

Capítulo 34: LA DIVERSIFICACION DE LAS ALGAS ROJAS INARTICULADAS (CORALLINALES, RHODOPHYTA)

Julio Aguirre, Juan C. Braga y Robert Riding

DEPARTAMENTO DE ESTRATIGRAFÍA Y PALEONTOLOGÍA, FACULTAD DE CIENCIAS. UNIVERSIDAD DE GRANADA.
Campus Fuentenueva s/n. 18071-Granada, España. E-mails: jaguirre@goliat.ugr.es y jbraga@goliat.ugr.es

DEPARTMENT OF EARTH SCIENCES, CARDIFF UNIVERSITY.
Cardiff CF10 3YE, U.K. E-mail: riding@cardiff.ac.uk

La historia de diversificación de las algas coralinas no articuladas parece estar controlada por cambios globales de temperatura y por la disponibilidad de nuevos hábitats. La familia Sporolithaceae, de ambientes tropicales, alcanzó el máximo de diversidad y dominó durante las condiciones invernadero del Cretácico superior y posteriormente su riqueza de especies disminuyó según descendía la temperatura global. En la familia Corallinaceae, la subfamilia Melobesioideae, de aguas frías y profundas, se diversifica en el Cretácico terminal y domina las asociaciones de algas coralinas en el Paleógeno. Las subfamilias Lithophylloideae/Mastophoroideae se diversificaron en el Oligoceno debido a un incremento de hábitats someros a nivel global. Este aumento estuvo causado por una mayor diferenciación latitudinal de las bandas climáticas como consecuencia de la formación del casquete polar Antártico, y a un incremento de hábitats en los arrecifes por la diversificación de los corales. Durante el Plioceno-Pleistoceno los lithophylloides/mastophoroides superaron en número de especies a los melobesioides debido a un nuevo aumento de la diferenciación latitudinal por el inicio de las glaciaciones del Hemisferio Norte. Los melobesioides, de latitudes altas, sufrieron más las glaciaciones que los lithophylloides/mastophoroides, de latitudes bajas-medias, donde cambios más moderados de temperatura y de otros parámetros ambientales pudieron estimular la diversificación por el efecto fisión. A lo largo de su historia las algas coralinas sufrieron extinciones en masa, especialmente al final del Cretácico y durante el Mioceno-Plioceno. Cada extinción fue seguida de una aparición masiva de especies, produciéndose una renovación que mantuvo un continuo incremento en la diversidad.

Introducción

El papel relativo del medio físico y de las interacciones bióticas en el control de la historia evolutiva de los distintos grupos de organismos es el objeto de un debate tradicional en Paleobiología. Como señala Benton (1995), hasta las últimas décadas, la mayoría de los paleontólogos opinaba que las interacciones, especialmente la competencia, estaban tras el reemplazamiento histórico de grandes clados. Por ejemplo, en el Mesozoico, los bivalvos habrían sustituido mediante competencia a los braquiópodos, que habían dominado los gremios de suspensívoros en las plataformas marinas del Paleozoico; del mismo modo que los mamíferos habrían relevado a los dinosaurios al final del Mesozoico por su mayor capacidad para ocupar los nichos disponibles para tetrápodos terrestres y marinos. La diversificación y el mantenimiento de un grupo de organismos, así como su eventual retracción o desaparición se explicarían, esencialmente, en términos de sus interacciones con otros grupos. En los últimos años, no obstante, hay una fuerte tendencia a considerar el medio físico, en particular el

medio físico global de la Tierra, como el principal determinante de la historia de la vida en nuestro planeta. Desde esta perspectiva, el reemplazamiento de los clados anteriormente citados, no sería sino la distinta respuesta de sus componentes a las crisis ambientales globales que produjeron las extinciones en masa del final del Pérmico y del Cretácico.

En este trabajo resumimos los resultados del análisis de la diversificación de las algas coralinas modernas realizado por Aguirre et al. (2000a, 2000b). Siguiendo las tendencias antes comentadas, la historia evolutiva de estas algas rojas calcáreas se interpretó como el resultado de su capacidad para resistir la presión de herbivoría (Steneck 1983). Es decir, su supuesta diversificación progresiva habría sido paralela a la diversificación de algunos grupos de herbívoros marinos. Sin embargo, nuevos datos sobre las variaciones temporales de la riqueza de especies de las algas coralinas y la posibilidad de contrastar estas variaciones con cambios en la temperatura global a lo largo de los últimos 100 millones de años, sugieren que la historia evolutiva de este grupo de organismos parece estar controlada por la historia climática de la Tierra.

Historia natural del grupo

Las algas rojas inarticuladas pertenecientes al Orden Corallinales (denominadas coralinas en lo sucesivo) constituyen uno de los grupos de organismos autótrofos del bentos marino con mejor y mayor representación en el registro fósil. Las paredes celulares de estas algas están impregnadas de carbonato cálcico, lo que les confiere un alto potencial de preservación. Por ello, desde que se encuentran los primeros restos atribuibles a este grupo en el Cretácico inferior, hace unos 144 millones de años (Ma) (Arias et al. 1995), hasta la actualidad muestran un registro fósil continuo, cuya excelente calidad facilita analizar la historia evolutiva del grupo, ya esbozada en estudios previos (Maslov 1956, Poignant 1974, Steneck 1983). En este análisis se han excluido las algas rojas articuladas ya que tienen un registro fósil muy deficiente e irregular.

Como grupo, las algas coralinas tienen una distribución cosmopolita, ya que viven desde los trópicos hasta las regiones polares, y desde la costa hasta profundidades superiores a los 200 m. Así mismo, son capaces de resistir diferentes condiciones de energía hidráulica y salinidad. En todo este rango de distribución geográfica y ecológica, estas algas son importantes productores de sedimento carbonatado (Adey y Macintyre 1973, Bosence 1991) y son uno de los principales organismos constructores de los arrecifes tropicales, en los que en muchas ocasiones superan volumétricamente a los corales (Round 1981).

A pesar del cosmopolitismo de las algas coralinas en conjunto, los representantes de las distintas familias y subfamilias muestran distribuciones latitudinales y batimétricas diferentes (Adey y Macintyre 1973, Perrin et al. 1995). La familia Sporolithaceae está casi exclusivamente limitada a ambientes profundos en zonas de latitudes bajas o a microhábitats crípticos de los arrecifes. La subfamilia Melobesioideae no tiene una distribución latitudinal restringida, pero en latitudes medias-bajas suele ocupar ambientes profundos mientras que en regiones templadas frías y circumpolares son las formas dominantes en aguas someras. Los miembros de las subfamilias Lithophylloideae y Mastophoroideae suelen vivir en ambientes someros de latitudes bajas: los mastophoroides predominan en los trópicos y los lithophyloides en zonas sub-tropicales o templado-cálidas.

