aportados por las variaciones en el $\delta^{18}O$ y la abundancia de arrecifes. Sigue una columna con datos sobre el TRC ("continuo" de recursos tróficos). Asociado con el límite entre el Paleoceno y el Eoceno aparece un desplazamiento del isótopo de C (CIE), un evento de extinción del bentos (BEE) y un cambio en el grupo de foraminíferos de gran tamaño (LFT, caja a la derecha). Fuente: http://www.geo.uni-bremen.de/geochronologie/projects/Christian_PETM.htm.

Los métodos de estudio de los eventos de extinción son procedimientos geológicos y químicos, y su descripción detallada puede encontrarse en numerosos manuales de geología, especialmente en aquellos que tienen un enfoque holístico, como el editado por Cockell (2008). Aquí me limitaré a citar los más importantes, describiendo someramente los principales datos aportados por algunos de ellos. Para su exposición, agruparé estos métodos en cuatro grandes apartados.

Datos paleontológicos

En el análisis de las extinciones los fósiles aportan datos muy diversos. En primer lugar, indican la edad relativa y la duración del evento, al tiempo que permiten la correlación entre las diferentes secciones estudiadas. En segundo lugar, documentan diferentes bio-eventos ligados al evento mayor: extinciones menores, radiaciones de determinados grupos (las denominadas especies desastre), tipo y rango de taxones que se ven afectados, etc. Además, el estudio de determinados taxones permite reconocer temperaturas relativas y detectar la posición paleogeográfica de las zonas estudiadas.

En los últimos años, desde la Paleontología se analizan también los biomarcadores. Se trata de moléculas orgánicas que sobreviven a la descompo-

sición del cuerpo del organismo y quedan enterradas en los sedimentos. Así ocurre con diversos tipos de organismos microbianos que contienen lípidos distintivos en sus membranas celulares, los cuales pueden reconocerse mediante espectrometría de masa. El estudio de biomarcadores ha permitido, por ejemplo, reconocer altas concentraciones de bacterias verdes del azufre, unos organismos fotosintéticos habitantes de ambientes con baja proporción de oxígeno que obtienen su energía oxidando el sulfuro de hidrógeno (H_2S) y convirtiéndolo en azufre (S). Su presencia en materiales rocosos indicaría deficiencias en la cantidad de oxígeno en un ambiente marino lo suficientemente somero como para permitir la entrada de luz.

Paralelamente, numerosos marcadores geoquímicos se estudian a partir de las partes duras de diversos organismos, principalmente conchas carbonatadas de foraminíferos, coccolitofóridos (fitoplancton), esqueletos de corales y esqueletos de moluscos, entre otros.

Datos estratigráficos

La estratigrafía ha sido una de las disciplinas que más han colaborado en la construcción del denominado "nuevo catastrofismo". Uno de sus avances más interesantes es la denominada estratigrafía secuencial, que busca dividir los estratos en unidades cuyo depósito está controlado por variaciones

eustáticas y del aporte de sedimentos. Así, han podido conocerse las variaciones globales del nivel del mar a lo largo de la historia de la Tierra (Fig. 6). Se trata de un dato especialmente interesante porque uno de los mecanismos más citados como causa última para algunas extinciones es la pérdida de espacio y las perturbaciones ambientales causadas por las variaciones del nivel marino.

El trabajo actual se centra en la denominada estratigrafía secuencial de alta resolución que permite determinar ciclos de depósito de varios órdenes relacionados con variaciones orbitales (ciclos de Milankovitch) y con el funcionamiento de la tectónica de placas.

Datos geoquímicos

El estudio de diversos isótopos contenidos en rocas, hielo y partes duras de organismos ha supuesto una revolución en los estudios sobre eventos. Merece la pena detenerse en mencionar los principales isótopos utilizados, así como indicar levemente el tipo de información que aportan.

Isótopos de carbono. Se estudia principalmente la relación entre los isótopos ^{13}C y ^{12}C , denominada por convenio $\delta^{13}\text{C}$ (donde δ es el símbolo de la concentración isotópica de ^{13}C). Debido a que los seres vivos fotosintéticos tienen tendencia a tomar ^{12}C , cuando los organismos que realizan la función fotosintética son abundantes la proporción de ^{13}C en la atmósfera o hidrosfera se incrementa. Al estudiar las variaciones de la relación entre ambos isótopos, una caída del ^{13}C (o, en la jerga de los geoquímicos, un desplazamiento negativo del $\delta^{13}\text{C}$) registrado en esqueletos de organismos marinos puede indicar una caída en la productividad del fitoplancton. O, de forma más general, una pérdida de organismos fotosintéticos, y por tanto un descenso de la biomasa. No resulta fácil interpretar estos datos. El problema se acentúa porque las excursiones del $\delta^{13}\text{C}$ están influenciadas por diversos factores como una rápida entrada de C procedente de volcanes, desestabilización de hidratos contenidos en gases, oxidación de biomasa, etc.

Isótopos de oxígeno. La relación entre los isótopos ^{18}O y ^{16}O , denominada por convenio $\delta^{18}\text{O}$, informa sobre las paleotemperaturas. Las variaciones en el ratio $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ se deben principalmente a la mayor dificultad para evaporarse del ^{18}O (pesado) frente al ^{16}O (ligero). De forma general, y si estos análisis se realizan a partir de partes duras de organismos (por ejemplo, del caparazón de foraminíferos), un aumento del valor (o desplazamiento positivo) del $\delta^{18}\text{O}$ implica una bajada de la temperatura media, en este caso del agua donde habitó el organismo analizado (Fig. 7).

Isótopos del estroncio. En los océanos actuales hay dos isótopos de Sr que tienen interés en estudios geoquímicos. El ^{87}Sr es un isótopo radiogénico generado a partir del ^{87}Rb y procede de la meteorización de las rocas continentales. El ^{86}Sr procede principalmente de la interacción del agua marina con los basaltos emitidos por las dorsales oceánicas. Así un aumento del ^{87}Sr frente al ^{86}Sr sugiere un incremento del área continental expuesta a meteorización, usualmente ligado a un descenso del nivel del mar, o bien un mejor funcionamiento de los agentes que realizan la meteorización.

