

Actividad volcánica y extinción masiva en el transcurso del Pérmico al Triásico: impacto sobre el clima y la biodiversidad

Vulcanism and mass extinction during the Permian-Triassic, impact over global climate and biodiversity



Trabajo de fin de grado

Pablo Romero Pérez de Villar

Tutorizado por Agustina Ahijado Quintillán y Carolina Castillo Ruiz

Grado en Biología. Julio 2017

ÍNDICE

RESUMEN -----	1
ABSTRACT -----	1
1. INTRODUCCIÓN -----	2
1.1. CONTEXTO GEOLÓGICO Y PALEOAMBIENTAL -----	3
1.2. ANTECEDENTES -----	5
1.2.1. VULCANISMO BASÁLTICO DE INUNDACIÓN EN SIBERIA (TRAPS SIBERIANOS)-----	5
1.2.2. ANOXIA Y CO ₂ OCEÁNICO-----	6
1.2.3. CAUSAS EXTRATERRESTRES: IMPACTO DE METEORITO Y EVENTOS ASTRONÓMICOS -----	6
2. HIPÓTESIS DE TRABAJO Y OBJETIVOS -----	7
3. MATERIAL Y MÉTODOS -----	8
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN -----	8
4.1. CARACTERÍSTICAS Y CRONOLOGÍA DE LOS TRAPS SIBERIANOS-----	10
4.2. PRODUCTOS DIRECTOS DEL VULCANISMO -----	11
4.2.1. EMISIONES DE SO ₂ Y CO ₂ VOLCÁNICO -----	11
4.2.2. EMISIONES DE HALÓGENOS-----	13
4.2.3. LIBERACIÓN DE ELEMENTOS TÓXICOS -----	13
4.3. PROCESOS FÍSICOS GEOQUÍMICOS DESENCADENADOS POR EL MAGMATISMO -----	14
4.3.1. LIBERACIÓN DE ELEMENTOS BIOESENCIALES: DISMINUCIÓN O ENRIQUECIMIENTO -----	14
4.3.2. DISOCIACIÓN DE HIDRATOS DE GASES -----	14
4.3.3. INCREMENTO DE LA EROSIÓN CONTINENTAL -----	15
4.3.4. CAMBIOS EN LOS NIVELES DE O ₂ -----	15
4.3.5. VARIACIONES GEOQUÍMICAS-----	16
4.4. MECANISMOS DE EXTINCIÓN RELACIONADOS DIRECTA O INDIRECTAMENTE CON EL MAGMATISMO -----	16
4.4.1. CALENTAMIENTO GLOBAL-----	16
4.4.2. ENFRIAMIENTO GLOBAL -----	18
4.4.3. ACIDIFICACIÓN OCEÁNICA -----	19
4.4.4. ANOXIA OCEÁNICA -----	19
4.4.5. LLUVIA ÁCIDA -----	20
4.4.6. RADIACIÓN UV -----	20
4.4.7. NIVEL DEL MAR-----	20
4.5. PÉRDIDA DE LA BIODIVERSIDAD: EXTINCCIONES EN LOS OCÉANOS -----	21
4.6. PÉRDIDA DE LA BIODIVERSIDAD: EXTINCCIONES EN EL CONTINENTE -----	23
4.7. RECUPERACIÓN DE LA BIOTA-----	25
4.8. MODELOS DE EXTINCIÓN -----	26
5. CONCLUSIONES -----	27
6. BIBLIOGRAFÍA -----	29

Resumen

Este trabajo se presenta como una síntesis de la gran extinción del Pérmico-Triásico, ocurrida hace 251 millones de años. Esta extinción masiva es considerada como la mayor extinción registrada a lo largo del Fanerozoico. Gran parte de los estudios han apuntado a un intenso vulcanismo en la región de Siberia como posible desencadenante principal del acontecimiento. La conexión entre los episodios eruptivos y la pérdida de biodiversidad (más del 90 %) se ha clasificado en ciertos aspectos, como directa (productos del magmatismo) y en otros como indirecta (cambios en el clima). Las variaciones climáticas se han traducido en la mayoría de los procesos como mecanismos de extinción (calentamiento global, anoxia oceánica, acidificación del medio, cambios en el nivel mar) que afectaron drásticamente a los ecosistemas continentales y marinos, suponiendo el paso a la flora y fauna moderna del Mesozoico, al desaparecer la mayoría de los grupos taxonómicos pertenecientes a la antigua fauna y flora paleozoica.

Palabras clave: extinción del Pérmico-Triásico, vulcanismo en Siberia

Abstract

This paper is presented as a summary of the Permo-Triassic great extinction event, occurred 251 million years ago. This mass extinction is considered the greatest registered mass extinction of the Phanerozoic era. Most of the research studies point to an intense volcanic activity in Siberia as the main trigger of the extinction. The relation between volcanism and biodiversity loss (more than 90%) has been classified as a direct relation (magmatic products) and as an indirect relation (climate changes). Climate variations have been considerate in most of the changing processes as extinction mechanisms (global warming, oceanic anoxia, oceanic and soil acidification, sea level changes) that harmed the continental and marine ecosystems. The global biodiversity drop marked the transition from old Palaeozoic flora and fauna taxonomic groups to modern Mesozoic flora and fauna species.

1. Introducción

A lo largo de la historia geológica de nuestro planeta, la vida en la Tierra ha sufrido cinco grandes extinciones en masa durante los pasados 540 millones de años. Considerada la mayor extinción masiva del Fanerozoico, la gran extinción del Pérmico-Triásico (P-T) fue la causa de la pérdida de más del 90% de las especies marinas y 75% de especies terrestres en un máximo de 61 ± 48 miles de años (Burguess y Bowring, 2015). La gran extinción P-T sucedió hace 251 millones de años (**Fig. 1**).

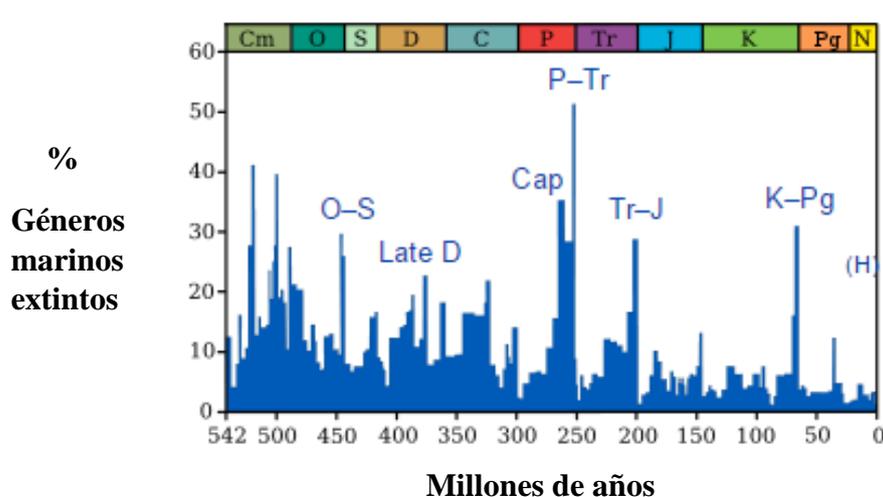


Figura 1. Gráfica de las cinco grandes extinciones masivas que han tenido lugar a lo largo de los últimos 542 Ma de la historia de la Tierra. La gran extinción de finales del Pérmico aparece representada por el pico más alto: P-Tr (Rohde y Muller, 2005).

En los últimos años se han expuesto una serie de evidencias en relación a los sucesos de este gran acontecimiento. Los principales sucesos de los que se analizó la evidencia constituyen la intensa actividad volcánica (Saunders et al., 2009; Burguess y Bowring, 2015), los cambios radicales en el clima (Ernst y Youbi, 2017) y una gran pérdida de la biodiversidad (Knoll et al., 2007; Lucas, 2017). La relación existente entre esta actividad volcánica y los cambios medioambientales que generó ha sido clave para poder comprender aspectos como la magnitud y los patrones de extinción biótica, la recuperación de la fauna y flora durante el Triásico y la cronología de la extinción. No obstante, aún existen numerosas incógnitas: ¿Cuál o cuáles fueron sus posibles causas? ¿Cuáles fueron las repercusiones sobre la biosfera y la biodiversidad? ¿Se produjo la

extinción en una única fase (extinción uniepisódica) o a lo largo de varias fases (extinción multiepisódica)?

1.1. Contexto geológico y paleoambiental

Es indispensable conocer el trasfondo en el que transcurrió la extinción. Se ha utilizado una escala cronoestratigráfica como guía (**Fig. 2**).

Durante el curso del Pérmico tuvieron lugar eventos climatológicos como glaciaciones, fluctuaciones en los niveles de los mares y aumento de la temperatura global (Saunders et al., 2009; Erwin, 1990).

