

Capítulo 19: MACROEVOLUCIÓN

Juan Carlos Braga y Pascual Rivas

DEPARTAMENTO DE ESTRATIGRAFÍA Y PALEONTOLOGÍA. FACULTAD DE CIENCIAS. UNIVERSIDAD DE GRANADA.
Campus Fuentenueva, 18002. Granada. España. E-mails: jbraga@ugr.es; privas@ugr.es

Los fenómenos evolutivos que afectan a especies y taxones de nivel superior, que por su escala temporal se estudian a través de los fósiles, se incluyen en la denominación general de macroevolución. Tras hacer un breve resumen de cómo son las vías de fosilización más comunes, en este capítulo repasamos las ideas actuales sobre los procesos evolutivos que sólo pueden ser interpretados a partir del registro fósil. Analizamos las pautas de cambio morfológico que se observan a lo largo del tiempo geológico y las explicaciones alternativas sobre la estabilidad y el cambio en la morfología que se aprecian en distintos ejemplos. También se tratan las variaciones reconocidas dentro del incremento global de la diversidad taxonómica a lo largo de la historia de la vida, así como algunas pautas generales observables en la historia evolutiva de los taxones superiores. En otro apartado resumimos los conocimientos sobre los fenómenos de extinción, tan significativos desde el punto de vista evolutivo como los de aparición de nuevos taxones. Se abordan las pautas de extinción observables en el registro fósil, la definición y reconocimiento de las extinciones en masa, su posible carácter selectivo y sus causas más probables, describiendo brevemente algunos ejemplos concretos. Por último, resaltamos el carácter “positivo” de las extinciones en masa, ya que en las etapas inmediatamente posteriores de la historia de la vida tuvieron lugar radiaciones adaptativas, es decir la aparición de una gran variedad de morfologías, que han producido buena parte de la disparidad y diversidad del mundo orgánico que conocemos. Muchos ensayos evolutivos que han generado diseños orgánicos radicalmente distintos de los precedentes sólo han sido posibles en condiciones de baja intensidad de interacciones, debidas a la desaparición de muchos componentes de las comunidades previas durante una extinción en masa.

Introducción

Bajo el concepto de macroevolución se engloban todos aquellos procesos de aparición, expansión y extinción de especies y taxones superiores a lo largo del tiempo geológico, que se estudian habitualmente a través del registro fósil. Este último está constituido por los fósiles, es decir, por los restos de organismos que vivieron en el pasado. Sólo un cierto porcentaje de los organismos que han compuesto las distintas comunidades a lo largo de la historia de la vida ha tenido posibilidades de fosilizar, de acabar incorporados en las rocas sedimentarias que, por otra parte, sólo registran una reducida proporción del tiempo en el que se ha ido conformando la corteza terrestre. A pesar de estas limitaciones, que hay que tener siempre presentes, el registro fósil es una fuente inestimable de información sobre la evolución de la vida en la Tierra, ya que es el único testimonio directo de los seres vivos que han poblado el planeta durante su historia.

En las rocas sedimentarias han quedado los restos de taxones ya extinguidos o de representantes antiguos de las especies actuales. Especialmente en el caso de los organismos que no han llegado hasta nuestros días, sus restos fósiles son los únicos elementos para reconstruir cómo eran, cómo y dónde vivían y durante cuánto tiempo persistieron antes de desaparecer. Al mismo tiempo, los restos fósiles pueden documentar cuándo y en qué contexto

aparecieron algunas de las especies actuales y cuáles fueron los posibles ancestros de formas tanto modernas como ya extinguidas. En definitiva, el registro fósil es indispensable para reconstruir la historia de la vida, dado que proporciona una información que no puede obtenerse a partir de los seres vivos actuales.

Por otro lado, tal como se viene planteando desde la Paleontología en las últimas décadas, algunos procesos evolutivos cruciales sólo pueden ser entendidos a partir del registro fósil. Por tanto, no se trata sólo de completar la historia de la vida con información sobre las formas del pasado. La evolución orgánica ha estado condicionada por fenómenos cuya caracterización e interpretación se tiene que realizar a partir del estudio de los restos fósiles. Este capítulo está dedicado precisamente a resumir las ideas actuales sobre este tipo de fenómenos, que podemos llamar macroevolutivos.

Fósiles y fosilización

Un fósil es cualquier remanente de un organismo que haya vivido en el pasado, lo que incluye restos de estructuras anatómicas o compuestos de su cuerpo o cualquier señal de su actividad vital. En lo que podríamos considerar un proceso de fosilización típico, tras la muerte de un ser vivo se produce una degradación de sus tejidos, especialmente los más susceptibles de putrefacción y oxida-

ción. No obstante, si hay elementos del cuerpo resistentes, como los tejidos mineralizados o los formados por determinados compuestos como lignina, esporopolenina, etc., pueden acabar enterrados y, una vez incorporados en algún tipo de sedimento, sufrir cambios de composición química o mineralógica hasta llegar a nosotros como componentes un tanto especiales de la corteza terrestre. Durante un proceso de fosilización (llamado también proceso tafonómico), como el descrito, suele modificarse notablemente la información sobre las características biológicas del organismo productor de los restos fósiles. La degradación de los tejidos más blandos supone su pérdida y, al mismo tiempo, una disgregación de los elementos anatómicos más resistentes que suelen estar unidos por los tejidos más fáciles de degradar. Los elementos más resistentes pueden verse afectados por la acción de otros organismos, por procesos físico-químicos como meteorización o disolución, arrastre por corrientes, etc., antes de ser enterrados. Por ejemplo, los huesos de un herbívoro cazado por un carnívoro son separados y mordidos por una secuencia de carnívoros y necrófagos; pueden ser pisoteados y rotos por éstos u otros animales; quedan a la intemperie y sufren desecación, alteración y disolución; y, por último, estos procesos pueden ir acompañados de desplazamientos y los restos pueden acabar transportados por cursos de agua. No es infrecuente que, tras un primer enterramiento en los sedimentos de un río o en los del fondo del mar, haya una posterior exhumación que deja expuestos los restos a nuevos procesos de meteorización y arrastre. Cuando el enterramiento es definitivo, los restos sufrirán, como componentes de los sedimentos que los contienen, los cambios petrológicos que conducen a la formación de las rocas de las que finalmente son parte integrante. Esto último significa que puede variar su composición química y su composición mineralógica, pueden disolverse parcial o totalmente, cementarse a otras partículas de la roca, etc.

Muchos seres vivos generan y se desprenden de elementos que pueden preservarse como fósiles sin que su productor muera previamente. Es el caso, por ejemplo, del polen, esporas, frutos, hojas, etc., de las plantas y de las mudas de los artrópodos. Los restos así producidos seguirán procesos de fosilización similares a los arriba descritos. En muchas circunstancias, la actividad de un organismo queda registrada en los sedimentos o en los restos de otros seres. Estas señales de actividad son fósiles muy comunes y de muy variada naturaleza, como por ejemplo las huellas de pisadas de dinosaurios, las galerías dejadas por crustáceos en los sedimentos del fondo del mar, o las muescas de descarnación dejadas en los huesos por los carnívoros y carroñeros.

Por lo anteriormente descrito en este esquemático resumen de cómo se desarrollan generalmente los procesos de fosilización, parece evidente que sólo una pequeña parte de los componentes de una comunidad que haya vivido en algún momento del pasado han tenido posibilidades de preservarse como restos en el registro fósil. Más mercedada aún es la información que nos puede llegar de sus interacciones y sus relaciones con el medio físico en

el que vivieron. Más aún, los procesos de fosilización suelen conllevar períodos relativamente extensos previos al enterramiento, con transporte o simple permanencia en el lugar de origen, lo que implica en muchos casos que acaben enterrados y fosilizados juntos los restos de individuos que vivieron en tiempos y espacios distintos. Si se observan comunidades actuales, los porcentajes de organismos con estructuras esqueléticas con elevado potencial de fosilizar no superan el 30-40 %. La gran mayoría de los restos esqueléticos producidos, por otra parte, se destruye por actividad biológica o procesos físico-químicos antes de ser enterrados.

En el conjunto del registro fósil tienen gran importancia yacimientos (cuerpos de roca determinados) en los que por diversas causas se ha dado una preservación excepcional y quedan conservados tejidos blandos que normalmente se habrían descompuesto; es decir, la degradación de la materia orgánica (necrolisis) se vio interrumpida en algún momento durante el proceso de fosilización. Entre los múltiples casos de preservación excepcional pueden citarse los mamíferos englobados en asfalto o hielo, o los insectos englobados en resina (ámbar). No obstante, los yacimientos excepcionales de mayores dimensiones se han producido por enterramiento rápido de los organismos vivos o por la existencia de condiciones anaeróbicas en el fondo de un lago o del mar, sobre los sedimentos en los que se produce el enterramiento. Las asociaciones de fósiles con preservación de tejidos blandos, a pesar de su distribución esporádica sobre la superficie de la Tierra y a lo largo del tiempo geológico, proporcionan una valiosa documentación sobre formas de vida del pasado, que hubiese escapado a nuestro conocimiento a través de los procesos de fosilización más comunes.

A pesar de las limitaciones que todas las modificaciones que acabamos de reseñar brevemente pueden introducir en la capacidad del registro fósil para darnos una visión de la vida en el pasado, como señalamos en la introducción, los fósiles son la mejor fuente de información sobre la historia evolutiva en la Tierra. Conocer las limitaciones impuestas por su propia naturaleza, por cómo se genera el registro fósil, es simplemente el camino más adecuado para usar correctamente la información que proporciona.

La especiación desde la perspectiva del registro fósil

Tal como se analiza en otros apartados de este libro (ver Capítulos 17 y 18), una especie biológica, de acuerdo con el concepto de Mayr (1942), está constituida por grupos de poblaciones real o potencialmente interfecundos y que están reproductivamente aislados de otros grupos. Este concepto, sólo aplicable a organismos con reproducción sexual, implica que la formación de nuevas especies, la especiación, es el resultado del desarrollo de aislamiento reproductivo entre poblaciones que anteriormente eran interfecundas.

Como señalan Erwin y Anstey (1995), dentro de la biología evolutiva, el fenómeno de la especiación es par-

ticularmente difícil de abordar por su escala temporal, es decir, por el tiempo involucrado en la formación de nuevas especies. Por un lado, desde un punto de vista neobiológico pueden estudiarse los procesos que tienen lugar entre o en el interior de poblaciones y a partir de ellos deducir cómo se puede alcanzar el aislamiento reproductivo, sin que la consecución de dicho aislamiento sea directamente observable en poblaciones naturales. Por otro lado, el registro fósil no suele tener ni la calidad ni la resolución temporal necesarias para analizar los procesos poblacionales que llevan a la formación de una nueva especie y únicamente permite observar la aparición de unas nuevas características morfológicas en un conjunto de ejemplares fósiles en un nivel estratigráfico determinado.

Desde la difusión de las ideas de Darwin, especialmente tras la reformulación de las teorías darwinistas en la Síntesis Moderna en los años treinta y cuarenta del siglo XX, en el mundo de la Paleontología se asumió que los cambios morfológicos en un linaje de organismos a lo largo del tiempo geológico se producirían poco a poco de manera gradual. Estos cambios reflejarían el resultado de la selección natural sobre las poblaciones de dicho linaje, en las que sucesiva y gradualmente se verían favorecidos, por las variaciones medio ambientales, determinados fenotipos. En contra de la clara delimitación que para las especies coexistentes impondría el aislamiento reproductivo, que separaría y permitiría definir especies coetáneas (Mayr 1942), el más prestigioso paleontólogo de la Síntesis Moderna, Simpson (1944), planteaba una continuidad temporal de las especies de un mismo linaje. La diferenciación de especies sucesivas sería puramente nominalista, es decir un artificio taxonómico para poder manejar el continuo de variación en el interior del linaje a lo largo del tiempo geológico. Estos “segmentos” temporales, artificialmente definidos cuando el cambio morfológico acumulado es significativo para el taxónomo, recibieron el nombre de cronoespecie (Simpson 1961).

Las evidentes rupturas en las variaciones continuas dentro de un grupo de organismos fósiles, o si se quiere, la escasez de ejemplos en los que tales variaciones morfológicas continuas sean demostrables, se han explicado tradicionalmente por las rupturas y deficiencias del registro fósil. Las lagunas estratigráficas (ausencia de sedimentos de un intervalo temporal determinado) y la precariedad de los procesos de fosilización serían responsables de que no se pueda ver un cambio morfológico gradual y continuo cuando se estudian los restos fósiles de especies relacionadas y sucesivas, incluso si pertenecen a grupos de organismos con abundantes representantes fósiles. Estas rupturas debidas a las deficiencias del registro fósil, por otra parte, facilitarían la labor taxonómica por delimitar de un modo “natural” los segmentos incluidos en cada cronoespecie.

A principios de los años setenta, intentando combinar observaciones paleontológicas con el modelo neobiológico de especiación más aceptado, Eldredge (1971) y Eldredge y Gould (1972) propusieron el modelo del equilibrio interrumpido (“punctuated equilibrium”) para describir cómo se perciben las especies y la especiación a lo

largo del tiempo geológico a través del registro fósil. Estos autores plantearon que si las especies nuevas generalmente se forman, de acuerdo con el modelo de Mayr (1963), en poblaciones relativamente pequeñas y periféricas, aisladas geográficamente de las poblaciones mayores de la especie ancestral, las poblaciones intermedias, aquellas que reflejan los cambios sufridos durante el proceso de especiación, difícilmente van a ser observables en el registro fósil, dado su escaso tamaño y lo reducido de su distribución geográfica. Por el contrario, en dicho registro serán perceptibles las nuevas especies una vez ya bien establecidas, con poblaciones de un cierto número de efectivos y una amplia extensión geográfica. Es decir, las nuevas especies comenzarán a registrarse como fósiles de un modo brusco, sin cambios morfológicos graduales desde la especie predecesora.

Hay que recalcar que el modelo de equilibrio interrumpido, al menos en su formulación original, se refiere exclusivamente a una escala de tiempo geológico, a cómo se percibe la aparición de especies nuevas en las rocas de la corteza terrestre. El modelo de ningún modo niega la posibilidad de que en los procesos intra e interpoblacionales que conducen a la formación de nuevas especies haya cambios graduales, que están recogidos en el modelo de Mayr (1963) que le sirve de partida. Es decir, una rápida aparición de las nuevas especies desde una perspectiva geológica puede implicar intervalos de tiempo de miles a centenares de miles de años, en los que los cambios evolutivos en el interior de las poblaciones han podido producirse de forma gradual. La aparición brusca de la nueva especie en el registro fósil es, por supuesto, también compatible con otros modelos de especiación distintos del aislamiento geográfico de poblaciones periféricas (ver Capítulo 18). Modelos basados en el aislamiento ecológico o cambios genéticos bruscos, como la aparición de poliploidías, pueden generar especies nuevas que se encuentren como fósiles súbitamente sin formas de transición previas.

Siguiendo con el modelo de Eldredge y Gould (1972), y de acuerdo con lo que según estos autores se puede ver en especies fósiles, una vez que sus poblaciones se expanden, la nueva especie no sufre cambios morfológicos significativos a lo largo del tiempo geológico hasta su extinción (“morphologic stasis”). Es decir, aunque la especie pueda presentar pequeños cambios o fluctuaciones en su morfología, ésta será básicamente estable durante el tiempo en que la especie tenga representantes vivos.

Como señalan Erwin y Anstey (1995), el modelo del equilibrio interrumpido que acabamos de exponer incluye una serie de puntos, no necesariamente interdependientes y con distintas posibilidades de ser contrastados. El punto más discutible es la estrecha relación que se plantea entre cambio morfológico y especiación. Recordemos que para que se forme una nueva especie el requisito fundamental es que se establezca aislamiento reproductivo de una población con respecto a poblaciones ancestrales. El aislamiento reproductivo no tiene por qué ir acompañado por diferenciación morfológica entre las poblaciones de las correspondientes especies. De hecho, en el caso

		Dentro de una especie	Entre especies
Morfología	Sin diferencias discernibles	A	B
	Con diferencias discernibles	C	D

Figura 1. Relaciones entre la morfología y el aislamiento reproductivo (especiación). Realizado a partir de Vrba (1980). Dos especies aisladas reproductivamente pueden tener igual (B) o distinta morfología (D) y los componentes potencialmente interfecundos, no aislados reproductivamente, pueden, a su vez, tener igual (A) o distinta morfología (C).

de las especies gemelas (“sibling species”) no hay, o sólo apenas, diferencias morfológicas entre sus componentes respectivos que, sin embargo, no se aparean a causa de mecanismos de aislamiento reproductivo etológicos o ecológicos, o presentan distintos grados de infertilidad de los individuos híbridos. Por otro lado, en las especies politípicas, entre poblaciones potencialmente interfecundadas hay diferenciación morfológica, relacionada con distintas condiciones ambientales para cada población o con la separación de sus áreas de dispersión geográfica (Vrba 1980) (Fig. 1).

No obstante, según Eldredge (1995, 1999), a pesar de que existen las cuatro posibilidades recogidas en la Fig. 1, empíricamente el registro fósil parece indicar que el cambio morfológico se concentra en los fenómenos de especiación, y las cuatro posibilidades de Vrba (1980) no son equiprobables o, mejor dicho, no lo han sido en el pasado. Análisis genéticos de especies actuales de las que se conocen bien sus pautas de cambio morfológico en el pasado reciente confirman una buena correspondencia entre diferencias morfológicas y especiación (Jackson y Cheetham, 1994). Pequeños cambios de comportamiento bastarían para generar nuevas especies y, en teoría, no tendrían por qué estar relacionados o coincidir con cambios morfológicos adaptativos, pero parecen estarlo. De hecho, el modelo de Mayr (1963) implica que el aislamiento reproductivo se produce preferentemente en poblaciones que ocupan áreas periféricas o ambientes marginales de la distribución de la especie original, por lo que es lógico que, por selección natural, en dichas poblaciones se dé un cambio morfológico que sea adaptativo para las condiciones particulares en que viven. No obstante, si se observan las especies actuales, la mayor parte de los cambios morfológicos asociados con especiación son pequeños, aunque las especies gemelas, sin prácticamente dife-

rencias morfológicas, no son muy comunes. Por ello puede resultar extraño que haya un sesgo tan marcado a que se observen especies bien diferenciadas en el registro fósil. La explicación que plantea Eldredge (1995) es que las especies poco diferenciadas desde un punto de vista morfológico-adaptativo están condenadas a una rápida extinción, y no van a dejar restos fósiles. La probabilidad de extinción temprana de una especie recién aparecida sería inversamente proporcional a su grado de diferenciación ecológico-adaptativa. Dicho de otro modo, las especies morfológicamente similares a sus predecesoras tienden a tener una vida efímera y poca expansión tanto en número de componentes como en área de dispersión, por lo que sus posibilidades de acabar reconocidas como fósiles son pequeñas. El registro fósil sería claramente deficitario en especies de este tipo, que además corren el riesgo de ser confundidas con las ancestrales dada su escasa separación morfológica.

Una segunda idea del modelo de equilibrio interrumpido, de acuerdo con Erwin y Anstey (1995), es la rapidez de los cambios. Los cambios significativos se deben producir en un tiempo geológicamente breve, miles a decenas de miles de años, para dar paso a una estabilidad morfológica (“morphologic stasis”) que perdurará algunos millones de años. Uno de los ejemplos más conocidos de estudios de registro fósil de alta resolución que ilustran cambios morfológicos rápidos es el de los moluscos (bivalvos y gasterópodos) del Plioceno y Pleistoceno del lago Turkana en África oriental (Williamson 1981). Las especies de moluscos del pasado geológico reciente de dicho lago cambian de morfología en determinados y breves eventos (siempre desde una perspectiva geológica, ya que se trata de intervalos estimados de 5.000 a 50.000 años), en muchos casos todas ellas a la vez. Luego continúan sin variaciones durante largos periodos de algunos millones de años. En otro ejemplo famoso, algunas especies de gasterópodos del género *Melanopsis* del Mioceno de las cuencas sedimentarias del este de Europa aparecen de forma súbita en el registro, a partir de especies anteriores que se mantenían sin modificaciones morfológicas (Geary 1990). No obstante, en el mismo ejemplo puede observarse una transición más gradual entre dos especies. La especie antecesora, *Melanopsis impressa*, sufre cambios de tamaño y forma de la concha siempre en un mismo sentido, durante un periodo de aproximadamente dos millones de años, que conducen a la morfología de otra especie bastante diferente, denominada *M. fossilis*.

La estabilidad morfológica de las especies a lo largo del tiempo geológico es, en sí misma, un tercer supuesto del modelo de equilibrio interrumpido. Como hemos comentado, según los autores del modelo, dicha estabilidad es lo que empíricamente puede reconocerse en el registro fósil. De hecho es la pauta reconocida en la mayor parte de los ejemplos analizados después de la formulación del modelo de equilibrio interrumpido y puede observarse en prácticamente todos los grupos de organismos con buen potencial de fosilización (protistas e invertebrados con esqueletos calcáreos, mamíferos) (Erwin y Anstey 1995). Un buen ejemplo de estabilidad morfológica lo ofrecen

los escarabajos estudiados por Coope (1979), a lo largo del Cuaternario. Durante aproximadamente los últimos dos millones de años, en los que la Tierra ha sufrido cambios ambientales tremendos, las especies analizadas por este autor no han sufrido ningún cambio. Son también buenos ejemplos las especies de *Gryphaea*, unas ostras del Jurásico que permanecen sin variaciones morfológicas durante decenas de millones de años (Hallam 1982) o los briozoos del género *Metrarabdotos* estudiados por Cheetham (1986) en el Cenozoico del Caribe. En este último ejemplo la estabilidad se analizó en ejemplares procedentes de un denso muestreo y sobre los valores de 46 caracteres en más de una docena de especies. Las especies prácticamente no muestran cambios a lo largo de millones de años aunque algunos caracteres concretos pueden sufrir un cierto cambio gradual. No obstante, los rasgos que experimentan variaciones graduales no son los que definen las especies nuevas surgidas de aquellas que los contienen. Es decir, tales cambios pueden considerarse exclusivamente intraespecíficos y no relacionados con la brusca (desde el punto de vista geológico) aparición de las especies nuevas, que se ajusta al modelo del equilibrio interrumpido.