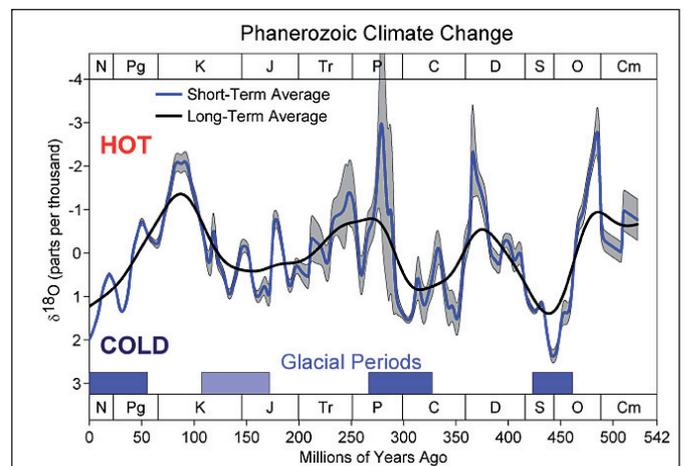
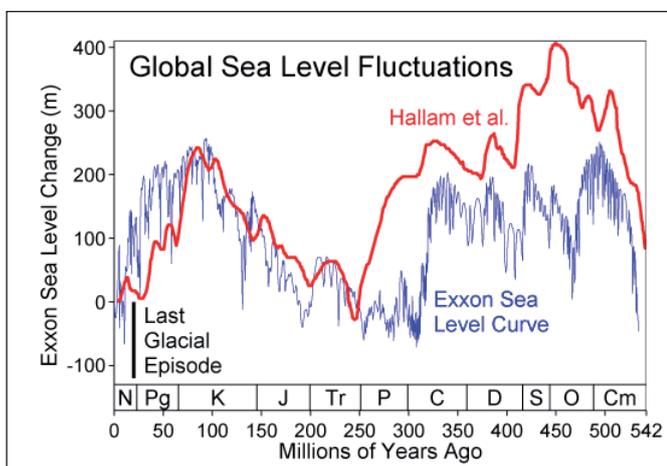
Isótopos del azufre. Se estudia el $\delta^{34}\text{S}$ cuyo descenso está ligado al depósito de sedimentos en ambientes con baja concentración de oxígeno (disaeróbicos y anóxicos).

Datos geomagnéticos

En las últimas décadas, los análisis sobre las diversas variaciones experimentadas por el campo magnético terrestre se han empleado con fines principalmente cronoestratigráficos. No obstante, algunos autores han sugerido que los cambios en la polaridad del campo magnético terrestre, durante

Fig. 6. Comparación de las variaciones globales del nivel del mar a lo largo del Fanerozoico realizadas mediante técnicas diferentes. La curva gruesa y negra (roja en el original) fue realizada por Hallam et al., (1983) utilizando datos básicamente estratigráficos. La curva gris (azul en el original) y fina resulta de ajustar varias reconstrucciones publicadas por el grupo Exxon y está basada en la interpretación de perfiles sísmicos. Fuente y más información en: http://en.wikipedia.org/wiki/File:Phanerozoic_Sea_Level.png

Fig. 7. Evolución a largo plazo de los isótopos de oxígeno medidos en carbonatos biogénicos durante el Fanerozoico. Las variaciones en los valores del $\delta^{18}\text{O}$ se interpretan como cambios en la temperatura media del lugar de depósito. Fuente y más información en: http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/9c/Phanerozoic_Climate_Change.png



los cuales el escudo magnético se anularía, podrían ser causa directa de extinciones. Este hecho no está probado ya que la mayoría de los eventos de extinción no coinciden con cambios en la polaridad y viceversa. No obstante, es frecuente tener en cuenta estos datos en los análisis de los eventos.

EL EVENTO DEL LÍMITE PÉRMICO/TRIÁSICO

A modo de ejemplo de cómo se estudia un evento de extinción y de los múltiples problemas que estos análisis plantean, se expone el caso de la denominada “gran mortandad”, un evento muy estudiado pero sobre el que aún planean numerosos interrogantes.

La extinción de finales del Pérmico ha sido tradicionalmente aceptada como la más severa desde el inicio de la vida en la Tierra. Según los datos analizados por Benton (1995) y corroborados por otros estudios, este evento muestra índices de extinción familiares del 60,9% para el conjunto de organismos, 62,9% para organismos continentales y en torno al 48,6% para seres marinos. A nivel específico las pérdidas estimadas se sitúan en torno al 90% de las especies marinas y el 70% de las especies habitantes de continentes (Benton, 2005). Más del 50% de las especies de vegetales terrestres se extinguieron en este episodio (McElwain & Punyasena, 2007).

El carácter catastrófico de esta extinción se incrementa porque requirió un lapso temporal muy amplio (hasta 20 m.a. para algunos grupos) para que el sistema biológico se recuperara de forma plena. Cuando lo hizo, los organismos predominantes en diferentes ecosistemas habían cambiado radicalmente. El evento ha sido datado en 251 m.a. y 253 m.a. (según datos procedentes de diferentes laboratorios; el límite P/T está situado en los 251.4±0.3 m.a.) (Fig. 8).

El mundo Pérmico

Durante el Pérmico (Fig. 9), la Tierra estaba conformada esencialmente por un gran continente, Pangea, alargado en dirección norte-sur casi desde un extremo del planeta a otro. El margen oriental de Pangea, desde el Ecuador hasta paleolatitudes altas del sur, estaba ocupado por el mar del Tethys, en cuyas regiones orientales se situaba un rosario de continentes menores. Rodeando externamente este conjunto se extendía el gran océano Panthalasa. Todas las costas del planeta de encontraban orladas de plataformas marinas someras pero tan sólo las que rodeaban a los continentes pequeños tenían cierta extensión.

Por lo que respecta al clima, a inicios del Pérmico la Tierra se encontraba aún bajo los efectos de una glaciación, iniciada a finales del Devónico, que había favorecido la aparición de casquetes polares mientras en el ecuador se desarrollaban extensos

TRIÁSICO	Medio	Ladiniense	228.7
		Anisiense	
	Inferior (Scytiense)	Olenekiense	245.9
		Induense	
PÉRMICO	Lopingiense	Changhsingiense	251.0 ± 0.4
		Wuchiapingiense	260.4 ± 0.7
	Guadalupiense	Capitaniense	
		Wordiense	
		Roadiense	270.6 ± 0.7
	Cisuraliense	Kunguriense	
		Artinskiense	
		Sakmariense	
		Asseliense	299.0 ± 0.8
	CARBONÍFERO		

Fig. 8. Tabla cronoestratigráfica del Pérmico y parte del Triásico, con la calibración de los límites principales. La gran cantidad de nombres de resonancias chinas obedece a que los estratotipos de estos pisos han sido elegidos en secciones localizadas en China.

