

# Alteración tafonómica y tafonomía evolutiva

## Taphonomic alteration and evolutionary taphonomy

Sixto Rafael Fernández-López

*Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas UCM e Instituto de Geología Económica CSIC-UCM,  
28040 Madrid. sixto@geo.ucm.es*

**PALABRAS CLAVE:** Conservabilidad tafonómica, Durabilidad tafonómica, Potencial de fosilización, Teoría de la fosilización, Ammonites.

**KEY WORDS:** Preservation potential, Taphonomic durability, Fossilization potential, Fossilization theory, Ammonites.

### RESUMEN

Cualquier proceso de alteración tafonómica implica el cambio y la modificación de los elementos tafonómicos afectados, pero no conduce necesariamente a la destrucción de dichos elementos. La alteración tafonómica puede ser de cuatro tipos: elemental, poblacional, tafónica y tafocladal. Varios conceptos nuevos de tafonomía evolutiva, tales como tafón y tafoclado, permiten dar un significado no tautológico al concepto de conservabilidad o potencial de conservación. Para interpretar la conservación diferencial de los fósiles y los mecanismos de fosilización hay que tener cuenta no solo la arquitectura original de los elementos tafonómicos y los cambios ambientales a los que han estado sometidos, sino también los sucesivos cambios en la arquitectura de los elementos tafonómicos y las actividades que han realizado, así como las modificaciones evolutivas que han experimentado los tafones y los tafocladados. Este procedimiento sistemista y evolucionista permite explicar cómo algunos grupos tafonómicos han llegado a conservarse fuera de los límites de tolerancia de los elementos tafonómicos originalmente producidos.

### ABSTRACT

Every process of taphonomic alteration implies change and modification of the affected taphonomic elements, but it does not necessarily lead to the destruction of taphonomic elements. Taphonomic alteration can be of four types: elementary, populational, taphonic and taphocladal. Several new concepts of evolutionary taphonomy, such as taphon and taphoclade, allow to give a non-tautological meaning to the concept of preservability or preservation potential. In order to interpret the differential preservation of fossils and fossilization mechanisms it is necessary to take in mind not only the original architecture of taphonomic elements and the environmental changes, but also the successive changes in architecture of taphonomic elements and the activities carried out by taphonomic elements, as well as the evolutionary modifications of taphons and taphocladades. This systemic and evolutionist procedure allows to explain how some taphonomic groups have been able to end up being preserved outside of the limits of tolerance of the originally produced taphonomic elements.

### 1. INTRODUCCIÓN

La mayoría de las interpretaciones tafonómicas actuales consideran que la alteración tafonómica ha actuado durante los procesos de fosilización como un tamiz, filtro, cedazo o criba, de manera que han sido eliminados gran cantidad de los restos y las señales biológicas originalmente producidas que eran inconservables o de menor durabilidad debido a su composición y estructura. En las investigaciones actuales se acepta el pa-

pel destructivo de la alteración tafonómica, y se considera que puede deteriorar y eliminar los restos y las señales biológicas de menor resistencia física, de menor estabilidad química o de menor durabilidad. Los restos y las señales biológicas, así como las tanatocenosis o las tafocenosis (EFREMOV, 1940, 1950) y las asociaciones fósiles, suelen ser las únicas entidades o unidades de alteración tafonómica que se investiga. Desde este punto de vista, la alteración no puede formar o producir nuevos elementos que representen nuevos

grupos tafonómicos. La alteración tafonómica no genera ni produce nuevas entidades tafonómicas, solamente deforma, deteriora o destruye y se limita a retener una parte deteriorada de los restos y las señales biológicas inicialmente producidas. Así entendida, la alteración tafonómica es una fuerza más o menos destructiva o negativa, que no contribuye a la conservación, y solo es responsable de la destrucción y del deterioro al que están sometidos los restos y las señales biológicas. La acción destructiva de la alteración tafonómica o el comportamiento relativo de los restos y las señales biológicas no puede servir como argumento causal para explicar los mecanismos o los procesos de fosilización. La alteración tafonómica solo puede eliminar los restos y las señales no-conservables, y alguna otra causa debe desempeñar el papel positivo de producir y mantener los restos y las señales conservables. Con estos planteamientos, solo la composición y la estructura original de los restos y las señales biológicas, no el ambiente externo ni el comportamiento diferencial de las entidades tafonómicas, tienen un papel causal y controlador de los cambios ocurridos durante la fosilización.

