¿ESTÁ SUCEDIENDO UNA EXTINCIÓN MASIVA EN LOS OCÉANOS?

Modalidad: Grupos de investigación. Area I. Pablo del Monte Luna (responsable). Instituto Politécnico Nacional-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Miguel Nakamura (corresponsable). Centro de Investigación en Matemáticas.

Antecedentes

El presente proyecto fue enviado a la convocatoria Ciencia Básica 2016 y resultó aceptado como prepropuesta, sin embargo el veredicto en la ronda final fue negativo. Los firmantes solicitamos las revisiones de los evaluadores e incorporamos todas sus correcciones en la presente versión, las cuales sirvieron asimismo para extender los alcances de la propuesta. Se propone falsar la hipótesis de que en la actualidad está sucediendo una extinción masiva en el medio marino. Mediante un enfoque estadístico riguroso, se comparará la tasa de extinción de la biodiversidad global a partir del registro fósil a lo largo de los últimos 500 millones de años, con la tasa de extinción de las especies marinas en la era moderna (1500 d.C. al presente).

En los últimos 500 millones de años, la biodiversidad global ha cambiado drásticamente. De forma esporádica, han ocurrido cinco eventos de extinción masiva en los que la diversidad marina en el planeta se redujo entre 30% y 50% en un lapso de decenas de millones de años, y en los casos más drásticos disminuyó hasta 80% (Mayr, 2001). Las explicaciones con evidencia más consistente acerca de estas extinciones involucran el impacto de meteoritos contra la tierra, aumento de la actividad volcánica y disminución del nivel medio del mar (MacLeod, 2004). Estos eventos de extinción, a su vez, han sido preludio de incrementos igualmente sorprendentes en el número de especies; por ejemplo, la desaparición de los dinosaurios fue sucedida por la radiación de los mamíferos. Esta constante sucesión entre extinciones y radiaciones ha dado lugar a un aumento neto de la biodiversidad marina, de tal suerte que en la actualidad existe más variedad de especies que en cualquier otra época pasada (Dirzo y Raven, 2003). Sin embargo, en los últimos 500 años esta diversidad parece estar desapareciendo a un ritmo comparable con el de los eventos de extinción en masa, y la causa principal se le atribuye a las actividades humanas (Barnosky et al., 2011; Ripple et al., 2017).

En 2011, un grupo de reconocidos expertos en biodiversidad marina se reunieron con el objetivo de identificar las principales presiones, impactos y sinergias que las actividades humanas tienen en los océanos (Rogers y Laffoley, 2011). El grupo concluyó, por un lado, que hay severas reducciones poblacionales en muchas especies marinas al punto de que algunas se consideran económicamente extintas y, por otro, que existe un aumento sin precedente en la tasa de pérdida de hábitats; lo más preocupante es que dichas pérdidas están sucediendo en el transcurso de una generación humana. Así como en el pasado geológico la desaparición súbita de gran parte de las formas de vida que habitaron la tierra fue propiciada por múltiples presiones ambientales actuando simultáneamente, en la actualidad el efecto combinado del cambio climático, la contaminación, la acidificación del

océano, la sobrepesca y la alteración del hábitat pueden estar provocando una sexta extinción masiva en los océanos. Esta visión es ampliamente apoyada por diversos autores (Harnik et al., 2012; McCauley et al., 2015; Beaugrand et al., 2015; Payne et al., 2016).

En términos cuantitativos, la hipótesis de que en el medio marino está sucediendo una sexta extinción en masa se fundamenta en que la velocidad a la que se pierde la diversidad moderna: (1) se asume tan alta como la velocidad a la que desaparecieron las especies durante las extinciones masivas; y (2) es al menos un orden de magnitud mayor que la tasa de extinción de fondo (tasa promedio estimada entre eventos de extinción masiva). La métrica más comúnmente utilizada para cuantificar la tasa de extinción es el número de especies extintas por cada millón de especies vivas -o existentes- por año (MSY, por sus siglas en inglés; Regan et al. 2001). Se ha estimado que a partir del año 1500 d. C., la diversidad global, particularmente en mamíferos, aves y anfibios, se ha reducido a razón de 100-1000 MSY, cifra similar a la de otras extinciones en masa (Pimm et al. 2014).