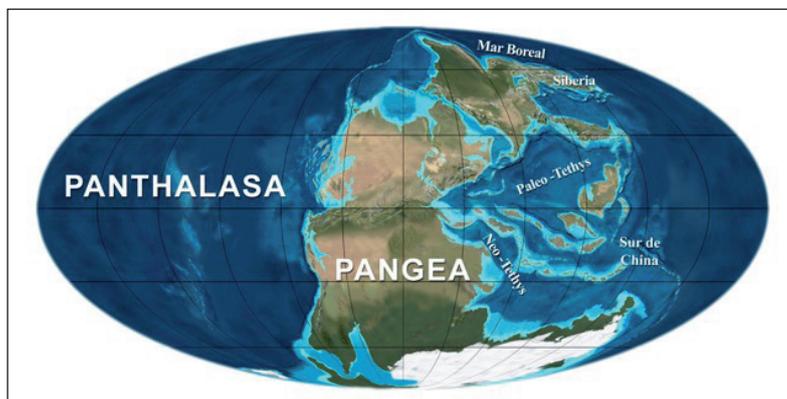
bosques pantanosos. Hacia la mitad del Pérmico el clima se tornó más cálido y suave, los glaciares retrocedieron (Fig. 7) y las zonas del interior continental se hicieron más secas. Posiblemente, la existencia de un gran continente con amplias regiones alejadas de la influencia marina favoreció el desarrollo de un clima continental, con grandes fluctuaciones estacionales. La tendencia general a un clima cálido y seco, con alternancia de ciclos menores cálidos y fríos, se extendió hasta bien entrado el Triásico.

En relación con el nivel del mar, a finales del Pérmico inferior comenzó una importante regresión de larga duración (Fig. 6) a la que se superponen varias transgresiones de duración menor (entre 1 y 4 m.a. según Erwin, 1993). La regresión continuó hasta el Pérmico superior, acelerándose en momentos próximos al límite, durante los cuales el nivel del mar alcanzó las cotas más bajas de todo el Fanerozoico (entre 210 y 280 m por debajo del nivel actual, según diversos autores en Erwin, 1993). Esta regresión finalizó a inicios del Triásico con una rápida transgresión que provocó el retorno del nivel marino a niveles previos a la regresión finipérmica.

Secciones de estudio del evento

Uno de los principales problemas del evento P/T

Fig. 9. Reconstrucción paleogeográfica durante el Pérmico. Las tierras emergidas del megacontinente Pangea y de los continentes del este están orladas por plataformas marinas someras (punteadas). En Siberia se localiza el área volcánica que da lugar a las coladas basálticas de esta zona. <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/400mollsm.jpg>



radica en que existen pocas secciones geológicas que hayan registrado los acontecimientos del límite. Las secciones conocidas están formadas por rocas generadas en lugares geográficamente muy distantes y en ambientes diferentes, lo que proporciona una excelente base de trabajo, pero este hecho plantea dificultades de correlación que, hasta la fecha, no han sido totalmente resueltas.

La mayoría de las secciones conocidas y estudiadas corresponden a depósitos marinos. Las más importantes son: Groenlandia, Dolomitas, Sicilia, Pakistán y Japón. Mención aparte merecen los afloramientos del sur de China, que cuentan con las mejores secciones del límite (una de ellas, Meishan, ha sido elegida estratotipo internacional del mismo), de aquí los nombres de origen chino que han recibido varios pisos del Pérmico superior (Fig. 8).

Los afloramientos de rocas depositadas en ambientes continentales son mucho más escasos, situándose el más completo en el Supergrupo Karoo de Sudáfrica.

La biota del Pérmico y los efectos de la extinción

Los mares pérmicos estuvieron poblados por la denominada biota evolutiva del Paleozoico, un conjunto de organismos surgidos en la gran radiación evolutiva del Ordovícico y que habitó las plataformas marinas someras desde estos momentos hasta finales del Pérmico. Se trata, en su mayoría, de organismos bentónicos, sésiles (usualmente con larvas móviles) con hábitos de filtradores suspensívoros o carnívoros pasivos. Entre ellos destacan los braquiópodos articulados, varios grupos de briozoos, una amplia variedad de equinodermos, diversos órdenes de corales (entre los que cabe destacar a los rugosos y a los tabulados), esponjas

con esqueletos calcáreos y foraminíferos bentónicos del grupo de las fusulinas. Otros organismos como los bivalvos y gasterópodos fueron también comunes en estos mares pero su papel no fue nunca tan decisivo como el realizado por los taxones indicados anteriormente.

Las formas nectónicas se situaban en la cima de la cadena trófica, siendo los grupos dominantes los cefalópodos (ortoceratoideos, nautiloideos) y los peces (que desde el Devónico comienzan a ser muy diversos en estructura, morfología y ecología). El plancton estuvo conformado por larvas, palinóforos, radiolarios y diversos foraminíferos.

A lo largo del Paleozoico esta fauna fue capaz de generar ecosistemas similares a los actuales. Entre ellos destacan los arrecifes, edificados por diferentes constructores en distintos momentos: corales y esponjas en el Silúrico y Devónico; algas, briozoos y esponjas en el Carbonífero; algas y esponjas calcáreas durante el Pérmico. Precisamente, en el Pérmico se desarrolla uno de los arrecifes más interesantes y complejos conocidos: los arrecifes del Gran Capitán, edificados durante el Guadalupense en la zona que hoy conocemos como Texas.