## 2. TAFONOMÍA EVOLUTIVA

Con otros planteamientos, sin embargo, se puede desarrollar un modelo alternativo de la fosilización: el modelo de modificación tafonómica y retención diferencial vs. el modelo de modificación paleobiológica y destrucción selectiva. La conservación tafonómica es el resultado de un proceso, la fosilización, en cuyo mecanismo intervienen dos componentes relacionados: la producción de variabilidad tafonómica, biogénica y tafogénica, y la regulación de dicha variabilidad por alteración tafonómica. El segundo de estos componentes puede ser entendido como un principio extrínseco de regulación, que es capaz de fijar la dirección de procesos tafonómicos evolutivos. Durante la fosilización aparecen representantes de nuevos grupos tafonómicos, que tienen diferente composición y estructura respecto a los elementos biogénicamente producidos. En cada estadio del proceso de fosilización persisten los grupos tafonómicos (o tafones) cuyos elementos se han estabilizado, transformado y replicado

con mayor eficacia en las etapas anteriores, no los elementos conservados que inicialmente eran más resistentes ni los que han sido menos afectados por factores ambientales.

La alteración tafonómica no solo deteriora y elimina los elementos tafonómicos de menor durabilidad, sino que es capaz de causar modificaciones favorables para la conservación y de producir nuevos elementos que representan nuevos grupos tafonómicos, por lo que puede ser considerada como un factor responsable de la fosilización. Algunos procesos de alteración tafonómica tienen un efecto destructivo, y otros tienen un efecto conservativo (SKELTON, 1993: 574). Los restos y las señales biológicas, los fósiles o los elementos tafonómicos, no son las únicas entidades o unidades de alteración tafonómica. La alteración afecta a entidades tafonómicas de diferente nivel de organización, y puede generar nuevas entidades, sin limitarse a actuar como un cedazo, tamiz, filtro o criba que destruye los elementos tafonómicos de menor resistencia física, de menor estabilidad química o de menor durabilidad. La alteración tafonómica causa modificaciones favorables para la conservación y produce nuevas entidades tafonómicas, además de cribar y retener una parte modificada de los elementos tafonómicos inicialmente producidos. Desde este punto de vista se considera que la alteración tafonómica es una fuerza modificadora, no necesariamente negativa, que puede llegar a ser una fuerza generadora y responsable de la aparición de nuevos elementos tafonómicos de distinta composición química, que representan nuevos grupos tafonómicos y nuevos tafones. Se puede considerar a la alteración tafonómica como una fuerza positiva y, por lo tanto, como la causa primaria de los cambios ocurridos durante la fosilización. La funcionalidad y la evolución de las entidades tafonómicas también tienen una importancia relativa como argumento causal. Desde este punto de vista, la acción modificadora de la alteración tafonómica, el ambiente externo y el comportamiento relativo de las entidades tafonómicas pueden servir como argumentos causales para explicar los mecanismos de la fosilización. No solo la arquitectura (composición y estructura) original de las entidades tafonómicas y su ambiente externo particular, sino también su arquitectura modificada, los sucesivos cambios del ambiente externo y las actividades

funcionales o evolutivas realizadas, tienen un papel causal y controlador de los cambios ocurridos durante la fosilización.

Este segundo planteamiento es evolucionista y sistemista (o sistémico) y permite desarrollar una teoría de la fosilización que hemos denominado teoría de la evolución tafonómica (FERNÁNDEZ LÓPEZ, 1982, 1984, 1988, 1989, 1991ab, 1995, 1999, 2000). Los cambios tafonómicos que ocurren durante la fosilización, la conservación selectiva y la consiguiente conservación diferencial se producen por alteración tafonómica, a medida que las entidades tafonómicas se ajustan a los cambios de su ambiente externo. La composición y la estructura de las entidades tafonómicas, así como sus actividades funcionales o evolutivas y los cambios ambientales, pueden limitar, restringir, dificultar, atenuar, deteriorar, disminuir, inhibir o impedir la conservación, pero también pueden condicionar, canalizar, facilitar, intensificar, favorecer, incrementar, activar o promover los procesos de alteración y las tendencias o las trayectorias de los procesos de fosilización. La alteración tafonómica causa el cambio y, como resultado, las entidades tafonómicas se conservan.