Lo anterior supone que las unidades con las que se mide la extinción en el pasado geológico y en el presente (MSY) son directamente comparables entre sí, lo cual suscita al menos tres interrogantes. Primero, dado que la métrica de las extinciones contiene el número de especies vivas o existentes, entonces es necesario conocer la diversidad total. El número estimado de especies eucariotas que existen actualmente en la tierra varía entre 5 y 100 millones, dependiendo del método que se utilice para calcularlo (May, 2010). Si el número total de especies vivas tiene una variación tan grande, entonces también lo tendrán las estimaciones de la tasa de extinción. En segundo lugar, cuando se trata de estimar la diversidad total en el pasado geológico, el registro fósil es la única fuente de información disponible. Este registro, no obstante, es un indicador, más no una medida directa de la diversidad, por lo que estimar el número total de especies que existieron en cualquier época pasada es virtualmente imposible (Plotnick et al., 2016).

En tercer lugar, la tasa de extinción estimada mediante el registro fósil depende de la metodología que se utilice para analizar los datos, pues existen sesgos por la intensidad con la que se estudian los fósiles según el área geográfica o el estrato geológico donde se descubrieron (Alroy, 2010a). Si en un lugar o un estrato geológico que alberga 100 especies fósiles se hace un muestreo intensivo durante 10 años, la tasa con la que éstas se descubren (o dejan de verse) no será la misma que en un lugar o estrato donde haya el mismo número de especies, pero en el que el muestreo dure sólo un año. Por esta razón, cualquier estimación que se haga de la tasa de extinción basada en registros fósiles, tendrá que incorporar una corrección por intensidad de muestreo.

Una de las bases de registros fósiles más conocida a nivel mundial es el Compendio Sepkoski (CS), nombrada en honor a su creador (Sepkoski et al. 1999). Esta base está constituida por más de 36 mil géneros de organismos marinos provenientes de distintas partes del mundo. La curva de biodiversidad mundial derivada del CS (número total de géneros en función del tiempo, desde hace 500 millones de años

hasta la era actual) aunque fluctuante, muestra una tendencia de crecimiento exponencial. Sin embargo, algunos autores cuestionan la validez de este hallazgo y, utilizando una base independiente (Fossilworks®), proponen una versión corregida de la curva ponderando el efecto del esfuerzo de muestreo (Alroy, 2010b). La curva corregida de Alroy de la biodiversidad mundial (CA) muestra una tendencia positiva menos acusada que la del CS. El estado del arte en cuanto al estudio de la dinámica de la biodiversidad global en tiempos geológicos, es validar los métodos para estandarizar el esfuerzo de muestreo e incorporarlo a la curva histórica de diversidad. Este es uno de los objetivos de la presente propuesta.

Así pues, no es fácil contrastar la tasa de extinción actual con la estimada a partir del registro fósil y, a la fecha, en la literatura disponible no existe una estimación de esta índole. Por ello, proponemos falsar de forma cuantitativa la hipótesis de que actualmente está sucediendo una sexta extinción en masa en el medio marino, mediante un modelo estocástico que permita hacer estimaciones comparables entre las tasas de extinción pasada y presente. La hipótesis se probará usando las dos bases de datos mundiales disponibles de registros fósiles (CS y Fossilworks®) y un recuento de las extinciones marinas recientes. El modelo que se desarrolle debe permitir estimar la tasa de extinción con independencia de la biodiversidad total; segundo, las tasas estimadas serán cambios instantáneos en el tiempo, más que cálculos discretos por época; y tercero, se incorporará explícitamente a esta estimación la incertidumbre inherente a los insumos del modelo, particularmente el sesgo relacionado al esfuerzo de muestreo. Enfoques de naturaleza cuantitativa para estimar tasas relativas de extinción y que poseen estas cualidades deseables, ya han comenzado a explorarse para datos de extinciones recientes (Nakamura et al. 2013).

Hipótesis

El cambio climático, la acidificación de los océanos, la contaminación, la alteración de hábitat y la sobrepesca están reduciendo globalmente la biodiversidad marina a una velocidad extraordinaria. Sobre esta base, se espera que la tasa de extinción en el medio marino en los últimos 500 años sea estadísticamente igual a la tasa estimada durante las extinciones masivas en los últimos 500 millones de años.