La estabilidad morfológica absoluta es inconcebible y ya Eldredge y Gould (1972) plantean que puede haber oscilaciones y cambios graduales en distintos sentidos dentro de una estabilidad general. Es discutible, sin embargo, que en muchos casos puedan distinguirse auténticos cambios graduales de estas oscilaciones de corto periodo. Por otra parte, tanto una pauta aparentemente gradual como una pauta de supuesta estabilidad morfológica pueden en realidad corresponder a variaciones al azar.

En contraposición a los ejemplos que apoyan totalmente el modelo de equilibrio interrumpido, en la literatura paleontológica se han descrito varios casos en los que se perciben cambios morfológicos mantenidos a lo largo del tiempo geológico en el seno de una línea evolutiva, lo que puede calificarse de cambios graduales producidos durante centenares de miles a millones de años (gradualismo filético o anagénesis). En *Globorotalia*, un género de foraminíferos planctónicos del Cenozoico, a través de muestreos de alta resolución obtenidos en los testigos continuos de sedimentos del fondo oceánico, pueden observarse cambios graduales en caracteres, como tamaño de la concha (Fig. 2), número de cámaras o redondez del perfil, que son los que definen las especies dentro de cada linaje (Malmgren y Kennet 1981). En grupos de organismos más complejos, como los mamíferos, se conocen también modificaciones graduales de caracteres usados para delimitar especies. Por ejemplo, el número de crestas y la relación altura/anchura de los molares de los mamuts cuaternarios europeos incrementan gradualmente desde la especie más antigua (*M. meridionalis*) a la más reciente (*M. primigenius*) (Lister 1993). Incluso se conocen ejemplos de coexistencia en un mismo linaje de pautas de cambio gradual y estabilidad morfológica en largos periodos de tiempo. Carecemos de explicaciones teóricas para justificar estos casos de gradualismo en una escala de tiempo geológico, ya que pueden

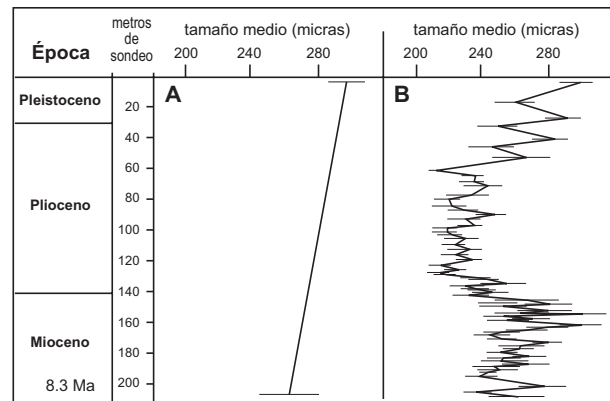


Figura 2. Variación del tamaño de la concha en un linaje de *Globorotalia* en el Pacífico sur desde el Mioceno superior al Pleistoceno. A) Variación total a lo largo del intervalo, que podría observarse en un muestreo poco preciso. B) Variación observada en los densos muestreos de Malmgren y Kennet (1981). Nótese que el cambio de tamaño de la concha es gradual en sentidos cambiantes a lo largo del tiempo.

deberse a selección direccional pero es difícil entender que la selección permanezca durante millones de años en un mismo sentido. Así, por ejemplo, en el caso de los mamuts antes mencionado, los fuertes cambios ambientales sufridos por el continente europeo durante el Cuaternario han experimentado variaciones de dirección, ya que repetidamente ha ido pasando de épocas frías glaciales a interglaciales más o menos similares a la actual. Mientras que el ambiente ha fluctuado en sentidos contrarios, el cambio morfológico de los molares de los mamuts mantiene una dirección constante. Por otra parte, los coeficientes de selección que pueden estimarse son extraordinariamente bajos como para que la selección natural sea la causa del cambio. Modificaciones graduales de este tipo puede que se deban sólo al azar, pero implican que el modelo de cambio geológicamente rápido y posterior estabilidad no es único.

Si se centra la atención en la estabilidad de las especies a lo largo de tiempos geológicos muy largos (varios millones de años, como hemos visto), puede plantearse que el registro fósil está ofreciendo una evidencia de que las especies no se ven afectadas por los cambios ambientales que sin duda ocurren en tan largos intervalos. Este tipo de evidencia parece sugerir que las especies son indiferentes a la selección determinada por el medio ambiente, es decir a la selección natural tal como la entienden las teorías microevolutivas. La estabilidad morfológica de las especies a escala geológica parece contradecir lo que se espera de la microevolución (Williams 1992). Según Eldredge (1995), la explicación de tal estabilidad puede encontrarse en la teoría del “equilibrio cambiante” (“shifting balance theory”) de Wright (1931). Según esta teoría, ya clásica, las especies son conjuntos de poblaciones (demes) separadas y cada población microevolucionan en un sentido distinto en función del medio en el que vive. La microevolución independiente puede hacer que unas poblaciones desaparezcan, otras se fundan entre sí o apa-

rezcan nuevas. A escala geológica no va a haber cambios morfológicos resultantes de estos procesos microevolutivos que afecten al total de la especie: los cambios graduales van a estar restringidos a subconjuntos de la especie y van a ser compensados o amortiguados por cambios en otro sentido. El conjunto de la especie presentará una estabilidad morfológica media resultante de las múltiples variaciones en diversos sentidos de sus poblaciones componentes.

Además, la suposición de que debe haber cambio evolutivo continuo porque hay cambios continuos del medio físico puede ser muy simplista. Los cambios físicos más importantes en el pasado reciente de nuestra historia geológica han sido los cambios latitudinales producidos por cambios climáticos globales relacionados con las glaciaciones en el Cuaternario, a su vez controladas por oscilaciones de la insolación debidas a variaciones en la órbita de la Tierra. Estos cambios han supuesto desplazamientos latitudinales de los cinturones climáticos que han sido seguidos por las especies variando su área de dispersión (sistema acordeón) o se han extinguido. Lo menos frecuente ha sido un cambio evolutivo *in situ* para adaptarse a la “llegada” del cinturón climático que se está trasladando. Este seguimiento del hábitat, reconocible en muchos ejemplos de especies durante el Cuaternario (últimos 2 millones de años) puede haberse producido en otro tipo de cambios ambientales y no sólo en las modificaciones de los cinturones climáticos. Representa una selección estabilizadora frente a un cambio ambiental y puede ser, junto al modelo del equilibrio cambiante (“shifting balance”), la causa principal de estabilidad.

En definitiva, el cambio microevolutivo es común pero su acumulación en tiempo geológico no es inevitable, es evanescente y no tiene por qué acabar en especiación. Lógicamente, para que un cambio termine en especiación debe darse aislamiento reproductivo que lo haga irreversible. La formulación original del modelo del equilibrio interrumpido supone un escenario geográfico de la especiación, por medio de pequeñas poblaciones aisladas del resto de las poblaciones de la especie ancestral. Las condiciones ambientales marginales pueden, a través de la selección natural, determinar cambios adaptativos para esas poblaciones que acaben asociados a aislamiento reproductivo. En la práctica, dada la naturaleza de los procesos de fosilización, las posibilidades de preservación de restos de pequeñas poblaciones son mínimas, por lo que este supuesto no es contrastable desde un punto de vista paleontológico. Además del aislamiento de poblaciones geográficamente periféricas, Eldredge (1995) considera que las rupturas ambientales mayores son otro conjunto de circunstancias que pueden promover especiación. De acuerdo con la hipótesis de los pulsos de renovación (“turnover pulse hypothesis” de Vrba 1985), la especiación va ligada a la extinción en los episodios de fuerte alteración de hábitats. Las grandes perturbaciones ambientales producen extinción, principalmente de las especies más

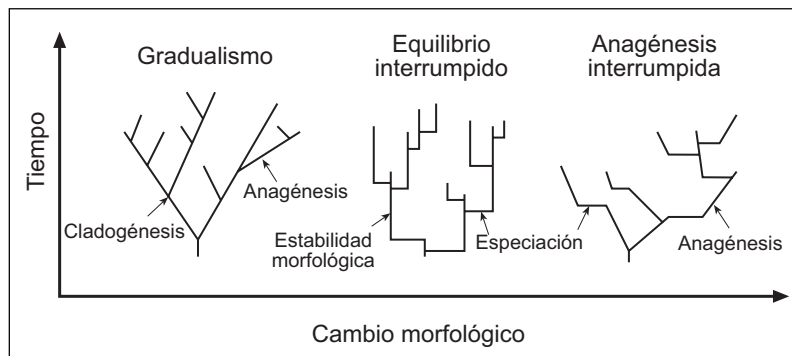


Figura 3. Tipos de pautas de cambio morfológico asociado a especiación a lo largo del tiempo geológico. Modificado a partir de Doyle (1996).

estenotópicas y especializadas, pero la modificación y fragmentación de hábitats que causan pueden desencadenar la formación de poblaciones aisladas que pueden sufrir cambios morfológicos adaptativos junto a aislamiento reproductivo, dando lugar a un pulso de especiación, es decir a la formación rápida de nuevas especies.

A modo de resumen, se puede decir que, aunque el equilibrio interrumpido sea la pauta predominante, el registro fósil muestra ejemplos de varias modalidades de cambio morfológico evolutivo que resulta en especiación. Estas modalidades son: cambio rápido y posterior estabilidad morfológica (equilibrio interrumpido), sin y con ramificación (cladogénesis), y cambios graduales (anagénesis) o cambios graduales combinados con estabilidad morfológica, con y sin cladogénesis (Fig. 3).

Tría de especies

En el registro fósil es muy patente que la frecuencia de especiación cambia de unos grupos de especies a otros. De acuerdo con Eldredge y Gould (1972), esta diferente tasa de especiación puede explicar las tendencias morfológicas observables en el registro fósil de muchos grupos de organismos, sin necesidad de que ocurran cambios graduales de larga escala temporal. Por ejemplo, la tendencia de las especies de équidos a aumentar de tamaño durante el Cenozoico se debe a que se ha producido más especiación de las formas de mayor talla a lo largo del tiempo y las especies que han ido sobreviviendo son, por tanto, más grandes. La acentuación de un determinado rasgo anatómico a lo largo de la historia evolutiva de un linaje puede deberse, por consiguiente, a la aparición diferencial de especies que presentan dicho carácter, lo que en su momento fue denominado por Stanley (1975) como selección de especies. Se debe plantear, no obstante, qué tipo de fenómenos subyacen tras una frecuencia diferencial de especiación.

En el ya clásico ejemplo de Vrba (1980, 1984), puede reconocerse que en dos grupos de bóvidos africanos directamente relacionados entre sí, los Aepycerotini (impalas) y los Alcelaphini (ñus y afines), el número de especies que han vivido en el Plioceno y Pleistoceno (últimos 5 millones de años) o continúan viviendo en la actualidad

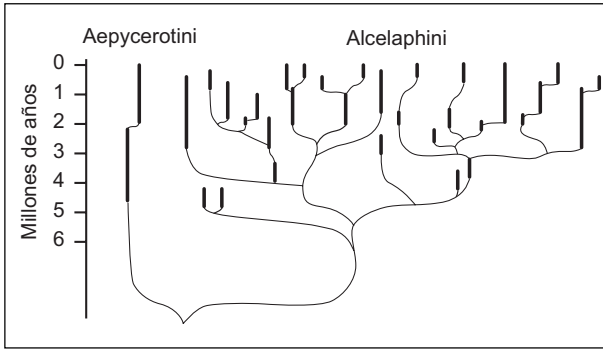


Figura 4. Distribución temporal (trazados gruesos) de especies de bóvidos africanos durante el Plioceno y Pleistoceno. Frente a unas pocas especies de Aepycerotini (impalas) han vivido durante los últimos 5 millones de años y continúan viviendo en la actualidad una treintena de especies de Alcelaphini (ñus y afines). Las líneas finas indican las relaciones filogenéticas. Dibujado a partir de Vrba (1980).

es muy distinto (Fig. 4). En el primer caso pueden distinguirse dos o tres especies mientras que en segundo el número supera la treintena. Es evidente que la capacidad de especiación varía de un grupo a otro, la cuestión es a qué se debe esta distinta capacidad. Por un lado, la diferente tasa de especiación puede deberse a que las especies de impalas son generalistas y sus recursos se extienden en áreas amplias mientras que las de alcelafinos son especies que se nutren de recursos muy especializados, de distribución dispersa que condiciona que sus poblaciones sean pequeñas y espacialmente separadas. En resumen, una característica propia de las especies de alcelafinos, la distribución muy parcheada de sus pequeñas poblaciones, condicionaría su frecuencia de especiación. Dicho de otro modo, los caracteres que determinan la evolución no son propios de los organismos individuales sino de la unidad de orden superior en que se integran, que es la especie. La diferente tasa evolutiva de un grupo y otro responde a una selección que actúa a nivel de las especies. Una tendencia morfológica temporal de escala geológica en un linaje sería, pues, el resultado de una selección de especies, más allá de los procesos microevolutivos de la selección natural que actúa en el nivel del individuo. Habría por tanto fenómenos evolutivos debidos a “reproducción diferencial” de especies que no podrían reducirse a procesos darwinistas de reproducción diferencial de individuos.

No obstante, el mismo ejemplo de los bóvidos de Vrba (1980) puede interpretarse de modo distinto: los individuos de las especies de alcelafinos, con recursos tróficos especializados, tienen que soportar mayor competencia intraespecífica y la selección natural tenderá a favorecer las diferencias individuales que permitan explotar recursos alimentarios distintos, promoviendo así la formación de especies cada vez más especializadas. Se trataría en este caso de procesos de selección natural que favorecen la reproducción diferencial de determinados individuos, lo que estaría completamente de acuerdo con las ideas darwinistas tradicionales. La mayor frecuencia de espe-

ciación de los alcelafinos no se debería según esta segunda explicación a una selección de especies, sino que sería el “efecto” de un proceso de selección natural en el nivel de los individuos. Es lo que Vrba (1980) denominó “hipótesis de efecto”: los procesos en el nivel de especie reflejan selección en niveles inferiores (o, incluso, superiores, Vrba 1984). En los ejemplos paleontológicos es difícil reconocer el nivel en el que tiene su causa la tasa diferencial de especiación, por lo que es más apropiado hablar de tría de especies (“species sorting”, Vrba 1980) para describir las pautas macroevolutivas de especiación diferencial.

Tipos y tasas de cambio morfológico. Fósiles vivos

Las diferencias morfológicas entre individuos de una misma población, de poblaciones distintas o de diferentes especies pueden presentarse en tres tipos diferentes de rasgos. En los “rasgos continuos” las diferencias suponen un cambio de tamaño, por ejemplo cambia el peso total de los individuos, o varía la longitud o la sección de un hueso. En los “rasgos merísticos” las diferencias morfológicas implican cambios en el número de caracteres, por ejemplo el número de cámaras en la concha de un foraminífero, el número de segmentos torácicos en el caparazón de un trilobites o el número de dedos de una mano. Por último, se denominan “rasgos neomórficos” a los que aparecen nuevos sin que se conozcan caracteres similares en los predecesores. Probablemente, el ejemplo más conocido sea el del “pulgar” del panda que dio nombre a uno de los libros más populares de divulgación de ideas evolutivas (Gould 1983). Este falso pulgar es en realidad una modificación de un hueso de la muñeca adaptado para manipular bambú, alimento básico del panda.

Las tasas de cambio de los rasgos continuos suelen poderse medir con facilidad y, en algunos casos, se expresan en unidades llamadas “darwins”. Un darwin equivale a una tasa de cambio de un factor e (número base de los logaritmos naturales) en el tamaño de un carácter determinado por millón de años. Es decir, un cambio de un darwin en un rasgo supone que en tal rasgo se ha multiplicado por 2,72 durante un millón de años la dimensión que se está analizando. El uso de los darwins permite comparar tasas de cambio entre caracteres diferentes de organismos distintos para intervalos temporales variados, ya que no dependen de los valores absolutos ni de la naturaleza de los rasgos. No obstante, hay que resaltar que, en la mayor parte de los casos, la tasa de cambio morfológico percibida depende de la escala temporal en que se observa dicho cambio y cuanto mayor es el intervalo temporal estudiado menor es la tasa. De hecho las tasas de cambio morfológico analizadas en el registro fósil suelen ser miles de veces menores que las observables en experimentos de laboratorio o en estudios de campo siguiendo las variaciones de especies que colonizan nuevas áreas (Marshall 1999). Esto se debe a que en los ejemplos fósiles se pueden estudiar las tasas de cambio con una resolución temporal de miles (en casos especialmen-

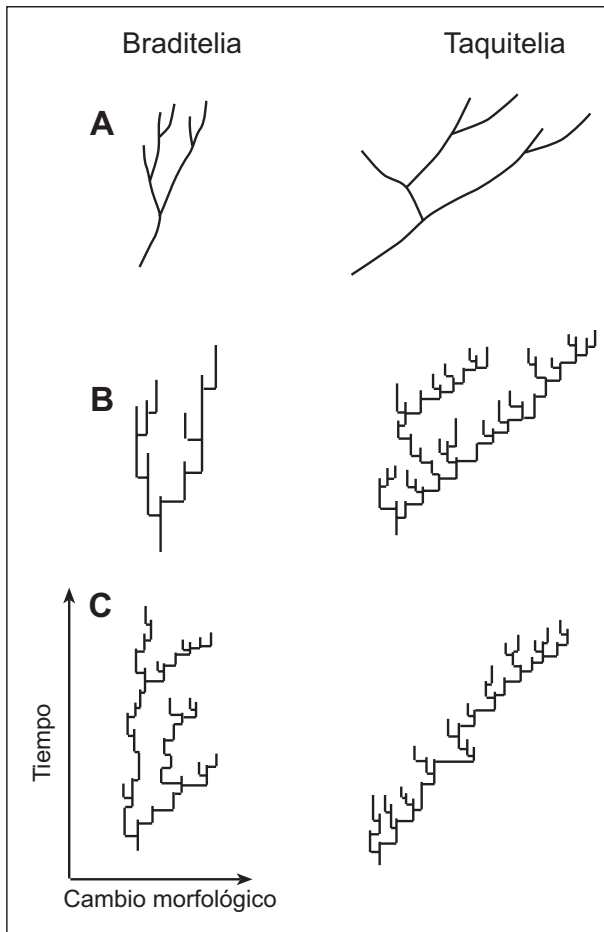


Figura 5. Procesos evolutivos subyacentes en un reducido (braditelia) o marcado (taquitelia) cambio morfológico a lo largo del tiempo. Los procesos de la columna de la izquierda dan lugar a “fósiles vivientes”. En A) una misma especie perdura sin apenas cambiar durante millones de años; en B) se produce poca especiación y se acumula por ello poco cambio anatómico; mientras que en C) es una tría de especies que favorece aquellas con caracteres primitivos lo que mantiene a lo largo de la historia geológica del linaje un escaso cambio morfológico. Dibujado siguiendo a Fisher (1990).

te favorables) a millones de años. Es decir, puede analizarse la modificación producida en un rasgo a lo largo de un intervalo temporal en el que han vivido muchas generaciones de los organismos que lo portan y lo que puede observarse es un promedio de las variaciones sufridas a lo largo de esas generaciones. La tasa promedio de cambio será siempre menor que la tasa más rápida, que se habrá producido en algún momento del intervalo temporal. Esta promediación temporal de los cambios morfológicos hace que las variaciones de caracteres que cambian muy rápidamente en diversos sentidos a la escala de generaciones ni siquiera sean observables en el registro fósil. Dentro de los ejemplos fósiles la densidad de muestreo hace que varíe la resolución temporal del análisis. En general, como puede observarse en el ejemplo de la Fig. 2, basado en los cambios de tamaño dentro de un grupo de foraminíferos planctónicos, los ritmos de cambio y su dirección son distintos según la longitud del in-

tervalo temporal analizado y las tasas parciales de variación suelen ser mayores que la total.

Simpson (1944) introdujo los términos taquitelia (“tachytely”), horotelia (“horotely”) y braditelia (“bradytely”) para referirse a tasas de cambio evolutivo altas, normales y bajas, que consideraba como tipos de ritmo de cambio morfológico distribuidos separadamente entre los distintos grupos del mundo orgánico (Fig. 5). Entre estos tipos de ritmo, el que más atención ha despertado ha sido la braditelia. Algunos grupos de organismos muestran unas tasas de cambio morfológico llamativamente lentas y han permanecido durante muchos millones de años sin apenas sufrir cambios anatómicos. Estos organismos, denominados fósiles vivientes si todavía existen, son un claro ejemplo de que no necesariamente tienen que acumularse cambios a lo largo de la historia evolutiva de un linaje, lo que resulta llamativo dado que durante tiempos geológicos prolongados necesariamente han tenido que sufrir variaciones los medios físicos y bióticos en los que han vivido dichos organismos. Son ejemplos muy conocidos los cangrejos de herradura (*Limulus*, Xiphosurida) que apenas han variado desde el Paleozoico Superior (más de 300 millones de años) o los peces celacantos (*Latimeria*) que se conocen desde el Devónico (más de 350 Ma). Entre las plantas es famoso el ejemplo del ginkgo (*Ginkgo biloba*), único representante actual de un orden de plantas con semilla, cuyas hojas son prácticamente iguales a las de sus antepasados del Jurásico. Se trata siempre de grupos monofiléticos pero raramente puede asegurarse que es la misma especie la que perdura a través de tiempo geológico sin apenas cambiar (Fig. 5A). Eldredge (1979) plantea que una de las características comunes a todos los grupos de fósiles vivientes es su baja diversidad específica en cualquier intervalo de su rango de existencia. Este hecho estaría en consonancia con el modelo de equilibrio interrumpido que, recordemos, considera que los cambios morfológicos significativos se asocian a la especiación. Poca especiación a lo largo del tiempo implicaría poco cambio anatómico (Fig. 5B). En general, los grupos braditéticos son, asimismo, eurítópicos y tienen una amplia distribución geográfica que los hace menos proclives al aislamiento geográfico de poblaciones y subsecuente aislamiento reproductivo. Por último, la braditelia podría ser el resultado de una tría de especies que favorece aquellas con caracteres primitivos, que se mantienen a lo largo de la historia geológica del linaje (Fig. 5C) (Fisher 1990).