El objetivo principal del presente trabajo es mostrar que la alteración tafonómica actúa a diferentes niveles de organización y, en consecuencia, es conveniente utilizar un método analítico sistemista y evolucionista en las interpretaciones tafonómicas.

### 3. ALTERACIÓN TAFONÓMICA

La destrucción diferencial de entidades tafonómicas es un caso particular de alteración tafonómica que puede ser distinguida con el nombre de cribado o filtrado tafonómico. Además de la destrucción diferencial, hay casos de alteración tafonómica que consisten en la modificación diferencial de entidades tafonómicas, por interacción causal entre los componentes y el ambiente externo, y la consiguiente conservación selectiva. Los cambios en la conservación diferencial de dos o más entidades tafonómicas ocurridos durante la fosilización dependerán de los factores tafonómicos intrínsecos y extrínsecos que intervengan. Cada entidad tafonómica está sometida a la acción de los agentes físicos, químicos y biológicos del ambiente externo en

que se encuentra. Y cualquier componente del ambiente externo capaz de actuar directamente sobre los elementos tafonómicos es un factor tafonómico extrínseco o ambiental. Pero el ambiente externo no es la única fuente de cambio o selección. Las propiedades actuales de las entidades tafonómicas (sus propiedades físicas, reales o no-disposicionales, tales como su composición, su estructura y su comportamiento frente a los cambios ambientales) también intervienen durante la alteración tafonómica.

Los restos y las señales biológicas o, en general, los elementos tafonómicos no son las únicas entidades o unidades de alteración. La alteración tafonómica actúa también a nivel supra-elemental, y sobre entidades o unidades de distinta duración. Desde el punto de vista funcional se acepta la existencia de entidades tafonómicas de diferente nivel de organización: elementos tafonómicos, poblaciones tafónicas y asociaciones tafónicas (también llamadas asociaciones conservadas; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1982, 2000). En tanto que desde el punto de vista evolutivo se acepta la existencia de tafones, que pueden constituir unidades de orden superior llamadas tafocladros (conjunto de tafones de origen taxonómico común). Los elementos tafonómicos son las entidades básicas de la jerarquía tafonómica y las de menor duración (Fig. 1). Los conceptos de elemento tafonómico, población tafónica, asociación tafónica, tafón y tafocladro son de generalidad creciente. La alteración tafonómica actúa de manera simultánea sobre individuos (entidades o unidades) de diferente nivel de organización, y causa cambios y resultados distintos según los niveles. Los mismos factores ambientales de alteración determinan diferentes modificaciones en las entidades tafonómicas de distinto nivel de organización. Por ejemplo, la dispersión de elementos tafonómicos puede modificar su ubicación geográfica, posición mecánica, orientación y grado de removilización. Sin embargo, la dispersión de elementos tafonómicos también puede causar cambios en la densidad de elementos tafonómicos de cada población tafónica o tafón y en su distribución geográfica, así como en las proporciones de los representantes de cada tafón, y puede modificar la composición y la estructura de los tafones y de las asociaciones tafónicas. Durante los procesos de dispersión tafonómica,

que separan y diseminan los elementos tafonómicos, los representantes de algunos tafones han sido destruidos mientras que otros

tivos. Los sistemas tafonómicos de cualquier nivel de organización han podido surgir durante la fosilización bien por un proceso