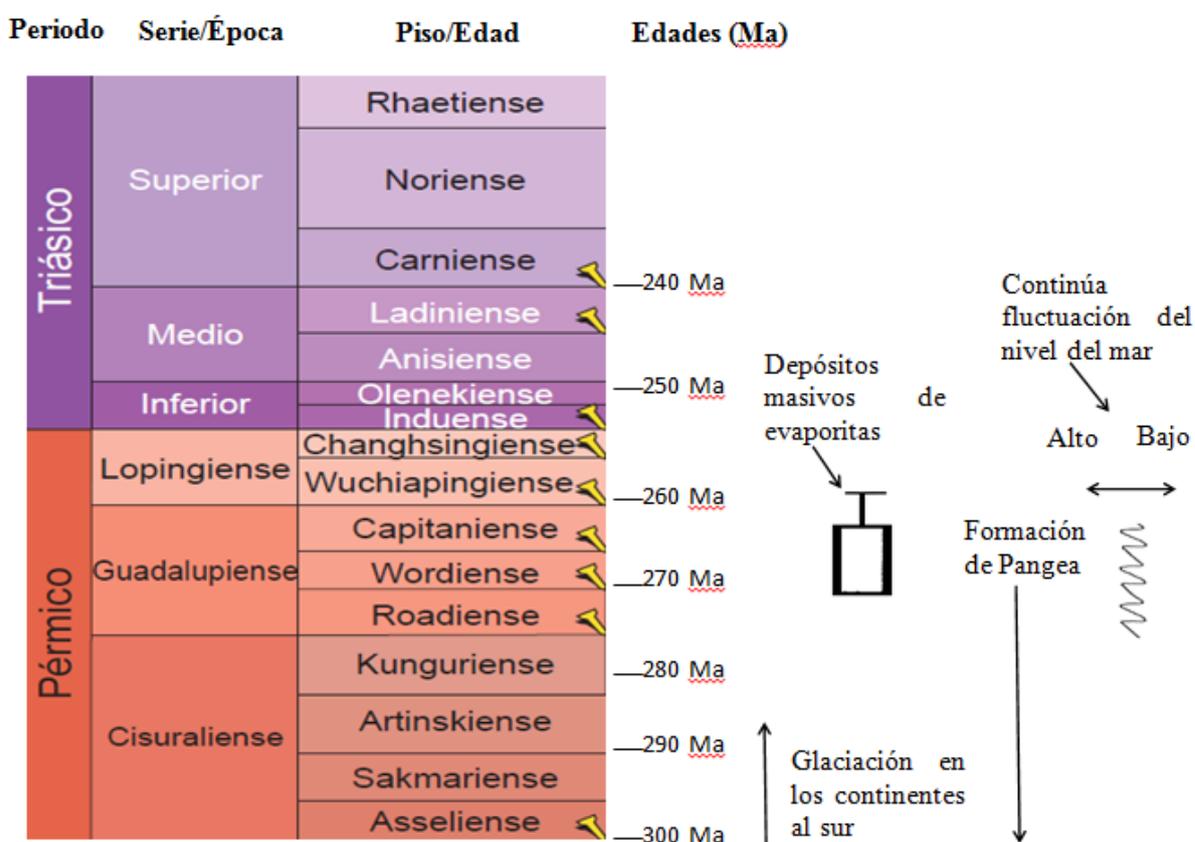


Figura 2. Escala cronoestratigráfica proporcionada por la Comisión Internacional de Estratigrafía (International Commission of Stratigraphy). Muestra los principales eventos climatológicos del Pérmico (Erwin, 1990).

La formación del supercontinente Pangea fue clave para los cambios climáticos a mediados y finales del Pérmico. El ensamblaje de los continentes generó un clima global más cálido y seco, así como una alta estacionalidad. Otro acontecimiento importante durante estas dos edades fue la acumulación masiva de evaporitas por todo el globo, concentrándose en el hemisferio norte. Además, se produjo a su vez la

formación de acumulaciones de caliche (carbonato cálcico) (**Fig. 3**). Ambos tipos de acumulaciones geológicas constituyeron parte de la evidencia sedimentológica de una extrema estacionalidad y un ambiente más árido. Las regiones continentales interiores sufrieron una diferencia estacional más pronunciada al no estar próximos a un océano regulador. Los modelos climáticos de mediados del Pérmico y comienzos del Pérmico Tardío sugirieron una temperatura global máxima de 38 °C en verano (Saunders et al., 2009; Erwin, 1990). Los modelos incluyen los diversos monzones o temporadas de lluvias que se dieron en ambos hemisferios.

En el ambiente terrestre aparecieron los primeros insectos con metamorfosis completa, además de los primeros vertebrados herbívoros (género *Diadectes*). Los continentes estuvieron poblados por diversas especies de tetrápodos terrestres, reptiles diápsidos y anápsidos, anfibios laberintodontos y los primeros sinápsidos (terápsidos tempranos). La distribución de los terápsidos a finales del Pérmico quedó restringida a paleolatitudes de 25° a 70° norte y sur, en Sudáfrica y Rusia (Benton y Harper, 2009; Erwin, 1990) (**Fig. 3**).

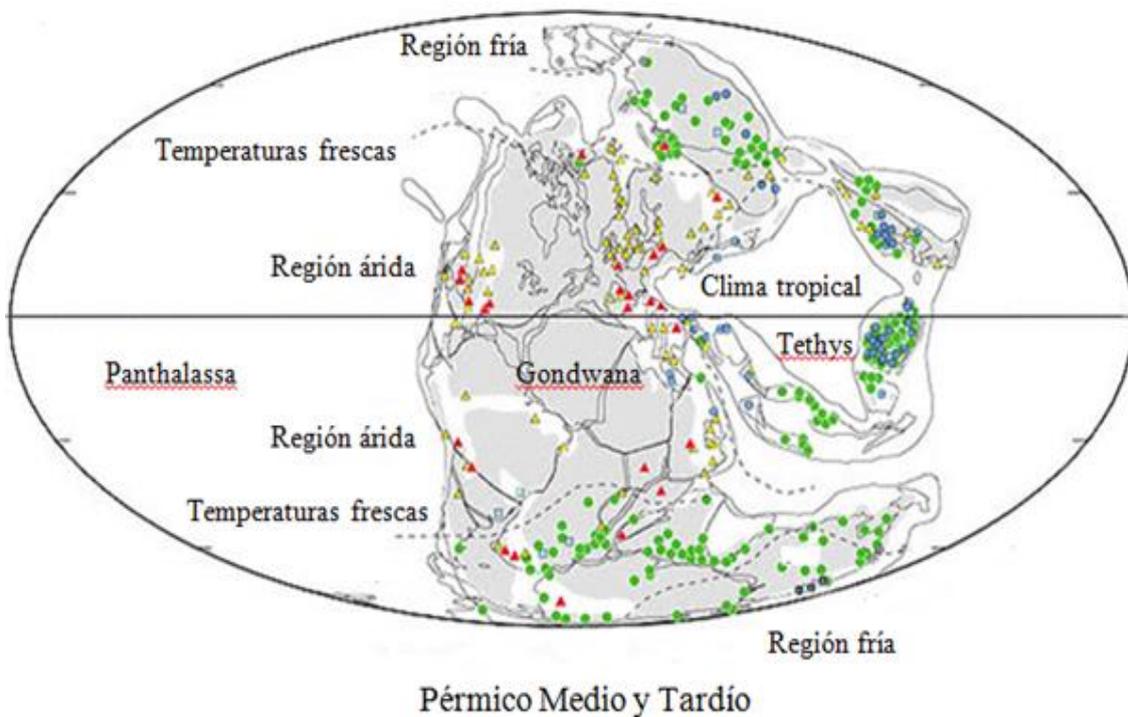


Figura 3. Reconstrucción paleontológica que exhibe el clima durante el Pérmico Medio y el Pérmico Tardío (Scotese, 2000). Se muestran distintos datos paleoclimatológicos: Depósitos de carbón (círculos verdes); Caliche (triángulos rojos); Depósitos de evaporitas (triángulos amarillos); Bauxita (círculos azules).

La comunidad marina del Pérmico estaba constituida por fauna bentónica sésil, generalmente filtradora, fauna bentónica móvil y epifauna. La fauna bentónica sésil representaba la fauna dominante. Los diversos grupos dominaban comunidades marinas de nivel inferior o de fondo y ecosistemas de arrecife. Estos grupos son braquiópodos articulados e inarticulados (género *Lingula*), briozoos, equinodermos crinoideos, cefalópodos (ammonites), foraminíferos (fusulínidos), corales tabulados y rugosos (masivos en arrecifes), moluscos gasterópodos y bivalvos, esponjas y diversos grupos de peces vertebrados (Benton y Harper, 2009; Erwin, 1990).

1.2. Antecedentes

La naturaleza de la gran extinción biótica del P-T sigue siendo, hoy en día, un tema de debate. Las causas relacionadas con este evento son numerosas y variadas aunque pueden ser clasificadas en terrestres y extraterrestres (**Tabla 1**).

Causa	Evento	Autores/Año
I. Terrestre	Vulcanismo en Siberia	Campbell et al., 1992; Renne et al., 1995
II. Terrestre	Anoxia oceánica volcánica y por tectónica de placas	Holser, 1984; Wignall y Twitchett, 1996; Hotinski et al., 2000, 2001; Berner, 2001; Wignall y Newton, 2003
III. Terrestre	CO ₂ oceánico	Knoll et al., 1996
IV. Extraterrestre	Impacto de meteorito	Bowring et al., 1998; Kaiho et al., 2000; Jin et al., 2000; Becker et al., 2001; Isozaki et al., 2001
V. Extraterrestre	Eventos astronómicos	Erlykin et al., 2017; Stolz, 2017

Tabla 1. Tabla-resumen en la que se muestran las principales hipótesis planteadas para explicar la extinción masiva de finales del Pérmico (Romero, 2017).

1.2.1. Vulcanismo basáltico de inundación en Siberia (*Traps Siberianos*)

A lo largo de los años 80 y 90 diversos autores expusieron la hipótesis que considera al vulcanismo como la principal causa de la extinción (Renne et al., 1995; Campbell et al., 1992; Erwin, 1999). Se propuso que a finales del Pérmico se produjo una inyección de altas cantidades de dióxido de azufre a la atmósfera debida a la actividad volcánica, provocando una bajada en la temperatura global y un aumento del tamaño de los casquetes polares, teniendo como consecuencia un descenso del nivel del mar (Campbell et al., 1992). Este episodio de enfriamiento rápido y catastrófico fue seguido por un posterior calentamiento global resultado de la liberación del CO₂

volcánico. La liberación de materiales volcánicos al continente junto con los efectos climáticos ocasionados por las diversas erupciones provocaron las extinciones marinas y terrestres (Renne et al., 1995).

1.2.2. Anoxia y CO₂ oceánico

La anoxia oceánica, junto con la inyección masiva de CO₂ a los ecosistemas marinos ha sido considerada otra causa primordial. Se ha propuesto un proceso de estancamiento de las aguas oceánicas debido a la incomunicación de las dos principales masas de aguas oceánicas (Panthalassa y Thetys). Dicho aislamiento es el resultado de la acción de Pangea como barrera natural. El estancamiento oceánico provocó una estratificación, debilitando la reorganización de la circulación termohalina impulsada por los polos, generando una anoxia general en los océanos. La paleogeografía del momento no es considerada la única causa. Se ha sugerido que la masiva inyección de carbono a los océanos procedente de la actividad volcánica contribuyó a la saturación de estos, limitando gravemente la distribución de nutrientes y la circulación oceánica (Holser, 1984; Wignall y Twitchett, 1996; Wignall y Newton, 2003).

1.2.3. Causas extraterrestres: Impacto de meteorito y eventos astronómicos

Diversos autores sitúan la causa en un plano extraterrestre, considerando la opción de un impacto como único desencadenante de la extinción.

Algunas publicaciones describen la existencia de un posible escenario de impacto basándose en la medición de los niveles globales de Ir y formación de cuarzo (Kaiho et al., 2001; Isozaki et al., 2001). No obstante, análisis realizados en Meishan (Sur de China) indican una cantidad de 0.5 ppb de iridio (Bowring et al., 1998; Jin et al., 2000). Dicho valor, no es prueba suficiente para verificar la existencia de un posible impacto. Otras evidencias en las que se apoya esta posible causa de extinción es la presencia de helio y argón atrapado en fullerenos (C₆₀ y C₇₀) (Becker et al., 2001).