Heterocronías

Se llaman heterocronías a las variaciones, durante el desarrollo ontogenético, en el tiempo de aparición de un carácter o a los cambios en la tasa de formación o de transformación de un rasgo morfológico. Se pueden producir heterocronías en el seno de poblaciones o de especies. En poblaciones humanas, por ejemplo, estamos familiarizados con el hecho de que determinados caracteres aparecen en unos individuos antes que en otros y que no todos

crecemos o cambiamos al mismo ritmo. Así, el primer diente les sale a unos niños antes que a otros, lo que establece heterocronías entre individuos de la misma población, y las mujeres, en general, alcanzan la madurez sexual y paran de crecer antes que los hombres, lo que es una heterocronía ligada al sexo entre dos grandes grupos o tipos de individuos. No obstante, desde el punto de vista paleontológico se ha prestado atención especialmente a las heterocronías observables entre el desarrollo ontogenético de taxones afines, del mismo linaje, particularmente entre posibles ancestros y descendientes. El reconocimiento y caracterización de tales heterocronías se han utilizado para tratar de entender los procesos involucrados en la evolución desde los ancestros a los descendientes y, sobre todo, para trazar las relaciones de parentesco a lo largo del tiempo, es decir las relaciones filogenéticas. Como señalan McKinney y McNamara (1991), una gran cantidad de fenómenos evolutivos pueden explicarse por heterocronías y son muchos los ejemplos en la literatura paleontológica que describen pautas de cambios en la aparición o modificación de caracteres a lo largo del desarrollo ontogenético de los sucesivos componentes de linajes de los más diversos tipos de organismos, desde protistas a vertebrados.

Para que tenga lugar una heterocronía debe producirse un juego diferencial de tres componentes básicos del desarrollo ontogenético: tiempo, tamaño y forma (Alberch et al. 1979). El componente tiempo se refiere a la edad de los organismos comparados en el análisis de una determinada heterocronía y frecuentemente la edad de referencia suele ser la edad de la madurez sexual. En ejemplos fósiles, en algunos casos, es difícil saber la edad de los individuos estudiados y sólo puede estimarse la edad por el tamaño, reduciendo a uno dos de los componentes de las heterocronías antes mencionados (tiempo y tamaño). No obstante, en muchos otros casos, la edad relativa de los ejemplares que se comparan puede establecerse por líneas de crecimiento u otros rasgos de naturaleza periódica y dependientes del tiempo.

Si para una misma edad de madurez y sin modificaciones en la forma se producen cambios en el tamaño, éstos dan como resultado "gigantes proporcionados" y "enanos proporcionados", es decir individuos más grandes y más pequeños, respectivamente, que sus ancestros. Dado que las relaciones de crecimiento entre distintas dimensiones o rasgos en los seres vivos suelen ser alométricas, los cambios en el tamaño raramente ocurren sin estar asociados a cambios de forma. Es decir, lo normal es que los cambios de tamaño vayan acompañados de cambios en las proporciones relativas entre caracteres que cuando crecen lo hacen con tasas de crecimiento distintas. No obstante, se conocen asociaciones de fósiles dominadas por formas enanas de determinadas especies y suelen estar relacionadas con condiciones ambientales desfavorables para dichas especies. Así, por ejemplo, asociaciones de foraminíferos planctónicos enanos aparecen como resultado de condiciones oceanográficas anómalas (Naidu y Malmgren 1995).

Aunque, por las razones antes aducidas, los ejemplos de gigantismo proporcionado son raros, el aumento de tamaño relacionado con otros procesos heterocronicos a lo largo del tiempo geológico, se puede observar en diversos linajes de organismos y es muy corriente entre los mamíferos, lo que indica que es bastante común que se seleccione el mayor tamaño como rasgo favorable (McNamara 1990). Esta tendencia al aumento de tamaño se denominó Ley de Cope y en su momento se consideró un fenómeno generalizado en los procesos evolutivos. La tendencia al aumento de tamaño en el interior de un clado, no obstante, puede no deberse a ventajas directamente relacionadas con ese aumento, sino al hecho de que todos los grandes grupos suelen originarse a partir de formas pequeñas. El tamaño grande está normalmente asociado a un cierto grado de especialización y, en general, las formas iniciales de un clado tienen un tamaño medio menor que el conjunto de sus descendientes (Stanley 1973). Los sucesivos géneros de équidos en los últimos 60 millones de años o las distintas especies de elefantes en el Plioceno-Pleistoceno (últimos 5 millones de años) son ejemplos típicos de aumento de tamaño en un linaje a lo largo del tiempo geológico.

Las heterocronías más frecuentes y más fáciles de reconocer con restos fósiles suponen cambios de forma junto a los de tamaño y edad (Fig. 6). Si los adultos descendientes tienen, en un determinado carácter, el aspecto de los juveniles de sus ancestros ha tenido lugar una pedomorfosis. Suele ocurrir porque las tasas de modificación de un carácter se reducen o su tiempo de formación se acorta. Si los adultos de los descendientes tienen modificaciones añadidas sobre un carácter determinado con respecto a los ancestros o tienen rasgos nuevos adicionales se ha producido una peramorfosis. Generalmente se debe a que aumentan las tasas de cambio o se alarga el tiempo de formación del carácter (McNamara 1990).

Entre las pedomorfosis pueden, a su vez, distinguirse tres fenómenos (Fig. 6):

1.- Una progénesis ocurre cuando se acorta el tiempo de formación o cambio de un determinado rasgo, generalmente por una maduración sexual precoz. Los ejemplos de progénesis son muy frecuentes entre los grupos de invertebrados con un buen registro fósil, como trilobites, equinoideos, bivalvos o ammonites. Es particularmente fácil de reconocer entre estos últimos: los individuos de una especie progenética presentan menor tamaño que los de su potencial especie ancestral y, además, sus conchas espiraladas son como las vueltas internas de las conchas de éstos últimos.

2.- Una neotenia se produce cuando se reduce la tasa de cambio a lo largo del desarrollo ontogenético y se mantienen en el adulto, para uno o varios caracteres, los rasgos juveniles de los ancestros. Aunque no tiene necesariamente que ocurrir para que tenga lugar una neotenia, suele, además, retrasarse la edad de la madurez sexual y los adultos descendientes son de mayor talla que los ancestros. Un ejemplo muy conocido de neotenia son los rasgos físicos de los humanos con respecto a los del resto de los primates, incluidos nuestros ancestros (ver Capítu-

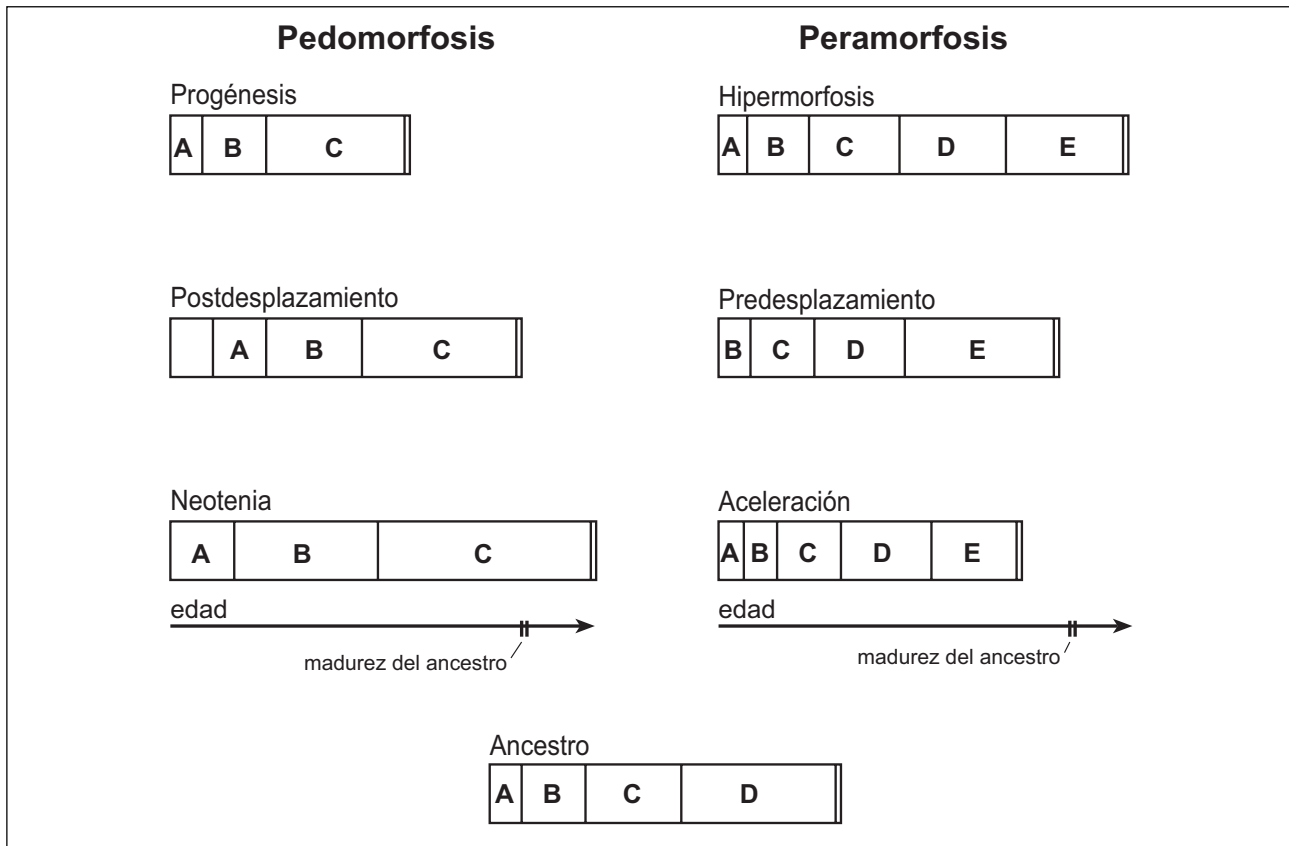


Figura 6. Tipos de heterocronías. A-F estadios del desarrollo ontogenético de un determinado carácter hasta su interrupción. La longitud de las barras implica tanto edad como tamaño. Dibujado a partir de McNamara (1986).

lo 20). Los humanos presentamos características morfológicas de “mono joven”, tales como una elevada relación de tamaño de la cabeza con respecto al del cuerpo, bipedismo y una relativa escasez de pelo (Stanley 1981). Los primates tienen estas características cuando son jóvenes, pero las van perdiendo por sufrir modificaciones a lo largo de su desarrollo ontogenético, conforme van creciendo y madurando: el tamaño relativo de la cabeza disminuye, pasan a utilizar las extremidades anteriores en la marcha y la mayor parte de su cuerpo se cubre de pelo. Con respecto a nuestro ancestro primate, nosotros hemos ralentizado estas modificaciones en el desarrollo ontogenético. Aunque el tamaño relativo de nuestra cabeza con respecto al de nuestro cuerpo disminuye desde que nacemos hasta que paramos de crecer, no lo hace tanto como en los otros primates; nuestro cuerpo se cubre también de una cierta cantidad de vello según vamos envejeciendo, pero es menos abundante y más localizado que en otros primates adultos y, por último, con más o menos fortuna, mantenemos el bipedismo. Así, el proceso evolutivo que ha dado lugar al *Homo sapiens* incluye, entre otros cambios, una neotenia con respecto a los posibles primates ancestrales para determinados rasgos físicos. Este retraso de la madurez morfológica ha ido probablemente acompañado de un retraso en la madurez sexual y ha podido facilitar otros rasgos humanos, como los largos periodos de dependencia de los progenitores, que pueden estar en la base de la evolución cultural.

3.- Un postdesplazamiento tiene lugar cuando el desarrollo de un determinado carácter se inicia con retardo con respecto al ancestro. Este tipo teórico es muy difícil de distinguir en fósiles ya que sus resultados son similares a los de otros procesos de pedomorfosis y la temporización del inicio de la formación del rasgo analizado suele ser irreconocible.

Las peramorfosis pueden producirse también por tres procesos distintos (Fig. 6):

1.- Una hiper morfosis se produce cuando se retrasa la edad de maduración y durante este tiempo adicional de desarrollo se añaden caracteres nuevos o continúa la modificación de un rasgo morfológico con respecto a los ancestros. Los ejemplos de hiper morfosis son muy comunes en el registro fósil, especialmente entre los invertebrados cuyos esqueletos crecen principalmente por adición de estructuras nuevas a lo largo del desarrollo ontogenético, como ocurre en gasterópodos, bivalvos o ammonites. En los ammonites las hiper morfosis son identificables porque, junto a un aumento de tamaño, los individuos de la especie descendiente presentan conchas similares a las de sus ancestros pero con alguna nueva estructura añadida al final de la espira.

2.- Una aceleración supone un incremento de las tasas de cambio o formación de caracteres con una edad de madurez similar. Este incremento del ritmo de cambio o modificación implica que aparecen en los descendientes rasgos ausentes en los predecesores. De nuevo, los inver-

tebrados que forman su esqueleto por adición de estructuras proporcionan los mejores ejemplos. En el caso de los ammonites, si se da una aceleración los individuos de la especie descendiente tienen conchas similares a las de sus ancestros pero con algún rasgo añadido al final. La diferencia con respecto a los ejemplos de hipermorfofosis, como el anteriormente mencionado, es que la edad de madurez, en este caso el tamaño de la concha, es la misma para ancestros y descendientes.

3.- Un predesplazamiento supone un inicio más temprano de la aparición de un carácter. Un ejemplo es el trazado de la primera sutura (sutura primaria) que corresponde al primer septo de la concha de los ammonites tras la cámara embrionaria. En los ammonoideos del Paleozoico (goniatites) dicha sutura es relativamente simple y trilobulada. Las sucesivas suturas de la concha, correspondientes a los septos que va formando el ammonideo conforme crece, son más complejas y tienen más lóbulos. En las formas del Triásico (ceratites) la sutura primaria tiene cuatro lóbulos y en los ammonites del Jurásico y Cretácico los lóbulos pasan a ser cinco. Es decir, en estos descendientes de los ammonoideos paleozoicos su primera sutura es como las suturas de estadios ontogenéticos más avanzados en los goniatites. El rasgo “sutura de más de tres lóbulos” se ha pre-desplazado a estadios ontogenéticos más tempranos en los descendientes (Landman 1988). No obstante, los predesplazamientos no son fáciles de caracterizar y son relativamente raros los ejemplos en el registro fósil.

Como puede deducirse, las peramorfofosis representan procesos de “recapitulación” ontogenética. La recapitulación fue considerada por Haeckel en el siglo XIX como un fenómeno generalizado y una regularidad del mundo orgánico, que este autor expresó en su Ley Biogenética, durante mucho tiempo aceptada como una ley evolutiva. La formulación más conocida de esta ley es que “la ontogenia recapitula la filogenia”. Como hemos descrito en las peramorfofosis, los descendientes presentan las secuencias de desarrollo de los ancestros (su ontogenia los recapitula) y añaden algo más. No obstante, tal como ya hemos señalado, actualmente se conocen numerosos ejemplos de linajes en los que se observan fenómenos contrarios a la recapitulación ontogenética y, de hecho, en los procesos de pedomorfofosis los descendientes se ahorran etapas presentes en los ancestros. Es, incluso, posible que la pedomorfofosis haya sido un proceso evolutivo más frecuente que la recapitulación (McNamara 1990).

En el registro fósil, es relativamente común observar dentro de un linaje y a lo largo del tiempo geológico sucesivos fenómenos de peramorfofosis o de pedomorfofosis, denominados peramorfoclinas y pedomorfoclinas, respectivamente. Así, una pedomorfofosis iniciada en el origen de una especie con respecto a su posible predecesora se acentúa con la aparición de especies sucesivas dentro de esa línea evolutiva. Se establecen así casos fácilmente reconocibles de tendencias evolutivas que pueden, a veces, relacionarse con el desplazamiento de los componentes de la clina a lo largo de gradientes ambientales. Como ejemplo, McNamara (1983) describe una pedomorfocli-

na en especies de braquiópodos del Terciario, que sucesivamente presentan en los individuos adultos un foramen más grande, característico de los juveniles de la especie originaria, al tiempo que, durante millones de años, van ocupando hábitats marinos más someros.

No obstante, en un linaje pueden aparecer conjuntamente, a lo largo del tiempo geológico, distintos tipos de heterocronías para diferentes caracteres. En una misma línea evolutiva pueden coexistir procesos de pedomorfofismo y peramorfofismo y cualquiera de ellos ser el resultado de los subtipos distintos anteriormente enumerados. Este fenómeno se denomina heterocronía en mosaico (McNamara 1990) y es un buen indicador de que los procesos evolutivos ocurren sobre organismos cuyas morfologías resultan de la integración de muchos caracteres, que pueden cambiar en direcciones dispares y con un cierto grado de libertad, aunque se mantengan unos límites de correlación en su desarrollo o construcción y su funcionalidad.

El origen de los taxones superiores

Independientemente de cual sea su posición en la escala taxonómica, en el mundo orgánico hay una serie de grupos monofiléticos (filos entre los animales y divisiones entre los vegetales, clases y ordenes, fundamentalmente) que comportan una organización anatómica, un diseño de construcción (“bau-plan”) claramente diferenciado del de otros grupos de rango similar. Esta clara separación implica el que en la actualidad no haya formas intermedias entre grupos, ausencia que puede extenderse al registro fósil. A estos grupos monofiléticos, morfológicamente bien diferenciados, los podemos denominar colectivamente taxones superiores. El origen de tales grupos ha sido, y es en la actualidad, uno de los problemas más controvertidos en todas las teorías evolutivas.

De acuerdo con las ideas neodarwinistas, los taxones superiores aparecerían por múltiples procesos de especiación normales y subsecuentes extinciones que, tras un apropiado margen temporal, darían lugar a suficiente diferenciación morfológica como para asignar las nuevas especies a un taxón superior distinto del original. Esto es, la formación de taxones superiores sería un caso particular, exagerado, pero no cualitativamente distinto de los procesos normales de especiación.

No obstante, la ausencia de formas intermedias en el registro fósil y la dificultad de concebir, en muchos casos, la funcionalidad de estructuras o morfologías integradas intermedias han hecho tradicionalmente dudar de la interpretación anterior. Dicho de otro modo, el origen de los taxones superiores parece requerir procesos sustancialmente distintos de la simple especiación. Simpson (1944) planteó que una “innovación clave”, una modificación particular de un carácter, podría abrir la posibilidad de ocupar una nueva “zona adaptativa”, en la que se podrían rápidamente producir numerosas nuevas adaptaciones para ocupar los diversos nichos de dicha zona. Este proceso, denominado “evolución cuántica” por este autor, permitiría alcanzar rápidamente una gran dis-

paridad de morfologías, sustancialmente distintas de las previas a la innovación clave; es decir, facilitarían el desarrollo de un grupo monofilético.

Un proceso similar de rápidas y numerosas nuevas adaptaciones podría producirse tras una extinción en masa (ver apartado de extinciones), que previamente habría dejado desocupados multitud de nichos ecológicos. La falta de presión de competencia y predación en las circunstancias posteriores a una gran extinción facilitarían que distintos “ensayos” morfológicos tuviesen oportunidades de sobrevivir que serían más difíciles en condiciones normales.

Estos ensayos, o cualquier otra modificación morfológica sustancial, parecen necesarios para explicar los grandes saltos morfológicos involucrados en el origen de los taxones superiores. Los mecanismos de generación de tales modificaciones sustanciales pueden relacionarse con transformaciones importantes del desarrollo ontogenético. Tales transformaciones, que implican variaciones en la activación/desactivación y temporización de los procesos de desarrollo, pueden, no obstante, deberse a pequeños cambios en los genes de control de los procesos de formación de tejidos y órganos en la construcción de un individuo. Cambios relativamente sencillos en genes que controlan la subsecuente actividad de baterías de numerosos genes pueden cambiar marcadamente la organización final del organismo (Jablonski, 2001).

Estos saltos morfológicos, cuya viabilidad puede ser facilitada en determinadas circunstancias que ofrezcan muchos nichos desocupados y poca presión de interacciones (medios nuevos vacíos, medios libres tras una extinción en masa), aunque no sean completamente aceptados en la biología evolutiva, parecen cada vez más razonables y necesarios para explicar el origen de los taxones superiores.

Análisis de la diversidad

Uno de los aspectos macroevolutivos más estudiados en las últimas décadas, debido a que afecta a cuestiones cruciales en la historia de la vida, es la variación de la diversidad a lo largo del tiempo geológico, tanto a nivel global de la biosfera como en el interior de clados o comunidades concretos. En el conjunto de la biosfera es inmediato que desde los primeros restos de organismos en el Arcaico, unos estromatolitos atribuidos a la acción de cianobacterias de hace unos 3500 millones de años, hasta la actualidad la diversidad global del mundo orgánico ha incrementado enormemente. La cuestión importante es, en realidad, qué pautas ha seguido este aumento de diversidad. La respuesta, que evidentemente debe obtenerse a partir del estudio del registro fósil, lamentablemente no es fácil y se ve afectada por distintos sesgos de diferente naturaleza. Conviene previamente aclarar que el término diversidad en este tipo de estudios paleontológicos se refiere de modo abreviado a la riqueza taxonómica del nivel taxonómico analizado, sin intentar introducir ningún tipo de indicación de reparto. Es decir, cuando se habla

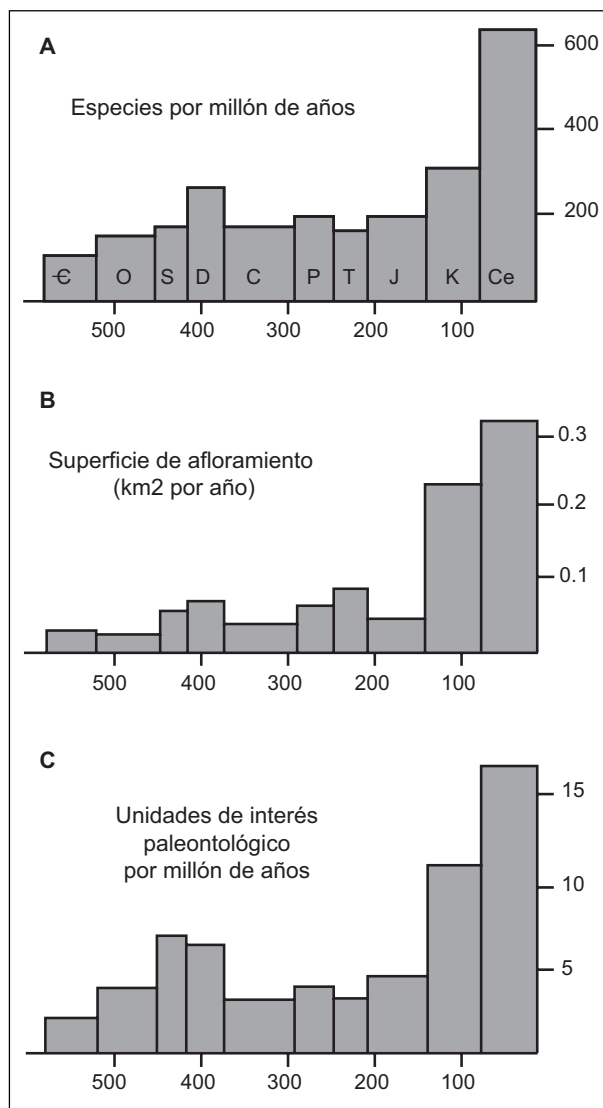


Figura 7. A) Número de especies de invertebrados marinos por millón de años descritas en la literatura paleontológica para los distintos periodos del Fanerozoico. B) Área de afloramiento, en km² por millón de años de duración, para los periodos del Fanerozoico. C) Monografías dedicadas a los fósiles de cada periodo geológico normalizadas con la duración en millones de años de cada intervalo. Realizado a partir de Smith (1990). Iniciales de periodos: € Cámbrico, O Ordovícico, S Silúrico, D Devónico, C Carbonífero, P Pérmico, T Triásico, J Jurásico, K Cretácico, Ce Cenozoico.

de diversidad específica se está tratando en realidad de la riqueza de especies, sea cual sea la abundancia relativa de sus componentes.