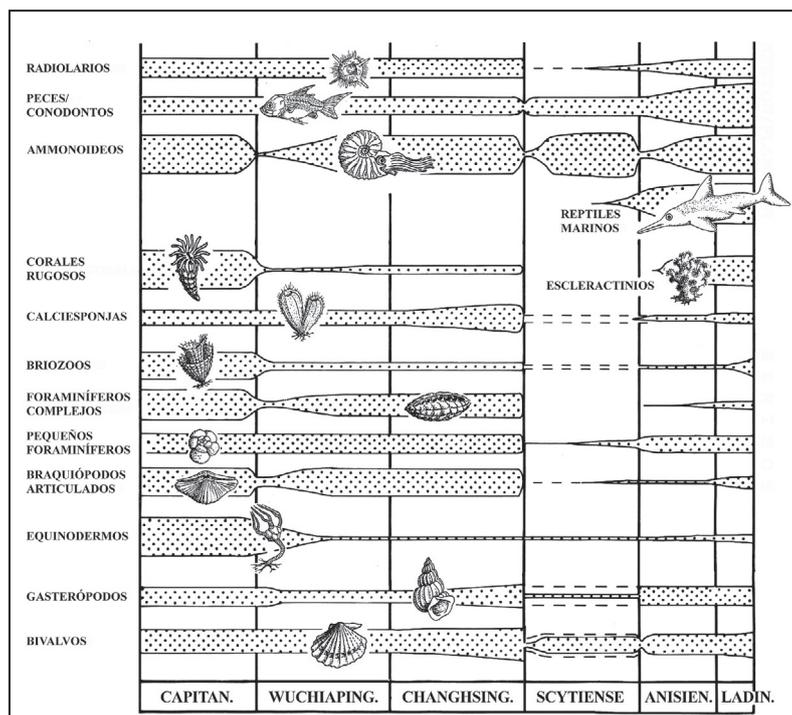
Varias de estas formas marinas se extinguieron de forma definitiva (Fig. 10), entre ellas, los corales rugosos y tabulados, los blastoideos y las fusulinas. Otros grupos como los braquiópodos, crinoideos, briozoos y ammonoideos redujeron de forma importante su diversidad. Alguno de ellos (braquiópodos y crinoideos) no volvieron a recuperarse, pero otros grupos (como los ammonoideos) experimentaron una importante radiación durante el Mesozoico.

Tras la recuperación, los mares fueron ocupados por una fauna diferente, perteneciente a la denominada biota evolutiva moderna, en la que predominan los organismos bentónicos vágiles y nectónicos y se dispara el número y diversidad de formas carnívoras, así como de organismos endofaunales.

La fauna terrestre está conformada por artrópodos, anfibios, reptiles y synápsidos (denominados informalmente reptiles mamíferoides). Los artrópodos experimentan un importante cambio ya que de los 27 órdenes de insectos descritos, 8 desaparecieron y otros 7 sufrieron importantes pérdidas (Labandeira & Sepkoski, 1993); la mayor parte de las formas extintas corresponden a paleópteros, es decir, a insectos con alas fijas, no plegables.

En cuanto a los tetrápodos terrestres se perdieron 21 familias, lo que equivale a un 63% del total. Los grupos afectados fueron diversos desde el punto de vista ecológico y sólo los pequeños carnívoros terocéfalos sobrevivieron a la extinción con un éxito moderado. Tras la crisis, los fósiles de tetrápodos son frecuentes en el Triásico inferior, pero casi un 90% de ellos corresponden a un único género, *Lystrosaurus*, un dicynodonto de aproximadamente 1 m de longitud.

Fig. 10. Esquema mostrando los cambios experimentados por diversos grupos de organismos marinos durante el evento permo-triásico. La anchura de la columna punteada da una idea relativa de las variaciones en la diversidad de cada grupo. Se observa que los grupos nectónicos (peces, ammonoideos y reptiles marinos) se vieron poco afectados por esta crisis, a diferencia de la mayoría de los grupos bentónicos. Modificado de Hallam & Wignall, 1997; dibujos de Antonio López Alcántara.



Por lo que respecta a la flora, la idea tradicional es que a finales del Pérmico se produjo la transición definitiva desde la denominada flora “paleoóftica” (dominada por plantas con esporas) que habitó los bosques pantanosos del Carbonífero, a la flora “mesoóftica” (conformada principalmente por gimnospermas con semillas), la cual se desarrolló bajo condiciones climáticas más secas y frías. El dogma muestra este cambio como un fenómeno gradual acontecido a lo largo de más de 30 m.a. Sin embargo, los estudios palinológicos más recientes indican que a finales del Pérmico existía un conjunto muy diverso de vegetales portadores tanto de esporas como de semillas, y que este conjunto fue sustituido en el Triásico basal por una flora dominada por licopodios. Por ejemplo, el análisis realizado por Retallack (1995) indica que la flora de *Glossopteris* típica de las turberas de Gondwana durante el Pérmico fue reemplazada súbitamente por un conjunto de baja diversidad constituido por coníferas y licopodios. Además, en todo el planeta, la crisis fini-pérmica supuso la desaparición de los grandes árboles formadores de carbón, hecho que produjo un vacío de este combustible en el registro geológico hasta bien entrado el Triásico Medio, y esto a pesar de las condiciones favorables para su desarrollo durante el Triásico inferior.

Estructura biológica del evento

Tradicionalmente, el bioevento fini-pérmico se ha considerado formado por dos picos de extinción, uno acontecido en el Guadalupiense y otro en el Pérmico terminal pero en la actualidad, se han reconocido hasta cinco estadios diferentes.

- **Crisis del Guadalupiense.** Es un evento menor que provoca la extinción de los blastoideos y produce pérdidas a nivel familiar y genérico de corales, briozoos, fusulinas, braquiópodos y ammonoideos. Esta crisis afecta a las faunas del Tethys pero no ha quedado registrada en los ambientes boreales.

- **Radiación del Wuchiapingiense.** Se produce la diversificación de grupos como los esfinctozoos (calciesponjas), briozoos, gasterópodos, ammonoideos, braquiópodos y foraminíferos. Sin embargo, otros organismos como los corales o los equinodermos, que habían sido golpeados durante el evento Guadalupiense, no muestran signos de recuperación. Los tetrápodos terrestres muestran un declive que se prolonga desde la crisis anterior.

- **Extinción del Changhsingiense.** Es el más importante evento de extinción. En todas las secciones estudiadas se observa que se trató de un acontecimiento súbito (los datos extremos indican entre 60.000 y 500.000 años), aunque quizá no simultáneo en todo el planeta (Hallam & Wignall, 1997). Estudiando los taxones menos afectados se detecta cierta pauta en la extinción: los únicos grupos bentónicos que capearon el temporal e, incluso, se diversificaron durante el mismo, son formas típicas

de ambientes disaeróbicos y algunos llegarían a ser dominantes en los ambientes con depósitos de pizarras negras durante el Mesozoico (Hallam & Wignall, *op. cit.*). Otro grupo que apenas sufrió bajas durante este evento fueron los organismos marinos bentónicos (peces, conodontos y ammonoideos).