En la actualidad, las teorías que implican una causa extraterrestre como el impacto de un meteorito no son aceptadas debido a la falta de evidencias que prueben este hecho.

Por otra parte, determinados autores han planteado la teoría de Gaia cómo posible origen de la extinción (Erlykin et al., 2017; Stolz, 2017). La hipótesis de Gaia describe la biosfera, hidrosfera, atmósfera y litosfera de la Tierra como un todo, comportándose como un sistema cibernético que mantiene el entorno físico químico óptimo para el desarrollo de la vida (Lovelock, 1979). Se cree que diversas causas astronómicas como la explosión de una estrella, elementos como los agujeros negros o el cambio en los ciclos solares cada cierto periodo de tiempo pudo influir en el papel desempeñado por Gaia (Erlykin et al., 2017; Stolz, 2017).

2. Hipótesis de trabajo y objetivos

La extinción del Pérmico-Triásico (P-T) ha sido una de las extinciones en masa más importantes de la historia de la Tierra durante el Fanerozoico (pérdida del 80% al 96% de especies, sobreviviendo entre el 4% y 20%). Son varias las causas que se han propuesto para explicar dicha extinción masiva (**Tabla 1**), entre ellas las erupciones volcánicas que se produjeron en Siberia (*Traps Siberianos*), acontecidas durante un periodo de más de 600.000 años y su consecuente modificación de la biosfera. ¿Tuvo el vulcanismo una auténtica relevancia en la extinción? ¿En qué medida y cómo se relaciona la actividad volcánica con otras posibles causas?

El objetivo establecido en este trabajo es: analizar y valorar la importancia de la actividad volcánica como desencadenante de los efectos climáticos que produjeron la pérdida de biodiversidad de la gran extinción del P-T.

3. Material y Métodos

Este Trabajo de Fin de Grado consiste en una revisión bibliográfica sobre la relación del vulcanismo y la extinción P-T. La metodología utilizada ha sido la siguiente:

Primeramente se realizó una búsqueda intensiva de bibliografía general a través de bases de datos científicas (Web of Science, ScienceDirect), bibliografía y páginas web (www.scotese.com). Dicha búsqueda se efectuó con la finalidad de conocer las principales causas a las que se atribuye la extinción P-T.

En segundo lugar, se inició la búsqueda de bibliografía específica. Por este motivo, se han solicitado numerosos artículos a los diversos autores a través de portales profesionales vía Internet (www.researchgate.net). El acceso permitido por los diferentes divulgadores ha permitido la entrada a un amplio contenido específico de cada apartado del trabajo. Se ha llevado a cabo una selección de las evidencias más relevantes de cada estudio en relación a cada punto.

Se ha recopilado un total de 60 trabajos de los que se han seleccionado 43: 39 artículos bibliográficos (1982-2017), 1 libro científico y 4 páginas web.

Con motivo de analizar el papel del vulcanismo en la crisis biótica a finales del Pérmico, se ha partido del modelo propuesto por Ernst y Youbi (2017), donde se recogen las evidencias que aparecen en la bibliografía científica de las grandes provincias ígneas sobre dicho fenómeno de extinción. Este modelo se ha simplificado y adaptado a nuestro trabajo según la bibliografía analizada.

Para sintetizar la información obtenida en cada uno de los efectos provocados por el vulcanismo (según el diagrama de flujo de Ernst y Youbi, 2017 utilizado) se han elaborado una serie de tablas.

4. Resultados y discusión

El intenso vulcanismo que tuvo lugar en Siberia a finales del Pérmico se ha clasificado como una Gran Provincia Ígnea o LIP (*Large Igneous Province*). Los LIPs se caracterizan por la emisión de grandes volúmenes de magma (más de un millón de

Km³) en periodos de tiempo relativamente cortos (menos de 5 Ma). Se generan en un ambiente intraplaca tanto continental como oceánico. Los *Traps* Siberianos, asociados temporalmente a la gran extinción P-T constituyen uno de los principales LIPs desarrollado en un ambiente continental (Ernst y Youbi, 2017).

Como se observa en el diagrama de flujo, los efectos del vulcanismo de los *Traps* Siberianos sobre los ecosistemas terrestres y marinos del Pérmico se analizarán teniendo en cuenta en primer lugar a) las evidencias de los productos directos del magmatismo, b) los procesos físico geoquímicos que desencadenaron cambios en el medio ambiente y c) los mecanismos de extinción relacionados con el vulcanismo (Tabla 2).

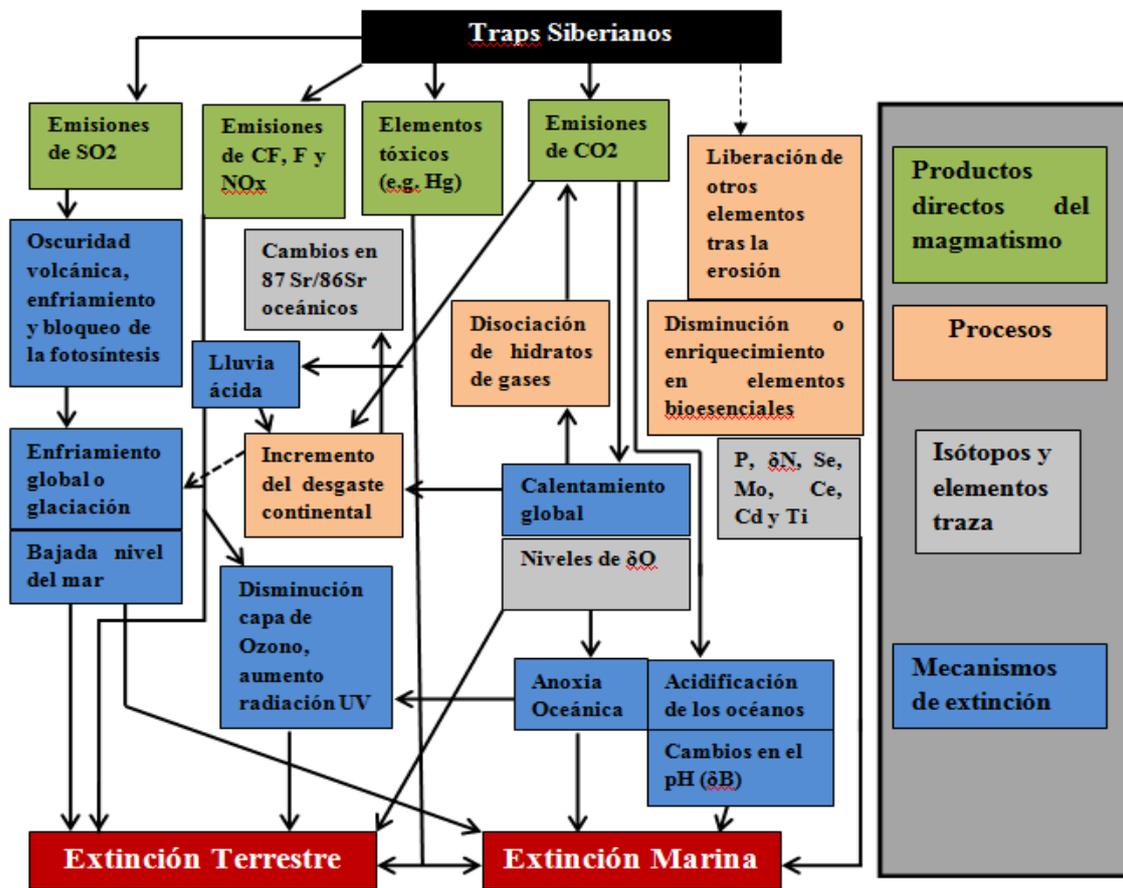


Figura 4. Diagrama de flujo que ilustra los efectos provocados por los *Traps* Siberianos (Ernst y Youbi, 2017). Traducido y modificado por Romero, 2017.

4.1. Características y cronología de los Traps Siberianos

Los *Traps* Siberianos conforman la mayor provincia continental de basalto de inundación conocida (**Fig. 5A**) (Kamo et al., 2003). Se identifican por su carácter máfico, estando constituidos principalmente por coladas basálticas, sills y materiales piroclásticos. Su composición incluye además tobas volcánicas, enjambres de diques y complejos laminares. A la hora de valorar el volumen de magmas emitidos, es necesario considerar la existencia de importantes acumulaciones basálticas cubiertas por materiales más jóvenes (**Fig. 5B**) (Saunders et al., 2009).