Como antes mencionábamos, hay una cierta cantidad de circunstancias que dificultan gravemente hacer un inventario de la diversidad en el pasado. El relativamente escaso porcentaje de organismos con elementos esqueléticos que favorezcan su potencial fosilización representa un problema evidente pero, además, probablemente sólo una parte de las especies que pudieron fosilizar han sido descritas. A estas dificultades de carácter general se añaden algunos sesgos dependientes e independientes del tiempo geológico (Signor 1990). El principal sesgo de

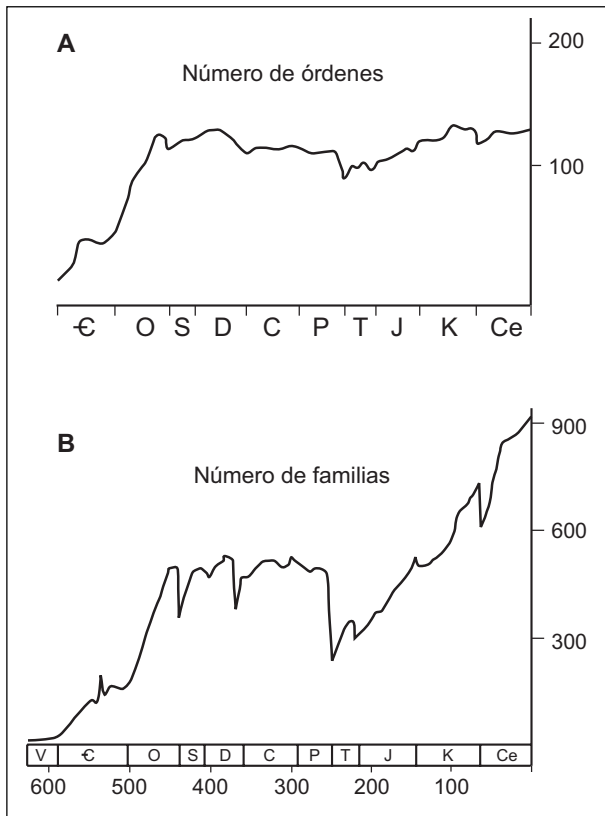


Figura 8. Número de órdenes (A) y de familias (B) de animales marinos en el Precámbrico terminal (V) y Fanerozoico. Dibujaado siguiendo a Sepkoski (1978, 1981). Iniciales de los periodos geológicos como en la Fig. 7.

pendiente del tiempo es que, en general, hay una disminución del volumen de rocas sedimentarias y de su área de afloramiento con su antigüedad geológica. Esto supone que las rocas que pueden contener fósiles y las zonas de la superficie terrestre donde pueden encontrarse tales fósiles son más escasas si tienen una mayor edad. El volumen de roca de una determinada edad y su área de afloramiento determinan la posibilidad de que una especie de esa edad sea descubierta y, de hecho, el número de especies descritas para cada intervalo geológico (Fig. 7A) se correlaciona con su superficie de exposición (Fig. 7B) (Raup 1976b). Con la antigüedad geológica también aumentan las posibilidades de alteración y destrucción de los fósiles por diagénesis y metamorfismo. Los ambientes sedimentarios registrados en la corteza terrestre y su proporción relativa son distintos para diferentes edades, lo que supone que para cada edad variará la representación relativa de distintos ecosistemas. Así, por ejemplo, hay periodos geológicos con una mejor representación de medios continentales que otros por lo que, en principio, el registro de organismos no marinos es más probable en los primeros. Curiosamente, la atención que se ha prestado y la intensidad de estudio de los fósiles también dependen de su edad geológica. Puede observarse que el número de especies descritas se correlaciona bien con la intensidad de estudio de un determinado intervalo (Fig. 7C) expresada como número de monografías publicadas

sobre los fósiles de dicha edad (Sheehan 1977). La presencia de yacimientos de preservación excepcional altera también el registro de la diversidad que es más elevada para la edad concreta en la que se encuentra uno de esos yacimientos, debido a la conservación de organismos sin elementos esqueléticos que quedan sin registrarse en otros intervalos (Smith 1990).

Entre los sesgos que no dependen del tiempo geológico pueden citarse las diferencias en el potencial de preservación entre las biotas marinas y no marinas debido a las características sedimentarias de tales medios. En general, los contextos sedimentarios donde puede producirse fosilización en medios no marinos son bastante escasos y reducidos, por lo que los organismos terrestres están probablemente subrepresentados con respecto a los marinos en el registro fósil. Entre estos últimos hay enormes diferencias de potencial de preservación debido a las características de composición, mineralógicas y estructurales de sus esqueletos. Además, como señala Signor (1990), suele asumirse que la proporción de especies con esqueletos con fuerte potencial de preservación con respecto a las que no tienen esqueletos no ha variado desde el inicio de Fanerozoico, aproximadamente en los últimos 540 millones de años, pero no hay ninguna corroboración de este supuesto. Finalmente, la distribución geográfica de los datos paleontológicos no es homogénea y la mayoría proceden de países en los que ha habido mayor tradición de investigación paleontológica, como son los de Europa y América del Norte, mientras que una gran cantidad de territorios están casi sin explorar desde este punto de vista. A modo de resumen de todas las dificultades hasta ahora señaladas, puede decirse que probablemente sólo un 10% de las especies con mayor potencial de fosilización, las formas marinas con esqueletos, han sido descritas y, por supuesto, el porcentaje es mucho menor para el resto de los organismos (Signor 1985), mucho peor representados en el conjunto de unas 250.000 especies fósiles que conocemos (Raup 1991).

Con todos los problemas que ofrece el registro fósil para analizar directamente la historia de la diversidad específica no es de extrañar que se hayan intentado diferentes métodos para estimarla. Uno de los primeros métodos utilizados fue estudiar las variaciones a lo largo del tiempo geológico de la diversidad en los niveles taxonómicos de clase, orden y familia. Dado que la presencia de una sola especie basta para establecer y registrar un taxón superior, se puede suponer que nuestro conocimiento de la diversidad en el pasado de estos taxones es mucho más completo que el que tenemos de las especies. Las curvas de diversidad de órdenes y familias de animales marinos en el Fanerozoico que se han elaborado (Sepkoski 1982 y trabajos anteriores) (Fig. 8) probablemente reflejan con bastante precisión su variación relativa a lo largo del tiempo. Es de resaltar que el número de órdenes incrementó rápidamente desde la aparición de los metazoos hasta el Ordovícico superior (hace unos 450 millones de años) y, desde entonces, se mantiene más o menos constante (Fig. 8A). El número de familias aumenta también rápidamente hasta el Ordovícico superior y luego se estabiliza

hasta el final del Paleozoico, ya que sufre un marcado descenso en la extinción en masa de final del Pérmico hace unos 250 millones de años (ver apartado de extinciones). Posteriormente asciende hasta la actualidad en una progresión interrumpida por las caídas bruscas que reflejan otros episodios de extinción en masa (Fig. 8B).

Una cuestión bien distinta es la capacidad de las curvas de diversidad de los taxones superiores, concretamente de la curva de la diversidad de familias, para reflejar las variaciones de diversidad específica a lo largo de Fanerozoico. Inicialmente se defendía que la diversidad de familias de organismos marinos era una representación aceptable de la diversidad específica infrayacente, que habría, por tanto, seguido unas pautas similares (Sepkoski 1978). Esta opinión se basaba en que, en determinadas condiciones de distribución de la agrupación de elementos, el número de agrupaciones es proporcional al número de elementos. Esta suposición venía, además, apoyada porque en ejemplos seleccionados de determinados intervalos geológicos la variación en el número de especies era paralela a la variación del número de familias (Sepkoski 1978). No obstante, las estimaciones posteriores de la riqueza de especies han mostrado pautas distintas a la de la diversidad de familias. Esto no es de extrañar dado que los taxones superiores son en buena medida, al menos por el momento, entidades artificiales que no dependen para su definición de que engloben un número determinado de especies. Al contrario, la mayor parte de las familias que conocemos en el registro fósil incluyen muy pocas especies (Raup 1991).

La estimación de las variaciones de diversidad específica a lo largo del Fanerozoico se ha abordado con diferentes métodos:

Raup (1976a) realizó un inventario directo de las especies de invertebrados marinos descritas en la literatura paleontológica (Fig. 7A) que lógicamente debe verse afectado por las distorsiones antes mencionadas. Los resultados muestran una riqueza de especies bastante constante durante el Paleozoico y el Mesozoico, con un pico en el Paleozoico medio, y un incremento muy marcado al final del Mesozoico y, sobre todo, en el Cenozoico.

Bambach (1977) planteó un enfoque distinto de la cuestión y trató de estimar las variaciones generales de la diversidad de los animales marinos analizando las variaciones de la riqueza de especies en el interior de las comunidades (la llamada diversidad alfa) que han vivido a lo largo del Fanerozoico en tres tipos básicos de ambiente: litorales extremos, litorales variables y marinos abiertos. Tras analizar casi cuatrocientos ejemplos de comunidades del pasado, observó que la diversidad alfa permanece prácticamente constante en los ambientes litorales extremos, mientras que en los otros, y con ello la diversidad global estimada, se multiplica por dos desde el final del Mesozoico hasta la actualidad, durante los últimos 100 millones de años (Fig. 9A).

Sepkoski et al. (1981) consideran que los datos obtenidos a partir de la literatura paleontológica sobre la diversidad en los niveles de familia, género y especie (Figs.

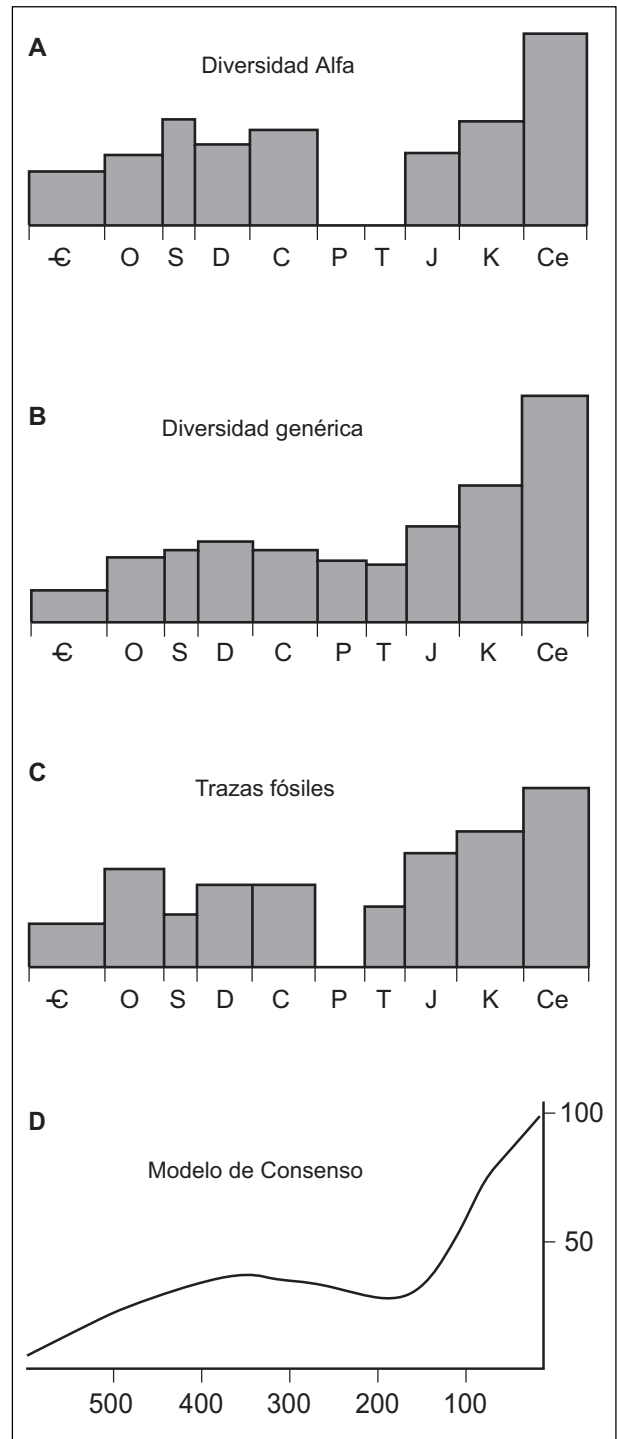


Figura 9. A) Diversidad relativa en comunidades bentónicas marinas no extremas en los distintos periodos del Fanerozoico. B) Géneros de animales marinos descritos en la literatura paleontológica en cada periodo. C) Géneros de trazas fósiles descritos en cada periodo. D) Modelo de Consenso de Sepkoski et al. (1981), la curva indica porcentajes relativos de número de especies con respecto al actual. Estos últimos autores consideran que la "señal" común a la distribución del número de especies, géneros y familias, e icnogéneros (trazas) y a la diversidad alfa (diversidad de una comunidad determinada) debe indicar la variación real de la diversidad de organismos marinos a lo largo del Fanerozoico. Realizados siguiendo a Sepkoski et al. (1981). Iniciales de periodos como en la Fig. 7.

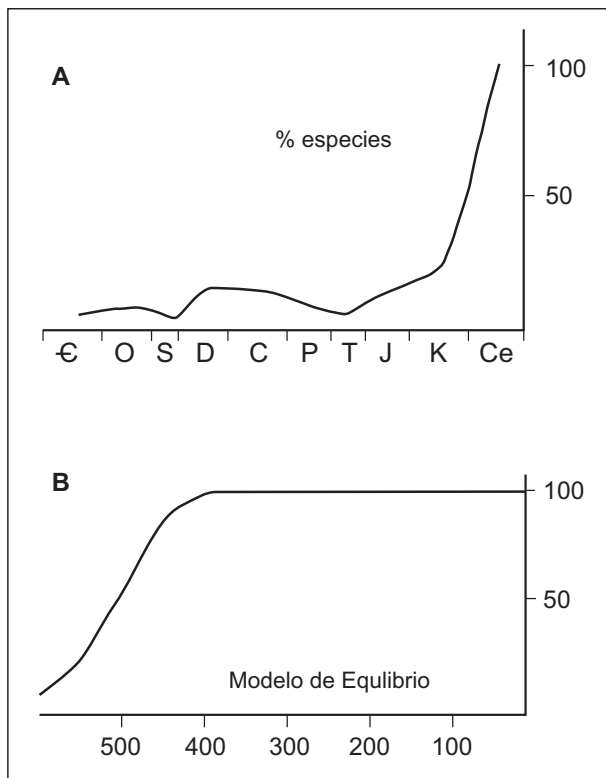


Figura 10. A) Variación de la diversidad de invertebrados marinos a lo largo del Fanerozoico estimada tras corregir en el número bruto de especies descritas en la literatura paleontológica (Fig. 7A) los sesgos introducidos por el área de afloramiento (Fig. 7B) y las diferencias en el número de monografías dedicadas a los fósiles de cada periodo (Fig. 7C). B) Modelo de Equilibrio de Gould et al. (1983). A partir del Ordovícico la diversidad en los medios marinos no habría cambiado sustancialmente. Dibujado siguiendo a Signor (1990).

8B, 9B y 7A), así como sobre el número de géneros de trazas fósiles (icnofósiles) (9C) y los resultados obtenidos por Bambach (1977) muestran una elevada correlación. La trayectoria de variación común a todos estos métodos de estimación de la diversidad, llamada Modelo de Consenso (Figura 9D), reflejaría, según estos autores, los cambios reales en la diversidad específica de los medios marinos durante el Fanerozoico.

El método más complejo de estimación de las variaciones de la diversidad de invertebrados marinos en el Fanerozoico es el aplicado por Signor (1985). Básicamente consiste en intentar corregir los sesgos de intensidad de muestreo que puedan afectar a los datos de la literatura paleontológica e intentar así estimar el número de especies que existieron en cada intervalo geológico a partir del número de especies descritas, ya inventariadas por Raup (1976a). El número de especies descritas para cada intervalo se corrige con la intensidad de muestreo que ha sufrido. La intensidad de muestreo de un intervalo se cuantifica a partir de su superficie de afloramiento, su volumen de roca o los trabajos de taxonomía paleontológica que se le han dedicado (Unidades de Interés Paleontológico,

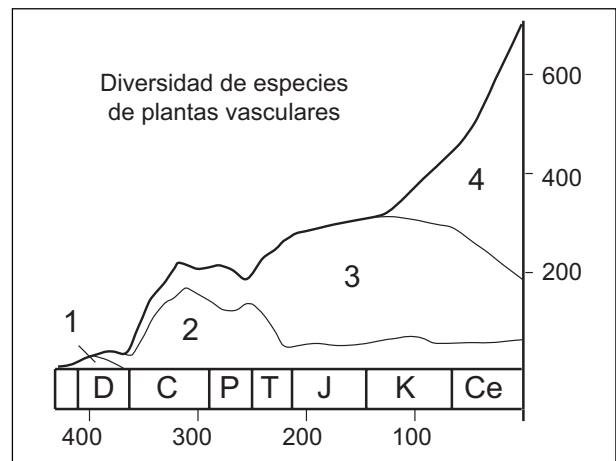


Figura 11. Riqueza de especies de las plantas vasculares desde los primeros registros en el Silúrico. 1 a 4: Floras evolutivas. Dibujados a partir de Niklas et al. (1983). Iniciales de los periodos geológicos como en la Fig. 7.

Fig. 7C). Para realizar tales correcciones se tienen que asumir algunos supuestos de partida de los que dependen completamente los resultados. Por una parte se acepta que la abundancia de especies en el pasado ha tenido siempre la misma distribución log-normal que tiene en la mayoría de las comunidades actuales. Por otra, todas las correcciones se calibran con respecto a la diversidad del Cenozoico, cuyos valores y variaciones hay que suponer a partir de las especies descritas en esta edad (43.000 según Raup 1976), su duración media en millones de años y el número especies que viven en la actualidad y tienen potencial de preservación (entre 100.000 y 170.000 dependiendo de las estimaciones). Los resultados indican que la diversidad de invertebrados marinos en el Paleozoico fue variable pero muy baja (hasta diez veces menos) en comparación con el Cenozoico y la actualidad (Fig. 10A).

Todos los resultados de los métodos hasta ahora señalados parecen rechazar la hipótesis previa de que la diversidad específica no ha variado sustancialmente desde el Ordovícico (hace unos 450 millones de años) hasta ahora en los medios marinos (Gould et al. 1977). Esta hipótesis, denominada Modelo de Equilibrio, se fundamenta en la distribución temporal de los taxones supraespecíficos en el interior de los ordenes y en la variación del número de ordenes a lo largo del tiempo geológico (Fig. 10B).

Además de en animales, especialmente invertebrados marinos, la variación de la diversidad a lo largo del tiempo se ha analizado en otros grandes grupos de organismos. La diversidad de las familias de los tetrápodos terrestres incrementa desde los primeros registros en el Devónico (hace unos 400 millones de años) hasta un máximo relativo en el Paleozoico superior, luego sufre fuertes cambios para finalmente quintuplicarse en los últimos 100 millones de años, desde el Cretácico superior hasta la actualidad (Benton 1985).

En las plantas vasculares la diversidad específica ha ido creciendo desde el Silúrico, hace unos 420 millones

de años, con pulsos de incremento muy marcados en determinadas épocas, especialmente en los últimos aproximadamente 100 millones de años, desde la aparición de las plantas con flor en el Cretácico (Fig. 11, Niklas et al. 1983).

¿A qué se deben las variaciones de riqueza de especies observadas en los distintos grupos a lo largo del tiempo geológico, y, en particular, el incremento general de diversidad que se produce desde el final del Mesozoico? Para los invertebrados marinos se ha sugerido que el incremento de la diversidad en el interior de determinadas comunidades se debe a una diversificación trófica, con un aumento de los gremios especializados en distintos modos de vida y alimentación, particularmente con la diversificación de modos de vida infáunicos (en el interior del fondo marino) (Bambach 1983). Esta diversificación trófica viene acompañada de una compartimentación vertical ("tiering") de las comunidades bentónicas. Mientras que en el Paleozoico predominan los animales epifáunicos que viven sobre el fondo pero a baja altura, durante el Mesozoico y el Cenozoico aumenta el número de especies infáunicas, los detritívoros explotan diversos niveles, cada vez más profundos, del sustrato y los invertebrados suspensívoros y carnívoros se reparten entre un mayor número de alturas sobre y dentro del fondo del mar (Ausich y Bottjer 1990). A lo largo del Paleozoico inferior probablemente se produjo también una diversificación del plancton, que pasó de estar compuesto principalmente por procariontes y protistas a incluir larvas y adultos de metazoos, como graptolitos y cefalópodos (Signor y Vermeij 1994). Este incremento de tipos de plancton, sin duda, ayudó a aumentar el número de especies de predadores nectónicos, suspensívoros y detritívoros en las redes tróficas marinas.