- **Recuperación durante el Scytiense** (Triásico inferior). La biota del Scytiense se caracteriza por su bajísima diversidad y su cosmopolitismo. Así, en el caso de las faunas y floras terrestres, la gran mayoría de éstas están compuestas por un único género de tetrápodos y tres de plantas. El necton marino y la biota terrestre comenzó a diversificarse durante esta edad, pero la biota bentónica no iniciaría su recuperación hasta más tarde. Además, el registro geológico del Scytiense carece de arrecifes, carbón y chert de origen biogénico.

- **Radiación post-Scytiense.** El final del Scytiense e inicio del Anisiense marca el retorno a la normalidad de los taxones bentónicos, junto al inicio de importantes radiaciones en grupos como los foraminíferos y los reptiles marinos. Surgen los corales escleractinios que conocemos en nuestro mundo y las algas y calciesponjas retoman la construcción de los ecosistemas arrecifales. Algunos supervivientes paleozoicos de bivalvos, braquiópodos y briozoos se diversifican con cierto retraso pero generan grupos que serán exitosos durante el Mesozoico.

Escenario geológico

El marco geológico principal es Pangea, que comenzó a formarse a finales del Pérmico inferior continuando, con algunos cambios, hasta el Jurásico. Su existencia influyó en el aumento de la temperatura y en el desarrollo de fluctuaciones extremas. En la atmósfera, el porcentaje de O₂ (actualmente de un 21%) cayó desde un 30% hasta aproximadamente un 16%.

Por lo que respecta al nivel del mar, la crisis biológica principal ocurrió en el marco de una transgresión menor situada dentro de una regresión. Diversas evidencias apuntan a una importante caída de la salinidad durante el Pérmico, hecho que dificultaría la circulación marina y favorecería la estratificación de los océanos. No obstante, el aspecto más significativo de los ambientes marinos de finales del Pérmico es un episodio de extrema y prolongada anoxia, evidenciada por datos de muy diverso tipo, incluyendo anomalías de metales traza (iridio y cerio). En las secciones del mar del Tethys, los biomarcadores indican que dicha anoxia afectó incluso a plataformas muy someras, con fondos situados en zona fótica y sobre el nivel de base de tormentas.

En sedimentos marinos, el límite P/T coincide con el final de un largo periodo de polaridad magnética estable invertida (supercron Kiaman), aunque no se descarta que la extinción continental aconteciera ya durante el periodo de polaridad normal.

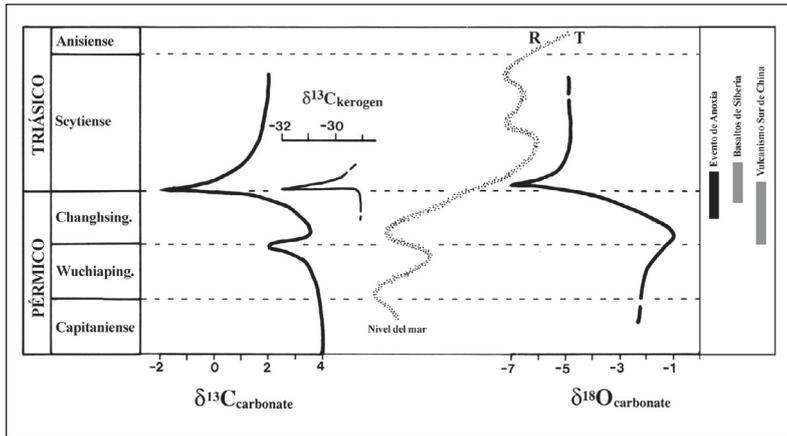


Fig. 11. Esquema mostrando algunas evidencias geoquímicas (desplazamientos del $\delta^{13}\text{C}$ y del $\delta^{18}\text{O}$) junto a variaciones del nivel del mar (línea punteada; R: regresión; T: transgresión), la duración del evento principal de anoxia y de los dos principales eventos de vulcanismo, en el lapso temporal en torno al límite P/T. Modificado a partir de una figura de Hallam & Wignall (1997), con datos de diversos autores. Debido al estado en que se encuentran las investigaciones y a las distintas metodologías empleadas, estas evidencias y eventos no son globales ni están plenamente contrastados, por lo que es posible encontrar publicaciones con gráficas ligeramente diferentes.

Otro aspecto de enorme interés en este escenario es el intenso vulcanismo (Fig. 11) registrado especialmente tres regiones: el sur de China, donde tuvo lugar una fase de vulcanismo piroclástico a gran escala; Siberia, donde se produjo la formación de gigantescas coladas de basalto conocidas como “Siberian Trap”; y Nueva Zelanda, con la notable intrusión magmática de Longwood-Bluff.

Escenario geoquímico y sus interpretaciones

En todas las secciones estudiadas se ha observado un patrón de complejas variaciones del $\delta^{13}\text{C}$ a largo y corto plazo. En el marco de una caída gradual durante el Pérmico, se reconoce un pico negativo menor del $\delta^{13}\text{C}$ en el Pérmico superior (la edad precisa es objeto de controversia) seguido de un prolongado desplazamiento negativo que culmina, de forma acelerada en un pico mayor (Fig. 11). En las secciones chinas este pico aparece formado por dos picos negativos separados por una pequeña excursión positiva, pero el primero de ellos se considera una señal diagenética. Según Payne *et al.* (2004) el desplazamiento negativo de finales del Pérmico continuó con una serie de desplazamientos, de duración entre decenas de miles y cientos de miles de años, que alcanzaron el Anisiense. Lo interesante es que estos desplazamientos coincidieron con el episodio de recuperación del Scytiense, durante el cual el tamaño de los organismos permaneció pequeño y la adquisición (o re-adquisición) de la calcificación aún no se había producido en la mayoría de los grupos.

La interpretación de estas anomalías ha generado ingentes cantidades de artículos porque es muy posible que aquí se encuentre la clave de la extinción.

El desplazamiento relativo gradual tiene rasgos característicos de los cambios a largo plazo en el ciclo general del C. Pero el pico negativo del límite sugiere cambios en la biosfera a una escala de miles de años. Entre las explicaciones más contrastadas se encuentran las siguientes.

- Colapso en la productividad marina primaria, con la consecuente liberación de enormes cantidades de C ligero al sistema atmósfera-hidrosfera.

- Cambio de un océano con aguas mezcladas a otro estratificado y anóxico en sus capas basales y/o viceversa. Este cambio podría alterar de forma importante el equilibrio químico del sistema por liberación de sustancias enterradas en el fondo oceánico, como CH_4 (Ryskin, 2003), CO_2 (Knoll *et al.*, 1996) o H_2S (Kump *et al.*, 2005).