Metodología

Los datos de la distribución temporal de las especies de algas coralinas han sido obtenidos a partir de 222 referencias que citan especies fósiles de estos organismos, lo que constituye la práctica totalidad de la bibliografía existente. Se han registrado 655 especies desde el Jurásico superior hasta el Pleistoceno.

Se han obtenido dos bases de datos distintas. Una incluye el número de especies (riqueza específica) para cada piso y la primera y última aparición (aparición y extinción respectivamente) de cada una de las especies a nivel de piso geológico ("datos a nivel de piso"). La segunda

incluye a la anterior más las especies cuya distribución estratigráfica no está resuelta a nivel de piso, ya que las especies están referidas, por ejemplo, a nivel de periodo o época ("datos totales").

Dados los problemas taxonómicos que encierran las definiciones de especies y de géneros de algas coralinas fósiles (Bosence 1991, Braga et al. 1993), el examen de la historia del grupo a nivel supraespecífico se ha realizado a nivel de familias y subfamilias, cuyas circunscripciones taxonómicas han sido históricamente más estables. Para ello, se han diferenciado los siguientes grupos: a) Sporolithaceae. Los representantes de esta familia están caracterizados por poseer las esporas en cámaras o cavidades calcificadas individuales, denominadas cámaras esporangiales, las cuales se agrupan para dar una estructura denominada *sorus* (*sori* en plural); b) Melobesioideae (familia Corallinaceae). Los miembros de esta subfamilia se caracterizan por tener conceptáculos esporangiales con numerosos poros de salida (multiperforados); y, c) Lithophylloideae y Mastophoroideae (familia Corallinaceae). Estas subfamilias incluyen algas con conceptáculos esporangiales que tienen un único poro de salida (uniperforados). Se diferencian entre sí por la presencia (en Mastophoroideae) o ausencia (en Lithophylloideae) de fusiones celulares. No obstante, este rasgo morfológico no ha sido históricamente reconocido en la taxonomía de las coralinas fósiles, por lo que se tratan ambos grupos conjuntamente. Los miembros de otras subfamilias de la familia Corallinaceae no han sido incluidos, ya que carecen de representantes fósiles.

Origen y radiación temprana de las algas coralinas

Hay numerosos ejemplos de fósiles paleozoicos atribuidos a algas coralinas, pero hasta el momento estos antecedentes paleozoicos son muy inciertos y tienen una posición taxonómica muy dudosa. La única excepción es el género *Graticula* y algunos otros organismos relacionados presentes en el Ordovícico y en el Silúrico (Brooke y Riding 1998, 2000). En el Jurásico superior se han citado también algas coralinas, pero hay serias dudas sobre su posición temporal y su circunscripción taxonómica (Moussavian 1991).

El registro confirmado más antiguo de una especie de alga coralina es el de *Sporolithon rude* Lemoine (familia Sporolithaceae) del Hauteriviense (Cretácico inferior) (Arias et al. 1995). Se encuentra en sedimentos arrecifales someros del Tetis occidental, en la Península Ibérica. Las coralinas no permanecieron restringidas a medios arrecifales y al final del Cretácico inferior (Albiense) ya habían colonizado áreas más profundas de plataformas tropicales. En este sentido, las algas coralinas presentan una pauta macroevolutiva de colonización y expansión desde zonas próximas a la costa hacia mar adentro ("onshore-offshore pattern"), similar al inferido para distintos órdenes de invertebrados marinos (Jablonski y Bottjer 1990). Su rápida expansión geográfica y su capacidad para colonizar rápidamente nuevos ambientes sugiere que las coralinas fueron generalistas durante el Cretácico inferior.