Además del incremento de diversidad producido por aumento del número de especies en el interior de las comunidades, la riqueza global de especies pudo también ascender debido a un incremento en la provincialidad a nivel global, en definitiva, a un aumento en el número de comunidades distintas sobre la superficie de la Tierra (Signor 1985). El número de provincias biogeográficas en la Tierra depende de factores climáticos y oceanográficos, que han cambiado a lo largo de la historia del planeta, pero está condicionado especialmente por la configuración y reparto de tierras emergidas, plataformas continentales y océanos en la superficie terrestre. Esta configuración ha dependido en la historia geológica de los movimientos relativos de las placas de la corteza terrestre. De acuerdo con la distribución de mares y continentes en el pasado geológico, la provincialidad ha aumentado notablemente desde el final del Mesozoico (Valentine et al. 1978). Los movimientos de placas han condicionado también la diversificación de los vertebrados terrestres por el aislamiento y episódico intercambio de faunas entre los continentes.

El incremento de las especies de plantas vasculares se debe según Niklas et al. (1985) a un mayor "empaquetamiento" y estratificación, es decir, a un reparto en distintas alturas sobre el sustrato (equivalente a la compartimentación vertical antes comentada en los animales bentónicos) en el interior de las comunidades, y a una sucesiva explotación de recursos que eran extremos para floras previas.

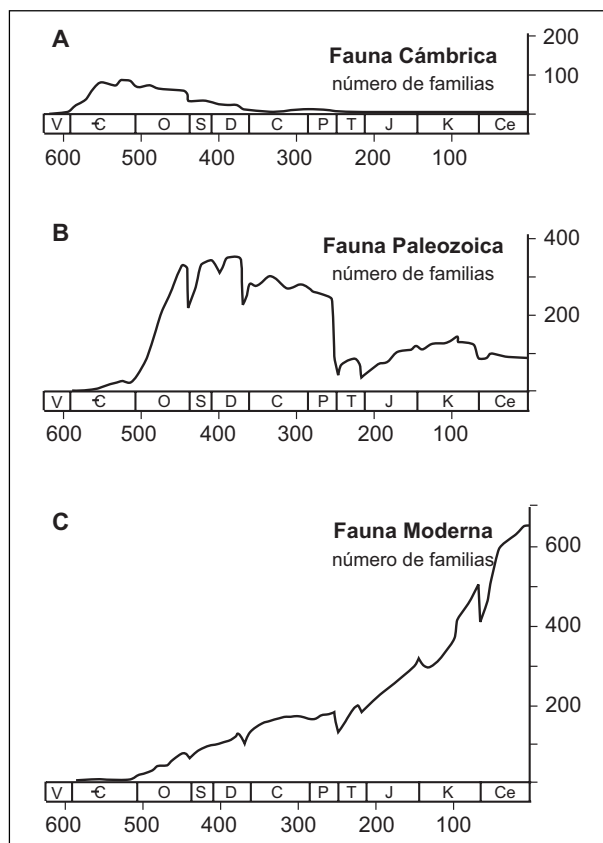


Figura 12. Variaciones en la diversidad de familias de las Faunas Evolutivas según Sepkoski (1984). Iniciales de los periodos geológicos como en la Fig. 7.

La Fauna Paleozoica es la segunda en alcanzar su máximo de diversificación, que tiene lugar en el Paleozoico superior, tras comenzar a registrarse al final del Precámbrico. Está compuesta por grupos ya extinguidos, como los trilobites, hyolites o eocrinoides, y por otros que persisten hasta la actualidad aunque con escasas especies, como los braquiópodos inarticulados y los moluscos monoplacóforos. De hecho la diversidad de las clases implicadas lleva en declive los últimos 500 millones de años (Fig. 12A). Desde el punto de vista trófico, está compuesta por algunos suspensívoros pelágicos (algunos tipos de

La Fauna Moderna es la primera en alcanzar su máximo de diversificación, que tiene lugar en el Cretácico superior, tras comenzar a registrarse al final del Paleozoico. Está compuesta por grupos ya extinguidos, como los trilobites, hyolites o eocrinoides, y por otros que persisten hasta la actualidad aunque con escasas especies, como los braquiópodos inarticulados y los moluscos monoplacóforos. De hecho la diversidad de las clases implicadas lleva en declive los últimos 500 millones de años (Fig. 12A). Desde el punto de vista trófico, está compuesta por algunos suspensívoros pelágicos (algunos tipos de

La Fauna Moderna es la primera en alcanzar su máximo de diversificación, que tiene lugar en el Cretácico superior, tras comenzar a registrarse al final del Paleozoico. Está compuesta por grupos ya extinguidos, como los trilobites, hyolites o eocrinoides, y por otros que persisten hasta la actualidad aunque con escasas especies, como los braquiópodos inarticulados y los moluscos monoplacóforos. De hecho la diversidad de las clases implicadas lleva en declive los últimos 500 millones de años (Fig. 12A). Desde el punto de vista trófico, está compuesta por algunos suspensívoros pelágicos (algunos tipos de

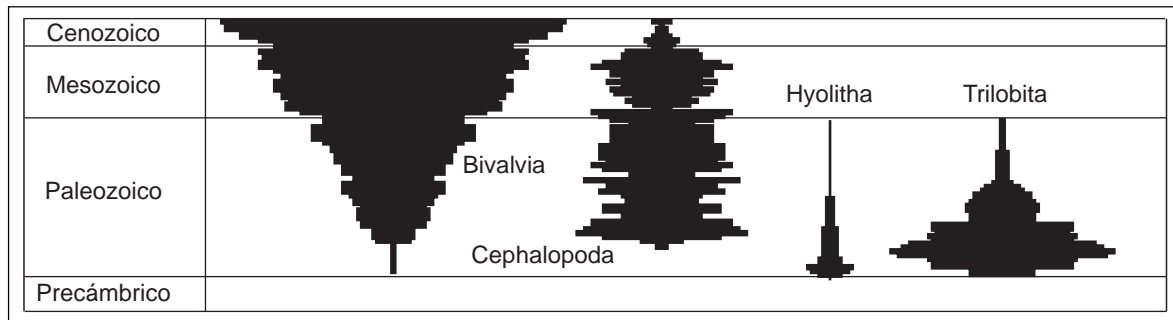


Figura 13. Ejemplos de diagramas de huso de la riqueza de familias de algunos clados. El centro de gravedad de cada huso define la época en que se sitúa la diversidad media del clado. Realizado siguiendo a Sepkoski y Hulver (1985).

trilobites), por epifáunicos suspensívoros, detritívoros y herbívoros y por infáunicos someros que pueden incluir anélidos carnívoros (Bambach 1983). Inicialmente los componentes de esta fauna se extienden por toda la plataforma continental, pero son relegados a los medios más profundos de las plataformas cuando se expanden las faunas siguientes (Sepkoski y Miller 1985).

La Fauna Paleozoica empieza a diversificarse tímidamente en el Cámbrico y alcanza su máximo número de familias del Ordovícico al Devónico. La extinción en masa de final del Ordovícico (ver apartado de extinciones) afecta su diversidad que, tras recuperarse, se ve muy reducida por las extinciones del Devónico superior y final del Paleozoico (final del Pérmico, hace 250 millones de años). Desde entonces ha oscilado, con altibajos, alrededor de unas 100 familias que persisten en la actualidad (Fig. 12B). Está formada principalmente por braquiópodos articulados, crinoideos, corales, cefalópodos, ostrácodos y algunos tipos de briozoos, junto con graptolitos (grupo ya extinguido). Esta fauna está compuesta por una mayor diversidad de gremios, con formas pelágicas suspensívoras y carnívoras y especies epifáunicas con todas las variantes tróficas reconocidas por Bambach (1983) (suspensívoros con distintas alturas y movilidades, detritívoros, herbívoros y carnívoros). Los infáunicos siguen siendo mayoritariamente someros. Incluye abundantemente por vez primera formas coloniales, predadores y nadadores activos.

La Fauna Moderna lleva diversificándose desde el Cámbrico, primero lentamente y luego, sobre todo en los últimos 250 millones de años, de un modo más acusado. Además de la gran extinción de final del Pérmico (ver apartado de extinciones), sufrió notablemente la extinción del final del Cretácico hace 65 millones de años (Fig. 12C). Sus componentes más importantes son los bivalvos y gasterópodos, los peces, los equinoideos, los crustáceos malacostráceos y algunos tipos de briozoos, junto a otros grupos como reptiles y mamíferos. Sus componentes explotan los modos de vida de las faunas previas y se expanden notablemente las formas infáunicas (carnívoras, suspensívoras y detritívoras) y, en general, las formas predatoras (Bambach 1983).

En la diversificación secuencial de las tres faunas la expansión de cada una de las dos más tardías coincide con el declive de la fauna previa. La fauna que reemplaza

a la anterior tiene una tasa de diversificación inicial más baja y una diversidad máxima más alta (Sepkoski 1984).

De modo análogo se han descrito tres faunas sucesivas de tetrápodos terrestres (Benton, 1985) y cuatro floras evolutivas de plantas vasculares (Niklas et al. 1983) (Fig. 11). En este último caso, la primera flora está constituida por un grupo mal definido de plantas simples y primitivas, originadas en el Silúrico y desaparecidas al final del Devónico. La segunda flora, que aparece en el Devónico y tiene aún representantes vivos, como los licopodios, los equisetos (colas de caballo) o los helechos, introduce innovaciones como el crecimiento de plantas arbustivas y arbóreas o la heterosporia (en algunos grupos se producen micro y macrosporas que dan lugar a gametofitos masculinos y femeninos, respectivamente). La tercera flora, que surge también en el Devónico, está constituida por las plantas con semillas pero sin flores (lo que puede denominarse gimnospermas) que, como es bien conocido, han llegado hasta el presente con un elevado número de especies (p. ej., coníferas como los pinos, los cipreses, etc.) pero cuyo esplendor tuvo lugar durante el Mesozoico. La cuarta flora, constituida por las plantas con flor (angiospermas), empieza a registrarse en el Cretácico y en los últimos 100 millones de años ha pasado a dominar la vegetación de las tierras emergidas y de algunos fondos marinos. La sucesiva aparición de las tres últimas floras, con sus respectivas novedades evolutivas, supone en cada caso un importante incremento de la riqueza de especies que sigue, en conjunto, una pauta escalonada (Niklas et al. 1985).

Análisis de clados

Junto a los análisis de la diversidad global durante el Fanerozoico, un aspecto que ha atraído la atención de los paleontólogos en las últimas décadas ha sido la variación de la diversidad a lo largo del tiempo en el interior de los clados con buena representación fósil. Aunque se han hecho estudios analizando los cambios de diversidad a nivel genérico e, incluso, específico en algunos grupos, en la mayor parte de los casos se han analizado las variaciones del número de familias en el interior de órdenes o clases a lo largo del tiempo. Estas variaciones en riqueza de familias (o géneros, o especies) suelen representarse

en diagramas de huso (Fig. 13), en los cuales se reconoce un centro de gravedad que indica la posición de la diversidad media. Gould et al. (1987) propusieron que, cuando se analiza la diversidad de familias, los clados que aparecen antes en el registro geológico de un grupo tienden a tener los centros de gravedad más bajos. Dicho de otro modo, el número de familias es mayor en la historia temprana del grupo que en su desarrollo posterior. Un estudio de Anstey y Pachut (1995) sobre los briozoos paleozoicos confirma esta pauta, ya que la diversidad del nivel suborden y familia aparece al comienzo de su historia evolutiva, en el Ordovícico inferior. Las distancias morfológicas alcanzadas en los procesos de especiación tempranos, los que generan los distintos subórdenes y familias debieron ser mucho mayores que las posteriores. Esto significaría que la mayor cantidad de innovación de diseños, la disparidad de rasgos morfológicos que separa las especies agrupadas en las distintas familias, surge pronto, en los primeros momentos de la historia evolutiva del orden. En la evolución posterior del grupo predomina la homoplasia o reiteración continua de los caracteres ya aparecidos al principio. No obstante, otros muchos clados no parecen seguir esta regla en sus variaciones de diversidad.

A principios de los setenta se propuso que las variaciones de la diversidad de familias en el interior de los órdenes a lo largo del tiempo podrían ser aleatorias, dado que modelos estocásticos generados por ordenador son capaces de reproducir pautas de variación de la diversidad similares a las reconocidas en el registro fósil (Raup et al. 1973). Esta hipótesis, no obstante, fue posteriormente rechazada por las pautas que se observan en clados analizados, en los que la diversidad inicial es mayor que la aleatoriamente esperada (Gilinsky y Bambach 1986).

Enfocando el interés del estudio de los clados en su ecología y distribución espacial, puede observarse que, en la mayor parte de los grupos de organismos marinos, los primeros registros fósiles de taxones superiores (órdenes) se encuentran en sedimentos litorales y posteriormente el grupo, en su historia evolutiva, se extiende hacia ambientes más profundos de la plataforma y del resto del fondo oceánico. Por el contrario, los taxones de rango más bajo (familias, géneros, especies) pueden aparecer por primera vez tanto en medios litorales como en mar abierto (Jablonski et al. 1983, Jablonski y Bottjer 1990, Fortey y Owens 1990).

Interacción de clados

En el registro fósil son frecuentes los casos en los que el declive de un grupo de organismos coincide en el tiempo con la expansión de otro. Son muy conocidos, por ejemplo, el reemplazamiento de los sinápsidos no mamíferos por los dinosaurios en el Triásico (hace aproximadamente 200 Ma) y la posterior radiación de los mamíferos en sustitución de los dinosaurios después del Cretácico (hace unos 65 Ma). En estos ejemplos, como en otros similares, la reducción del número de taxones o, directamente, la

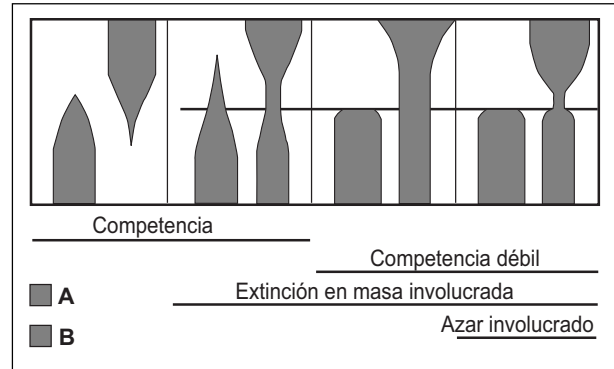


Figura 14. Modelos de reemplazamiento de clados. A clado reemplazado. B clado que reemplaza. El tope brusco y aplastado del clado A corresponde con una extinción en masa. Dibujado siguiendo a Benton (1996).

extinción de un clado es seguida por un incremento en la diversidad del otro. Tradicionalmente, estos reemplazamientos se han explicado como el resultado de la interacción, esencialmente de la competencia, entre los clados involucrados: a lo largo del tiempo el clado triunfador desplaza competitivamente al que declina, que puede acabar extinguiéndose.

Estudiando la sustitución de los braquiópodos por los bivalvos al comienzo del Mesozoico (hace 250 Ma), Gould y Calloway (1980) plantearon que los procesos ecológicos de competencia no podían explicar tal reemplazamiento. Este parece más bien el resultado de la distinta incidencia de la extinción en masa del final del Paleozoico en ambos grupos. Los bivalvos, menos afectados, fueron los que ocuparon los nichos dejados vacíos por los braquiópodos. Posteriormente, Benton (1987) propuso que analizando la geometría de los clados (los diagramas de huso) en el intervalo geológico del reemplazamiento puede estimarse en qué medida la competencia, por un lado, o la simple "suerte" frente a condiciones ambientales catastróficas, por otro, han condicionado el reemplazamiento (Fig. 14). Una geometría de "doble cuña", que corresponde al declive paulatino de un clado mientras el otro va diversificándose, puede reflejar un desplazamiento competitivo, mientras que la brusca reducción del clado sustituido indicaría un reemplazamiento oportunista. En este último caso, una fuerte alteración ambiental produce la extinción de un clado y el otro se expande por los nichos desocupados (ver apartado "Tras las extinciones").

En el primer supuesto, no obstante, quedaría por explicar cómo puede tener lugar la competencia entre clados. La competencia es una interacción que a escala ecológica se produce entre poblaciones o, si se quiere, entre especies. La competencia entre clados supondría la competencia especie a especie, entre las correspondientes a cada grupo que potencialmente ocupasen nichos similares. Las del clado triunfador compartirían características que les hacen ganar en todo los casos. Si esto es factible, queda por explicar el hecho de que un proceso de competencia entre dos especies dure varios millones de años. Para que así sucediera las diferencias en ventajas compe-

tivas de una especie con respecto a otra serían tan extraordinariamente pequeñas que el proceso, en su conjunto, podría perfectamente deberse al azar (Kemp 1999). Una posible explicación para las geometrías de doble cuña fue propuesta por Rosenzweig y McCord (1991) con su modelo de “reemplazamiento del ocupante”. El clado sustituido está compuesto por especies (ocupantes) que explotan una variedad de nichos a los que están adaptadas y no tienen por qué ser desplazadas competitivamente. En el clado triunfador, mientras tanto, aparece una novedad evolutiva que confiere ventaja a sus miembros y favorece la especiación en su interior. Estas especies disponibles irán sustituyendo a las ocupantes cada vez que alguna de ellas se extinga por las razones que sean y, finalmente, su clado será sustituido por el innovador. El ritmo de reemplazamiento lo marca, en definitiva, la tasa de extinción de las especies del clado sustituido y puede durar millones de años.

Estabilidad coordinada

Entre las múltiples cuestiones macroevolutivas debatidas en las últimas décadas se encuentra la de si pueden reconocerse en el registro fósil pautas que indiquen la existencia de fenómenos evolutivos en el nivel de la comunidad. Para Brett y Baird (1995) existe este tipo de pautas y, en concreto, en los ejemplos que analizan, la evolución de la mayoría de las especies individuales aparece directamente relacionada con la de los otros miembros de la comunidad a la que pertenecen. El cambio y la estabilidad evolutiva de los componentes de una determinada comunidad se realiza de modo coordinado.

De acuerdo con estos autores, en los depósitos marinos del Silúrico-Devónico de los Apalaches, pueden distinguirse asociaciones de fósiles características de cada medio (biofacies). Durante largos y determinados intervalos temporales, las especies de cada biofacies no sufren o apenas sufren cambios morfológicos, menos del 10% se extinguen y hay muy pocos inmigrantes. En cada biofacies, al menos el 65%, y generalmente más del 80%, de las especies están desde el comienzo hasta el final de cada uno de dichos intervalos, aunque a veces las proporciones relativas de dichas especies varían. Estos intervalos definen subunidades ecológico-evolutivas y pueden reconocerse 14 subunidades de este tipo en el ejemplo que estudian. Incluso las pautas generales de riqueza de especies, abundancia y estructura de gremios se mantienen bastante constantes para cada biofacies en cada subunidad.

Probablemente las faunas de cada biofacies sean capaces de seguir las fluctuaciones ambientales (las transgresiones y regresiones marinas son probablemente las más importantes en este caso), desplazándose tras sus hábitats preferidos. La selección estabilizadora en poblaciones grandes también debe de ser importante para condicionar la estabilidad morfológica reconocida en muchas especies. Además, las comunidades se muestran resistentes a la entrada de elementos nuevos, que no suelen quedarse como permanentes, ya que aparecen, en gran abun-

dancia a veces, y luego desaparecen bruscamente. Según concluyen Brett y Baird (1995), sólo los cambios ambientales grandes y rápidos parecen desequilibrar a las comunidades y favorecer la entrada de elementos exóticos.

En contraste con las observaciones anteriores, durante periodos geológicamente breves, menos de 500.000 años frente a los 5-7 Ma de cada subunidad de las antes mencionadas, se producen, más o menos simultáneamente, cambios faunísticos mayores en muchas biofacies. Algunas sufren más cambios que otras: las arrecifales se ven muy afectadas mientras que las litorales siliciclásticas experimentan variaciones más pequeñas. En general, sólo el 10-30% de las especies atraviesan sin extinguirse estos breves periodos, que son los límites de las subunidades ecológico-evolutivas. En estos breves intervalos, además, llegan muchas especies inmigrantes que se pueden instalar de modo permanente en la región estudiada.

Tras el periodo de cambio se inicia una nueva subunidad, en la que aparecen niveles de riqueza de especies, dominancia y estructura gremial distintos a los previos. Estos nuevos niveles permanecerán constantes durante varios millones de años de estabilidad coordinada.

Los intervalos breves de ruptura están, en algunos casos, relacionados con episodios de bajo nivel de mar que definen límites de secuencias estratigráficas, pero otros episodios de este tipo no afectan a las biofacies. En otros casos, las rupturas están relacionadas con transgresiones que producen anoxia generalizada y, a veces, hay una relación con cambios climáticos. En definitiva, los límites de las subunidades en el Silúrico-Devónico de los Apalaches coinciden con fenómenos globales.

Las subunidades ecológico-evolutivas de Brett y Baird (1995) son similares a los “biomeros” de trilobites definidos por Palmer (1965) que reconocía mantenimiento y cambio simultáneos en las asociaciones de trilobites del Cámbrico y Ordovícico Inferior. Algunos límites de estas subunidades ecológicas-evolutivas coinciden con límites de las unidades ecológico-evolutivas definidas por Boucot (1990). Este autor distingue a lo largo del Fanerozoico 12 unidades de este tipo en las cuales se pueden reconocer grupos de comunidades que apenas sufren cambios evolutivos: se mantienen los taxones dominantes y sólo los géneros y especies más escasos aparecen y se extinguen en su interior. Los grupos de comunidades de cada unidad surgen y desaparecen coetáneamente en periodos de ruptura, que Boucot (1990) ve coincidentes con grandes extinciones y subsecuentes radiaciones adaptativas (ver apartados posteriores). Para este autor, no hay una evolución continua de especies y de la diversidad sino que los cambios se concentran en los límites de las unidades ecológico-evolutivas. Es decir, las comunidades son esencialmente estables en composición y estructura a lo largo del tiempo geológico hasta que son completamente alteradas y dejan paso a otras radicalmente distintas.