Ambos procesos son compatibles entre sí y están apoyados por evidencias independientes (cese de flujo de sílice, crisis de los radiolarios, depósitos de anoxia, mejora en la preservación de la materia orgánica, posibles variaciones en los índices de enterramiento orgánico, entre otros).

- Desestabilización de CH_4 almacenado en hielo localizado en el permafrost y en los poros de sedimentos submarinos.

- Emisiones de C por erupción de las coladas basálticas de Siberia. Esta hipótesis plantea un pequeño problema de correlación pero podría explicar la errática deriva del $\delta^{13}\text{C}$ observada tras el límite.

- Alteración termal de carbones por intrusiones basálticas.

En cuanto a la fase de desplazamientos posterior al límite, es posible que represente un conjunto de perturbaciones que inhibiera de forma directa la recuperación de la biota. Pero otra opción es que las propias variaciones estén reflejando el control ecológico ejercido sobre el enterramiento de C orgánico y sean, por tanto, una consecuencia y no una causa de la extinción orgánica. Y es que, en este tipo de estudios, no siempre es sencillo separar causas de efectos.

El patrón seguido por los isótopos de O muestra un desplazamiento positivo seguido por uno negativo cuyo pico se sitúa en el Triásico basal, ligeramente después del pico del $\delta^{13}\text{C}$ (Fig. 11). Son cambios importantes, en torno a un 7‰. Su interpretación no es clara, pero algunos autores han señalado que esta deriva podría evidenciar un incremento de temperaturas atmosféricas del orden de hasta 6°C, un escenario que está apoyado por otros datos independientes de tipo sedimentológico y paleontológico.

Los valores del $\delta^{34}\text{S}$ muestran un declive prolongado durante el Pérmico, alcanzando su pico más bajo del Fanerozoico en el límite entre Wuchiapingiense y el Changhsingiense (Fig. 12). Este pico fue seguido por un rápido desplazamiento positivo que culmina ya en el Triásico (Scytiense) con un valor positivo del 28‰. La rápida eleva-

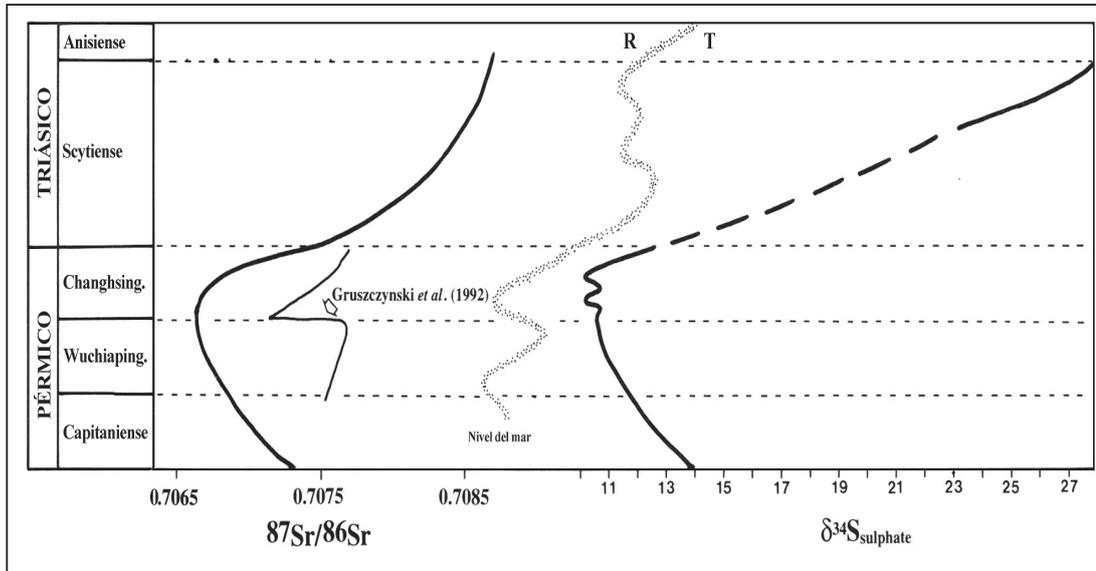


Fig. 12. Esquema mostrando las variaciones de dos indicadores geoquímicos, el ratio $\text{Sr}^{87}/\text{Sr}^{86}$ y $\delta^{34}\text{S}$ junto a las variaciones del nivel del mar (misma leyenda que figura 11), para momentos en torno al límite P/T. Modificado de Hallam & Wignall (1997).

ción del $\delta^{34}\text{S}$ apunta a una importante precipitación y enterramiento de pirita enriquecida en ^{32}S , un elemento que ha sido hallado en rocas procedentes de depósitos anóxicos en esta época. Por tanto, los valores de $\delta^{34}\text{S}$ apoyan la idea de una anoxia generalizada.

La relación $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ muestra un patrón de declive a lo largo del Pérmico que culmina con sus valores más bajos a finales del Wuchiapingense, seguido de un incremento que se mantiene en el Triásico (Fig. 12). Debido a que este incremento fue, en sus primeros momentos, el más rápido del Fanerozoico, se sospecha que pudo ser originado por un fenómeno inusual, concretamente un incremento en el índice global de meteorización continental. Este acontecimiento está documentado por estudios de otros indicadores como los isótopos de neodimio. La causa de esta variación puede encontrarse en el aumento de la superficie erosionable debido a la regresión (aunque el citado incremento se produce durante la fase transgresiva) y/o a una mejora en la capacidad de erosión por incremento de la temperatura, humedad y/o niveles de CO_2 atmosférico.

Se han estudiado numerosos biomarcadores en materiales del límite. Entre ellos cabe citar a un grupo de polisacáridos procedentes de organismos continentales cuyo estudio apoya la existencia de un intenso episodio de erosión continental. Además, y como se indicó anteriormente, se conocen varios biomarcadores que evidencian la severidad de la anoxia oceánica.