<b>TAFUCLADO</b>	Composición tafónica	Tamaño tafocladal Densidad tafocladal Diversidad tafocladal Distribución geográfica Estructura temporal	Destrucción tafocladal Fosilización disruptiva Fosilización direccional Fosilización estabilizadora		Eficacia tafocladal
<b>TAFÓN</b>	Composición poblacional	Tamaño tafónico Densidad tafónica Diversidad tafónica Distribución geográfica Estructura temporal	Destrucción tafónica Tafonización Retención tafónica	Conservabilidad o Potencial de conservación	Valencia tafónica
<b>POBLACIÓN TAFÓNICA</b>	Composición elemental	Tamaño poblacional Densidad poblacional Diversidad poblacional Distribución geográfica Estructura temporal	Destrucción poblacional Disgregación poblacional Agregación poblacional Desarrollo poblacional		
<b>ELEMENTO TAFONÓMICO</b>	Composición petrológica Composición mineralógica Composición química	Morfología: tamaño, forma, microestructura, porosidad, peso específico, etc. Ubicación geográfica Estructura temporal	Destrucción elemental Agregación elemental Replicación Transformación Estabilización Producción	Redundancia  Durabilidad	Eficacia tafonómica
<b>INDIVIDUOS</b>	<b>COMPOSICIÓN</b>	<b>PROPIEDADES ESTRUCTURALES</b>	<b>ACTIVIDADES FUNCIONALES O EVOLUTIVAS</b>	<b>PROPIEDADES DISPOSICIONALES</b> (capacidades, aptitudes)	<b>PAPEL TAFONÓMICO</b> (uso de la capacidad, efectos, resultados de la actividad)
<b>CARACTERES</b>					

Fig. 1.–Caracteres de los individuos tafonómicos de diferente nivel de organización de la jerarquía tafonómica.  
–Characters of the taphonomic individuals at different levels of organization of the taphonomic hierarchy.

han llegado a ocupar nuevas áreas y ambientes por lo que han favorecido la persistencia de los tafones constituidos por elementos alóctonos.

En la fosilización, como en la evolución orgánica (GOULD, 2002), cabe esperar que los cambios en los diferentes niveles de la jerarquía tafonómica sean alométricos, no fractales, y asimétricos. El cambio a un nivel bajo puede o no tener un efecto a niveles superiores (causación ascendente), pero la alteración a niveles superiores debe hacerse extensiva a las unidades incluidas en los niveles inferiores (causación descendente). La producción o la alteración de entidades tafonómicas también puede ser consecuencia de las modificaciones ocurridas en un nivel inferior o en un nivel superior de complejidad. Entre tales procesos deben ser diferenciados los de agregación o disgregación de entidades tafonómicas y los procesos evolu-

de agregación y/o de disgregación de entidades tafonómicas preexistentes, o bien por un proceso evolutivo (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1989). Este enfoque aumenta las posibilidades de análisis y síntesis en las investigaciones tafonómicas, además de justificar la distinción de dos tipos de modificaciones tafonómicas: las modificaciones funcionales y las modificaciones evolutivas.

Las propiedades actuales (físicas, reales o no-disposicionales) de las entidades tafonómicas y sus interacciones con el ambiente externo permiten distinguir procesos de alteración de cuatro tipos: elementales, poblacionales, tafónicos y tafocladales.

### 3.1. Alteración elemental

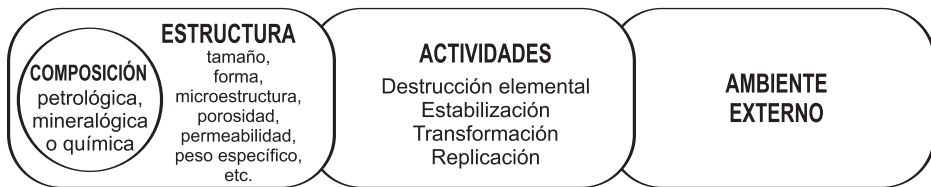
Cada elemento tafonómico está constituido por moléculas de una determinada clase (orgánicas y/o inorgánicas), y es posi-

ble determinar su composición química, mineralógica o petrológica, pero tales constituyentes no son fósiles si carecen de significación (para-)taxonómica. Por tanto, el estar fósil o fosilizado es una propiedad emergente, no resultante ni aditiva, de los elementos tafonómicos respecto a sus componentes. Los

transformación y replicación; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1995, 2000).

La **estabilización tafonómica** significa el mantenimiento de la composición y la estructura de los elementos tafonómicos cuando están sometidos a cambios ambientales, por medio de dos estrategias o mecanis-

## FACTORES DE ALTERACIÓN ELEMENTAL



### RESULTADOS

- 1) Destrucción de elementos tafonómicos.
- 2) Mantenimiento y transformación de elementos tafonómicos.
- 3) Formación de nuevos elementos tafonómicos, incluso de nueva composición y estructura.