Extinciones

Extinción, en su sentido más amplio, es la desaparición, la muerte, de un grupo de organismos, entendiendo

por grupo desde una población que ha estado viviendo en un área determinada hasta un grupo taxonómico de cualquier nivel. Las extinciones regionales o biogeográficas, que afectan a determinadas poblaciones en localidades o zonas concretas de la superficie terrestre están fuera de nuestro interés, entre otras razones por la posibilidad de ser reversibles desde un punto de vista histórico. Es decir, si la extinción afecta a una o varias poblaciones de una especie, que desaparece así de una zona pero continúa existiendo en otras, teóricamente siempre es posible que la especie vuelva a recuperar su antigua área de dispersión, volviendo a vivir en dicha zona. En el contexto de la macroevolución se pretende analizar las extinciones irreversibles que afectan a especies o taxones de nivel superior.

Las extinciones son y han sido fenómenos muy importantes en la naturaleza y han condicionado la historia de la vida prácticamente tanto como la aparición de novedades evolutivas. Raup (1991) estima que, a lo largo de su historia, en la Tierra han existido de cinco a cincuenta mil millones de especies, frente a los cuarenta millones que, en un cálculo muy optimista, opina que viven en la actualidad. Según tal estimación, aproximadamente sólo una de cada mil habría sobrevivido. Evidentemente, estas cifras son muy especulativas pero, sean cuales sean las cifras reales, apuntan a que las proporciones de especies extinguidas son impresionantes. En cualquier caso, indican que las extinciones no son, ni mucho menos, fenómenos secundarios y parece razonable preguntarse por qué desaparecieron esas especies y cómo lo hicieron.

Darwin consideraba que las especies desaparecen por interacciones, especialmente por competencia, con otras especies próximas. Las extinciones tendrían lugar como consecuencia de la aparición gradual de nuevas especies que conducirían a la desaparición, también gradual, de especies previas peor adaptadas a las condiciones ambientales del momento. Las apariciones y desapariciones súbitas de especies en el registro geológico serían debidas a la imperfección del registro fósil. Estas ideas gradualistas, que dominaron la mayor parte del siglo XIX y más de la mitad del XX, explicaban las importantes y evidentes concentraciones de extinciones en determinados intervalos del registro geológico como incrementos del ritmo evolutivo. En un trabajo ya clásico, Van Valen (1973), analizando las pautas de supervivencia de taxones de distintos tipos de organismos, como bivalvos, ammonoideos o mamíferos, observó que, en diagramas semilogarítmicos, las curvas de supervivencia de un grupo dado a lo largo del tiempo geológico son lineales (Fig. 15). Esta regularidad fue denominada Ley de Extinción Constante (Ley de Van Valen). Según esta ley, en el interior de un grupo dado, la probabilidad de extinción de un taxón permanece constante con el tiempo. Así, por ejemplo, las especies, géneros o familias de distintos grupos que Van Valen analiza mantienen la misma probabilidad de extinción tanto si están recién aparecidas como si llevan viviendo desde hace cientos de millones de años. Dicho de otro modo, una especie tiene la misma probabilidad de extinguirse que cualquier otra del mismo grupo, independientemente del tiempo geológico que lleve existiendo y el paso del tiempo

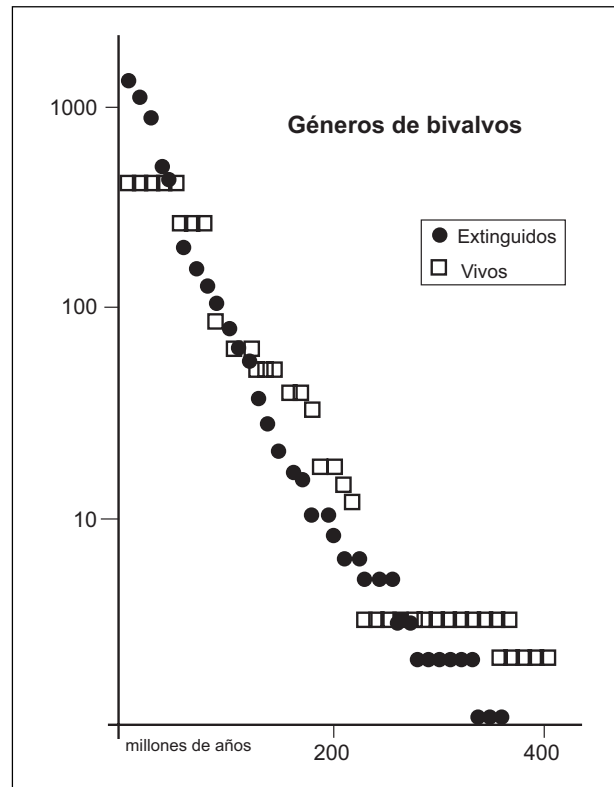


Figura 15. Curvas de supervivencia a lo largo del tiempo geológico (millones de años) de géneros de bivalvos. Realizado a partir de Van Valen (1973).

po no ha mejorado su adaptación o su capacidad de supervivencia. La explicación de Van Valen (1973) fue que los organismos que interaccionan en el interior de los ecosistemas van evolucionando progresivamente, siguiéndose los pasos unos a otros: una mejora en las presas es respondida por una mejora en los predadores (ver Capítulo 12) y el estatus de las interacciones se mantiene más o menos similar, manteniendo constante la probabilidad de que una especie sea eliminada por otras. Esta interpretación, que supone que las interacciones bióticas son las que controlan fundamentalmente la extinción de las especies, es conocida como la Hipótesis de la Reina Roja, en referencia al personaje de Alicia en el País de las Maravillas de Carroll. Esta hipótesis es difícil de contrastar con las posibilidades que ofrece el registro fósil, como lo son también las mejoras en la competencia, predación, resistencia a la predación, etc. Algunos análisis detallados de la supervivencia en el interior de grupos con buen registro fósil, como los foraminíferos planctónicos, parecen demostrar una extinción constante (Hoffman y Kitchell 1984). Por el contrario, otros estudios con los mismos grupos sugieren que la desaparición de taxones se concentra en determinados intervalos temporales. En este caso parece lógico pensar que son las alteraciones de las condiciones físicas del medio las que controlan los procesos de extinción (Wei y Kennet 1983).

En los años sesenta, autores como Schindewolf o Newell comenzaron a describir episodios catastróficos en la historia de la vida, recuperando un pensamiento

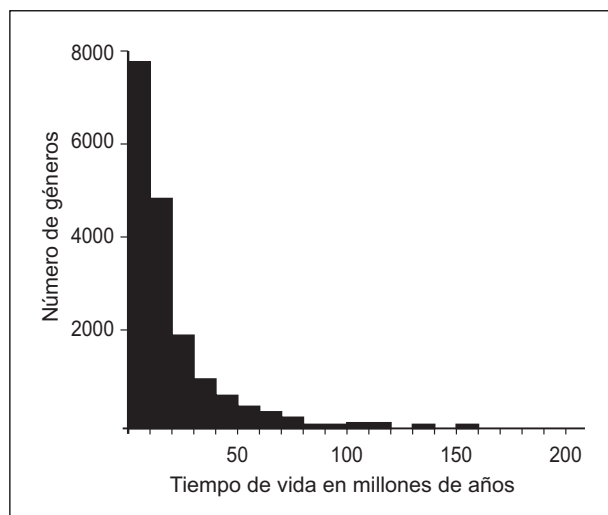


Figura 16. Distribución lognormal del número de géneros de animales en función de su duración en millones de años. Este tipo de distribuciones son muy comunes en la naturaleza. Dibujado siguiendo a Raup (1991).

catastrofista que había imperado a principios del XIX y cuyo representante más señalado fue Cuvier. A partir de los años ochenta hay un marcado incremento en el interés por las extinciones concentradas en determinados periodos de la historia geológica (extinciones en masa) que, según Hoffman (1989), se debió a: i) la teoría de Alvarez y colaboradores de que la extinción del final del Cretácico fue debida al impacto de un meteorito (ver más adelante); ii) la posibilidad de que las extinciones sean periódicas (Raup y Sepkoski 1984) y causadas por lluvias de cometas provocadas por una estrella gemela al sol no conocida (el asunto Némesis); y iii) que las consecuencias evolutivas de esas extinciones sean cualitativamente diferentes de cualquier otro fenómeno en la historia de la vida (Jablonski 1986).

Tipos de extinción. Extinción de fondo/extinción en masa

Se denomina extinción de fondo a la desaparición de unas pocas especies que se observa de modo más o menos continuo a lo largo del tiempo geológico. Estas desapariciones pueden ser el resultado de interacciones bióticas o deberse a cambios en el medio físico pero raramente, si es que hay algún caso, el registro fósil permite asegurar cuál es la causa precisa de una extinción. Raup (1991) propone que las extinciones se pueden considerar fenómenos demasiado complejos, afectados por múltiples factores difícilmente reconocibles y analizables. Al igual que otros fenómenos de este tipo se puede suponer que ocurren al azar. Esto no quiere decir que no estén determinados por causas concretas, sino que sólo son predecibles en términos de probabilidades (Raup 1991). En este contexto, puede suponerse que las especies siguen un paseo aleatorio “(random walk)”: en cada momento pierden o ganan efectivos, sin depender de que previamente hayan perdido o ganado. De acuerdo con las pautas de un paseo aleatorio, si no hay un límite superior en el número

de componentes (y en el caso de las especies teóricamente no lo hay) su destino es alcanzar antes o después el límite inferior, que es la desaparición de su último efectivo, fenómeno conocido como “quiebra del tahir” (“gambler’s ruin”). Desde esta perspectiva, la extinción de cualquier grupo de organismos resulta inevitable, la cuestión importante es cuánto tarda en tener lugar. Cuanto mayor sea el número de efectivos es más probable que la extinción se dilate en el tiempo, ya que es más improbable que se acumulen pérdidas continuas y sucesivas de elementos. El paseo aleatorio para los géneros tiene, del mismo modo, un límite inferior (extinción) que cabe esperar que se alcance en un momento dado, pero que tiene más probabilidades de ocurrir antes si el número de especies es menor. La diversidad específica de los géneros es un factor favorable para su supervivencia, aunque su extinción final es tan inevitable como la de su última especie. En general, por tanto, la extinción de un grupo es más probable cuando tiene pocos efectivos. Una especie de amplia distribución geográfica tiene más probabilidades de sobrevivir, dado que está compuesta de numerosas poblaciones. Por razones similares, un género cosmopolita, que suele incluir más especies que uno endémico, tendrá una mayor longevidad. Dado que cualquier género o familia comienza por una sola especie, su supervivencia dependerá de su capacidad de especiación; es decir, de crear numerosos efectivos que reduzcan su probabilidad de extinción.

En la actualidad, tal como predicen, por otra parte, las mismas leyes del azar, se puede reconocer que i) la mayor parte de los géneros y de las especies tienen escasa duración (Fig. 16); ii) la mayor parte de las especies tienen escasos efectivos; iii) la mayor parte de los géneros tiene pocas especies y iv) la mayor parte de las especies ocupan áreas geográficas restringidas (Raup 1991). Estas distribuciones log-normales, marcadamente sesgadas hacia una gran abundancia de los grupos con escaso número de efectivos, hacen que las extinciones de especies y géneros sean fenómenos muy probables en la naturaleza. Esta elevada probabilidad parece suficientemente confirmada con las cifras que se aportaban al comienzo del capítulo, que indican que de cada mil especies que hayan existido sólo una ha llegado hasta nuestros días.

En los últimos años se ha prestado especial atención a los episodios, relativamente breves desde un punto de vista geológico, en los que se produce un elevado número de extinciones. En algunos de estos episodios sólo desaparecieron especies de determinados grupos, como ocurrió con los grandes mamíferos en el Pleistoceno. En otros, sin embargo, se puede observar la desaparición de especies de muy diferentes grupos, desde foraminíferos planctónicos a vertebrados terrestres. A estas extinciones, que tienen lugar en un intervalo geológicamente breve y que afectan a taxones distribuidos en un amplio rango ecológico y biogeográfico, se las denomina extinciones en masa. De entre ellas destacan 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 (Fig. 17).

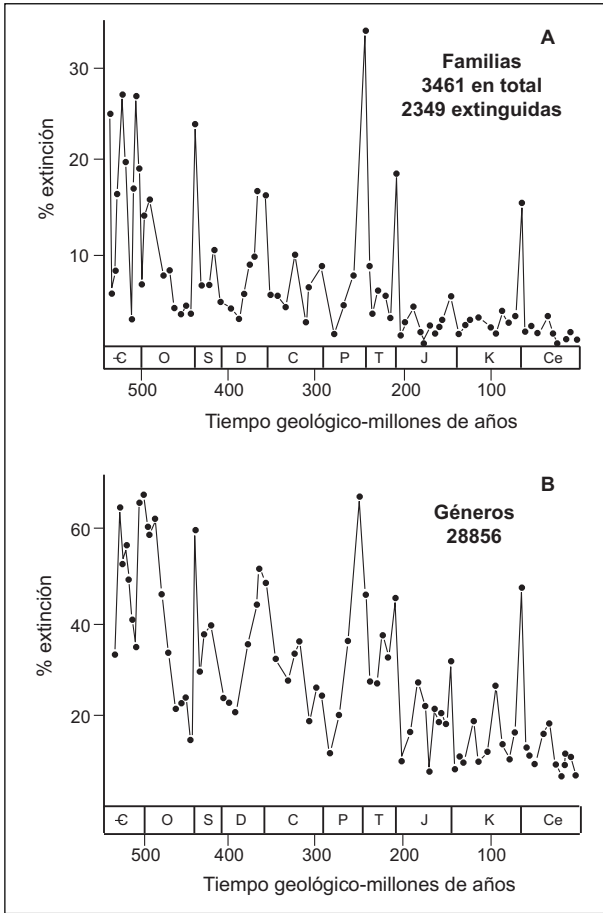


Figura 17. Porcentaje de extinción de familias (A) y géneros (B) a lo largo del Fanerozoico. Realizado a partir de Sepkoski (1996). Los grandes picos definen las extinciones en masa. Iniciales de periodos como en la Fig. 7.

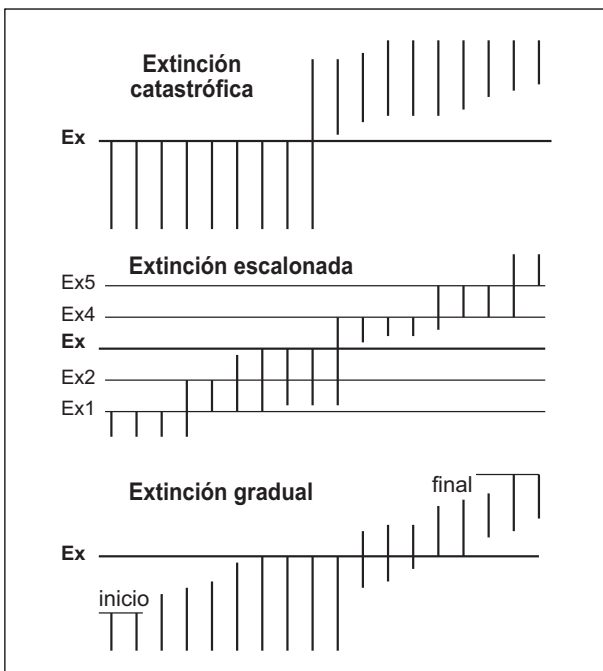


Figura 18. Tipos de extinciones en masa en función del registro estratigráfico de la desaparición (aparición) de taxones. Ex1-Ex5 extinciones escalonadas. Realizado siguiendo a Kauffman (1988).

En la actualidad, las extinciones en masa reconocidas se pueden acotar en intervalos geológicos que tienen menos de 3 Ma y la mayor parte menos de 1 Ma. Aunque no se pueda asegurar su carácter súbito, pueden llamarse extinciones en masa, ya que es la mejor forma de denominar, por ejemplo, una desaparición de más del 80% de las especies, como ocurrió al final del Pérmico, o del 65%, como sucedió en el límite Cretáceo-Terciario.

De acuerdo con las pautas de extinción (y aparición) a lo largo del tiempo de los taxones involucrados, pueden reconocerse varias categorías en las extinciones en masa (Fig. 18) (Kauffman 1988):

Extinciones en masa catastróficas. Tienen lugar en un intervalo temporal de días a centenares de años. Están relacionadas con perturbaciones globales marcadas y puntuales. La extinción del final del Cretáceo puede ser un ejemplo, aunque es más compleja de lo que se pensaba inicialmente. En su conjunto se extiende a lo largo de 2-3 millones de años, pero existe un fenómeno puntual muy acusado.

Extinciones en masa escalonadas. Se producen en episodios sucesivos, ecológicamente selectivos y geológicamente breves (menos de 100.000 años), espaciados entre 100 y 500.000 años. El conjunto se extiende entre 1 y 3 Ma. Entre episodios se puede regenerar el ambiente y aparecer nuevas especies, normalmente de gran interés en el resultado final de la extinción. La extinción del Cenomaniense-Turonense (Cretáceo superior) es el mejor ejemplo de este tipo.

Extinciones en masa graduales. Son procesos que duran entre 1 y 3 Ma, en los que las tasas de extinción son mayores que las de especiación. Las pautas son similares a las de las extinciones de fondo pero más aceleradas. Los factores desencadenantes son globales, como por ejemplo cambios importantes en el nivel del mar. La extinción del final del Pérmico tiene características de este tipo.

Reconocimiento de las extinciones en masa

Los modelos anteriores son aproximaciones a una realidad compleja afectada por sesgos tafonómicos, taxonómicos y bioestratigráficos que complican su reconocimiento. Para precisar la magnitud de las extinciones y su ritmo, hay que evaluar los criterios usados para su definición.

Raup (1989), entre otros, analiza los posibles efectos del registro fósil (tafonómicos y bioestratigráficos) sobre la percepción de las extinciones en masa y concluye que hay varios tipos de perturbaciones, que se pueden resumir en:

1.- Una extinción en masa puede aparecer como súbita cuando no lo es, debido al "efecto hiato"; esto es, a la ausencia de datos para un intervalo relativamente amplio por una laguna estratigráfica. La falta de información que la laguna supone hace que los resultados de un proceso 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 lapso temporal más o menos grande.

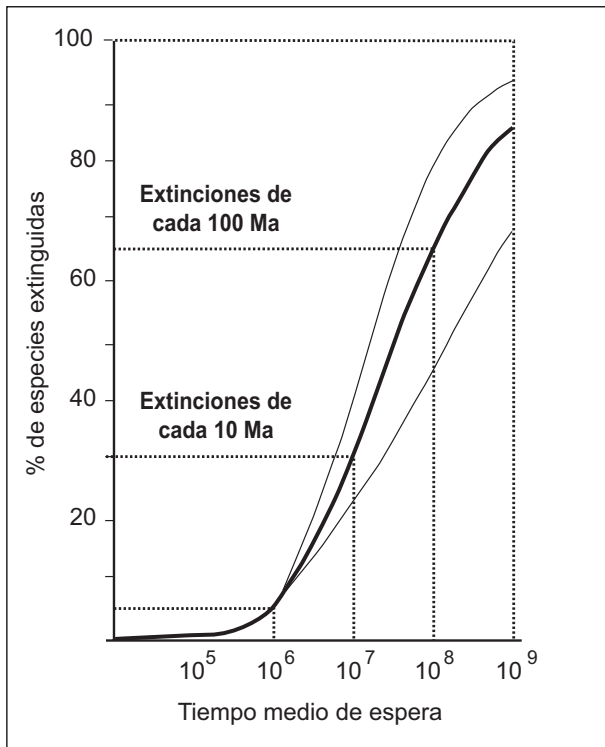


Figura 19. Curva de la muerte. La curva se ha calculado empíricamente a partir de los datos de 20.000 géneros, con extinciones acumuladas en intervalos de 10.000 años. La curva señala los tiempos de espera para cada magnitud de extinción, medida en porcentajes de especies afectadas. Dibuja-do a partir de Raup (1991).

2.- Extinciones que en realidad son súbitas pueden parecer graduales debido al “efecto Signor-Lipps”. Un muestreo defectuoso o poco intenso permite reconocer sólo las formas más frecuentes. La mayor parte de las especies, como ya se ha comentado, incluyen pocos individuos. En consecuencia, la mayor parte de las especies fósiles aparecen representadas por muy pocos ejemplares por lo que es improbable que su último registro como fósiles corresponda con su desaparición real. La última aparición de un fósil en una secuencia indica que aún estaba vivo en ese momento, no que se extinguió en él. A esto hay que añadir lo improbable que es la conservación de restos de todos los taxones que desaparecen en el nivel de máxima extinción. La apariencia de una desaparición gradual y progresiva puede deberse, por tanto, a un goteo del registro de ejemplares fósiles. Los sucesivos trabajos de Ward y colaboradores en las secciones estratigráficas del Cretácico superior de la región de Zumaya (Guipuzcoa) pueden ser un buen ejemplo de lo anterior, ya que los repetidos muestreos han ido acercando progresivamente los últimos registros de ammonites al horizonte del límite Cretácico-Terciario (Ward, 1990).

3.- Finalmente, la apariencia brusca o escalonada de una extinción puede ser el resultado artificial de la localización temporal de los hallazgos de fósiles o de deficiencias en la correlación temporal entre distintas secciones. Si, por ejemplo, se utiliza la desaparición de una serie de especies como criterio de correlación, se asume la coeta-

neidad de esa desaparición en todas las secciones en que se observe, convirtiendo en brusca e instantánea esa extinción a nivel regional o global, con un razonamiento que corre el riesgo de ser circular.

Para evaluar la fiabilidad del registro fósil existen métodos, como los de Strauss-Sadler (1989) y Marshall (1990), que estiman los intervalos de posible existencia de un taxón en la columna estratigráfica, con una fiabilidad del 95%, a partir de las muestras reales que se tienen del taxón. En general, no obstante, puede decirse que, aunque el conocimiento del registro paleontológico cambia y mejora, las grandes pautas de cambio en la diversidad a lo largo del tiempo geológico permanecen estables, de lo que se desprende que nuestro conocimiento actual es significativamente bueno (Sepkoski 1993, Benton 1995).

Las extinciones en masa graduales se dan por la extinción escalonada y continua de especies a lo largo de un intervalo de tiempo, por la pérdida progresiva de efectivos de las especies o por reducción progresiva del área de dispersión de las especies presentes. Esta reducción de efectivos y de su distribución acentuará aun más los sesgos de los procesos de fosilización y taxonómicos que pueden conducir a una acentuación artificial de una extinción en masa (“efecto de reducción de la diversidad, de los efectivos o de la distribución”).