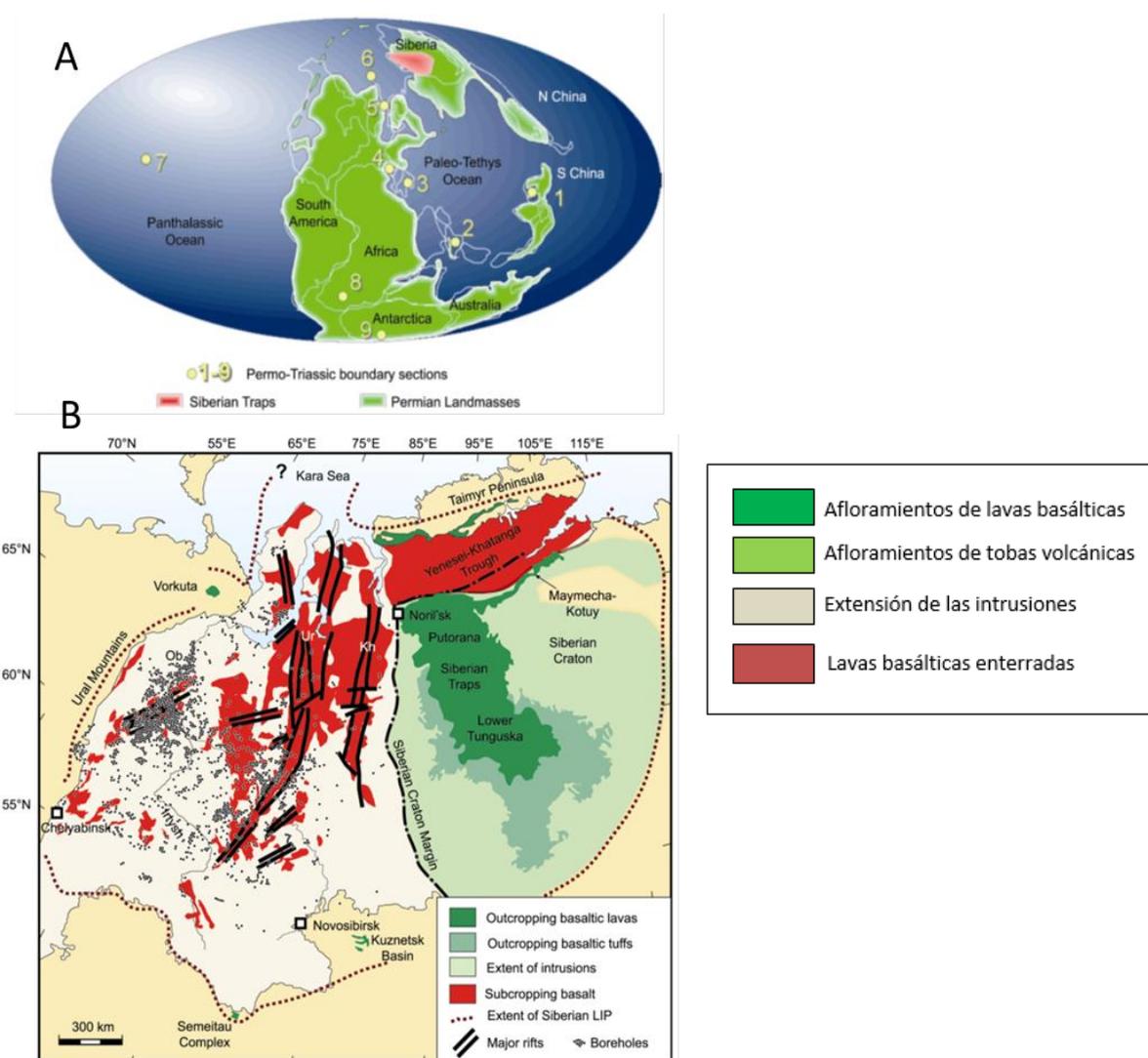


Figura 5. A. Reconstrucción paleogeográfica global de finales del Pérmico mostrando la situación de los Traps Siberianos (Scotese, 2000). B. Mapa del oeste de Siberia que muestra la distribución de las rocas ígneas en el Pérmico-Triásico (Saunders et al., 2009).

Se ha calculado la duración de las erupciones, a través del método de datación U\Pb. Estas se iniciaron hace 252,27 Ma, 300 ka antes de la extinción masiva del límite P-T que ha sido datado en 251.902 ± 0.024 Ma. Dicha actividad se extendió de forma continua hasta principios del Triásico, 500000 años después de la finalización de la extinción masiva. Se ha medido que dos tercios del volumen total de lavas y piroclastos emergieron a lo largo de este periodo (Burguess y Bowring, 2015). Se ha calculado el volumen total de los materiales volcánicos entre 2 y 5×10^6 km³ siendo un 37% lavas basálticas, un 44% sills y un 19% rocas piroclásticas según Vasiliev y colaboradores (2000). En contraste, otro análisis desarrollado por Ross y colaboradores (2005) describió un 37% de lavas basálticas, otro 37% de sills y un 26% de rocas piroclásticas (Vasiliev et al., 2000; Ross et al., 2005).

4.2. Productos directos del vulcanismo

Se han dividido los productos directos del magmatismo en las emisiones de los principales gases volcánicos (SO₂, CO₂), las emisiones de halógenos y liberación de elementos tóxicos, teniendo un efecto directo sobre las extinciones (**Fig. 4**).

A la hora de analizar la influencia que generan los gases sobre el clima global se tienen en cuenta varios aspectos: el volumen de gas liberado, la composición del gas (H₂O, CO₂, SO₂, halógenos) y la altura alcanzada (troposfera o estratosfera) (Ernst y Youbi, 2017).

4.2.1. Emisiones de SO₂ y CO₂ volcánico

Se ha propuesto un modelo definitivo con respecto a los efectos provocados por las inyecciones simultáneas de SO₂ y CO₂ volcánico a la atmósfera. En un primer marco temporal, las erupciones de SO₂ causaron un enfriamiento global a corto plazo (varios miles de años) que derivó posteriormente en un calentamiento global generado por las emisiones de CO₂ (252,2-251,4 Ma). Se ha propuesto que la expulsión de SO₂ a la troposfera durante este intervalo de tiempo contribuyó igualmente al calentamiento global. Por último, se ha planteado la hipótesis de un enfriamiento global a largo plazo, ulterior al calentamiento global. Las evidencias que apoyan esta hipótesis, son escasas (Burguess y Bowring, 2015; Ernst y Youbi, 2017).

Las emisiones de SO₂ a la estratosfera se produjeron gracias a diversos episodios eruptivos tremendamente explosivos que generaron extensas columnas de gases. Se cree que dichas erupciones fueron ricas en sulfuro con motivo de la interacción del magma ascendente con depósitos de evaporitas (**Fig. 3; Fig. 6**). Estos sucesos generaron un enfriamiento climático a escala global (Invierno Volcánico), considerado como el principal efecto del SO₂. El fenómeno de Invierno Volcánico estuvo asociado a la formación de aerosoles de sulfato o ácido sulfúrico en la atmósfera y a la acción bloqueadora de la radiación solar por parte de estos aerosoles. En consecuencia, se limitó la fuente de luz solar, reduciendo drásticamente la actividad fotosintética (Oscuridad Volcánica) (Ernst y Youbi, 2017).

Otro material expulsado por las erupciones fueron las cenizas volcánicas, las cuáles se inyectaron rápidamente en la atmósfera y contribuyeron en menor medida al enfriamiento global inicial. El modelo propuesto también contempla la formación de lluvia ácida debida a las emisiones de SO₂ (Ernst y Youbi, 2017).

El CO₂ representa otro compuesto principal emitido a la atmósfera. Al contrario que el SO₂, el dióxido de carbono no puede ser disipado en un corto intervalo de tiempo (Wignall, 2001). Las grandes cantidades de CO₂ liberadas por la desgasificación de las lavas basálticas y su posterior ascensión a la atmósfera generaron un ambiente de estrés global teniendo como primordial un efecto invernadero, es decir, un destacado calentamiento global (**Fig. 6**) (Kidder y Worsley, 2003).

Un estudio ha calculado que las erupciones del volumen total de los materiales volcánicos pudieron haber liberado un total de 12000 a 18000 Gt (Gigatoneladas) de C, suficiente para modificar significativamente el contenido de carbono atmosférico. Dicho estudio valoró la cantidad total de carbono añadido a la atmósfera, superficie terrestre y los océanos durante 600000 años en 18000 Gt (Saunders, 2009). Se ha estimado que las emisiones de CO₂ a la atmosfera representaron un aporte 15 veces mayor a las emisiones actuales, producto de la actividad humana (Kamo et al., 2003). Por otro lado, el alto contenido de CO₂ en la atmósfera es considerado la causa de otros eventos climatológicos como la lluvia ácida (ácido carbónico), la acidificación de los océanos y la anoxia oceánica (saturación de los océanos), señalados en los mecanismos de extinción (Ernst y Youbi, 2017).

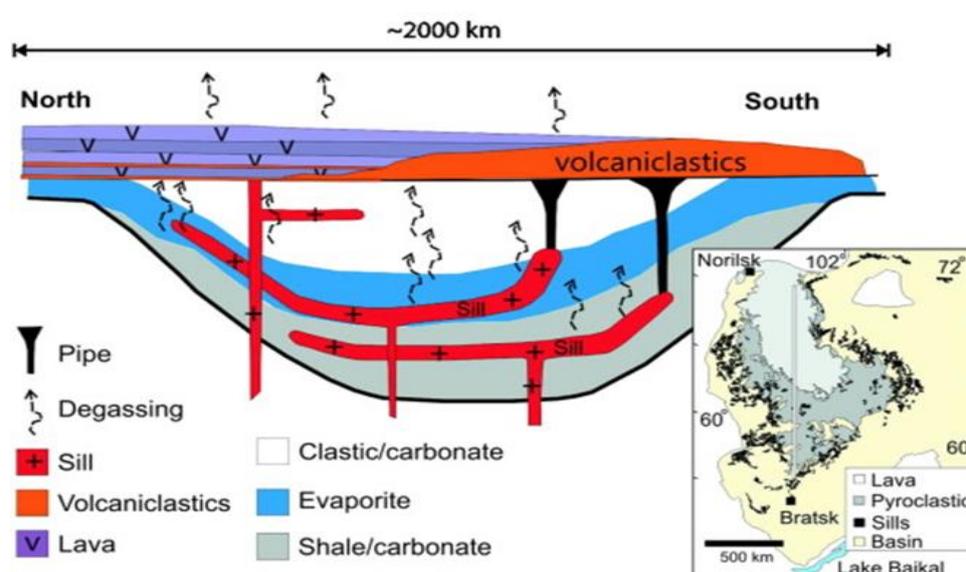


Figura 6. Sección esquemática de Norte a Sur de los *Traps* Siberianos mostrando las dos principales fuentes de CO₂: 1) carbono procedente de las coladas basálticas y 2) carbono procedente del contacto entre sills subvolcánicos (Svensen et al., 2009).

4.2.2. Emisiones de halógenos

Los halógenos establecen otro de los gases principales emitidos a la atmósfera del Pérmico. Entre los denominados halógenos (F, Cl, Br, I, At) se ha considerado el cloro como el más abundante y por lo tanto, el de mayor impacto sobre los ecosistemas. Se estima que la inyección de cloro, en forma de ácido clorhídrico (HCl), junto con halógenos orgánicos en la estratosfera afectó gravemente a la capa de ozono, disminuyéndola. Ello confirió una mayor transparencia a la atmósfera respecto a la radiación UV (Saunders, 2009). Se ha sugerido que los niveles de cloro pudieron ocasionar daños potenciales en forma de lluvia ácida (Wignall, 2001). Dicho proceso afectó en mayor medida a la flora terrestre (bosques de coníferas y bosques pluviales) (Knoll et al., 2007).

4.2.3. Liberación de elementos tóxicos

En referencia a los elementos tóxicos, los metales pesados liberados por los materiales magmáticos (Hg, Os, Fe, Mo, Pb, Mn y As) pueden representar un mecanismo de extinción directo sobre la biota marina y terrestre. El mercurio es considerado un metal tóxico significativo puesto que es liberado en parte por las erupciones volcánicas. Se han detectado altos niveles de mercurio durante la actividad

de los *Traps* Siberianos (Ernst y Youbi, 2017). La evidencia se obtuvo de los análisis del registro sedimentológico en Spitsbergen (Groenlandia), con valores de 0.005–0.010 $\mu\text{g g}^{-1}$. Se concluyó que las anomalías en mercurio fueron constantes a lo largo del Noroeste de Pangea, indicando una extensión de los niveles de este elemento. La inyección de altas cantidades de mercurio debido a su liberación afectó gravemente a los ecosistemas marinos y terrestres, contribuyendo a la extinción masiva (Grabsy, 2015).