Fig. 2.—La composición y la estructura de los elementos tafonómicos y el ambiente externo son factores condicionantes de la alteración elemental. No obstante, las actividades de los elementos tafonómicos también son un factor de alteración elemental que ha influido en su conservación selectiva. Muchos elementos tafonómicos han sido destruidos por alteración elemental, pero esta alteración también ha aumentado la variabilidad de otros elementos tafonómicos e incluso ha dado lugar a elementos tafonómicos de nueva composición y estructura.

—The composition and structure of taphonomic elements and the external environment are constraints of the elementary alteration. Nevertheless, activities of the taphonomic elements are also a factor of elementary alteration influencing their selective preservation. Many taphonomic elements have been destroyed by elementary alteration, but this alteration has also increased the variability of other taphonomic elements and has given rise to taphonomic elements of new composition and structure.

elementos tafonómicos son las entidades y las unidades discretas de menor nivel de organización que constituyen el registro fósil. A su vez, los elementos tafonómicos son los componentes básicos de las poblaciones tafónicas, las asociaciones tafónicas, los tafones y los tafocladros, que respectivamente poseen una composición elemental, poblacional o tafónica.

La alteración tafonómica ha cambiado la composición y la estructura de los elementos tafonómicos de cualquier grupo taxonómico desde su producción hasta su estado actual (Fig. 2). La conservación selectiva de elementos tafonómicos, por destrucción o modificación diferencial, está condicionada no solo por el ambiente externo, sino también por los caracteres actuales de los elementos tafonómicos tales como la arquitectura (composición y estructura) y las propiedades funcionales (*i.e.*, estabilización,

mos diferentes y combinables: 1) la realización de nuevas funciones o actividades que amortigüen o contrarresten la acción del ambiente externo, y 2) la adquisición de nuevos caracteres estructurales que protejan al elemento de la acción ejercida por los factores de alteración tafonómica. El término **transformación tafonómica** denota los procesos por los cuales surgen cambios en las propiedades de los elementos tafonómicos, así como los resultados o efectos de dichos procesos. Los elementos tafonómicos pueden experimentar transformación y adquirir nuevos estados de conservación al cambiar la naturaleza, el número o la disposición de sus caracteres estructurales (por pérdida, sustitución, adición o reordenación de estos). **Replicación tafonómica** es el proceso por el cual se generan uno o más elementos tafonómicos a partir de otro(s) elemento(s) tafonómico(s) preexistente(s). Durante la fosiliza-

ción de un determinado tafón, la aparición de nuevos elementos tafonómicos puede ser por replicación simple o bien por replicación múltiple, según se generen respectivamente uno o más elementos. Los elementos tafonómicos que han adquirido una composición química y una estructura diferentes de la de los elementos tafonómicos producidos originalmente deben ser considerados como réplicas, como elementos nuevos y no como elementos transformados. Los moldes internos concrecionales, los moldes piritosos de las conchas de ammonites, así como las huellas o impresiones dejadas por algunas conchas en la superficie del sedimento son réplicas de las conchas aragoníticas originales. Los apticus calcíticos, los restos periostracales orgánicos, los tubos sifonales fosfáticos, las conchas aragoníticas, los moldes piritosos o los moldes internos concrecionales de las conchas de ammonites son elementos tafonómicos que poseen distinta composición química y distintos caracteres estructurales, y representan tafones distintos.

Los análisis tafonómicos de las propiedades funcionales antes mencionadas (estabilización, transformación y replicación) pretenden describir el comportamiento de los representantes de cada grupo tafonómico, que se caracterizan por tener unas propiedades actuales y disposicionales concretas. En las investigaciones de este tipo, las propiedades funcionales, las actividades o las reacciones a corto plazo de los elementos tafonómicos deben ser distinguidas de las propiedades disposicionales, como son la durabilidad y la redundancia.