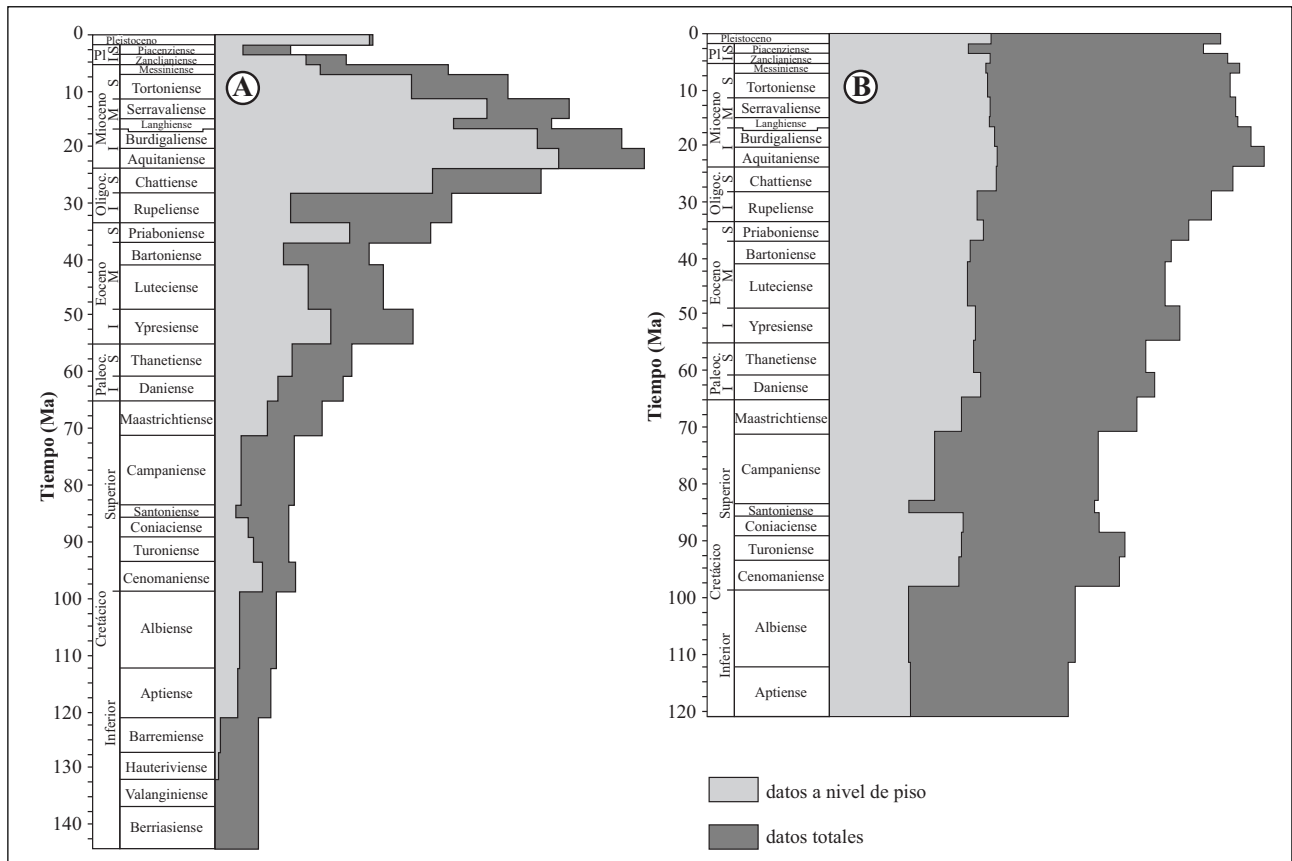


Figura 1. A) Número de especies de algas coralinas no articuladas durante el intervalo Cretácico-Pleistoceno. B) Riqueza específica corregida mediante el método de rarefacción, usado para calcular la diversidad esperada porque el número de publicaciones que hacen referencia a las diferentes especies de algas coralinas es muy diferente en los distintos intervalos temporales. Paleoc. = Paleoceno; Oligoc. = Oligoceno; Pl. = Plioceno; I = inferior; M = medio; S = superior. (Tomada de Aguirre et al. 2000a).

Diversificación de las algas coralinas

Las variaciones de diversidad de las coralinas durante el intervalo Cretácico-Pleistoceno usando tanto los datos totales como los datos a nivel de piso se muestran en la Figura 1. El número de especies primero aumenta desde la base del Cretácico hasta el Mioceno inferior y luego disminuye hasta alcanzar un mínimo en el Plioceno superior; posteriormente, se produce una recuperación durante el Pleistoceno (Fig. 1a). No obstante, estos datos muestran un cierto sesgo ya que en nuestra base de datos, el número de publicaciones que citan especies de algas coralinas difiere de unos pisos a otros, por lo que los “tamaños de muestra” son distintos (Aguirre et al. 2000a). Para corregir estas diferencias en los tamaños de muestra se aplica un análisis de rarefacción. En este caso, la riqueza de especies corregida también aumenta progresivamente hasta el Mioceno inferior pero sólo sufre un ligero descenso en el Mioceno superior-Plioceno y una suave recuperación en el Pleistoceno (Fig. 1b). Como se puede observar, los resultados de riqueza específica corregida por el análisis de rarefacción difieren de los datos en bruto, especialmente en el intervalo Neógeno-Pleistoceno (Fig. 1). Por tanto, se infiere que la disminución en el número de especies de coralinas durante el Neógeno está exagerada por la escasez de publicaciones referentes a las algas de este intervalo temporal.

En la historia evolutiva de las algas coralinas desde el Cretácico inferior al Pleistoceno se puede reconocer un relevo en los grupos que dominan las asociaciones de estas algas en tres intervalos temporales sucesivos (Fig. 2): Cretácico superior, Paleógeno y Neógeno. Como veremos a continuación, este relevo parece estar relacionado con la temperatura y la disponibilidad de hábitat.

En los estadios iniciales, la familia Sporolithaceae y los grupos de la familia Corallinaceae (Melobesioideae y Lithophylloideae/Mastophoroideae) presentan niveles similares de riqueza de especies. A partir del inicio del Cretácico superior la familia Sporolithaceae se hace dominante en las asociaciones de coralinas y su predominio se extiende durante todo el Cretácico superior (Fig. 2). Esta familia sufre importantes descensos de diversidad durante el Paleógeno y Neógeno, quedando con relativamente pocos efectivos desde el Oligoceno inferior hasta la actualidad (Fig. 2). Al final del Plioceno se detecta el mínimo de riqueza de especies en toda la historia del grupo. En la actualidad, *Sporolithon* es un género tropical-subtropical típico (Johnson 1963), y no existen evidencias de que haya ocupado de forma permanente ambientes de latitudes medias-altas. Tras su máximo desarrollo durante las condiciones invernadero que reinaron a nivel global durante el Cretácico superior, su preferencia por ambientes cálidos parece ser la causa más probable de su