4.3. Procesos físicos geoquímicos desencadenados por el magmatismo

Se han dividido los procesos físicos geoquímicos en la liberación de los elementos bioesenciales, la disociación de hidratos de gases, el aumento de la erosión continental, la variación de los niveles de oxígeno y la alteración geoquímica de isótopos y elementos traza (**Fig. 4**).

4.3.1. Liberación de elementos bioesenciales: disminución o enriquecimiento

La liberación de elementos bioesenciales (Se, Mo, Ce, Cd, Tl, N y P) es ocasionada por la erosión de los materiales volcánicos y puede dar lugar a su disminución o enriquecimiento, afectando a la bioproduktividad, al enterramiento de carbono y la liberación de oxígeno. La monitorización de isótopos estables de nitrógeno indica un intervalo de tiempo marcado por una escasez de nutrientes (Ernst y Youbi, 2017). Por otro lado, el aumento en los niveles marinos de fósforo tuvo especial relevancia en la extinción directa de la fauna en los mares (**Tabla 2; Fig. 4**) (Grard et al., 2005).

4.3.2. Disociación de hidratos de gases

La disociación de un gran volumen de gases hidratados contenidos en rocas sedimentarias (clatrato) oceánicas contribuyó al calentamiento global (**Tabla 2**), afectando principalmente a la fauna terrestre. Las gases hidratados contenían principalmente gas metano (CH_4) el cuál fue liberado a la atmósfera al producirse la disociación de dichas acumulaciones (Benton y Twichett, 2003). Se ha propuesto una relación directa de causa/efecto entre la actividad magmática y la liberación de los gases hidratados. Se produjo la inyección de láminas y diques en las rocas sedimentarias,

sufriendo un proceso de pirolisis y liberando el metano contenido (Kidder y Worsley, 2003).

4.3.3. Incremento de la erosión continental

La erosión de las coladas basálticas junto con la meteorización química de los silicatos continentales emitieron un volumen de CO₂ atmosférico suficiente para contribuir al calentamiento de la Tierra (Ernst y Youbi, 2017). Se ha propuesto que la meteorización química de los silicatos continentales se produce como consecuencia de un clima árido debido al aumento de la temperatura (Ruddiman, 2008). Por otro lado, se ha propuesto otra hipótesis que afirma que la erosión de los materiales volcánicos y los silicatos continentales pudo causar un descenso en los niveles de CO₂ atmosférico dando lugar a un enfriamiento global (Ernst y Youbi, 2017).

El incremento del desgaste continental afectó indirectamente a la fauna terrestre a través de las altas o bajas temperaturas (Knoll et al., 2007).

4.3.2. Cambios en los niveles de O₂

El descenso de los niveles de oxígeno fue motivado principalmente por la intensa inyección de CO₂ de las erupciones volcánicas junto con otros gases como el SO₂. El dióxido de azufre restringió la cantidad de oxígeno producida por las especies vegetales en el proceso de fotosíntesis. Se considera que la descomposición de la biomasa vegetal y animal muerta así como la liberación de metano proveniente del calentamiento de clatratos oceánicos también contribuyó al descenso de los niveles de oxígeno atmosférico (**Fig. 3**) (Kidder y Worsley, 2003). Este proceso afectó indirectamente a la fauna y flora terrestre.

Se ha apreciado en el PTB (límite Pérmico-Triásico) un cambio dramático en los valores isotópicos del oxígeno: un decremento de seis partes por mil (ppt) en el valor del ratio del isótopo $\delta^{18}\text{O}$ que corresponde a un aumento de la temperatura global de 6°C. Este incremento de la temperatura pudo reducir la cantidad de oxígeno oceánico disuelto, generando anoxia bentónica (Benton y Twichett, 2003).

4.3.2. Variaciones geoquímicas

Las variaciones geoquímicas se dividen en los cambios de los niveles isotópicos de estroncio y elementos traza.

Los cambios en el índice isotópico de estroncio ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) se relacionaron con el aporte de materiales del continente a través de un aumento de la meteorización terrestre y la erosión, que aportaron más dióxido de carbono a la atmósfera. En particular, se señala la destrucción de las comunidades de plantas, la extinción de las plantas terrestres a lo largo de finales del Pérmico. Se han reunido pruebas de una rápida deforestación y pérdida de suelos en el sur de China. La persistencia del alto flujo de Sr radiogénico en los océanos sugiere que la vegetación vinculada al suelo no se restableció durante la mayor parte del Triásico Temprano (Zhang et al., 2016).

Se han realizado estudios de varios elementos traza (P, N, Mo, Ce, Ti, Se, Cd). El fósforo y su ciclo biológico ha sido el objeto de estudio de gran parte de las investigaciones. Un modelo ha definido dos procesos importantes en relación al flujo de entrada del fósforo: el enterramiento de fósforo formando parte de materia orgánica y la sedimentación de carbonatos cálcicos (caliche) (**Fig. 3**). Se ha propuesto que el fósforo actuó como motor y elemento de control fundamental de la productividad marina a largo plazo. La inyección de carbono y fósforo a los océanos por parte de la actividad volcánica y la erosión de los materiales continentales provocó una proliferación de las bacterias fotoautótrofas, generando una columna anóxica que afectó a gran parte de la fauna marina (Grand et al., 2005).

4.4. Mecanismos de extinción relacionados directa o indirectamente con el magmatismo

4.4.1. Calentamiento global

Los datos paleoclimáticos obtenidos sugieren que la Tierra tuvo un clima significativamente más cálido en comparativa con el clima actual. Se ha desarrollado un modelo de simulación climática terrestre a través de la introducción de datos paleoclimáticos y paleogeográficos (Kiehl y Shields, 2005).

Evento	Evidencia encontrada
I. Calentamiento global	La evidencia encontrada sobre este fenómeno se encuentra principalmente en Karoo, Sudáfrica. Se midieron los valores del isótopo de carbono en los restos fósiles. Dichos valores permitieron simular las altas temperaturas. Las formaciones de caliche y evaporitas representadas en la Figura 3 son consideradas evidencias geológicas.
II. Enfriamiento global	Las secuelas producidas por el enfriamiento global se encuentran mayormente en los yacimientos terrestres de Karoo y Spitsbergen. No obstante, la evidencia obtenida procede de los datos paleomagnéticos de las coladas basálticas de Siberia.
III. Acidificación oceánica	La evidencia directa de la acidificación de los océanos es escasa o nula. Los registros fósiles se sitúan en los rangos estratigráficos de Meishan, en el Sur de China. Las evidencias geoquímicas proceden de los niveles isotópicos de boro y calcio.
IV. Anoxia oceánica	Las evidencias geoquímicas halladas en referencia a este acontecimiento se encuentran en las secciones geológicas de Spitsbergen y en secciones de antiguas zonas geográficas de aguas superficiales del oeste del mar Tethys (norte de Italia, sur de Austria, Eslovenia). La evidencia fósil se encuentra en Meishan.
V. Lluvia ácida	Las evidencias correspondientes a los efectos de la lluvia ácida residen en las formaciones de minerales de arcilla (vermiculita), resultado de la acidificación de los suelos. Dichas evidencias se obtuvieron en las secciones estratigráficas de Lubei y Shangsi, al sur de China.
VI. Radiación UV	La evidencia de este mecanismo de extinción se sitúa principalmente en Karoo, Sudáfrica. Dicha evidencia pudo ser extraída de los registros fósiles de tetrápodos.
VII. Nivel del mar	La evidencia fósil y geoquímica de los cambios en el nivel del mar se hallan en las secciones de Meishan (regresión marina) y Italia (transgresión marina).

Tabla 6. Mecanismos de extinción (**I a VII**) de los organismos terrestres y marinos en la gran extinción del Pérmico relacionados con el vulcanismo de los *Traps* Siberianos. Todos los mecanismos salvo las radiaciones UV y la lluvia ácida actuaron sobre los dos tipos de ecosistemas (marino y terrestre) (Ernst y Youbi, 2017; Romero, 2017).

El modelo estima una temperatura de la superficie global 8 °C más alta en comparación con los valores de temperatura actuales y una temperatura media global de 31 °C. Comparando las temperaturas de la simulación actual y la simulación del Pérmico-Triásico se han obtenido los siguientes resultados: la temperatura del aire en el control de altas latitudes del hemisferio sur ha sido establecida como 10-40 °C más caliente que la temperatura actual. Por otro lado, en las zonas polares del hemisferio norte se han registrado temperaturas de 10 a 20 grados superiores a los registros actuales. La temperatura máxima simulada en las regiones secas subtropicales tiene un valor de 51 °C, 15 °C más elevada que las simulaciones actuales en dichas regiones (Kiehl y Shields, 2005).

Otra simulación se realizó con respecto al calentamiento de los océanos. Globalmente, los océanos eran 4 °C más calientes que los ahora existentes. Datos paleontológicos recogidos por el modelo han establecido una temperatura de superficie en regiones de altas latitudes en ambos hemisferios de Panthalassa de 8 grados centígrados. En la actualidad, las temperaturas registradas en estas latitudes son cercanas a los 0 °C. Los fondos oceánicos (3000 metros de profundidad) presentaban una temperatura de entre 4,5 y 5 °C mientras que los vigentes presentan temperaturas bajo cero (Kiehl y Shields, 2005).

El fenómeno de calentamiento global de los continentes y océanos tuvo una repercusión directa sobre la fauna y flora terrestre y marina, siendo uno de los mecanismos más adversos sobre la biodiversidad global (Kiehl y Shields, 2005). Por otro lado, este acontecimiento presenta consecuencias indirectas: aumento considerable del nivel del mar (transgresión marina) favorecido por el calentamiento de los océanos (Wignall, 2001), anoxia y acidificación oceánica prolongada (Kiehl y Shields, 2005).

4.4.2. Enfriamiento global

Se ha sugerido un enfriamiento global, incluso una fase de glaciación para explicar las extinciones marinas y terrestres. En relación con este proceso, se ha propuesto una intensa regresión marina, es decir, una bajada general del nivel del mar, afectando especialmente a los ecosistemas marinos. Hasta la fecha de hoy no se han encontrado datos concluyentes que expliquen una fase de glaciación (Wignall, 2001).

No obstante, Campbell y colaboradores afirmaron en el año 92 que dicha glaciación es característica por su corta duración y por ello, no pudo proporcionar ninguna evidencia física (Campbell et al., 1992).