Objetivo general

Formalizar, mediante un enfoque estadístico riguroso, la hipótesis de que está sucediendo una extinción masiva en el medio marino. Esto implica que las tasas relativas de extinción estimadas a partir del registro fósil, deban independientes de la diversidad total existente y directamente comparables con las actuales, incluyendo aseveraciones acerca de la incertidumbre estadística inherente, como sesgos por esfuerzo de muestreo.

Objetivos específicos

Etapa I: (1) gestionar y organizar el Compendio paleontológico Sepkoski en un formato *ex profeso* para el proyecto, lo cual implica depurar los errores de la base de datos; (2) gestionar la base mundial de registros fósiles Fossilworks® y conocer las técnicas para su organización y manejo; y (3) actualizar el elenco de especies marinas extintas en la época moderna (1500 d. C. al presente). Se incluirán extinciones en escala local, regional y mundial (desde algas hasta mamíferos), divididos en registros verificables y no verificables.

Etapa II: (1) desarrollar, validar o adaptar a las dos bases mundiales de registros fósiles marinos, un método para estimar la diversidad de los últimos 500 millones de años, incorporando diversas fuentes de error, en particular una corrección por esfuerzo de muestreo; y (2) reconstruir las dos versiones estandarizadas de la curva de diversidad marina global, a partir del Compendio Sepkoski y de la base Fossilworks®.

Etapa III: (1) formular un modelo estocástico para estimar tasas de extinción en el registro fósil y calibrarlo con información paleobiológica conocida (p.e. estimaciones de tasas de extinción en mamíferos y aves); (2) aplicar el modelo a los registros fósiles de las dos bases disponibles con el fin de estimar la tasa de extinción de fondo y la tasa de extinción de especies marinas durante los cinco eventos documentados de extinción en masa; y (3) comparar estas dos medidas con la tasa estimada de extinción del 1500 d. C. al presente.

Metas

Etapa I: (1) dos bases de datos de registros fósiles depuradas y corregidas, tomando como guía el Compendio Sepkoski; identificación de los principales métodos para ponderar sesgos de muestreo y otras fuentes de incertidumbre; (2) capacitación de un posdoctorante en un curso sobre manejo de la base Fossilworks®. Ésta consiste en un motor de búsqueda especializado que rastrea en línea información sobre registros fósiles individuales (ocurrencia, colección, taxonomía, etc.) dentro de una base de datos que es inaccesible al usuario. La única forma de tener acceso a los registros y detalles técnicos de la base, es tomando un curso presencial que se ofrece una vez por año, cada año (11 de junio al 21 julio) en la Universidad Macquarie en Sidney, Australia, impartido por los curadores de la base; y (3) lista actualizada de especies marinas extintas en la época reciente (últimos 500 años). La lista incluirá todos los casos documentados de desapariciones globales, locales y regionales, así como también los casos en los que exista información de carácter probabilístico sobre especies/poblaciones marinas recientemente desaparecidas. Los resultados de esta etapa se presentarán en un congreso internacional, y se tendrá el borrador de una publicación que se someterá a la revista Fish and Fisheries (FI=8.5).

Etapa II: (1) desarrollo de la metodología para incorporar fuentes de incertidumbre estadística a la cuantificación de la diversidad taxonómica (derivada de las dos bases de datos del registro fósil). Las fuentes incluyen discrepancias en la

longevidad entre taxa, duración de las unidades mínimas de estratos geológicos y el sesgo espacio-temporal de muestreo; y (2) generación de dos curvas estandarizadas de diversidad, construidas con las dos bases de datos de registros fósiles (Compendio Spekoski y Fossilworks®). Los resultados de esta etapa se presentarán en un congreso internacional y el desarrollo metodológico que se genere servirá para preparar un manuscrito que se someterá a Methods in Ecology and Evolution (FI= 6.3).