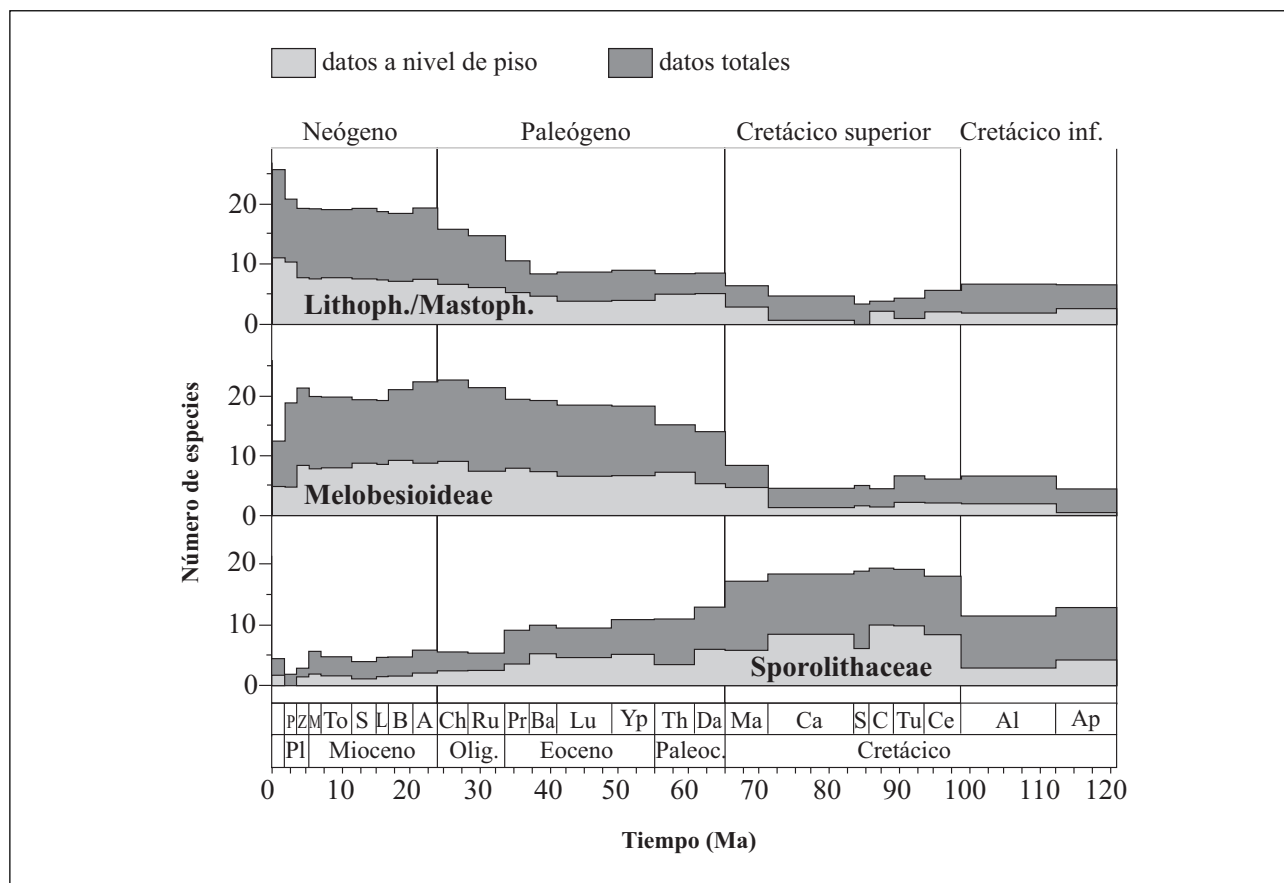


Figura 2. Riqueza específica según los datos rarefactados de los tres grupos taxonómicos considerados en este trabajo. Durante el Cretácico inferior, y de forma mucho más importante durante el Cretácico superior, las asociaciones de algas coralinas estuvieron dominadas por representantes de la familia Sporolithaceae, la cual adquirió su máximo desarrollo en el Cretácico superior (Coniaciense –C–). Durante el Paleógeno (Paleoceno-Oligoceno) se produce un reemplazamiento en las asociaciones de algas coralinas, ya que pasan a estar dominadas por representantes de la subfamilia Melobesioideae. Este grupo adquirió su máxima diversificación en el Oligoceno superior (Chattienense –Ch–). Desde el final del Paleógeno, y sobre todo a lo largo del Neógeno (Mioceno-Plioceno), el dominio de los melobesioideos en las asociaciones de algas está compartido con los representantes de las subfamilias Lithophylloideae/Mastophoroideae. Este grupo se hace dominante en el Plioceno y Pleistoceno, cuando alcanza su máxima abundancia. Abreviaturas de los periodos geológicos (unidades temporales de la escala geocronológica integrada por épocas que, a su vez, forman parte de las eras) como en la Fig. 1. Los pisos (unidades temporales básicas de la escala cronoestratigráfica cuyos límites están marcados por líneas isocronas. Sus equivalentes en la escala geocronológica son las edades) están indicados por la primera o dos primeras letras del nombre (ver Fig. 1 para ver el nombre completo).

progresiva disminución en una Tierra en continuo enfriamiento desde el Cretácico superior (Fig. 3).

La familia Corallinaceae, en conjunto, comenzó a diversificarse durante el Cretácico terminal, reemplazando a la familia Sporolithaceae como el grupo dominante de las asociaciones de coralinas en el Paleógeno (Figs. 2 y 3). La expansión del grupo según descendía la temperatura global de la Tierra continuó hasta alcanzar el máximo de diversidad durante el Mioceno inferior (Fig. 3). Dentro de esta tendencia general, los dos grupos diferenciados dentro de la familia Corallinaceae siguen caminos distintos. Después del máximo térmico alcanzado en el Cretácico superior, la temperatura global comenzó a disminuir progresivamente hasta la actualidad (Fig. 3). Los miembros de la subfamilia Melobesioideae, adaptados a condiciones de aguas más frías y más profundas, empezaron a diversificarse al final del Cretácico, proceso que se

extendió durante todo el Paleógeno hasta el máximo del Oligoceno superior. Posteriormente, su número de especies se mantiene aproximadamente constante durante todo el Mioceno para descender de forma drástica al final del Plioceno y en el Pleistoceno (Fig. 2). A partir de la base del Paleógeno los melobesioideos relevan a los miembros de la familia Sporolithaceae y se hacen dominantes en las asociaciones de algas coralinas.

El grupo formado por las subfamilias Lithophylloideae/Mastophoroideae permanece como grupo minoritario durante prácticamente todo el Paleógeno (Fig. 2). De hecho, la familia Sporolithaceae es más abundante que el grupo de los lithophyloides/mastophoroides durante el Paleoceno y la mayor parte del Eoceno. No obstante, en el Eoceno superior este grupo de coralináceas reemplaza a las sporolithaceas (Fig. 2). Durante el Oligoceno y Mioceno inferior, el número de especies de lithophyloides/