Puede plantearse si las extinciones en masa son fenómenos cualitativamente distintos de la extinción de fondo o simples incrementos en la tasa de desaparición de especies. Una extinción en masa probablemente sólo es un caso extremo de un ritmo variable de extinción. Raup (1991) con su “curva de la muerte” (Fig. 19) plantea que las extinciones en masa son un extremo de un continuo en las frecuencias con que tienen lugar sucesos de diferente intensidad. La curva de la muerte indica el riesgo de que ocurran extinciones de distinto grado y la frecuencia de las de carácter catastrófico. La curva se ha calculado empíricamente a partir de los datos de 20.000 géneros, con extinciones acumuladas en intervalos de 10.000 años, por lo que no detecta bien las diferencias entre extinciones verdaderamente puntuales y otras más extendidas en el tiempo, dentro de esos 10.000 años. La curva señala los tiempos de espera para cada magnitud de extinción, con información del tipo: hay que esperar un millón de años para que ocurra una extinción que afecte al 5% de las especies vivientes y 100 millones para una que aniquile el 65%. Conceptualmente es similar a las curvas que se emplean para la predicción de catástrofes naturales, como inundaciones o terremotos.

Aunque cuantitativamente sólo sean un extremo de un ritmo variable, las extinciones en masa son fenómenos singulares dentro de la historia de la vida, ya que únicamente en ellas desaparecen taxones dominantes, se eliminan comunidades enteras y se dan cambios evolutivos a gran escala (Hallam y Wignall 1997). Aunque sea difícil de probar, las extinciones en masa pueden seguir unas reglas diferentes de las de fondo, ya que la correlación entre la intensidad de las causas y sus efectos puede no ser li-

neal. Una extinción de especies por encima de un determinado umbral puede romper la estructura de los ecosistemas, con consecuencias evolutivas de gran magnitud.

Selectividad de las extinciones

Analizando las pautas del registro fósil, la supervivencia diferencial frente a las extinciones puede incluirse en tres categorías distintas: 1) debida a determinados rasgos biológicos; 2) debida a la adscripción taxonómica; o 3) debida a la distribución geográfica (McKinney 2001).

Son conocidos algunos ejemplos de resistencia a la extinción de fondo debida a características biológicas concretas. Por ejemplo, las especies de braquiópodos paleozoicos cementados al sustrato son más longevas que las especies pedunculadas y los ammonites platíconos (conchas de crecimiento medio) tienen una tasa de extinción mayor que los oxiconos (crecimiento rápido y sección aguda), menos ornamentados.

En el caso de los dinosaurios se ha aludido al gran tamaño corporal como un carácter que favoreció su extinción. También se ha supuesto que el gran tamaño promovió la extinción de los rudistas (unos bivalvos con valvas muy modificadas adaptados a la vida sésil que vivieron durante el Jurásico y el Cretácico) y de los mamíferos que desaparecieron al final del Pleistoceno (LaBarbera 1986). No obstante, aparte de los rudistas, las especies de moluscos de gran tamaño no parecen ser selectivamente afectadas en la extinción del final del Cretácico (Jablonski 1996). La extinción, tanto de fondo como en masa, se ve favorecida por varias características biológicas que pueden, en conjunto, resumirse en un elevado grado de especialización y una baja abundancia (Tabla 1) (McKinney 2001). Adicionalmente, en algunas extinciones en masa han perecido selectivamente los organismos planctónicos, los epifáunicos y los suspensívoros.

Es indudable que en las extinciones en masa la desaparición de determinados taxones es selectiva. Así, por ejemplo, el número de especies de dinosaurios extinguidas al final del Cretácico es significativamente superior al que correspondería como proporción general de especies desaparecidas durante la extinción del límite Cretácico-Terciario. Como muestra Raup (1991), el 100% de los distintos grupos de dinosaurios se extinguieron mientras que, como media, sólo un 43% de las especies de vertebrados registradas en depósitos continentales del Cretácico superior de Estados Unidos desaparecieron. Puede pensarse que los dinosaurios, u otros grupos selectivamente afectados por una extinción en masa, comparten características biológicas que resultan negativas frente a tal extinción. No obstante, tales características hasta el momento resultan difíciles de concretar.

Para los géneros, tener una mayor diversidad específica confiere resistencia a la extinción de fondo pero no es significativa para la supervivencia durante las extinciones en masa, según se desprende de los datos del final del Cretácico analizados por Jablonski (1986): El 42% de los géneros de bivalvos y gasterópodos que sobrevivieron y el 40% de los que perecieron eran géneros ricos en espe-

Tabla 1

Rasgos biológicos que favorecen la extinción

Especialización	Abundancia
Estenotermia	Poca abundancia media
Nivel trófico alto	Distribución areal reducida
Dieta especializada	Baja densidad
Simbiosis	
Tamaño corporal grande	
Baja fecundidad	
Longevidad	
Desarrollo ontogenético lento	
Complejidad morfológica	
Comportamiento complejo	
Movilidad reducida	

Tabla 2

Porcentaje de extinción en distintos niveles taxonómicos en la extinción en masa del final del Cretácico.

Grupos	% de desapariciones
Phyla	0
Clases	1
Órdenes	10
Familias	14
Géneros	38
Especies	65-70

cies. En los gasterópodos, en alguna región, incluso sobrevivieron más los géneros más pobres en especies.

Son muchos los ejemplos de selectividad frente a las extinciones relacionada con el tipo de hábitat y la distribución geográfica. Durante el Cretácico, puede reconocerse que las especies de moluscos tienen mayor probabilidad de supervivencia si tienen una gran área de dispersión y, de modo similar, los géneros compuestos de numerosas especies con gran extensión geográfica tienen un rango temporal más amplio (Jablonski 1986). Los géneros más cosmopolitas sobrevivieron diferencialmente en la extinción en masa del final del Cretácico, ya que su supervivencia es cinco veces mayor que la de los endémicos. Por el contrario, la distribución geográfica es indiferente para la supervivencia de las especies (Jablonski 1986). La supervivencia de géneros de moluscos con especies de mar abierto es mayor que la de los endémicos litorales. Por último, en otros niveles taxonómicos, los taxones superiores de los organismos marinos tienden a sobrevivir mejor que los terrestres (McKinney 2001).

Aparecen también aspectos selectivos en las pautas latitudinales de las extinciones. Los taxones tropicales y subtropicales parecen más lábiles a las extinciones en masa que los de latitudes más altas (Cooper 1977, Stanley 1988). Este fenómeno puede reflejar el marcado endemismo de las faunas y floras tropicales, pero también se han propuesto explicaciones de carácter ecológico, como la estabilidad de las condiciones ambientales en las zonas cálidas, que sufren escasas variaciones a lo largo

del tiempo de evolución normal, así como la alta diversidad y el predominio de los factores bióticos en esos medios. Determinados cambios en las condiciones físicas ambientales podrían producir la extinción de algunos grupos, lo que induciría cambios profundos en el ecosistema que conducirían a la extinción en masa. Las extinciones afectarían especialmente a los sistemas arrecifales. La extensión de las zonas cálidas ha sido muy superior a la actual hasta prácticamente la mitad del Cenozoico (hace unos 40 millones de años), por lo que las extinciones en masa habrán tenido más incidencia de la que podríamos suponer con la distribución actual de zonas climáticas.

No obstante, las bases de datos utilizadas hasta el momento son excesivamente pequeñas para que generalizaciones como las anteriores sean concluyentes (Raup 1991). De hecho, la aplicación de modelos estocásticos, como los de “campo de tiro” (“Field of Bullets”) y el “método de rarefacción inversa de especies”, sugieren que no hay selección taxonómica o de caracteres en las extinciones (Raup 1991).

Supongamos que en una extinción los individuos desaparecen al azar, sin relación con las especies a las que pertenecen, en un supuesto de múltiplos de 10 (10 individuos por especie, 10 especies por género, 10 géneros por familia, etc., en un único filo). Sería un modelo de “campo de tiro”, ya que los individuos “caen” al azar sin depender del grupo al que pertenecen. Si mueren el 75% de los individuos no desaparecerá ningún filo: sólo hay uno y éste pierde el 75% de sus efectivos. Cada clase tiene 100.000 individuos por lo que no es probable que se extinga ninguna. Según descendemos en la jerarquía la desaparición de taxones por azar es cada vez más probable y para las especies la probabilidad es del 5%. Este modelo no es realista al suponer la uniformidad en el número de taxones incluidos en cada taxón de orden superior, que en la naturaleza es manifiestamente muy variado. Sin embargo, explica la mayor dificultad de la desaparición de taxones de alto nivel, observada, en general, en las extinciones en masa conocidas.

El método de rarefacción inversa sirve para estimar el número de componentes de un determinado nivel taxonómico afectados por una extinción si se conocen el número de desaparecidos de niveles taxonómicos superiores. La curva se basa en datos experimentales actuales sobre el número de especies que corresponden a un determinado número de géneros y familias y asume que las especies desaparecen al azar, sin dependencia de su afiliación taxonómica. La aplicación de este método a la extinción del límite Cretácico-Terciario genera unos valores numéricos que coinciden con los datos que se conocen del registro fósil (Tabla 2).

Dado que el método asume que la extinción de las especies es al azar y no depende del grupo al que pertenecen o del hábitat que ocupan, la buena coincidencia de sus predicciones con los datos disponibles de la extinción del final del Cretácico parece indicar que la desaparición de los distintos taxones no fue selectiva, excepción hecha de algunos grupos, como los dinosaurios, ya comentados.

Resumiendo las distintas pautas observadas en el registro fósil, las extinciones en masa pueden tener distinta incidencia en los procesos evolutivos. En unos casos simplemente aceleran los procesos de las extinciones de fondo. Las especies que tienen mayor riesgo de extinción en épocas normales son las que sufren mayor extinción en las catastróficas, es decir los rasgos biológicos y la adscripción taxonómica que favorecen la extinción de fondo facilitan también la extinción en masa. Este tipo de comportamiento frente a las extinciones fue denominado por Raup (1991) “juego limpio” (“fair game”). Según este mismo autor, una “selectividad caprichosa” (“wanton selectivity”) se da cuando los caracteres biológicos y la pertenencia a un grupo de organismos favorecen de modo distinto la supervivencia en las extinciones de fondo y en masa. Por último, una selectividad de “campo de tiro” tiene lugar cuando en la extinción en masa se extinguen taxones al azar y la supervivencia es un asunto de suerte.

Por lo expuesto en este apartado, es fácil entender que las extinciones en masa tengan consecuencias evolutivas transcendentales. Las adaptaciones que favorecen la supervivencia y diversificación en tiempos normales no necesariamente tienen relación con las características biológicas que mejoran la supervivencia en las extinciones en masa. Las extinciones en masa hacen desaparecer taxones que no son lábiles a la extinción de fondo, por estar bien adaptados. Esta “selección no constructiva” puede alterar significativamente los procesos evolutivos de corta y larga duración y hacer desaparecer taxones que estaban viviendo sin dificultades en las épocas normales previas. Las extinciones en masa pueden eliminar especies o clados más o menos endémicos y en vías de extinción, pero también a otros de éxito, con escasa o amplia distribución geográfica, cuyo único defecto fue tener la “mala suerte” de estar en el sitio equivocado en el peor momento.

Causas de las extinciones en masa

Diversos fenómenos han sido propuestos como posibles causas de las extinciones en masa a lo largo de la historia de la Geología y Paleontología. En algunos momentos, especialmente a principios de los años ochenta, en la estela de la aceptación de la hipótesis de Alvarez et al. (1980) de que la extinción del final del Cretácico, popularizada como la extinción de los dinosaurios, había sido causada por el impacto de un cuerpo celeste, se ha buscado un único tipo de causa para explicar todas las grandes extinciones. En la actualidad, no obstante, la opinión mayoritaria es que los factores desencadenantes han sido distintos en cada caso y que las extinciones en masa pueden haberse producido por un entramado de fenómenos que actuaron conjuntamente en un intervalo determinado. Aún así, conviene detallar cuáles son las causas que han sido propuestas para explicar las extinciones mayores. Se pueden clasificar en causas terrestres y extraterrestres, en función de que impliquen procesos propios de la Tierra (mantélicos, corticales, climáticos, etc.) o fenómenos originados por el Sol u otros cuerpos extraterrestres.

Entre las causas terrestres se han diferenciado varios tipos: (1) Cambios en el nivel del mar. A grandes rasgos, hay una buena coincidencia temporal entre episodios de extinciones en masa y cambios importantes en el nivel global del mar. Las cinco mayores extinciones, en concreto, acontecen en picos de bajo nivel del mar en la curva de las variaciones del nivel del mar global a lo largo del tiempo geológico (curva eustática global) (Hallam 1984), aunque también es cierto que otros picos acusados de bajo nivel del mar no corresponden con ninguna extinción notable. Las variaciones importantes de nivel del mar pueden tener dos consecuencias fundamentales para las biotas marinas: a) Las bajadas de nivel del mar (regresiones) reducen los hábitats marinos someros (Newell 1967) y pueden, por ello, promover la extinción de las especies que viven en las plataformas continentales; y b) las subidas del nivel del mar (transgresiones) tras un periodo de nivel de mar bajo van acompañadas de formación de masas de agua anóxicas que pueden también ser letales para las especies de las plataformas continentales. De hecho, varias extinciones en masa van acompañadas de la formación de arcillas negras ("black-shales") y valores anómalos de los isótopos estables de carbono, que indican condiciones anóxicas en las aguas de los fondos marinos.

(2) Volcanismo. Además de por la desaparición brusca de numerosas especies de distintos grupos, la extinción de final del Cretácico está marcada en el registro geológico por una fuerte anomalía geoquímica. Hay un pico de abundancia de iridio, elemento generalmente muy escaso en la corteza terrestre. También aparecen granos de minerales (cuarzo) con señales de impacto. Estos hechos, que dieron lugar a la hipótesis del impacto de uno o varios cuerpos extraterrestres, según algunos autores pueden explicarse por una inusual actividad volcánica en la Tierra en el periodo considerado (Hallam 1987). La emisión de enormes masas de basaltos procedentes del manto terrestre podría explicar el enriquecimiento de iridio y el volcanismo explosivo coetáneo las señales de metamorfismo de impacto en los granos de cuarzo. Como puede suponerse por extrapolación de la actividad volcánica actual, las erupciones volcánicas pueden producir grandes perturbaciones ambientales. En erupciones de gran magnitud, la emisión de grandes cantidades de gases sulfatados provocaría lluvias ácidas, alteraciones de la química oceánica y, junto con las cenizas volcánicas, causarían un enfriamiento global.

(3) Climáticas. Tanto los cambios de nivel del mar como el volcanismo pueden, tal como hemos apuntado, producir transformaciones en el clima. No obstante, también han sido propuestos como causas de las extinciones en masa enfriamientos globales de escala temporal geológica e independientes de los cambios de nivel del mar o de la actividad magmática (Stanley 1984). Sin embargo, excepto para la extinción del tránsito Eoceno-Oligoceno, los datos conocidos no apoyan esta hipótesis en la mayoría de las grandes extinciones del Fanerozoico.

Sin duda las causas de origen terrestre pueden actuar conjuntamente y tener su origen último en determinados procesos tectónicos de gran escala que impliquen a la vez

cambios globales del nivel del mar e incremento de la actividad volcánica, que provocan alteraciones atmosféricas.

Las anomalías geoquímicas de iridio y la presencia de cuarzo con metamorfismo de impacto que se registran coincidiendo temporalmente con la extinción en masa del final del Cretácico renovaron a principios de los ochenta el interés por las causas extraterrestres de las grandes extinciones. Históricamente ya se había aludido a fuertes alteraciones en la radiación solar o a flujos masivos de radiación cósmica para explicar la desaparición masiva de especies en episodios concretos de la historia de la Tierra. Los datos y las hipótesis de Álvarez et al. (1980), Alvarez (1987), etc., se centran, sin embargo, en el impacto de un cuerpo extraterrestre (un asteroide o un cometa) y, desde entonces, se han estado buscando evidencias de este tipo de impactos para interpretar las extinciones en masa del Fanerozoico.

El choque de un asteroide grande, de unos 10 km de diámetro, produciría enormes perturbaciones ambientales a escala global: las partículas generadas por el impacto darían lugar a una nube de polvo que produciría primero oscuridad y enfriamiento y, posteriormente, un efecto invernadero con calentamiento global y lluvias ácidas. El conjunto de estos fenómenos pudo haber provocado la extinción en masa del final del Cretácico, y haber participado en mayor o menor medida en otras extinciones.

En algunos casos, como en el límite Eoceno-Oligoceno, aparecen microtectitas (granos de vidrio) que pueden atestiguar el choque de un cuerpo extraterrestre; en otros, puede correlacionarse la formación de un cráter de impacto con el conjunto de evidencias relacionadas con la extinción en masa del Cretácico final (Cráter de Chixulub, Yucatán, Méjico).

En la búsqueda de regularidades en los fenómenos de extinción en masa del Fanerozoico, con el objeto de encontrar una causa común a todas ellas, Raup y Sepkoski (1984) analizaron el reparto temporal de las extinciones mayores a lo largo de los últimos 250 millones de años, desde la gran extinción del final del Paleozoico (final del Pérmico). Estos autores plantearon que los episodios mayores de extinción tenían lugar, con una marcada periodicidad, cada 26 Ma. Los evidentes desajustes de los picos registrados de extinción con dicha periodicidad fueron atribuidos a los errores y lagunas en la escala geológica y a las imprecisiones en la datación absoluta de algunas extinciones. No obstante, en la actualidad la existencia de tal periodicidad se considera, al menos, como dudosa.

En resumen, las extinciones pueden haber seguido diversas pautas y sus causas pueden haber sido complejas y de distinto origen. Parece claro, no obstante, que no todas se produjeron del mismo modo ni hubo una causa común para todas ellas.

Algunos ejemplos de extinciones en masa

Podemos ejemplificar distintas pautas y procesos en las extinciones en masa analizando someramente algunas de las más importantes.

Extinción del final del Ordovícico

Esta extinción tuvo lugar hace unos 440 Ma y parece ser la culminación de una serie de extinciones menores que ocurrieron a lo largo del Ordovícico. Fue una extinción escalonada con dos fases mayores (Brenchley 1990). Desaparecieron hasta el 85% de las especies (28% de familias) según Raup (1995), especialmente graptolitos, trilobites pelágicos y conodontos (grupo de vertebrados ya extinguido del que se preservan piezas de fosfato/carbonato cálcico), así como braquiópodos, briozoos, corales y poríferos. Es, en cuanto al porcentaje de taxones afectados, la segunda extinción más importante del Fanerozoico.

Pudo producirse por una secuencia de fenómenos que alteraron sustancialmente las condiciones oceanográficas. En una primera fase tuvo lugar un enfriamiento global que desembocó en una glaciación. El descenso del nivel del mar relacionado con la glaciación redujo los hábitats marinos someros, ya que emergieron las plataformas continentales. Con el calentamiento global posterior se produjo un subida del nivel del mar que provocó condiciones anóxicas en las plataformas continentales, lo que condujo a la segunda fase de extinción (Hallam y Wignall 1997).

Extinción del final del Pérmico

Pasa por ser la mayor extinción de la historia de la vida, ya que desaparecieron entre el 85 y el 90% de las especies (Erwin 1996). Ocurrió hace unos 250 Ma. Afectó a organismos marinos como trilobites, braquiópodos, ammonoideos, corales y foraminíferos, pero también a formas terrestres como plantas vasculares, insectos y tetrápodos. Parece que duró alrededor de 10 Ma en una cadena de acontecimientos que finalmente se aceleraron en los últimos 1-2 Ma (Hallam y Wignall 1997), es decir no fue un fenómeno súbito (Erwin 1996). La secuencia de sucesos se inicia con una bajada generalizada del nivel del mar, probablemente acompañada de glaciación, que afectó especialmente a faunas y floras tropicales. Tras este episodio hay una cierta diversificación de algunos grupos, como los foraminíferos, que precede la gran crisis del final del Pérmico. Al mismo tiempo, el nivel del mar se recupera y no deja de subir hasta varios millones de años después de la extinción en masa. De acuerdo con las evidencias de geoquímica isotópica, el episodio final pudo comenzar con un incremento de CO₂ en la atmósfera producido por la oxidación masiva de depósitos previos de carbón, acentuado por las emisiones de CO₂ debidas a la actividad volcánica de gran magnitud que tuvo lugar en el nordeste de Asia (Siberia). El incremento de anhídrido carbónico provocó un efecto invernadero y un calentamiento global, que condujo al estancamiento de los océanos que acabaron fuertemente estratificados y con condiciones anóxicas. Debido a esta situación, en los océanos tuvo lugar un colapso de la productividad que destruyó los ecosistemas marinos (Hallam y Wignall 1997).

Extinción del final del Cretácico

Es la más famosa, tanto por ser la extinción que acabó con los dinosaurios como por ser la que más evidencias ha tenido en las últimas dos décadas de estar causada por el impacto de un cuerpo extraterrestre. Desaparecieron del 65 al 75% de las especies preexistentes (en este sentido no es de las extinciones en masa más exageradas), especialmente de equinodermos, braquiópodos, ammonoideos, bivalvos, corales y foraminíferos, nanofósiles calcáreos y dinoflagelados, además de los populares dinosaurios. Aunque para la mayoría de los autores es el mejor ejemplo de extinción en masa súbita, otros creen que tuvo un cierto carácter escalonado (Kauffman y Hart 1996).

Las evidencias extendidas por localidades a lo largo y ancho del planeta de la anomalía de iridio, los granos de cuarzo con metamorfismo de choque, las microtectitas y algún ejemplo de cráter de impacto, indican que tuvieron lugar uno o varios impactos de cuerpos extraterrestres. No obstante, en la misma época coincidió una fuerte actividad volcánica de naturaleza basáltica (en el Deccan, India), el nivel del mar global bajó fuertemente, se observan anomalías anóxicas en los océanos y hubo un enfriamiento global. Es decir, probablemente hubo un conjunto de factores que contribuyeron a deteriorar los ecosistemas y facilitaron la extinción en masa, incluso si ésta tuvo lugar por un impacto.