4.4.3. Acidificación oceánica

Con motivo de examinar la hipótesis de una acidificación oceánica como mecanismo de extinción, un estudio ha elaborado un modelo que ha registrado los valores de pH oceánico durante el PTB obtenido a través del uso de isótopos de boro ($\delta^{11}\text{B}$) en carbonatos marinos a lo largo del mar Tethys. A su vez, se midieron las perturbaciones del isótopo de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y sus consecuencias medioambientales (Clarkson et al., 2015).

Se ha propuesto una doble fase de perturbación del carbono con un rápido y ligero restablecimiento entre ambos declives. En relación al boro, el registro aportado indica un desplome de los niveles de $\delta^{11}\text{B}$, hasta una media de $8.2\pm 1.2\%$ durante el transcurso del PTB. Ello implicó una variación de 0,6-0,7 unidades de pH. Este fenómeno fue simultáneo al incremento en los niveles de $\delta^{13}\text{C}$. Se ha estimado que la acidificación de los océanos supuso un periodo de corta duración (10000 años). Se ha postulado que la inyección en masa de carbono a los océanos ha resultado ser crítica en la reducción del pH y en la saturación de los océanos definiendo así el suceso de acidificación oceánica (Clarkson et al., 2015).

La acidificación oceánica afectó exclusivamente a la fauna y flora marina (Ernst y Youbi, 2017).

4.4.4. Anoxia oceánica

Muchos estudios avalan que el Suceso de Anoxia Oceánica (OAE) es la principal fuente de las extinciones marinas. Un estudio ha propuesto que el estado de anoxia no sólo ocurrió en zonas oceánicas de profundidad sino en zonas de aguas superficiales. Propone además que la anoxia se extendió desde las zonas tropicales del Tethys hasta zonas más boreales. Dicha publicación afirma que el principal causante de la generación de aguas pobres en oxígeno es el pronunciado descenso en la circulación oceánica, descendiendo a su vez el grado de temperatura desde el ecuador hasta los polos (Wignall y Twichett, 1996).

La falta de circulación oceánica o la existencia de un movimiento extremadamente débil generan una falta de mezcla de aguas oceánicas. Particularmente, el Mar de Tethys sufrió una extrema estratificación debido a la limitada conexión con el gran océano Panthalassa. Actualmente, la formación de aguas de profundidad ocurre en las áreas geográficas de Groenlandia y la Antártida gracias a la formación de aguas salinas frías y densas que descienden a mayor profundidad. La simulación del Pérmico Tardío indica que este proceso de mezclado no tenía lugar. Por lo tanto, hay una escasa formación de aguas de profundidad como consecuencia del calentamiento de la superficie oceánica que genera aguas calientes y poco densas en altas latitudes de ambos hemisferios. La ausencia de circulación oceánica y mezcla de aguas superficiales de profundidad impide la distribución y disponibilidad de oxígeno y nutrientes en los océanos. Este hecho junto el calentamiento de las aguas oceánicas, (disminuyendo la solubilidad del oxígeno) y los bajos niveles de oxígeno atmosférico provocaron un estado de anoxia prolongado que dio lugar a una extinción masiva de la biota marina (Kiehl y Shields, 2005).

4.4.5. Lluvia ácida

La lluvia ácida tuvo un impacto directo sobre la fauna y flora terrestre, especialmente la flora, compuesta por voluminosos bosques de plantas gimnospermas (Wignall, 2001; Knoll et al., 2007). Se ha propuesto que el fenómeno de lluvia ácida causó las primeras extinciones terrestres, que comenzaron entre 100 y 70 miles de años antes del límite P-T (Burgess y Bowring, 2015).

4.4.6. Radiación UV

La exposición de la superficie terrestre a la radiación solar debido a la disminución de la capa de ozono es una causa directa de las extinciones de la fauna continental (Ernst y Youbi, 2017).

4.4.7. Nivel del mar

Los numerosos muestreos del registro fósil (Italia, China, América del Norte, Spitsbergen) indican que se produjo una regresión marina, donde el nivel del mar descendió unos 5 metros de media, seguido de una transgresión marina. Las evidencias de la regresión marina fueron obtenidas del análisis de conodontos en Meishan mientras

que las evidencias de la transgresión fueron obtenidas en Italia del análisis de braquiópodos disaeróbicos especializados (géneros *Lingula* y *Claraia*). Las fluctuaciones en los niveles del mar es considerado un mecanismo directo de las extinciones de la flora y fauna marina (Wignall y Hallam, 1999; Wignall, 2001).

Se ha discutido que el rápido aumento del nivel de los mares comenzó al menos 30 ka antes de la extinción marina en la sección tipo de Meishan (China), lo que indica que la extinción terrestre precedió a la de los océanos. Esta hipótesis está apoyada por la evidencia expuesta en la publicación de Burgess y Bowring (2015).

4.5. Pérdida de la biodiversidad: extinciones en los océanos

El mayor registro fósil marino se encuentra en Meishan, al sur de China, dónde se han identificado dos grandes extinciones a lo largo del Pérmico: una primera extinción a finales del Guadalupiense, datada de 260,2 Ma y una segunda extinción en el límite P-T, datada de 252,17 Ma. La primera extinción se encuentra asociada a una pronunciada regresión marina que afectó al 40% de la diversidad marina global. Los grupos mayormente afectados fueron foraminíferos fusulínidos, corales, gasterópodos y braquiópodos (Clapham et al., 2009; Yin et al., 2007). La segunda extinción se encuentra asociada a una transgresión marina que tuvo como consecuencia la pérdida de más del 90% de la biodiversidad.

En referencia a la extinción durante el PTB, los organismos marinos han sido clasificados en dos grupos principales: organismos con una baja regulación fisiológica (**Tabla 7**) y organismos con una alta regulación fisiológica (**Tabla 8**). La clasificación se ha realizado en base a la respuesta de estos organismos al estrés causado por la hipercapnia oceánica (altos niveles de carbono). Los organismos sin regulación fisiológica son altamente susceptibles a la hipercapnia y constituyen un grupo compuesto por esponjas calcáreas, foraminíferos (fusulínidos), braquiópodos, corales, briozoos y la mayoría de los equinodermos. Este grupo es característico por presentar una tasa metabólica muy baja, limitado o ausente sistema circulatorio, escasa superficie respiratoria y un alto índice de precipitación del CaCO₃ esquelético. El 85% de los géneros de dicho grupo se extinguieron a lo largo del PTB (Knoll et al., 2007).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Por el contrario, los organismos con una alta regulación fisiológica no sufrieron daños tan pronunciados a causa de la hipercapnia y constituyen un grupo compuesto por moluscos, artrópodos y cordados. Se caracteriza por poseer una alta tasa metabólica, sistema circulatorio y tejidos respiratorios desarrollados junto con esqueletos calcáreos consistentes. Sólo el 38% de los géneros desaparecieron (Knoll et al., 2007).

Clasificación	Grupo taxonómico	Diversidad	Extinción	% Extinción
Baja regulación fisiológica y esqueletos con alto contenido en carbonatos	Rugosa	19	19	100
	Steanolemata	17	6	35,5
	Brachiopoda			
	Orthida	8	8	100
	Strophomenida	67	62	92,5
	Spiriferida	33	30	90,9
	Rhynchonellida	17	14	82,4
	Terebratulica	10	8	80
	Acrotretida	1	1	100
	Echinodermata			
	Crinoidea	1	1	100
Total		173	149	86,1

Tabla 7. Taxa con esqueleto con alto contenido en carbonatos y una regulación fisiológica poco eficiente (Knoll et al., 2007).

Clasificación	Grupo taxonómico	Diversidad	Extinción	% Extinción
Alta regulación fisiológica y esqueletos con contenido medio en carbonatos	Mollusca			
	Gastropoda	85	36	42,4
	Nautiloidea	8	3	37,5
	Ammonoidea	18	14	77,8
	Bivalvia	58	26	77,4
	Arthropoda			
	Ostracoda	53	41	77,4
	Malacostrata	5	2	40
	Brachiopoda			
	Spiriferida	33	30	90,9
	Echinodermata			
Echinoidea	2	1	50	
Total		229	123	53,7

Tabla 8. Taxa con un contenido medio de carbonatos en el esqueleto y con una potente regulación fisiológica (Knoll et al., 2007).

Por otro lado, se ha propuesto otro nivel de clasificación basado en el esqueleto mineralógico de cada grupo taxonómico descrito: contenido alto en carbonato cálcico (Tabla 7), contenido medio (Tabla 8) en carbonato cálcico y esqueletos no calcáreos

(**Tabla 9**) (Knoll et al., 2007). Las tablas contienen cada grupo taxonómico, su diversidad y extinción en número de géneros y el porcentaje de extinción

Clasificación	Grupo taxonómico	Diversidad	Extinción	% Extinción
Con esqueletos no calcáreos	Bryozoa			
	Ctenostomata	4	0	0
	Brachiopoda			
	Lingulida	1	0	0
	Annelida			
	Polychaeta	17	0	0
	Echinodermata			
	Holothuroidea	12	0	0
	Chordata			
	Conodontophorida	6	2	33,3
Chondrichthyes	3	0	0	
Total		43	2	4,7

Tabla 9. Taxa sin esqueleto calcáreo (Knoll et al., 2007).

Los resultados indican que el 82% de los géneros expuestos en la primera tabla (**Tabla 7**), el 54% de la segunda (**Tabla 8**) y el 5% de la última (**Tabla 9**) desaparecieron a lo largo del PTB. Se ha considerado la hipercapnia como el primordial desencadenante de las desapariciones de los clados marinos, actuando sinérgicamente con los demás mecanismos de extinción (Knoll et al., 2007)

4.6. Pérdida de la biodiversidad: extinciones en el continente

Los más amplios registros fósiles de los grupos vegetales y animales terrestres se encuentran en la Antártida, Luoping (Norte de China), Coyote (América Del Norte) y Karoo (Sudáfrica), Rusia y Oeste de Europa. Los estudios de la biodiversidad terrestre han sido enfocados a la desaparición de grandes grupos de tetrápodos (amniotas y anfibios), dominantes durante el periodo del Pérmico. Dentro de los amniotas, los emplazamientos de Karoo y Coyote son conocidos por preservar fósiles de reptiles diápsidos y anápsidos, terápsidos (“reptiles mamiferoides”) o sinápsidos tempranos (suborden *Dinocephalia*, *Therocephalia*) (Lucas, 2017).