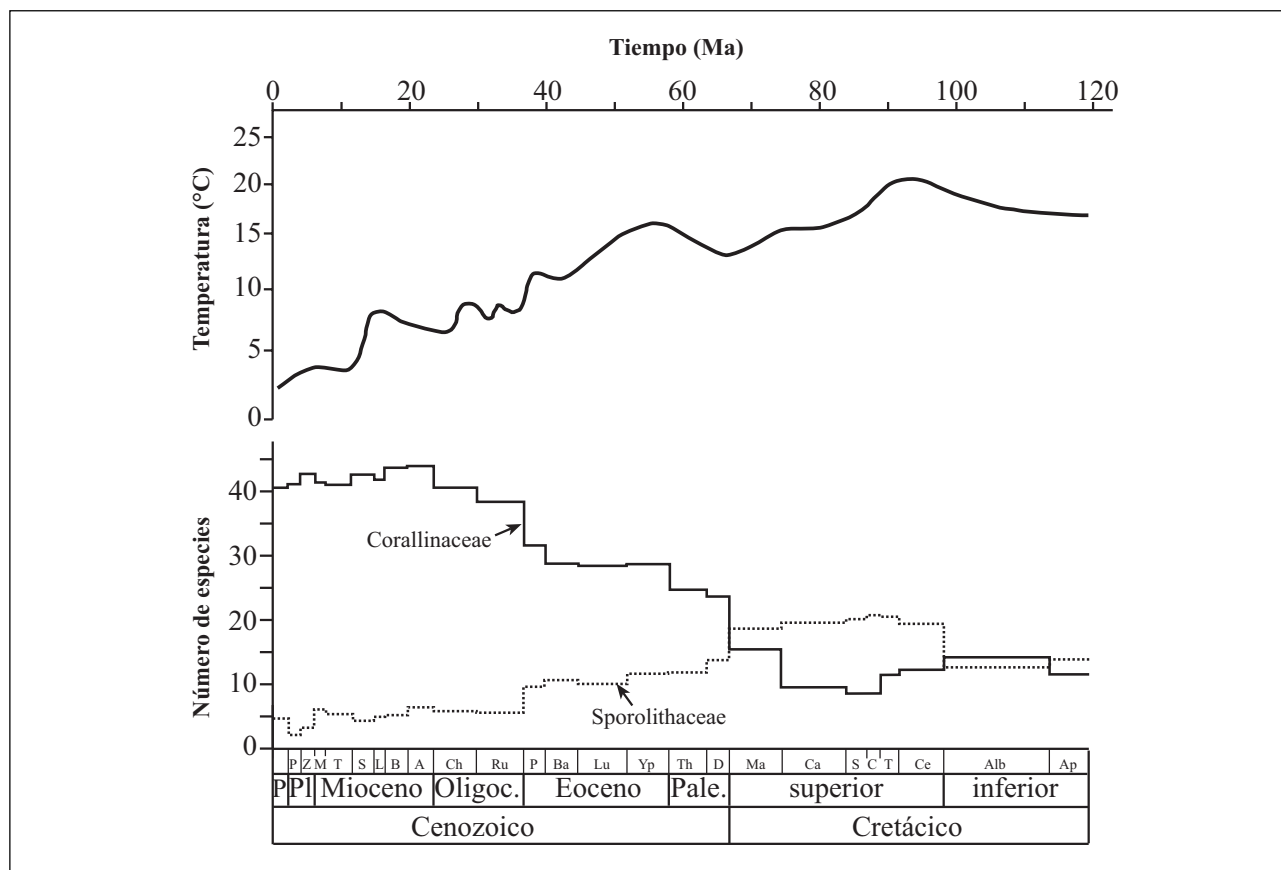


Figura 3. Curvas de riqueza específica de las dos familias de algas coralinas, Corallinaceae y Sporolithaceae, comparadas con los valores de temperatura global estimados a partir de la relación isotópica de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) de las conchas de foraminíferos bentónicos (datos de Savin, 1977). Mientras que las coralínáceas experimentan un progresivo incremento en la diversidad, las esporolítáceas disminuyen progresivamente según desciende la temperatura global del planeta. Este grupo alcanzó su máximo desarrollo durante las condiciones invernadero reinantes en el Cretácico superior. (Abreviaturas como en la Fig. 2). (Tomada de Aguirre et al. 2000a).

mastophoroides, especialmente abundantes en regiones someras de latitudes bajas-medias, se desarrolló sustancialmente. A partir de este momento, las asociaciones de algas coralinas están dominadas en proporciones similares por los miembros de este grupo y de la subfamilia Melobesioideae (Fig. 2). Este aumento podría reflejar el incremento de las diferencias latitudinales como consecuencia del inicio de la glaciación del Hemisferio Sur en el Oligoceno basal (Zachos et al. 1996). La acentuación de los cinturones climáticos probablemente produjo una mayor compartimentación a nivel global de los hábitats marinos someros. La diversificación de lithophyloides/mastophoroides también pudo estar relacionada con la expansión que experimentaron los corales escleractinios (Coates y Jackson 1985), que ofrecieron nuevas oportunidades de sustratos colonizables en zonas arrecifales. Paralelamente, el número de especies de la familia Sporolithaceae disminuyó considerablemente, quizás como consecuencia del enfriamiento global asociado al desarrollo del casquete polar antártico.

Ninguno de los tres grupos de coralinas diferenciados sufrió grandes cambios durante el Mioceno, aunque hay una ligera disminución generalizada en la diversidad total de las coralinas. Parece que el grupo alcanzó un um-

bral en la diversificación acumulada durante su historia previa. Posteriormente, la familia Sporolithaceae disminuyó hasta su práctica desaparición en el Plioceno superior y se recuperó nuevamente en el Pleistoceno, mientras que la subfamilia Melobesioideae experimentó un continuo descenso hasta el Pleistoceno. Por el contrario, el grupo Lithophylloideae/Mastophoroideae se diversificó, alcanzando su máxima riqueza de especies en el Pleistoceno (Fig. 2), en el que dominó las asociaciones de algas coralinas. El inicio de la glaciación en el Hemisferio Norte durante el Plioceno superior (aproximadamente 2,4 Ma, Shackleton et al. 1984) probablemente afectó los hábitats de latitudes altas de los melobesioides. Por el contrario, las alteraciones del nivel del mar y el desplazamiento de los cinturones climáticos en latitudes medias y bajas pudieron favorecer la diversificación de los lithophyloides/mastophoroides (“efecto fisión” *sensu* Stanley 1986).

Extinción

En general, los datos totales corregidos mediante rarefacción muestran unos valores de extinción relativamente bajos durante todo el Cretácico y muy variables a lo