Tras las extinciones en masa

Hasta ahora nos hemos ocupado de las fases destructivas de las extinciones en masa, en las que, por unas u otras razones, y con pautas diversas, desaparecen una serie de taxones. No obstante, como crisis bióticas de primer orden, las extinciones en masa tienen un impacto sobre el mundo orgánico que queda también reflejado en el registro fósil de las etapas geológicas posteriores. Tras la fase o fases de extinción, puede reconocerse una fase de supervivencia, en la que se mantiene una diversidad baja sin cambios notables. Posteriormente se inicia la fase de

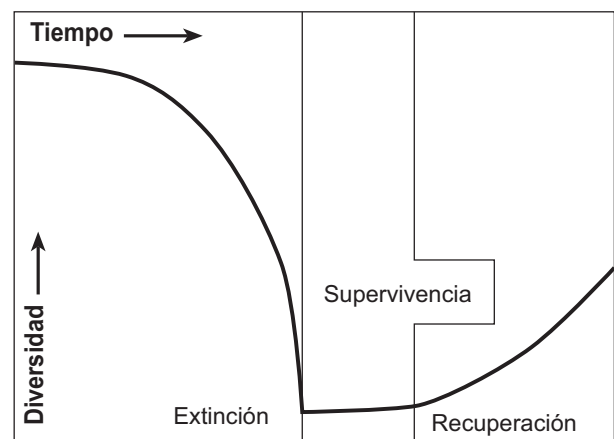


Figura 20. Variación de la diversidad a través de las distintas fases de una extinción en masa. Realizado siguiendo a Hallam y Wignall (1997).

predación, provocadas por la desaparición de múltiples componentes de las comunidades precedentes durante la extinción en masa. Recuérdese que, típicamente, en una gran extinción desaparecen del orden del 65%, o más, de las especies. Es decir, pueden tener lugar cambios evolutivos escasamente adaptativos, en un periodo postextinción más o menos largo en el que las interacciones tienen un papel reducido. La importancia evolutiva del “pre-vaaciado” de los nichos ecológicos (“pre-emptive model” de Hallam 1990) ha sido ya considerada al tratar de los reemplazamientos de clados. Una especie nueva alcanza un

nicho sólo cuando su ocupante previo se extingue, lo que ocurre en gran cantidad de casos en las extinciones en masa. El principal significado de este modelo es que supone que los cambios en el medio físico han controlado más la historia de la vida que las relaciones bióticas. Las alteraciones medioambientales que desencadenan las extinciones en masa cambian radicalmente el devenir de los procesos evolutivos. La selección natural y el resto de los mecanismos microevolutivos empiezan a adquirir importancia con el tiempo, cuando la “normalidad” vuelve a los ecosistemas.

Bibliografía

- ALBERCH, P., GOULD, S.J., OSTER, G.F. y WAKE, D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5: 296-317.
- ÁLVAREZ, L.W. 1987. Mass extinctions caused by large bolide impacts. *Physics Today* Julio: 24-33.
- ÁLVAREZ, L.W., ASARO, F., MICHEL, H.V. y ÁLVAREZ, W. 1980. Extraterrestrial cause for Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* 208: 1095-1108.
- ANSTEY, R.L. y PACHUT, J.F. 1995. Phylogeny, diversity history, and speciation in Paleozoic bryozoans. En D.H. Erwin y R.L. Anstey (eds.): *New approaches to speciation in the fossil record*. Pp: 239-284. Columbia University Press, Nueva York.
- AUSICH, W.I. y BOTTJER, D.J. 1990. Early diversification of major marine habitats. Infauna and epifauna. En D.E.G. Briggs y P.R. Crowther (eds.): *Palaeobiology. A synthesis*. Pp: 41-49. Blackwell, Oxford.
- BAMBACH, R.K. 1977. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. *Paleobiology* 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. 1987. Progress and competition in macroevolution. *Biological Reviews* 62: 305-338.
- BENTON, M.J. 1995. Diversity and extinction in the history of life. *Science* 268: 52-58.
- BENTON, M.J. 1996. On the nonprevalence of competitive replacement in the evolution of tetrapods. En D. Jablonski, D.H. Erwin y J.H. Lipps (eds.): *Evolutionary Paleobiology*. Pp: 185-210. University of Chicago Press, Chicago.
- BOUCOT, A.J. 1990. Evolution of communities. En D.E.G. Briggs y P.R. Crowther (eds.): *Palaeobiology. A synthesis*. Pp: 391-394. Blackwell, Oxford.
- BOTTJER, D.J. 2001. Biotic recovery from mass extinctions. En D.E.G. Briggs y P.R. Crowther (eds.): *Palaeobiology II*. Pp: 202-206. Blackwell, Oxford.
- BRENCHLEY, P.J. 1990. Mass-extinction: Events. End-Ordovician. En D.E.G. Briggs y P.R. Crowther (eds.): *Palaeobiology. A synthesis*. Pp: 181-184. Blackwell, Oxford.
- BRETT, C.E. y BAIRD, G.C. 1995. Coordinated stasis and evolutionary ecology of Silurian to Middle Devonian faunas in the Appalachian Basin. En D.H. Erwin y R.L. Anstey (eds.): *New approaches to speciation in the fossil record*. Pp: 285-315. Columbia University Press, Nueva York.
- BRIGGS, J.C. 1994. Mass extinctions. Fact or fallacy? En W. Glen (ed.): *The mass extinction debates: How science works in a crisis*. Pp: 230-236. Stanford University Press.
- CHEETHAM, A.H. 1987. Tempo of evolution in Neogene bryozoans: are trends in single morphological characters misleading? *Paleobiology* 13: 286-296.
- COOPER, P. 1977. Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian-Famenian mass extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 21: 165-207.
- COOPER, P. 1995. Five new genera of Late Ordovician-Early Silurian brachiopods from Anticosti Island, eastern Canada. *Journal of Paleontology* 69: 846-861.
- DE RENZI, M. 1988. What happens after extinction? *Revista Española de Paleontología* No. Extra: 107-112.
- DOYLE, P. 1996. Understanding fossils. An introduction to invertebrate palaeontology. John Wiley & Sons, Chichester.
- ELDREDGE, N. 1971. The allopatric model and phylogeny in Paleozoic invertebrates. *Evolution* 25: 156-167.
- ELDREDGE, N. 1979. Alternative approaches to evolutionary theory. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 13: 7-19.
- ELDREDGE, N. 1995. Species, speciation, and the context of adaptive change in evolution. En D.H. Erwin y R.L. Anstey (eds.): *New approaches to speciation in the fossil record*. Pp: 39-63. Columbia University Press, Nueva York.
- ELDREDGE, N. 1999. The pattern of evolution. Freeman, Nueva York.
- ELDREDGE, N. y GOULD, S.J. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. En T.J.M. Schopf (ed.): *Models in paleobiology*. Pp: 82-115. Freeman y Cooper, San Francisco.
- ERWIN, D.H. 1994. The Permo-Triassic extinction. *Nature* 367: 231-236.
- ERWIN, D.H. 1996. Understanding biotic recoveries: Extinction, survival, and preservation during the end-Permian mass extinction. En D. Jablonski, D.H. Erwin y J.H. Lipps (eds.): *Evolutionary Paleobiology*. Pp: 398-418. University of Chicago Press, Chicago.
- ERWIN, D.H. 1996. La extinción en masa del Pérmico y su impacto evolutivo. En J. Agustí (ed.): *La lógica de las extinciones*. Pp: 97-117. Metatemas. Tusquets, Barcelona.
- ERWIN, D.H. y DROSER, M.L. 1993. Elvis taxa. *Palaaios* 8: 623-624.
- ERWIN, D.H. y ANSTEY, R.L. 1995. Speciation in the fossil record. En D.H. Erwin y R.L. Anstey (eds.): *New approaches to speciation in the fossil record*. Pp: 11-38. Columbia University Press, Nueva York.
- FISHER, D.C. 1990. Rates of evolution-Living Fossils. En D.E.G. Briggs y P.R. Crowther (eds.): *Palaeobiology. A synthesis*. Pp: 152-159. Blackwell, Oxford.
- FORTEY, R.A. y OWENS, R.M. 1990. Evolutionary radiations in the Trilobita. En P.D. Taylor y G.P. Larwood (eds.): *Major evolutionary radiations*. Pp: 139-164. Oxford University Press, Oxford.
- GEARY, D.H. 1990. Patterns of evolutionary tempo and mode in the radiation of *Melanopsis* (Gastropoda; Melanopsidae). *Paleobiology* 16: 492-511.
- GILINSKY, N.L. y BAMBACH, R.K. 1986. The evolutionary bootstrap: A new approach to the study of taxonomic diversity. *Paleobiology* 12: 251-268.
- GOULD, S.J. 1983. *El pulgar del panda*. Blume, Madrid.
- GOULD, S.J. y CALLOWAY, C.B. 1980. Clams and brachiopods: Ships that pass in the night. *Paleobiology* 6: 383-396.
- GOULD, S.J., GILINSKY, N.L. y GERMA, R.Z. 1987. Asymmetry of lineages and the direction of evolutionary time. *Science* 236: 1437-1441.

- HALLAM, A. 1982. Patterns of speciation in Jurassic *Gryphaea*. *Paleobiology* 8: 354-366.
- HALLAM, A. 1984. Pre-Quaternary sea-level changes. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 12: 205-243.
- HALLAM, A. 1987. End-Cretaceous mass extinction event: Argument for terrestrial causation. *Science* 238: 1237-1242.
- HALLAM, A y WIGNALL, P.B. 1997. Mass extinctions and their aftermath. Oxford University Press, Oxford.
- HOFFMAN, A. 1989. What, if anything, are mass extinctions. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 325: 253-261.
- HOFFMAN, A. y KITCHELL, J.A. 1984. Evolution in a pelagic planktic system: a paleobiologic model of multispecies evolution. *Paleobiology* 10: 9-33.
- JABLONSKI, D. 1986. Background and mass extinctions: The alteration of macroevolutionary regimes. *Science* 231: 129-133.
- JABLONSKI, D. 1989. The biology of mass extinctions. A paleontological view. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 325: 357-368.
- JABLONSKI, D. 1996. La extinción de fondo frente a la extinción en masa. En J. Agustí (ed.): *La lógica de las extinciones*. Pp: 65-91. *Metatemas*. Tusquets, Barcelona.
- JABLONSKI, D. 1996. Body size and macroevolution. En D. Jablonski, D.H. Erwin y J.H. Lipps (eds.): *Evolutionary Paleobiology*. Pp: 256-289. University of Chicago Press, Chicago.
- JABLONSKI, D. 2001. Origin of evolutionary novelties. En D.E.G. Briggs y P.R. Crowther (eds.): *Palaeobiology II*. Pp: 162-166. Blackwell, Oxford.
- JABLONSKI, D. y BOTTJER, D.J. 1990. The origin and diversification of major groups: Environmental patterns and macroevolutionary lags. En P.D. Taylor y G.P. Larwood (eds.): *Major evolutionary radiations*. Pp: 17-57. Oxford University Press, Oxford.
- JABLONSKI, D., SEPKOWSKI, J.J., BOTTJER, D.J. y SHEEHAN, P.M. 1983. Onshore-offshore patterns in the evolution of Phanerozoic shelf communities. *Science* 222: 1123-1124.
- JACKSON, J.B.C. y CHEETHAM, A.H. 1994. Phylogeny reconstruction and the tempo of speciation in cheilostome Bryozoa. *Paleobiology* 20: 407-423.
- KAUFFMAN, E.G. 1988. The dynamic of marine stepwise mass extinction. *Revista Española de Paleontología* No. Extra: 57-71.
- KAUFFMAN, E.G. y HART, M.B. 1996. Cretaceous bio-events. En O.H. Walliser (ed.): *Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic*. Pp: 285-312. Springer, Berlín.
- KEMP, T.S. 1999. *Fossils and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- LABARBERA, M. 1986. The evolution and ecology of body size. En D.M. Raup y D. Jablonski (eds.): *Patterns and processes in the history of life*. *Life Sciences Research Report* 36. Pp: 69-98. Springer, Berlín.
- LANDMAN, N.H. 1988. Heterochrony in Ammonites. En M.L. McKinney (ed.): *Heterochrony in Evolution*. Pp: 159-182. Plenum, New York.
- LISTER, A. M. 1993. Patterns of evolution in Quaternary mammal lineages. En D.R. Lees and D. Edwards (eds.): *Evolutionary patterns and processes*. Pp: 71-93. Academic Press, Londres.
- MALMGREN, B.A. y KENNET, J.P. 1981. Phyletic gradualism in a Late Cenozoic planktonic foraminiferal lineage; DSDP site 284, southwest Pacific. *Paleobiology* 7: 230-240.
- MARSHALL, C.R. 1990. Confidence intervals on stratigraphic ranges. *Paleobiology* 16: 1-10.
- MARSHALL, C.R. 1999. Missing links in the history of life. En J.W. Schopf (ed.): *Evolution! Facts and fallacies*. Pp: 37-69. Academic Press, San Diego.
- MAYR, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, Nueva York.
- MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Ma.
- MCKINNEY, M.L. 2001. Selectivity during extinctions. En D.E.G. Briggs y P.R. Crowther (eds.): *Palaeobiology II*. Pp: 198-202. Blackwell, Oxford.
- McKINNEY, M.L. y McNAMARA, K.J. 1991. Heterochrony: The evolution of ontogeny. Plenum Press, Nueva York.
- McNAMARA, K.J. 1983. The earliest *Tegulorhynchia* (Brachiopoda: Rhynchonellida) and its evolutionary significance. *Journal of Paleontology* 57: 461-473.
- McNAMARA, K.J. 1986. A guide to the nomenclature of heterochrony. *Journal of Paleontology* 60: 4-13.
- McNAMARA, K.J. 1990. Heterochrony. En D.E.G. Briggs y P.R. Crowther (eds.): *Palaeobiology. A synthesis*. Pp: 111-119. Blackwell, Oxford.
- NAIDU, P.D. y MALMGREN, B.A. 1995. Monsoon upwelling effects on test size of some planktonic foraminiferal species from Oman Margin, Arabian Sea. *Paleocoenography* 10: 117-122.
- NEWELL, N.D. 1967. Revolutions in the history of life. *Special Papers of the Geological Society of America* 89: 63-91.
- NIKLAS, K.J., TIFFNEY, B.H. y KNOLL, A.H. 1983. Patterns of vascular land plant diversification. *Nature* 303: 614-616.
- NIKLAS, K.J., TIFFNEY, B.H. y KNOLL, A.H. 1985. Patterns of vascular land plant diversification: an analysis at the species level. En J.W. Valentine (ed.): *Phanerozoic diversity patterns. Profiles in macroevolution*. Pp: 97-128. Princeton University Press, Princeton.
- PALMER, A.R. 1965. Biomere-a new kind of biostratigraphic unit. *Journal of Paleontology* 39: 149-153.
- RAUP, D.M. 1976a. Species richness in the Phanerozoic: a tabulation. *Paleobiology* 2: 279-288.
- RAUP, D.M. 1976b. Species richness in the Phanerozoic: an interpretation. *Paleobiology* 2: 289-297.
- RAUP, D.M. 1989. The case for extraterrestrial causes of extinction. *Phil. Trans. R. Soc. London* 325B: 421-435.
- RAUP, D.M. 1991. Extinction: Bad genes or bad luck. W.W. Morton, Nueva York.
- RAUP, D.M. 1995. The role of extinction in evolution. En W.M. Fitch and F.J. Ayala (eds.): *Tempo and mode in evolution: Genetics and paleontology 50 years after Simpson*. Pp: 109-124. National Academy Press, Washington DC.
- RAUP, D.M. y Sepkoski, J.J. 1984. Periodicity of extinctions in the geological past. *Proc. Natn. Acad. Sci. USA* 81: 801-805.
- RAUP, D.M., GOULD, S.J., SCHOPF, T.J.M. y SIMBERLOFF, D.S. 1973. Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity. *Journal of Geology* 81: 525-542.
- ROSENZWEIG, M.L. y McCORD, R.D. 1991. Incumbent replacement: Evidence for long-term evolutionary progress. *Paleobiology* 17: 202-213.
- SEPKOSKI, J.J. 1978. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders. *Paleobiology* 4: 223-251.
- SEPKOSKI, J.J. 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology* 7: 36-53.
- SEPKOSKI, J.J. 1984. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology* 10: 246-267.
- SEPKOSKI, J.J. 1993. Ten years in the library: New paleontological data confirm evolutionary patterns. *Paleobiology* 19: 43-51.
- SEPKOSKI, J.J. 1996. Patterns of Phanerozoic extinction: a perspective from global data bases. En O.H. Walliser (ed.): *Global events and event stratigraphy in the Paleozoic*. Pp: 35-51. Springer, Berlín.
- SEPKOSKI, J.J. y HULVER, M.L. 1985. An atlas of Phanerozoic clade diversity diagrams. En J.W. Valentine (ed.): *Phanerozoic diversity patterns. Profiles in macroevolution*. Pp: 11-39. Princeton University Press, Princeton.
- SEPKOSKI, J.J. y MILLER, A.I. 1985. Evolutionary faunas and the distribution of Paleozoic marine communities in space and time. En J.W. Valentine (ed.): *Phanerozoic diversity patterns. Profiles in macroevolution*. Pp: 153-190. Princeton University Press, Princeton.
- SEPKOSKI, J.J., BAMBACH, R.K., RAUP, D.M. y VALENTINE, J.W. 1981. Phanerozoic marine diversity and the fossil record. *Nature* 293: 435-437.
- SHEEHAN, P.M. 1977. Species diversity in the Phanerozoic: a reflection of labor by systematists? *Paleobiology* 3: 325-328.
- SIGNOR, P.W. 1985. Real and apparent trends in species richness through time. En J.W. Valentine (ed.): *Phanerozoic diversity patterns. Profiles in macroevolution*. Pp: 129-150. Princeton University Press, Princeton.
- SIGNOR, P.W. 1990. Patterns of diversification. En D.E.G. Briggs y P.R. Crowther (eds.): *Palaeobiology. A synthesis*. Pp: 130-135. Blackwell, Oxford.

- SIGNOR, P.W. y VERMEIJ, G.J. 1994. The plankton and the benthos: origin and early history of an evolving relationship. *Paleobiology* 20: 297-319.
- SIMPSON, G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, Nueva York.
- SIMPSON, G.G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, Nueva York.
- SMITH, A.B. 1990. Analysis of taxonomic diversity. En D.E.G. Briggs y P.R. Crowther (eds.): *Palaeobiology. A synthesis*. Pp: 445-448. Blackwell, Oxford.
- STANLEY, S.M. 1973. An explanation for Cope's Rule. *Evolution* 27: 1-26.
- STANLEY, S.M. 1975. A theory of evolution above the species level. *Proc. Natn. Acad. Sci. USA* 72: 646-650.
- STANLEY, S.M. 1981. *The new evolutionary timetable. Fossils, genes, and the origin of species*. Basic Books, New York.
- STANLEY, S.M. 1984. Marine mass extinction: A dominant role for temperature. En M.H. Nitecki (ed.): *Extinctions*. Pp: 69-117. University of Chicago Press, Chicago.
- STANLEY, S.M. 1988. Paleozoic mass extinctions: shared patterns suggest global cooling as a common cause. *American Journal of Science* 288: 334-352.
- STRAUSS, D. y SADLER, P.M. 1989. Classical confidence intervals in Bayesian probability estimates for ends of local taxon ranges. *Mathematical Geology* 21: 411-427.
- VALENTINE, J.W., FOIN, T.C. y PEART, D. 1978. A provincial model of Phanerozoic marine diversity. *Paleobiology* 4: 55-66.
- VAN VALEN, L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1: 1-30.
- VAN VALEN, L. 1994. Concepts and the nature of selection by extinction. Is generalization possible? En W. Glen (ed.): *The mass extinction debates: How science works in a crisis*. Pp: 200-216. Stanford University Press, Stanford.
- VRBA, E.S. 1980. Evolution, species and fossils: How does life evolve? *South African Journal of Science* 76: 61-84.
- VRBA, E.S. 1984. What is species selection? *Systematic Zoology* 33: 318-328.
- WARD, P.D. 1990. A review of Maastrichtian ammonite ranges. En V.L. Sharpton y P.D. Ward (eds.): *Global catastrophes in Earth history; an interdisciplinary conference on impacts, volcanism, and mass mortality*. Pp. 519-530. Geological Soc. America Spec. Paper 247, Boulder.
- WEI, K.Y. y KENNET, J.P. 1983. Nonconstant extinction rates of Neogene planktonic foraminifera. *Nature* 305: 218-220.
- WILLIAMS, G.C. 1992. *Natural selection: Domains, levels, and applications*. Oxford University Press, Nueva York y Oxford.
- WILLIAMSON, P.G. 1981. Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin. *Nature* 293: 437-443.
- WRIGHT, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.

Lecturas recomendadas

- (1) BRIGGS, D.E.G. y CROWTHER, P.R. 2001. *Palaeobiology II*. Blackwell, Oxford. Es la continuación del manual de paleobiología más influyente de la década de los noventa del siglo pasado ("Palaeobiology. A synthesis", de los mismos editores y editorial), del que a veces es una revisión y a veces, simplemente, complementario. Es una compilación de muchísimos (137) capítulos cortos que van repasando y resumiendo el estado de conocimientos y las interpretaciones más aceptadas sobre distintos temas paleontológicos, incluyendo, claro está, las hipótesis actuales sobre macroevolución.
- (2) KEMP, T.S. 1999. *Fossils and evolution*. Oxford University Press, Oxford. Es un resumen bastante reciente de las ideas actuales sobre la evolución y, especialmente, la macroevolución. Analiza la naturaleza del registro fósil y luego repasa críticamente las interpretaciones sobre los procesos evolutivos que pueden derivarse de su estudio.
- (3) HALLAM, A y WIGNALL, P.B. 1997. *Mass extinctions and their aftermath*. Oxford University Press, Oxford. Es un buen análisis de la información existente hasta el año de su publicación sobre los datos e interpretaciones de las sucesivas extinciones en masa de la historia de la vida. Tiene también una buena introducción sobre las ideas y terminología aplicables al conjunto de las extinciones en masa.
- (4) LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. y TRUYOLS, J. 1994. *Paleontología. Conceptos y métodos*. Síntesis. Ciencias de la Vida, 19. Madrid. Como su título indica, es un manual sobre principios generales de paleontología. Es interesante para familiarizarse con los conceptos y métodos paleobiológicos básicos. Trata brevemente algunos aspectos macroevolutivos recogidos en este capítulo.