Por **durabilidad tafonómica** hay que entender la capacidad o la probabilidad de los elementos tafonómicos para reaccionar, estabilizarse, transformarse y persistir como un elemento de su misma clase tafonómica, como un elemento del mismo tafón, aunque sea un elemento tafonómico modificado al estar sometido a cambios ambientales, sin transformarse en elementos de otro tafón o desaparecer (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1982, 1991, 2000). El término durabilidad esquelética ha sido utilizado por diferentes autores para denotar exclusivamente una capacidad de los restos esqueléticos, en tanto que el concepto de durabilidad tafonómica es aplicable a cualquier elemento tafonómico (CHAVE, 1964; BEHRENSMEYER, 1978, 1984; LAWRENCE, 1979; SHIPMAN, 1981, 2001; FLESSA &

BROWN, 1983; BRETT, 1990; KIDWELL & BOSENCE, 1991; KIDWELL & FLESSA, 1996; KOWALEWSKI, 1997; BUTLER & SCHROEDER, 1998; KERSHAW & BRUNTON, 1999; BEST & KIDWELL, 2000; SIMÕES *et al.*, 2000; OYEN & PORTELL, 2001; SEILACHER *et al.*, 2001; KIDWELL, 2002a,b; NEBELSICK & KROH, 2002; PICKERING & CARLSON, 2002; BEHRENSMEYER *et al.*, 2003; BRAND *et al.*, 2003; HOPPE *et al.*, 2003; KOWALEWSKI & BAMBACH, 2003; KOWALEWSKI & RIMSTIDT, 2003; ROBINSON *et al.*, 2003; SMITH, 2003; ZUSCHIN *et al.*, 2003; BEAVINGTON-PENNEY, 2004; HOFFMEISTER *et al.*, 2004; KRAUSE, 2004; MARTÍNEZ-DELCLÒS *et al.*, 2004; MELÉNDEZ HEVIA, 2004; PALANTI *et al.*, 2004; RODLAND *et al.*, 2004; TOMASOVYCH, 2004a,b; HARVEY & FULLER, 2005; HOLMES *et al.*, 2005). La durabilidad no debe ser confundida con algunas propiedades actuales como la dureza, la tenacidad, la resistencia física o la robustez. La posesión de partes duras resistentes es una obvia ayuda para la conservación en algunos ambientes, aunque no la garantiza; y la falta o la pérdida de partes duras no implica necesariamente no-conservación. La durabilidad es una propiedad disposicional, cuyo valor varía en los distintos ambientes externos. La durabilidad de un elemento tafonómico depende de las condiciones ambientales a las que sea sometido, y en un mismo ambiente puede ocurrir que persistan los elementos tafonómicos o los componentes más blandos y deleznales en tanto que son destruidos los de mayor dureza y robustez. Por ejemplo, en ambientes euxínicos y anóxicos, los elementos calcáreos suelen desaparecer antes que los fosfáticos o los orgánicos; por el contrario, en ambientes alcalinos y óxicos, los restos orgánicos pueden llegar a ser totalmente destruidos cuando los inorgánicos (calcáreos o fosfáticos, por ejemplo) todavía persisten.

Aunque la durabilidad no es una propiedad susceptible de medición, la idea es útil en tafonomía porque posibilita el uso del concepto relativo de grado de durabilidad de los elementos tafonómicos de una determinada clase, tafón o tafoclado y la estimación de los valores correspondientes teniendo en cuenta sus propiedades actuales. Es posible predecir cómo variará el grado de durabilidad de los elementos de un determinado grupo tafonómico ante un cambio ambiental, y se puede averiguar si el grado de durabili-

dad de los representantes de un tafón es mayor o menor que el de otro, teniendo en cuenta datos obtenidos a partir del registro fósil, así como los datos obtenidos en medios actuales o por experimentación. Por ejemplo, es posible predecir y contrastar que, cuando la destrucción de los elementos tafonómicos es por abrasión, el grado de durabilidad suele disminuir al aumentar el tamaño o al disminuir el grado de clasificación de las partículas que actúan como abrasivo. Por otra parte, los elementos del mismo grupo tafonómico que son más esféricos, con microestructura de grano más fino, más compacta, y con menor cantidad de materia orgánica suelen tener mayor grado de durabilidad ante la abrasión que los discoidales, con microestructura de grano grueso y alta porosidad. No obstante, debe tenerse en cuenta que otros factores como el tamaño de los elementos, su concentración, su patrón de agrupamiento o el ataque diferencial que pueden ejercer los agentes alterativos también pueden condicionar el grado de durabilidad de los representantes de un grupo tafonómico dado. En este sentido, el concepto de vida media o el valor medio del tiempo en que los elementos tafonómicos de un determinado grupo tafonómico permanecen como elementos reconocibles sirve como indicador del grado de durabilidad de los elementos de dicho grupo tafonómico (CUMMINGS *et al.*, 1986; MELDAHL, 1987; DAVIES *et al.*, 1989; KIDWELL, 1989, 2002ab; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1991, 2000; PETROVICH, 2001; KOWALEWSKI & BAMBACH, 2003; KOWALEWSKI & RIMSTIDT, 2003; TOMASOVYCH, 2004).