Etapa III: (1) modelo estadístico calibrado para estimar tasas de extinción a partir de datos de últimos avistamientos de especies, con información del registro fósil; (2) estimación de la velocidad instantánea de desaparición de la biodiversidad durante cada evento masivo de extinción, así como de la tasa de extinción de fondo; y (3) estimación de la tasa instantánea de extinción en la época moderna y comparación con las tasas estimadas en el inciso inmediato anterior. Los resultados de esta etapa se presentarán en un congreso nacional, en uno internacional y en una revista de divulgación científica, como Scientific American. La integración de los resultados del proyecto, se someterá a una revista interdisciplinaria (Science, Nature, Trends in Ecology and Evolution, Ecology Letters, etc.).

Metodología

En la etapa inicial, con la ayuda de un posdoctorante con experiencia en análisis de datos (IPN), se obtendrá y organizará la información de los Compendios Sepkoski y Fossilworks®. El Compendio Sepkoski (Sepkoski's Online Genus Database; Sepkoski, 2002) está constituido por ~36,000 taxa y se encuentra publicado en el Boletín Americano de Paleontología. El compendio está organizado por categoría taxonómica (clase, orden y género), duración aproximada de cada taxón en millones de años y el periodo geológico en el que se encontró el fósil. Sin embargo, la versión original del compendio contiene registros taxonómicos no resueltos y errores tipográficos en los nombres científicos y en los códigos estratigráficos. Estos errores serán corregidos en la primera etapa del proyecto. En esta etapa también se tiene planeada una ayudantía académica para apoyar al Dr. Miguel Nakamura del CIMAT en el análisis de datos y cómputo estadístico. Tanto el posdoctorante como el asistente se dedicarán a identificar distintas fuentes de error en ambas bases de datos (Compendio Sepkosky y Fossilworks®), incluyendo métodos para ponderar el esfuerzo de muestreo en los conteos de registros fósiles por unidad mínima de estrato geológico.

En la primera etapa, también se gestionará y analizará la base Fossilworks® (~300,000 taxa; http://fossilworks.org). Para esto, se contempla la asistencia del posdoctorante a un curso a la Universidad de Macquarie, Australia, pues es la única forma de garantizar el acceso a la totalidad de los registros fósiles de dicha base y la apropiación de las técnicas para organizar y analizar la información. Así mismo, con el fin de determinar el número de extinciones documentadas en la época moderna, se hará una actualización de los elencos de especies extintas propuestos por Dulvy et al., (2003) y Del Monte-Luna et al., (2007). Esta actualización consiste en una búsqueda exhaustiva de las desapariciones documentadas de especies de

flora y fauna marina alrededor del mundo desde el año 2007. Se tomarán en cuenta todos los reportes publicados en revistas con arbitraje estricto y se clasificarán en extinciones no verificadas, o que la evidencia no permita confirmarlas, y extinciones verificadas, es decir que estén más allá de la duda razonable o cuya probabilidad de ocurrencia haya sido cuantificada. En esta búsqueda se incluirán especies desaparecidas a nivel global, regional y local.

Al final de la primera la etapa, los registros fósiles del Compendio Sepkoski y la base Fossilworks® estarán depurados de errores y dispuestos en un formato que permita reconstruir la versión preliminar de la curva de diversidad marina mundial de los últimos 500 millones de años (número de géneros por unidad consecutiva de tiempo geológico). Para este fin, se tomará el formato básico del Compendio Sepkoski como punto de referencia para organizar todos los registros. Así mismo, se tendrá actualizado el elenco de poblaciones/especies marinas desaparecidas desde el años 2007 a la fecha. En esta etapa se prevén dos o tres intercambios académicos entre investigadores del CICIMAR y el CIMAT, para establecer las condiciones iniciales del modelo utilizando la información contenida en ambas bases de datos.

En la segunda etapa se validarán los métodos utilizados para estandarizar el esfuerzo de muestreo y reproducir, o corregir, las curvas de diversidad global del registro fósil. Hasta el momento, algunos de los métodos utilizados para ponderar la diversidad en función del esfuerzo de muestreo, se basan en la teoría de inferencia bayesiana (Alroy, 2014). El fundamento es que se realiza una aseveración bajo incertidumbre sobre alguna cantidad desconocida, tomando como premisa que se ha cuantificado cierta información previa a la consideración de datos. Esta información previa se asume conocida por fuentes externas o especificaciones subjetivas. En este caso, es posible conocer la diversidad en un estrato geológico o en un área, si se asume que existe una relación (desconocida) con el esfuerzo de muestreo en dicho estrato o localidad. Uno de los principales cuestionamientos es que la probabilidad inicial, o previa, es arbitraria y por lo tanto la probabilidad final o posterior, dependerá de aquella que haya sido invocada como inicial.