Buscando culpables

En más de 50 años de investigación se han propuesto diversos escenarios explicativos, algunos de ellos mutuamente contradictorios o muy improbables. Entre estos supuestos se encuentran: 1) un bombardeo súbito por rayos cósmicos procedentes de la explosión de una supernova; 2) la desaliniza-

ción de los océanos; 3) la pérdida de eco-espacio por una importante regresión; 4) el impacto de uno o varios cuerpos extraterrestres; 5) un enfriamiento global; 6) hipercapnia (envenenamiento por CO_2) durante un episodio de enfriamiento; 7) variaciones ambientales asociadas a erupciones volcánicas; 8) calentamiento global; 9) anoxia marina; ...junto a otros escenarios que a menudo son variaciones de los anteriores.

En estos momentos, la hipótesis más aceptada es que la pérdida de biodiversidad finipérmica estuvo causada por severas y rápidas alteraciones en la composición y funcionamiento del sistema atmósfera-hidrosfera. En palabras de David Bottjer, "the Earth got sick", la Tierra enfermó. Estas alteraciones funcionarían como causa directa de la extinción y, a través de mecanismos de retroalimentación positiva, conducirían a un progresivo empeoramiento de dicho sistema, produciendo lo que Michael Benton ha llamado un "runaway greenhouse", algo así como un galopante efecto invernadero. Las consecuencias de estas alteraciones serían devastadoras para la biota del Pérmico, previamente diezmada por crisis anteriores y encerrada en un mundo con hábitats cada vez más reducidos y un ambiente en progresivo deterioro.

Sin embargo, no existe un consenso sobre el escenario concreto ni, mucho menos, sobre su causa última, para la que se han propuesto dos culpables principales: el impacto de un asteroide y el vulcanismo. Aunque hay varias publicaciones sobre el hallazgo de evidencias de un impacto, todas ellas han sido bastante contestadas y, por el momento, parece la hipótesis menos favorecida. Por este motivo, porque muchas de las causas directas están relacionadas con el vulcanismo, porque en ciencia hay que aplicar el principio de la navaja de Occam y porque esta hipótesis está resultando científicamente más fructífera, dibujaré un posible cuadro de la extinción finipérmica basado en la culpabilidad de los volcanes.

Este escenario (Fig. 13) nos muestra una Tierra con un gran continente y un enorme océano, junto a varias islas en el mar tropical del Tethys. La polaridad magnética acaba o está a punto de invertirse. En los continentes, los bajos niveles de O_2 restringen la vida a altitudes bajas; las altas temperaturas y la aridez de las regiones del interior obligan a emigrar a aquellos organismos con posibilidad de hacerlo. El nivel del mar está subiendo pero se encuentra tan menguado que gran parte de las plataformas continentales está expuesta al aire. En el agua, la disminución de salinidad ha provocado una ralentización de la circulación, hasta el punto de generar la estratificación de la columna de agua. Se forma una capa anóxica en el fondo.

En este marco se inician las grandes erupciones volcánicas de China, cuyo carácter piroclástico hace que se liberen grandes cantidades de gases tóxicos. Algunos de ellos (SO_x) enfrían la atmósfera en un contexto de calentamiento global; al mismo tiempo generan lluvia ácida que disminuye el pH de las aguas con la consiguiente disolución de los esqueletos carbonatados. Otros gases destruyen la capa de ozono. En un marco de este tipo se inicia el vulcanismo basáltico en Siberia. El magma ascendente intruye las capas de carbón del Carbonífero, produciendo su alteración termogénica y desprendiendo enormes cantidades de CH_4 . El metamorfismo de contacto de estas intrusiones en rocas de tipo dolomías, evaporitas y pizarras ricas en materia orgánica tiene un efecto similar, con emisión de varios gases invernadero y tóxicos (CH_4 y CO_2 entre otros). La liberación de estos gases incrementa la perturbación química atmosférica causando la destrucción masiva de la vegetación continental. A su vez, esta destrucción acelera la erosión continental, provocando pérdida de suelo. Las ingentes cantidades de materia orgánica muerta que se aportan a los océanos atrapan el O_2 del agua

retroalimentando su anoxia, que se expande hasta invadir los fondos de las plataformas más someras. En superficie, el océano bulle de microorganismos quimiosintéticos que secuestran O_2 alimentando la anoxia. Las muertes por hipoxia, hipercapnia, acidosis y edema pulmonar se acrecientan y tan sólo sobreviven o medran las especies con alta capacidad de migración o aquellas adaptadas a situaciones de alteración ambiental.

Consideraciones finales

¿Qué diferencia hay entre este escenario y el propuesto de forma habitual por los medios de divulgación?, ¿se trata sólo de cambiar el meteorito por un volcán? No, entre ambos escenarios hay dos diferencias principales. Una de ellas es la escala temporal: las alteraciones en el sistema atmósfera-hidrosfera implicadas se producen a escala geológica y, si viviéramos en medio de ellas no llegaríamos a apreciar plenamente sus cambios en un lapso temporal de escala ecológica, ni mucho menos humana. La segunda diferencia concierne al énfasis que los modelos actuales de extinción conceden a los mecanismos de retroalimentación positiva. Sea cual sea la causa última, el resultado es un severo deterioro medioambiental que se retroalimenta hasta llegar a un umbral, más allá del cual el sistema se modifica y la pérdida de biodiversidad no tiene marcha atrás. Una historia, esta última, que recuerda en no pocos rasgos a la que vivimos en la Tierra del Holoceno.

Los eventos de extinción son, en definitiva, acontecimientos naturales tan importantes para la historia de la Tierra y de la vida como los periodos de calma relativa entre los que se sitúan. Su estudio constituye hoy uno de los campos de investigación más fructíferos y desafiantes y en él participan numerosas disciplinas relacionadas con las ciencias de la Tierra, la vida y el espacio. El conocimiento de es-