Redundancia biológica es la capacidad que tienen los organismos para dar lugar a evidencias múltiples de su existencia, en tanto que la **redundancia tafonómica** es la capacidad de los elementos tafonómicos para repetir el mismo mensaje o dar lugar a evidencias múltiples de su existencia (TASCH, 1965, 1969, 1973; LAWRENCE, 1968; BEER-BOWER & JORDAN, 1969; HOLTZMAN, 1969; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1982, 2000). La redundancia tafonómica, al igual que la replicación, no implica que cada elemento resultante sea idéntico al elemento original antes de replicarse, sino que sea de su misma clase tafonómica y (para-)taxonómicamente significativo. De acuerdo con estas ideas, la producción de un elemento tafonómico puede ser el resultado de la redundancia y la repli-

cación de una entidad tafonómica preexistente. Este concepto de redundancia es de interés tafonómico porque a partir de él se pueden estimar los diferentes grados de redundancia que poseen los representantes de los distintos grupos tafonómicos sometidos a unas condiciones ambientales concretas, teniendo en cuenta sus propiedades actuales. También es posible predecir cómo variará el grado de redundancia de los elementos de un determinado grupo tafonómico ante un cambio ambiental, y se puede averiguar si el grado de redundancia de los representantes de un tafón es mayor o menor que el de otro en unas condiciones ambientales concretas, teniendo en cuenta datos obtenidos a partir del registro fósil, en medios actuales o por experimentación. Lo relevante durante la alteración tafonómica no es el valor absoluto de durabilidad o de redundancia de los elementos tafonómicos, sino el valor relativo. Los elementos de un determinado grupo tafonómico serán favorecidos por alteración tafonómica si son más durables y/o redundantes que otros.

Otros problemas distintos a los de analizar las propiedades funcionales de los elementos tafonómicos son los referentes al uso que han hecho de sus capacidades, a los resultados o efectos de las actividades realizadas, o al papel tafonómico que ha tenido una propiedad. La capacidad que han tenido los elementos tafonómicos para perpetuar sus caracteres, por estabilización, transformación y/o replicación, así como los efectos o los resultados que han logrado por su durabilidad y redundancia están representados por su eficacia tafonómica. Se llama **eficacia tafonómica** al uso realizado por los elementos tafonómicos, a la utilización que han hecho, de su durabilidad y de su redundancia. Algunos elementos han dado lugar a evidencias múltiples de su existencia, en tanto que otros han desaparecido sin dejar evidencia alguna. Aunque es probable que los elementos de un mismo grupo tafonómico sean diferencialmente eficaces debido a sus diferencias estructurales y de comportamiento, se puede hablar de la eficacia tafonómica de los representantes de un determinado grupo tafonómico o tafón, de la eficacia que han tenido para estabilizarse, transformarse y/o replicarse. La eficacia tafonómica puede ser estimada teniendo en cuenta la supervivencia tafonómica (es decir, la proporción de ele-