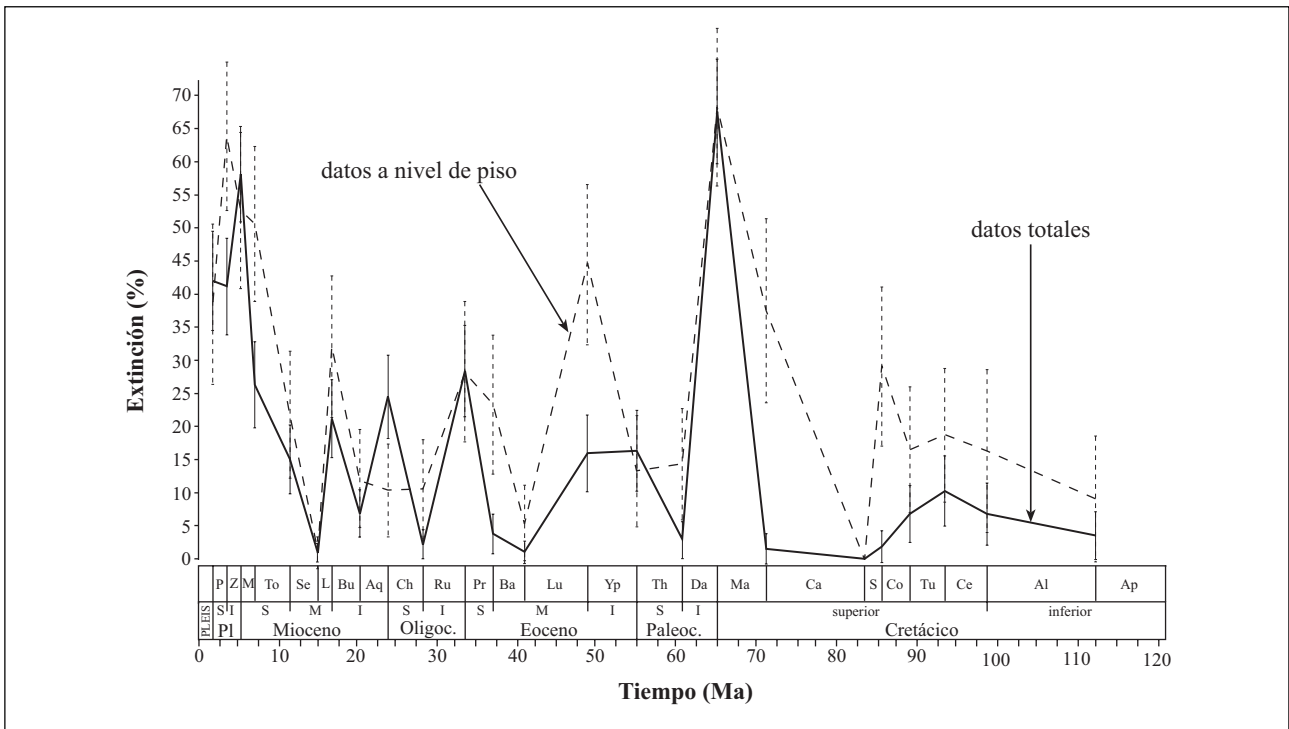


Figura 4. Porcentaje de extinción de especies de coralinas según datos rarefactados. Los valores de extinción están representados al final de cada piso geológico, ya que los datos usados no ofrecen resolución dentro de piso. Las líneas verticales representan las barras de error binomial (Abreviaturas como en la Fig. 2). (Tomada de Aguirre et al. 2000a).

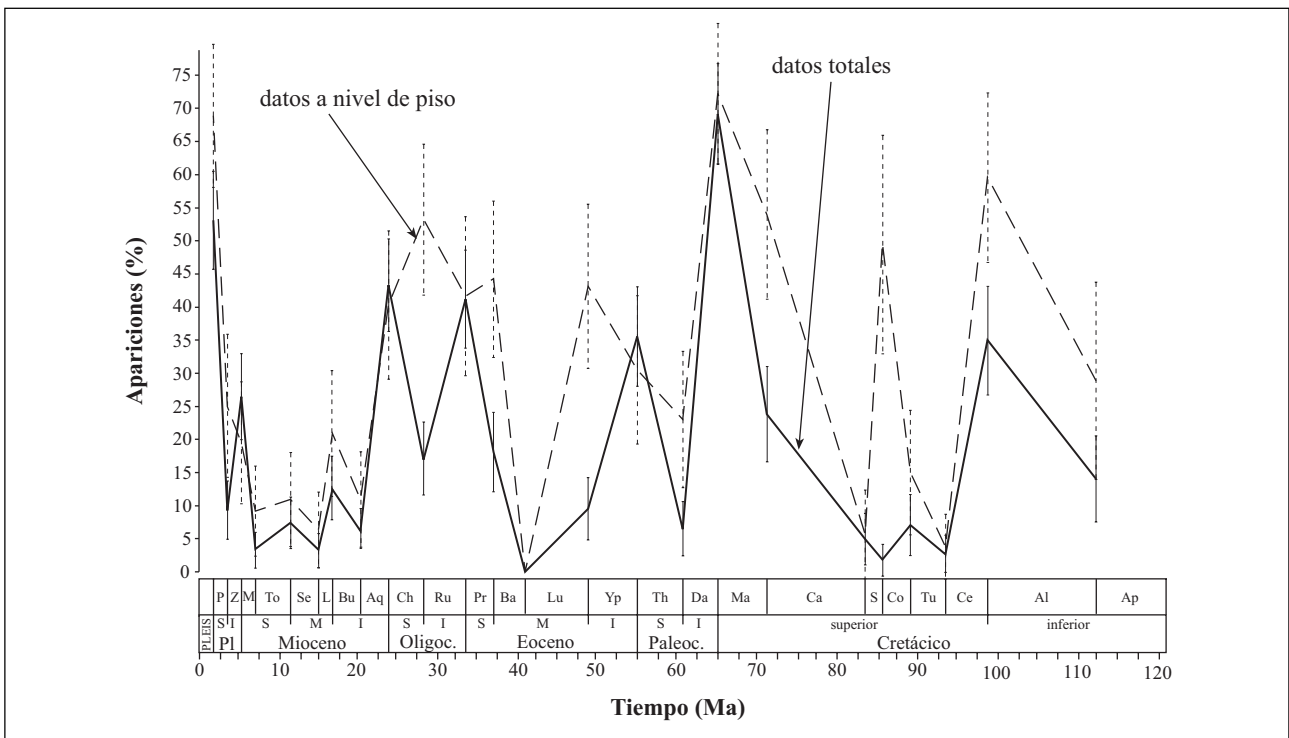


Figura 5. Porcentaje de aparición de especies de coralinas según datos rarefactados. Los valores de aparición están representados al inicio de cada piso geológico, ya que los datos usados no ofrecen resolución dentro de piso. Las líneas verticales representan las barras de error binomial. (Abreviaturas como en la Fig. 2). (Tomada de Aguirre et al. 2000a).

largo del Cenozoico (Fig. 4). Con los datos totales, únicamente las extinciones del Cretácico terminal y del Eoceno superior (Ma y Pr respectivamente en Fig. 4) coinciden con extinciones en masa que afectaron a invertebrados

marinos, vertebrados y plantas (Raup y Sepkoski 1984, Benton 1995, Sepkoski y Koch 1996).