A través del análisis del registro fósil en Coyote (América del Norte) se han propuesto cuatro posibles extinciones de tetrápodos (**Fig. 7**).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

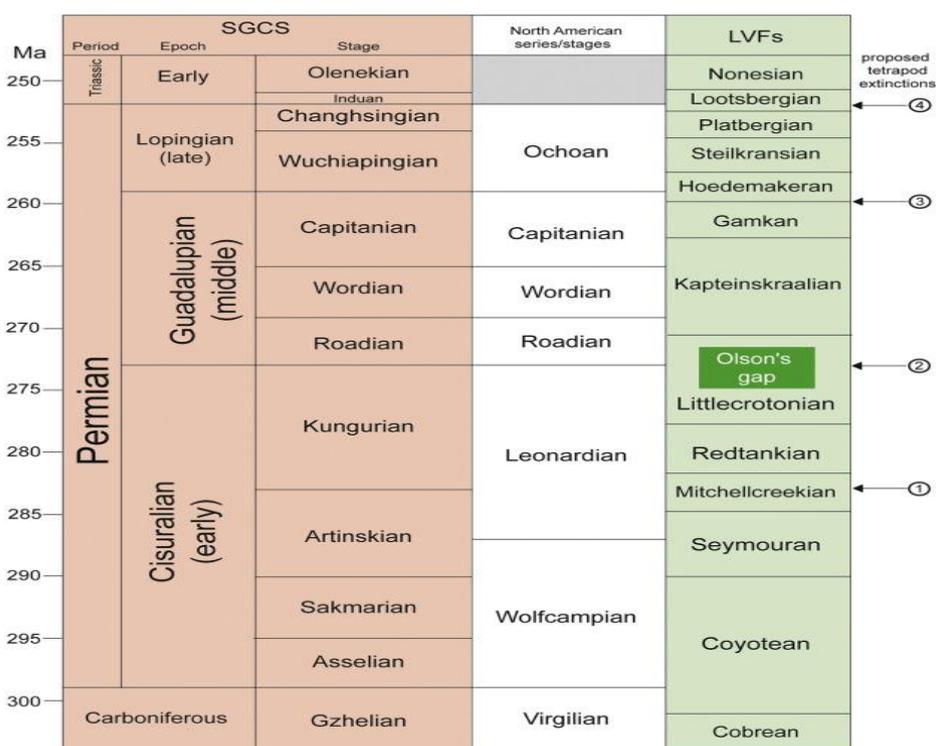


Figura 7. Escala cronoestratigráfica del Pérmico (SGCS) correlacionada con los pisos de Norteamérica y las cronozonas (LVFs). Se indican a la derecha las cuatro extinciones datadas de tetrápodos (Lucas, 2017).

Lucas (2017), a partir de la recopilación de datos procedentes de diversos autores, identifica cuatro extinciones de tetrápodos en el Pérmico (**Fig. 7**), considerando dos de ellas extinciones masivas (1 y 4 en **Fig. 7**). La primera se sitúa en el transcurso del Pérmico Temprano al Pérmico Medio (1 en **Fig. 7**). La segunda extinción se sitúa en el límite P-T (4 en **Fig. 7**) (Olson, 1982, 1989; Benton, 1989). A su vez, se identificaron en el límite P-T tres periodos de extinción y uno de recuperación de la biota terrestre de vertebrados (**Fig. 8**).

El estudio de los rangos estratigráficos en la sección de Karoo, ha dividido la extinción durante el PTB en tres fases: una primera fase dónde desaparecieron tres géneros de tetrápodos, una segunda fase dónde se extinguieron 11 géneros, terminando en la sección estratigráfica del fósil representativo *Dicynodon*, que corresponde al PTB (252,17 Ma) y una última fase en la cual dos géneros de tetrápodos y una especie del género representativo *Lystrosaurus* desaparecen. El rango número 4 corresponde con la recuperación de la biota (Smith and Botha-Brink, 2014; Lucas, 2017).

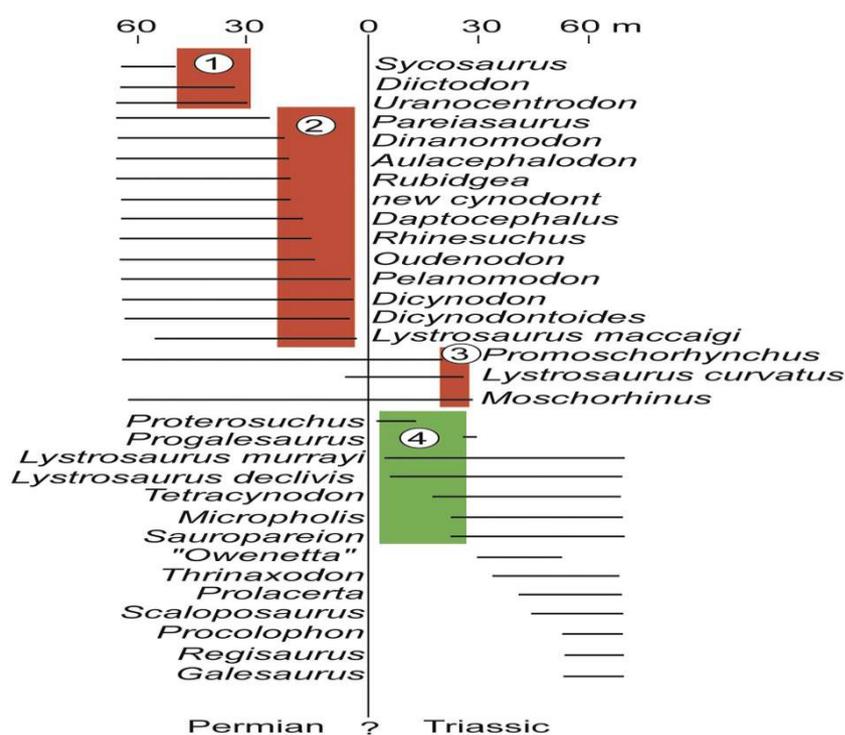


Figura 8. Rangos estratigráficos de los géneros de tetrápodos, incluyendo algunas especies, entre la sección de *Dicynodon* y la sección de *Lystrosaurus* en Karoo, Sudáfrica. Las extinciones están indicadas en orden numérico (1, 2, 3). El número 4 corresponde con la recuperación de la biota

Con respecto a las extinciones en la flora terrestre, se ha propuesto una extinción masiva de los bosques de gimnospermas (especies coníferas) a lo largo del límite Pérmico-Triásico. A su vez, se han documentado registros fósiles del género *Glossopteris* como prueba de su extinción. Dicho género, perteneciente a la superdivisión *Pteridophyta*, se encontraba distribuido abundantemente por toda Gondwana (**Fig. 3**). Por otro lado, en referencia a los insectos, no se conocen yacimientos fósiles que puedan proporcionar suficiente evidencia para su estudio. Aun así, se ha propuesto la sustitución de las especies arcaicas pertenecientes a la fauna Paleozoica por la diversificación de las especies modernas (Lucas, 2017).

4.7. Recuperación de la biota

Cabe destacar en primer lugar que la extinción de los clados marinos y terrestres marcó el final de la fauna y flora Paleozoica, dando lugar a una nueva flora y fauna moderna del Mesozoico.

Se ha estimado que la recuperación de la fauna y flora marina y continental no se produjo hasta mediados del Triásico. Los clados marinos supervivientes presentaron una tasa de diversidad baja a principios del Triásico debido a la continuidad de las perturbaciones originadas a finales del Pérmico (Erwin et al., 2002). Dichas perturbaciones presentan una relación con los *Traps* Siberianos puesto que estos continuaron emergiendo a lo largo de 500000 años tras la gran extinción del Pérmico (Burguess y Bowring, 2015).

Durante el Triásico medio fue característica la recuperación de los grupos marinos existentes (géneros bivalvos *Lingula*, *Claraia*, *Unionites* y *Promyalina*, braquiópodos y ammonoideos) y la aparición de nuevos clados (Benton y Harper, 2009). Otros grupos como los corales rugosos y tabulados y los foraminíferos fusulínidos fueron arrasados durante la extinción. Por otra parte, en el ámbito terrestre se produjo la recuperación de los extensos bosques de coníferas, sin embargo, este grupo perdió su dominancia sobre los continentes, siendo sustituido por especies licópoides (género *Isoetes*) (Erwin et al., 2002). Con respecto a los grupos de tetrápodos, los ecosistemas siguieron afectados hasta finales del Triásico, dónde los distintos clados comenzaron a diversificarse (Benton y Harper, 2009).

4.8. Modelos de extinción

Se han emitido cuatro modelos de extinción, todos ellos se han relacionado con el vulcanismo: a) Modelo uniepisódico (Jin et al., 2000), basado en el análisis del registro fósil de la sección típica del límite P-T en Meishan, mostrando evidencias de una extinción repentina en el medio marino hace 251 Ma, coincidiendo aproximadamente con el límite P-T (252,17 Ma). Temporalmente coincide a su vez con el vulcanismo de los *Traps* siberianos, responsables de los mecanismos de la extinción biótica en los océanos, b) Extinción por pulsaciones (Everson, 2007), basado en el desarrollo de un método que computó intervalos de confianza de tiempo y distancia estratigráfica entre dos pulsaciones en un evento de extinción, tomando como referencia el registro fósil de invertebrados marinos (Ostrácodos y Braquiópodos) en el límite de la extinción P-T, en Meishan. Dichas pulsaciones fueron coetáneas con los episodios volcánicos en Siberia. Las erupciones desencadenaron cambios en el clima, provocando los pulsos de extinción, separados por un mínimo de 72 ka entre ellas.

d) Multiepisódica en varias fases (Knoll et al., 1996) basada en la recopilación de datos de fauna marina en Meishan, Sur de China, dónde se observó que el número de extinciones durante el Wordiense y el Capitaniense (mediados del Pérmico) coincidían con el observado en el Wuchiapingiense y el Changhsingiense (finales del Pérmico). Estas evidencias indican que hubo una serie de extinciones que precedieron a la extinción del PTB, en relación con la actividad volcánica del momento: Emeishan, China a mediados del Pérmico y los *Traps* Siberianos a finales del periodo, e) Multiepisódica gradual en dos fases (Clapham et al., 2009) que constituye el modelo más aceptado actualmente. Se identificaron dos extinciones principales: un pico a finales del Guadalupiense promovido por el vulcanismo en Emeishan, que perturbó los ecosistemas progresivamente hasta finales del Pérmico, donde se produjo el segundo pico de extinción, la gran extinción del PTB, generada por el vulcanismo en Siberia.