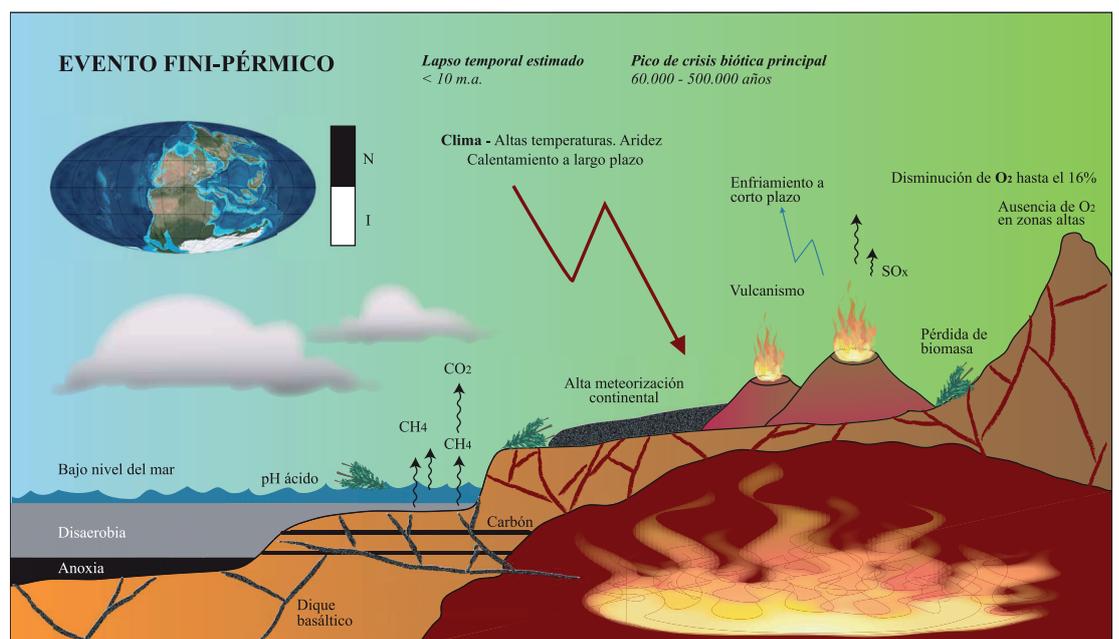


Fig. 13. Dibujo esquemático que muestra un posible escenario de la Tierra en el Pérmico superior, con algunos de los principales factores causantes de la extinción. En este modelo la causa última es el vulcanismo y las causas directas estarían relacionadas con el deterioro ambiental producido por éste.

tos eventos está cambiando nuestra concepción del planeta que habitamos y de su historia.

AGRADECIMIENTOS

Mi agradecimiento a Antonio López Alcántara, Antonio Buil Romero y Rodrigo Castaño de Luis, por los dibujos, fotografía y tratamiento digital de imágenes. Muy especialmente quiero expresar mi profunda gratitud y admiración al profesor Jenaro Luis García-Alcalde, de la Universidad de Oviedo, que me introdujo en el mundo de las catástrofes y me ha proporcionado, a lo largo de muchos años, gran parte de la información y el germen de las ideas que he vertido en este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

Ager, D.V. (1973). *The nature of the stratigraphic record*. Macmillan, London.

Ager, D.V. (1993). *The New Catastrophism. The importance of the rare event in geological history*. Cambridge University Press, Cambridge.

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

Benton, M.J. (1995). Diversification and Extinction in the History of Life. *Science*, 268, 52-58.

Benton, M.J. (2005). *When Life Nearly Died: The Greatest Mass Extinction of All Time*. Thames y Hudson, London.

Boucot, A. J. (2006). So-called background extinction rate is a sampling artifact. *Palaeoworld*, 15, 127-134.

Cockell, Ch. (ed.) (2008). *An Introduction to the Earth-Life System*. Cambridge University Press, Cambridge.

Erwin, D.H. (1993). *The Great Paleozoic Crisis*. Life and death in the Permian. Columbia University Press, New York.

Fortey, R. (2006). *iTrilobites! Testigos de la evolución*. Editorial Laetoli, Pamplona.

Ganino, C. and Arndt, N.T. (2009). Climate change caused by degassing of sediments during the emplacement of large igneous provinces. *Geology*, 37, 323-326.

Gould, S.J. (1995). El sexo, las drogas, los desastres y la extinción de los dinosaurios. *La sonrisa del flamenco*, 353-361. Ed. Hermann Blume, Barcelona.

Hallam, A. and Wignall, P.B. (1997). *Mass extinctions and their aftermath*. Oxford University Press, Oxford.

Jablonski, D. (1996). Extinción de fondo frente a extinciones en masa. En: Agustí, J. (ed.), *La lógica de las extinciones*, 65-96. Tusquets Editores, colección Metatemas. Barcelona.

Kauffman, E.G. and Harries, P.J. (1996). Las consecuencias de la extinción en masa. En: Agustí, J. (ed.), *La lógica de las extinciones*, 17-64. Tusquets Editores, Barcelona.

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

Kump, L.R.; Pavlov, A. and Arthur, M.A. (2005). Massive release of hydrogen sulfide to the surface ocean and atmosphere during intervals of oceanic anoxia. *Geology*, 33, 397-400.

Labandeira, C.C. and Sepkoski, J.J. (1993). Insect diversity in the fossil record. *Science*, 261, 310-315.

McElwain, J.C. and Punyasena, S.W. (2007). Mass extinction events and the plant fossil record. *Trends in Ecology & Evolution* 22-10, 548-557.

Newell, N.D. (1967). Revolutions in the history of life. *Geological Society of America Special Paper*, 89, 63-91.

Payne, J.L., Lehrmann, D.J., Wei, J., Orchard, M.J., Schrag, D.P. and Knoll, A.H. (2004). Large Perturbations of the Carbon Cycle During Recovery from the End-Permian Extinction. *Science*, 305, 506-509.

Raup, D.M. and J.J. Sepkoski, Jr. (1982) Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, 215, 1501-1503.

Retallack, G.J. (1995). Permian-Triassic crisis on land. *Science*, 267, 77-80.

Retallack, G.J. and Hope Jahren, A. (2007). Methane Release from Igneous Intrusion of Coal During Late Permian Extinction Events. *The Journal of Geology*, 116, 1-20.

Retallack, G.J. and Krull, E.S. (2006). Carbon isotopic evidence for terminal-Permian methane outbursts and their role in extinctions of animals, plants coral reefs and peat swamps. *Geological Society of America, Special Papers*, 399, 249-268.

Ryskin, G. 2003. Methane-driven oceanic eruptions and mass extinctions. *Geology*, 31, 741-744.

Rudwick, M. (1987). *El significado de los fósiles*. Ed. Hermann Blume, Barcelona.

Sequeiros, L.; Pedrinaci, E.; Álvarez, R.M. y García de la Torre, E (1997). Bicentenario de Charles Lyell (1795-1875). Consideraciones didácticas para educación secundaria. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 5.1, 21-31.

Walliser, O.H. (ed.) (1996). *Global Events and Event Stratigraphy*. Springer-Verlag, Berlín. ■

Este artículo fue solicitado desde E.C.T. el día 17 de diciembre de 2009 y aceptado definitivamente para su publicación el 24 de mayo de 2010.