La extinción del final del Cretácico, la que mayor repercusión tuvo en la historia de las coralinas, es similar

(67%) a la estimada para las especies heterótrofas marinas (63-77%, Sepkoski 1989) y algas verdes bentónicas pertenecientes al Orden Dasycladales (68%, Aguirre et al. 2000b). Esta extinción afectó a otros organismos autótrofos, como constituyentes del fitoplancton marino (MacLeod et al. 1997) y plantas terrestres (Johnson 1992). La desaparición masiva de organismos autótrofos implica una considerable reducción de la intensidad de luz que afecte por igual a toda la zona fótica, fenómeno común tanto a un intenso volcanismo (Officer y Drake 1983), como al impacto de un asteroide contra la superficie de la Tierra (Alvarez et al. 1980). Cualquiera de estos procesos desencadenaría una serie de fenómenos ambientales que, actuando de forma compleja y al mismo tiempo, pudieron provocar la extinción del final del Cretácico (Archibald 1996).

La extinción del Eoceno (27,5%), relacionada con el impacto de varios asteroides contra la superficie de la Tierra, tiene también una incidencia comparable a la del conjunto de las especies marinas (22-35%, Sepkoski, 1989) y de las algas verdes dasycladáceas (27,3%).

Las extinciones de coralinas del tránsito Paleoceno-Eoceno (Th-Yp en Fig. 4) podrían considerarse como un doble pico aproximadamente coincidente con la extinción de algas dasycladáceas, foraminíferos bentónicos, corales scleractinios, y componentes de ecosistemas terrestres (Sepkoski 1990, Benton 1995) en el Paleoceno superior-Eoceno inferior.

La extinción en masa del Plioceno inferior, la más importante del Cenozoico y la segunda en importancia en la historia del grupo (58%), coincide con uno de los picos de extinción de organismos heterótrofos marinos (Raup y Sepkoski 1984) pero que tuvo escasa repercusión.

Apariciones

Los datos totales corregidos revelan varios máximos de aparición de especies (Fig. 5), de los cuales el mayor se registra en la base del Paleoceno (68%). Los picos de aparición importantes (> 35%) se encuentran después de máximos de extinción, a excepción del detectado en la base del Cretácico superior (Figs. 4 y 5). A pesar de las extinciones, la diversificación generalizada de las coralinas no se vio afectada hasta el declive iniciado en el Mioceno inferior. El incremento de diversidad que caracteriza la historia Cretácico-Mioceno inferior de las coralinas (Fig. 1) se mantuvo por la aparición significati-

va de especies después de cada extinción en masa. Estas apariciones masivas de especies pueden ser interpretadas como radiaciones evolutivas que conllevaron la ocupación de hábitats liberados por las extinciones (Stanley 1979). El efecto combinado de extinciones y subsecuentes radiaciones se tradujo en una importante renovación ("turnover") de especies.

Herbivoría

Con una limitada base de datos, Steneck (1983) constató un progresivo incremento de la diversidad de las coralinas desde el Cretácico y sugirió que estas algas habían desarrollado una serie de rasgos anatómicos, ausentes en otras, especialmente la fuerte calcificación, que les conferían mayor resistencia a la presión de herbivoría. Por ello, propuso que la diversificación de las algas coralinas ha estado directamente controlada por la evolución de diversos grupos de herbívoros, fundamentalmente gasterópodos pateloides, equinodermos y peces teleosteos. La aparición y desarrollo de estos herbívoros durante el Cenozoico habría producido un incremento selectivo de la presión de herbivoría sobre las algas blandas, lo que habría generado un aumento del espacio disponible para las coralinas.

No obstante, el aumento de los herbívoros y la radiación de las coralinas no se ajustan temporalmente, como el mismo Steneck (1983) reconoció. Aunque numerosos estudios han demostrado que las algas coralinas se ven favorecidas en aquellas zonas donde la presión de herbivoría es alta, la hipótesis de Steneck (1983) implica un efecto negativo sobre las algas bentónicas sin esqueleto calcáreo difícilmente demostrable dada la ausencia de registro fósil.

Agradecimientos

Agradecemos al Dr. Manuel Soler que nos haya invitado a escribir el presente capítulo. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por una Ayuda a la Investigación concedida por la Systematic Association (Systematic Association Research Grants), por una beca Post-Doctoral concedida a Julio Aguirre por el Ministerio de Educación y Cultura y por el Proyecto de Investigación "Cambios climáticos durante el Neógeno en el Sur de España" financiado por la Fundación Ramón Areces.

Bibliografía

ADEY, W.H. y MACINTYRE, I. G. 1973. Crustose coralline algae: a re-evaluation in the geological sciences. *Geol. Soc. Am. Bull.* 84: 883-904.

AGUIRRE, J., RIDING, R. y BRAGA, J.C. 2000a. Diversity of coralline red algae: origination and extinction patterns from the Early Cretaceous to the Pleistocene. *Paleobiology* 26: 651-667.

AGUIRRE, J., RIDING, R. y BRAGA, J.C. 2000b. Late Cretaceous incident light reduction: evidence from benthic algae. *Lethaia* 33: 205-213.

ÁLVAREZ, L.W., ÁLVAREZ, W., ASARO, F. y MICHEL, H.V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, 208: 1095-1108.

ARCHIBALD, J.D. 1996. *Dinosaur extinction and the end of an Era. What the fossils say.* Columbia Univ. Press, New York.

ARIAS, C., MASSE, J.P. y VILAS, L. 1995. Hauterivian shallow marine calcareous biogenic mounds. S. E. Spain. *Palaeogeog., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 119: 3-17.