Alternativamente, con el enfoque que aquí se propone, se caracterizará el comportamiento probabilístico de la diversidad (y las extinciones) en cada unidad mínima de estrato geológico (llamado *bin*) incorporando la distribución probabilística del esfuerzo de muestreo observado en tiempo y espacio, incluyendo el esfuerzo por estrato geológico y su variación. Lo anterior implica que existe incertidumbre asociada a cada factor (duración del bin, diversidad, extinciones y esfuerzo de muestreo) y ésta se incorporará explícitamente al modelo. Esta etapa demandará de un activo intercambio de conocimientos entre los investigadores, por lo que se esperan hacer al menos cuatro visitas entre instituciones, una por cuatrimestre. Hacia el final de esta etapa, se propone invitar al CICIMAR o al CIMAT por lo menos a uno de curadores de las bases de datos de registros fósiles, ya sea Jonh Alroy, administrador de Fossilworks® y/o Shanan Peters, responsable del Compendio Sepkoski, con el fin de discutir los resultados y alcances del proyecto. En la

culminación de la etapa 2 se tendrá un método para producir las dos curvas estandarizadas de diversidad marina mundial.

La tercera y última parte del proyecto, será la etapa de desarrollo y prueba del modelo. Éste se aplicará en su versión preliminar para comparar las tasas de extinción derivadas de las dos bases de datos de registros fósiles y las tasas actuales de pérdida de diversidad en el medio marino. Primeramente, se hará una validación de las salidas del modelo con información paleobiológica conocida; p.e. se determinará si la tasa de extinción estimada con datos del registro fósil en el periodo Pérmico (la extinción más severa de todas) es considerablemente más grande que la del Cretácico. Posteriormente, con acuerdo en los resultados de esta validación, el modelo se irá calibrando sistemáticamente usando los datos tanto del compendio Sepkoski como de Fossilworks®.

De forma paralela, se estimará la tasa de extinción de fondo con el fin de establecer una hipótesis nula con la cual contrastar la tasa de extinción actual. De acuerdo a la hipótesis vigente sobre la pérdida de biodiversidad, se espera que la tasa de extinción actual en el medio marino sea entre 100 y 1000 veces mayor que la de fondo, y que además sea estadísticamente indistinguible de la tasa de extinción estimada en cualquiera de los cinco eventos masivos de los últimos 500 millones de años. Durante la parte final del proyecto, se espera realizar tres visitas de los investigadores entre instituciones para ajustar los detalles finos del modelo y darle contexto a los resultados.

El modelo que se propone para estimar tasas de extinción con datos del registro fósil ya está avanzado en su forma más elemental. Nakamura et al. (2013) proponen un enfoque estadístico formal para estimar tasas de extinción, con reconocimiento de la incertidumbre inherente a los datos, a partir de últimos avistamientos de las especies. Si bien este modelo funciona con información del pasado reciente, podría aplicarse repetidamente a datos de últimos avistamientos de fósiles en bines sucesivos. El reto científico radica en hacer la estimación de la tasa de extinción independiente de la diversidad total, generalizar la ecuación para que represente un continuo de modelos sucesivos y, sobre todo, que dicha estimación contenga un factor de estandarización de la diversidad en función del esfuerzo de muestreo y de otras fuentes de error.

En el modelo de Nakamura et al. (2013) describe el fenómeno de la extinción mediante una función de densidad $g(t)$ — o su equivalente $h(t)$ o $G(t)$ — en tanto que el esfuerzo de avistamiento por parte del humano se describe a través de una función de intensidad $\lambda(t)$. Se asume la existencia de una fecha de ultimo avistamiento, denotada por L. Usando una notación de variables distribuidas al azar, $L = \max\{S_i : S_i \leq E\}$. La densidad de probabilidad para L está dada por:

$$f_{g,\lambda}(x) = \lambda(x)\int_x^{\infty} \frac{e^{\Lambda(x)-\Lambda(y)}}{1-e^{-\Lambda(y)}} g(y)dy$$

En esta ecuación, las funciones $g(t)$ y $\lambda(t)$ (o $\Lambda(t)$) actúan como parámetros; en la notación se muestra a g, λ como subíndices para hacer hincapié en que f en realidad depende de estas dos funciones a través del tiempo t.