5. Conclusiones

1. El vulcanismo en la región de Siberia supuso el desencadenante de la gran extinción P-T expulsando grandes cantidades de materiales basálticos, generando así la mayor provincia continental de basalto de inundación existente hoy en día. Los productos directos del magmatismo influyeron directa e indirectamente en numerosos fenómenos climáticos variables, afectando a los ecosistemas marinos y terrestres a lo largo de un periodo eruptivo de más de 600000 años.
2. El cambio climático supuso un acontecimiento global a gran escala, afectando gravemente a la biodiversidad en los continentes y océanos. Fenómenos como el calentamiento global y su consecuente clima árido y el aumento de la exposición a la radiación solar junto con el fenómeno de Oscuridad Volcánica y la lluvia ácida dañaron directamente a la fauna y flora continental, respectivamente. Otros fenómenos como las oscilaciones en los niveles de los mares y la saturación de los océanos (hipercapnia) fueron perjudiciales para los ecosistemas marinos, provocando la desaparición de la gran mayoría de los clados.
3. La actividad volcánica y los cambios climáticos supusieron una pérdida enorme de la biodiversidad. En el ámbito marino, se extinguieron el 82% de los géneros taxonómicos de braquiópodos, equinodermos crinoideos, briozoos y corales, el 54% de equinodermos

equinoideos, gasterópodos, ammonoideos, nautiloideos y bivalvos, por último, el 5% de poliquetos, conodontos y peces vertebrados. La fauna marina mayormente afectada ha sido, sin duda, la fauna bentónica. En el ámbito terrestre, más del 75% de la fauna desapareció. Los últimos estudios avalan que los géneros taxonómicos de anfibios resultaron extintos a mediados del Pérmico mientras que un gran porcentaje de los tetrápodos terrestres sufrieron la extinción durante el PTB. Los géneros de tetrápodos más representativos fueron *Dicynodon* y *Lystrosaurus*.

5. Conclusions

1. Volcanic activity in the geographic area of Siberia was the trigger of the P-T mass extinction, ejecting large amounts of basaltic materials, thereby generating the greatest flood continental basalt province ever known. The direct products of volcanism influenced direct and indirectly in many climate variables, affecting marine and terrestrial ecosystems over more than 600000 years.
2. Climate change was a global event that seriously harmed ocean and continental biodiversity. Climatic phenomena such as global warming with its consequent arid weather and the increased solar radiation exposure together with volcanic darkness phenomena and acid rain damaged directly the continental fauna and flora, respectively. Other phenomena like the continuous sea level changes and ocean saturation (hypercapnia) were noxious to marine ecosystems, causing the extinction of nearly all taxa.
3. Magmatism and climate changes accounted for a huge biodiversity loss. In the marine field an 82% taxonomic genus of brachiopods, crinoids, bryozoans and corals, 54% sea urchins, gastropods, ammonites, nautilus and bivalves together with a 5% of polichaetes annelids, conodonts and vertebrate fishes became extinct. The most affected marine fauna was without doubt, marine benthonic fauna. In the terrestrial field more than 75% of the genus disappeared. Last studies support the idea of amphibian genera becoming extinct at Middle Permian whereas a great percentage of land tetrapods became extinct during the PTB. The most representative tetrapod's genus were *Dicynodon* and *Lystrosaurus*.

6. Bibliografía

- Becker, L., Poreda, R.J., Hunt, A.G., Bunck, T.E., Rampino, M.** 2001. Impact event at the Permian-Triassic boundary: Evidence from extraterrestrial noble gases in fullerenes. *Science* 291, 1530-1533.
- Benton, M. J.** 1989. Mass extinctions among tetrapods and the quality of the fossil record. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, v. 325, p. 369–386.
- Benton, M. J. y Twitchett, R. J.** 2003. How to kill (almost) all life: The end- Permian extinction event. *Trends Ecol Evol*, 18: 358—365
- Benton, M. J. y Harper, D. A. T.** 2009. *Introduction to paleobiology and the fossil record*. Wiley, Chichester.
- Bond, D. P. G. y Wignall, P. B.** 2014. Large igneous provinces and mass extinctions: an update. In: Keller, G., Kerr, A.C. (Eds.), *Volcanism, Impacts and Mass Extinctions: Causes and Effects*. Geological Society of America Special Paper 505, pp. 29–55.
- Bowring, S. A., Erwin, D. H., Jin, Y., Martin, M. W., Davidek, K. L., et al.** 1998. U/Pb zircon geochronology and tempo of the end-Permian mass extinction. *Science* 280. 1039-1045.
- Burgess, S. D. y Bowring, S. A.** 2015. High-precision geochronology confirms voluminous magmatism before, during, and after Earth's most severe extinction. *Sci. Adv.* 1:e1500470.
- Campbell, I. H., Czamanske, G. K., Fedorenko, V. A., Hill, R. I. y Stepanov, V.** 1992. Synchronism of the Siberian traps and the Permian-Triassic boundary: *Science*. v. 258. p. 1760–1763.
- Clapham, M. E., Shuzhong Shen. y Botjer, D. J.** 2009. The double mass extinction revisited: reassessing the severity, selectivity, and causes of the end-Guadalupian biotic crisis (Late Permian). *Paleobiology*, 35(1). pp. 32–50
- Clarkson, M. O., Kasemann, S. A., Wood, R. A., Lenton, T. M., Daines, S. J., et al.** 2015. Ocean acidification and the Permo-Triassic mass extinction. *Science*, 348 (6231): 229–232.
- Erlyking, A. D., Harper, D. A. T., Sloan, T. y Wolfendale, A. W.** 2017. Mass extinction over the last 500 myr; an astronomical cause. *Palaeontology*, Vol. 60. Part 2. pp. 159–167.
- Ernst, R. E. y Youbi, N.** 2017. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*
- Erwin, D. H.** 1990. The End-Permian Mass Extinction. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 21. pp. 69-91.
- Grard, A., Francois, L. M., Dessert, C., Dupré, B. y Goddérés, Y.** 2005. *Earth and Planetary Science Letters*, 234: 207–221.
- Grasby, S. E., Beuchamp, B., Bond, D. P. G y Wignall, P. B.** 2016. Mercury anomalies associated with three extinction events (Capitanian Crisis, Latest Permian Extinction and the Smithian/Spathian Extinction) in NW Pangea. Volume 153, Issue 2 (Mass Extinctions). pp. 285-297.
- Hallam, A. y Wignall, P.B.** 1999. *Earth Science Reviews* 48, 217–250.
- Holser, W. T.** 1984. *Gradual and abrupt shifts in ocean chemistry during Phanerozoic time*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 123-143.
- Isozaki, Y.** 2001. An extraterrestrial impact at the Permian-Triassic boundary? *Science* 293, 2343a.
- Jin Yugan., Wang Yue., Wang Wei., Shang Qinghua., Cao Changqun., et al.** 2000. Pattern of marine mass extinction near the Permian-Triassic boundary in South China: *Science*. v. 289. p. 432–436.
- Kaiho, K.** 2001. End-Permian catastrophe by a bolide impact: Evidence of a gigantic release of sulfur from the mantle pages. *Geology* 29, 815-818.

- Kamo, S. L., Czamanske, G. K., Amelin, Y.** 2003. Rapid eruption of Siberian flood-volcanic rocks and evidence for coincidence with the Permian-Triassic boundary and mass extinction at 251 Ma. *Earth Planet Science Letters*, 214: 75—91.
- Kiehl, J. T. y Shields, E. A.** 2005. Climate simulation of the latest Permian: Implications for mass extinction. *Geology*, v. 33; no. 9; p. 757–760.
- Knoll, A. H., Bambach, R. K., Canfield, D. E., Grotzinger, J. P.** 1996. Comparative earth history and Late Permian mass extinction. *Science* 273, 452-457.
- Knoll, A. H., Bambach, R. K., Payne, J. L., Pruss, S., Fischer, W. W.** 2007. *Earth and Planetary Science Letters*, 256: 295–313.
- Kidder, D. L. y Worsley, T. R.** 2003. Causes and consequences of extreme Permo-Triassic warming to globally equable climate and relation to the Permo-Triassic extinction and recovery/Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. pp. 207-237.
- Lovelock, J. E.** 1979. *Gaia: A New Look at Life on Earth*. Oxford: Oxford University Press.
- Lucas, S. G.** 2017. Permian tetrapod extinction events. *Earth-Science Reviews* 170, 31–60.
- Olson, E.C.** 1982. Extinction of Permian and Triassic nonmarine vertebrates. *Geol. Soc. Am. Spec. Pap.* 190, 501–511.
- Olson, E.C.** 1989. Problems of Permo-Triassic terrestrial extinctions. *Hist. Biol.* 2, 17–35.
- Renne, P. R., Zhang Zichao, Richards, M. A., Black, M. T. y Basu, A. R.** 1995. Synchrony and causal relations between Permian-Triassic boundary crises and Siberian flood volcanism. *Science*. v. 269. p. 1413–1416.
- Rohde, R. A. y Muller, R. A.** 2005. "Cycles in fossil diversity". *Nature* 434: 209-210.
- Ruddiman, W.F.** 2008. In: Freeman, W.H. (Ed.), *Earth's Climate: Past and Future*, seconded. New York.
- Saunders, A. y Reichow, M.** 2009. The Siberian Traps and the End-Permian mass extinction: a critical review. *Chinese Science Bulletin*. vol. 54. N°1: 20-37.
- Smith, R. M. H. y Botha-Brink, J.** 2014. Anatomy of a mass extinction: sedimentological and taphonomic evidence for drought-induced die-offs at the Permo-Triassic boundary in the main Karoo basin, South Africa. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 396, 99–118.
- Stolz, J. F.** 2017. Gaia and her microbiome. *FEMS Microbiology, Ecology*. Vol. 93. N° 2.
- Svensen, H., Planke, S., Polozov, A.G., Schmidbauer, N., Corfu, F., et al.** 2009. Siberian gas venting and the end-Permian environmental crisis. *Earth Planet. Sci. Lett.* 277, 490–500.
- Wang, S. C. y Everson, P. J.** 2007. *Paleobiology*, 33(2). pp. 324–336
- Wignall, P. B. y Twitchett, R. J.** 1996. Oceanic Anoxia and the End Permian Mass Extinction. *Science* 272, 1155-1158.
- Wignall, P. B.** 2001. Large igneous provinces and mass extinctions. *Earth-Sci Rev.* 53: 1—33
- Wignall, P. B. y Newton, R.** 2003. Contrasting deep-water records from the Upper Permian and Lower Triassic of South Tibet and British Columbia: Evidence for a diachronous mass extinction. *Palaios* 18, 153-167.
- Zhang, H., Chang-qun Cao., Xiao-lei Liu., LinMu., Quan-feng Zheng., et al.** 2016. The terrestrial end-Permian mass extinction in South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 448, 108–124.

Páginas web:

www.scotese.com; www.webofknowledge.com; www.sciencedirect.com; www.researchgate.net