- BENTON, M.J. 1995. Diversification and extinction in the history of life. *Science* 268: 52-58.
- BOSENCE, D.W.J. 1991. Coralline algae: Mineralization, taxonomy, and palaeoecology. En R. Riding (ed.): *Calcareous algae and stromatolites*. Pp: 98-113. Springer, Berlin.
- BRAGA, J.C., BOSENCE, D.W.J. y STENECK, R.S. 1993. New anatomical characters in fossil coralline algae and their taxonomic implications. *Palaeontology* 36: 535-547.
- BROOKE, C. y RIDING, R. 1998. Ordovician and Silurian coralline red algae. *Lethaia* 31: 185-195.
- BROOKE, C. y RIDING, R. 2000. *Graticula* and its derivatives, replacement name for the alga *Craticula* Brooke & Riding non Grunow. *Lethaia* 33: 82.
- COATES, A.G. y JACKSON, J.B.C. 1985. Morphological themes in the evolution of clonal and aclonal marine invertebrates. En J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook (eds.): *Population biology and evolution of clonal organisms*. Pp. 67-106. Yale University Press, New Haven.
- JABLONSKI, D. y BOTTJER, D.J. 1990. Onshore-offshore trends in marine invertebrate evolution. En R.M. Ross y W.D. Allmon (eds.): *Causes of evolution. A paleontological perspective*. Pp. 21-75. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- JOHNSON, J.H. 1963. The algal genus *Archaeolithothamnium* and its fossil representatives. *J. Paleontol.* 37: 175-211.
- JOHNSON, K.R. 1992. Leaf-fossil evidence for extensive floral extinction at the Cretaceous-Tertiary boundary, North Dakota. *Cretaceous Res.* 13: 91-117.
- MACLEOD, N., RAWSON, P.F., FOREY, P.L., BANNER, F.T., BOUDAGHER-FADEL, M.K., BOWN, P.R., BURNETT, J.A., CHAMBERS, P., CULVER, S., EVANS, S.E., JEFFERY, C., KAMINSKI, M.A., LORD, A.R., MILNER, A.C., MILNER, A.R., MORRIS, N., OWEN, E., ROSEN, B.R., SMITH, A.B., TAYLOR, P.D., URQUHART, E. y YOUNG, J.R. 1997. The Cretaceous-Tertiary biotic transition. *J. Geol. Soc. London* 154: 265-292.
- MASLOV, V.P. 1956. Iskopaemye izvestkovye vodorosli SSSR. *Trudy Instituta geologicheskikh nauk AN SSSR* 160: 1-302. [U.S.S.R. Academy of Sciences Publishing House, Moscow (en ruso)].
- MOUSSAVIAN, E. 1991. New aspects of the phylogeny of coralline red algae (Rhodophyta): Cretaceous-Recent. 5th Internat. Symposium on Fossil Algae, Capri, Italy, Abstracts 72-73.
- OFFICER, D.B. y DRAKE, C.L. 1983. The Cretaceous-Tertiary transition. *Science* 219: 1383.
- PERRIN, C., BOSENCE, D.W.J. y ROSEN, B. 1995. Quantitative approaches to palaeozonation and palaeobathymetry of corals and coralline algae in Cenozoic reefs. En D.W.J. Bosence y P.A. Allison (eds.): *Marine palaeoenvironmental analysis from fossils*. *Geol. Soc. Sp. Publ. Geol. Soc. London* 83: 181-229.
- POIGNANT, A.F. 1974. Les algues calcaires fossiles: leur intérêt stratigraphique. *Newsletter Stratigraphy* 3: 181-192.
- RAUP, D.M. y SEPKOSKI, J.J., Jr. 1984. Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 81: 801-805.
- ROUND, F.E. 1981. *The ecology of algae*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- SAVIN, S.M. 1977. The history of the Earth's surface temperature during the last 100 million years. *Annual Rev. Earth Planet. Sci.* 5: 319-355.
- SEPKOSKI, J.J., Jr. 1989. Periodicity in extinction and problem of catastrophism in the history of life. *J. Geol. Soc. London* 146: 7-19.
- SEPKOSKI, J.J., Jr. 1990. The taxonomic structure of periodic extinction. En V.L. Sharpton y P.D. Ward (eds.): *Global catastrophes in Earth history. An interdisciplinary conference on impacts, volcanism, and mass mortality*. *Geol. Soc. America, Boulder, Colorado* 247: 33-44.
- SEPKOSKI, J.J., Jr. y KOCH, C.F. 1996. Evaluating paleontologic data relating to bio-events. En O.H. Walliser (ed.): *Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic*. Pp. 21-34. Springer, Berlin.
- SHACKLETON, N.J., BACKMAN, J., ZIMMERMAN, H., KENT, D. V., HALL, M.A., ROBERTS, D.G., SCHNITKER, D., BALDAUF, J.G., DESPRAIRIES, A., HOMRIGHAUSEN, R., HUDDLESTUN, P., KEENE, J.B., KALTENBACK, A.J., KUMSIEK, K.A.O., MORTON, A.C., MURRAY, J.W. y WESTBERG-SMITH, J. 1984. Oxygen isotope calibration of the onset of ice-rafting and history of glaciation in the North Atlantic region. *Nature* 307: 620-623.
- STANLEY, S.M. 1979. *Macroevolution*. W.H. Freeman, San Francisco.
- STANLEY, S.M. 1986. Population size, extinction, and speciation: the fission effect in Neogene Bivalvia. *Paleobiology* 12: 89-110.
- STENECK, R.S. 1983. Escalating herbivory and resulting adaptive trends in calcareous algal crusts. *Paleobiology* 9: 44-61.
- ZACHOS, J.C., QUINN, T.M. y SALAMY, K.A. 1996. High-resolution (104 years) deep-sea foraminiferal stable isotope records of the Eocene-Oligocene climate transition. *Paleoceanography* 11: 251-266.

Lecturas recomendadas

- (1) JOHNSON, K.G. y McCORMICK, T. 1999. "The Quantitative description of biotic change using palaeontological databases". En D.A.T. Harper (ed.): *Numerical palaeobiology. Computer-based modelling and analysis of fossils and their distributions*. Pp: 227-247. John Wiley and Sons Ltd., New York. En este trabajo se discuten algunos aspectos relacionados con la adquisición de grandes bases de datos taxonómicas y las técnicas cuantitativas adecuadas para describir los cambios faunísticos a través del tiempo. Así mismo, se enumeran los errores potenciales existentes a la hora de interpretar los resultados, así como los problemas derivados de las diferentes metodologías empleadas.
- (2) SEPKOSKI, J.J., Jr. 1984. *A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions*. *Paleobiology* 10: 246-267. Clásico trabajo en el que se desarrolla la metodología para el análisis y estudio de la diversidad en el pasado.
- (3) WOELKERLING, W.J. 1988. *The coralline red algae: An analysis of the genera and subfamilies of nongeniculate Corallinaceae*. British Museum (Nat. Hist.), Oxford Univ. Press, Oxford. Esta es una obra de consulta obligada para acercarse a la taxonomía (niveles de género y de subfamilia) de las algas rojas no geniculadas. No obstante, la taxonomía del grupo ha avanzado substancialmente en la última década, por lo que algunos aspectos taxonómicos de esta monografía resultan algo desfasados.