Grupo de trabajo e instituciones participantes

Responsable: Dr. Pablo del Monte Luna. Instituto Politécnico Nacional (IPN; SNI 1).
Corresponsable: Dr. Miguel Nakamura. Centro de Investigación en Matemáticas (SNI 2).
Participantes: Dr. Francisco Arreguín Sánchez (IPN; SNI 3), Dr. Manuel Jesús Zetina Rejón (IPN; SNI 2), M.C. Pedro Orozco (doctorante de la Universidad de Michigan) y Dr. Salvador Emilio Lluch Cota (Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste; SNI 3).

Resultados esperados

Etapa 1. Resultados académicos: (1) titulación de dos estudiantes de maestría e incorporación de un estudiante de doctorado; (2) el posdoctorante habrá aprobado el curso sobre manejo y análisis de la base Fossilworks® y con ello finalizará la primera etapa de su estancia; (3) manuscrito sometido a la revista *Fish and Fisheries*.

Resultados técnicos: (1) el Compendio Sepkoski y la base Fossilworks® de fósiles marinos estarán depuradas y organizadas para iniciar los análisis conforme a los fines del proyecto; (2) elenco actualizado de extinciones marinas recientes; y (3) presentación de este elenco en un congreso nacional y en uno internacional.

Etapa 2. Resultados académicos: (1) titulación de dos estudiantes de maestría; terminación del segundo año de estancia del posdoctorante; y (2) Manuscrito sometido a *Methods in Ecology and Evolution.*

Resultados técnicos: (1) versión preliminar del modelo para estimar tasas de extinción; ésta versión tendrá incorporada una función que pondera el número de extinciones con el esfuerzo de muestreo del registro fósil en tiempo y espacio, así como también un término que incluya explícitamente la incertidumbre asociada a cada variable que se utilice; y (2) se perfilarán dos curvas de diversidad, una construida con los registros de Compendio Sepkoski y la otra con los datos de Fossilworks®, debidamente organizados y estandarizados en función del esfuerzo de muestreo. Como se mencionó, estas curvas representan el cambio en el número de géneros de organismos marinos extintos a nivel mundial durante los últimos 500 millones de años. Presentación de resultados dos congresos internacionales y uno nacional.

Etapa 3. Resultados académicos: (1) titulación de dos estudiantes de maestría; (2) manuscrito sometido a una revista de divulgación científica (*Scientific American*); y (3) manuscrito en donde se integren todos los hallazgos del proyecto, sometido a

una revista interdisciplinaria (*Nature, Science, Trends in Ecology and Evolution, etc.)*.

Resultados técnicos: (1) modelo estocástico para estimar tasas de extinción utilizando registros fósiles y e información de la época actual, que incorpora explícitamente distintas fuentes de incertidumbre; y (2) resultado de una prueba estadística que indique si la tasa de extinción en el medio marino en los últimos 500 años, es consistente con la pérdida de diversidad durante las extinciones masivas. Presentación de resultados dos congresos internacionales y uno nacional.

Presupuesto

Se solicitan $3, 300,000 MN ($3, 090,000 MN gasto corriente y $210,000 MN gasto de inversión). La primera ministración se destinará a un curso de propósito específico en la Universidad de Macquarie y una estancia posdoctoral de un año; el remanente será para compra de equipo de cómputo y software especializado. En la segunda etapa, el gasto corriente se usará para extender un año la estancia del posdoctorante y para intercambio académico de investigadores entre CICIMAR, CIBNOR y CIMAT (traslados, viáticos y hospedaje). Se cubrirán viajes y viáticos de profesores invitados. A lo largo de las tres etapas, se contratará una ayudantía a nivel maestría en el CIMAT para asistencia de manejo de bases de datos y análisis numéricos, se adquirirán consumibles de cómputo/oficina, gastos de asistencia a eventos nacionales e internacionales, publicación/edición de artículos científicos, elaboración de material de divulgación y un taller de trabajo con expertos para difundir y discutir los resultados en el contexto nacional.

Bibliografía

Alroy J (2010a) The Shifting Balance of Diversity Among Major Marine Animal Groups. Science 329: 1191-1194.

Alroy J (2010b) Fair sampling of taxonomic richness and unbiased estimation of origination and extinction rates. En: Quantitative methods in paleobiology, pp. 55-80. Alroy J and Hunt G (eds). The Paleontological Society Papers, Volume 16, 316pp.

Alroy J (2014) A simple Bayesian method of inferring extinction. Paleobiology 40: 584-607.

Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, Swartz B, Quental TB, Marshall C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire KC, Mersey B, Ferrer EA (2011) Has the earth's sixth mass extinction already arrived? Nature 471: 51-57.

Beaugrand G, Edwards M, Raybaud V, Boberville E, Kirby RR (2015) Future vulnerability of marine biodiversity compared with contemporary and past changes. Nat Clim Change 5: 695-701.

Del Monte-Luna P, Lluch-Belda D, Serviere-Zaragoza E, Carmona R, Reyes-Bonilla H, Aurioles-Gamboa D, Castro-Aguirre JL, Guzmán-del Próo SA, Trujillo-Millán O, Brook BW (2007) Marine Extinctions Revisited. Fish Fish 8: 107-122.

Dirzo R, Raven PH (2003) Global state of biodiversity and loss. Annu Rev Env Resour 28: 137-167.

Dulvy N, Sadovy I, Reynolds JD (2003) Extinction vulnerability in marine populations. Fish Fish 4: 25-64.

Harnik PG, Lotze HK, Anderson SC, Finkel ZV, Finnegan S, Lindberg DR, Liow LH, Lockwood R, McClain CR, McGuire JL, O'Dea A, Pandolfi JM, Simpson C, Tittensor DP (2012) Extinctions in ancient and modern seas. TREE 27: 608-617.

McCauley DJ, Pinsky ML, Palumbi SR, Estes JA, Joyce FH, Warner RR (2015) Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. Science 347. DOI: 10.1126/science.1255641.

MacLeod N (2004) Identifying Phanerozoic extinction controls: statistical considerations and preliminary results. En: The Palynology and Micropaleontology of Boundaries 11-33pp. Beaudoin AB, MJ (eds.). Geol Soc Spec Publ 230, 368 pp.

May RR (2010) Why should we be concerned about loss of biodiversity. C R Biol 334: 346-350.

Mayr E (2001) What evolution is. Basic Books. New York, USA. 318pp.

Nakamura M, del Monte Luna P, Lluch Belda D, Lluch Cota S (2013) Statistical inference for extinction rates based on last sightings. J Theor Biol 333: 166-173.

Payne JL, Bush AM, Heim NA, Knope ML, McCauley DJ (2016) Ecological Selectivity of the Emerging Mass Extinction in the Oceans. Science 10.1126/science.aaf2416.

Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, Brooks TM, Gittleman JL, Joppa LN, Raven PH, Roberts CM, Sexton JO (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution and protection. Science 344: DOI: 10.1126/science.1246752.

Plotnick RE, Smith FA, Lyons K (2016) The fossil record of the sixth mass extinction. Ecol Let 19(5): 546-553.

Regan HM, Lupia R, Dinnan AN, Burgman MA (2001) The currency and tempo of extinction. Am Nat 157: 1-10.

Ripple WJ, Wolf C, Newsome TM, Galetti M, Alamgir M, Crist E, Mahmoud MI, Laurence WF (2017) World Scientist's warning to humanity: a second notice. Bioscience, bix125, https://doi.org/10.1093/biosci/bix125.

Rogers AD, Laffoley Dd'a (2011) International Earth System Expert Workshop on Ocean Stresses and Impacts. Summary report. IPSO Oxford, 8pp.

Sepkoski Jr JJ (1999) A compendium of fossil marine animal genera. Bulletin of American Paleontology. Jablonski D, Foote M (eds.). Allen Press Inc. Lawrence, KS, USA. 560 pp.

Calendario

Etapa		2019												2020												2021											
	Mes/meta	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
I	1																																				
	2																																				
	3																																				
II	1																																				
	2																																				
III	1																																				
	2																																				
	3																																				