mentos tafonómicos que persisten tras un cambio ambiental). El grado de eficacia tafonómica puede ser estimado por el valor de la proporción de elementos conservados tras un cambio ambiental, respecto al número total de elementos tafonómicos antes del cambio. Pero es importante destacar que una mayor eficacia tafonómica de los elementos de un tafón no garantiza una mejor conservación del tafón o del tafoclado. Los tafones o los tafocladados representados por elementos tafonómicos que han tenido mayor grado de durabilidad y/o redundancia en un estadio del proceso de fosilización pueden no ser los tafones o los tafocladados más conservables. La eficacia tafonómica de los representantes de un tafón o de un tafoclado que están en un ambiente particular puede ser expresada o entendida por su grado de durabilidad y redundancia, pero la eficacia tafonómica no permite interpretar la conservación diferencial o la conservación selectiva entre los representantes de distintos tafones o de distintos tafocladados. Más aún, el rango de tolerancia y el grado de eficacia tafonómica de los representantes de un mismo tafón pueden ser diferentes en los distintos lugares del área de distribución geográfica ocupada por ellos, pudiendo ser euritópicos en su ambiente óptimo y estenotópicos en otra región donde alguno de los factores limitantes ejerce la máxima influencia (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1991b, 2000). La eficacia tafonómica también puede variar en un mismo tafón o tafoclado que experimenta modificaciones evolutivas. El tener en cuenta los procesos de evolución tafonómica permite explicar la persistencia de algunos elementos tafonómicos en condiciones ambientales que han sobrepasado los límites de tolerancia de los elementos tafonómicos biogénicamente producidos. Por ejemplo, en la Cuenca Ibérica durante el Jurásico Medio, algunos moldes concrecionales reelaborados de ammonites persistieron en ambientes subaéreos, fuera de los límites de tolerancia de las conchas aragoníticas, y formaron agrupamientos locales antes de ser definitivamente enterrados.

Los ejemplos de alteración elemental que se pueden observar en el registro fósil corresponden a casos de modificación diferencial, y en particular de replicación, transformación y estabilización, más que de destrucción diferencial. Los dos modos principales de alteración elemental observables en el regis-

tro fósil se deben a la durabilidad diferencial y la redundancia diferencial de los elementos tafonómicos. Los caracteres estructurales secundarios, aparecidos por alteración tafonómica, que son debidos a procesos de estabilización máxima y de transformación mínima por los que persiste la arquitectura original de los elementos tafonómicos representan los cambios elementales de menor magnitud. En cambio, las nuevas arquitecturas surgidas por transformación máxima y replicación simple corresponden a las modificaciones elementales de mayor magnitud.

### 3.2. *Alteración supraelemental*

Aplicando principios de la teoría de sistemas, cualquier entidad tafonómica puede ser considerada como constituida por entidades del nivel de organización inmediatamente inferior, pero cualquiera de estas entidades posee al menos una propiedad emergente (es decir, una propiedad que no la presentan las entidades del nivel de organización inmediatamente inferior). Como ejemplo de propiedad emergente respecto a los elementos tafonómicos sirve la conservabilidad tafonómica o potencial de conservación de las poblaciones tafónicas, los tafones y los tafocladados. Cualquier población tafónica, tafón o tafoclado, tiene conservabilidad o potencial de conservación, aunque los elementos tafonómicos que la integran solo tengan durabilidad. Al igual que la durabilidad, la conservabilidad es una propiedad relativa y disposicional. Sin embargo, la conservabilidad tiene que ser comparada respecto a un(os) ambiente(s) concreto(s) que temporalmente abarca(n) desde la producción de dicha entidad tafonómica supraelemental hasta la obtención actual de evidencias en el registro geológico, en tanto que la durabilidad de un elemento tafonómico ha de ser comparada respecto a su ambiente externo particular. Los elementos tafonómicos solo pueden variar o transformarse (al cambiar sus caracteres estructurales) en tanto que las poblaciones tafónicas o los tafones pueden evolucionar (al cambiar la arquitectura de los elementos tafonómicos que comprenden). Por ello, la durabilidad de los elementos tafonómicos puede ser interpretada con criterios funcionales, utilizando datos experimentales y observaciones en medios actuales, mientras que la conservabilidad de las poblaciones tafónicas, los tafo-

nes y los tafocladados debe ser interpretada con criterios evolutivos. Puede ocurrir que los tafones o los tafocladados representados por elementos tafonómicos más durables y/o redundantes en un estadio del proceso de fosilización no sean los más conservables. Por otra parte, en cualquier tafón o en cualquier asociación tafónica habrá elementos con mayor durabilidad y/o redundancia que otros ante los factores físicos, químicos y biológicos que lleven a su alteración. La variabilidad intra- e intertafónica y la conservación diferencial observable en el registro fósil están determinadas por factores alterativos (es decir, por factores extrínsecos de regulación), pero también están influenciadas por factores intrínsecos (es decir, por factores paleobiológicos, de producción y tafonómicos que han actuado previamente).

En tafonomía, el término **conservabilidad** (capacidad o potencial de conservación o preservación) debe significar la probabilidad de que una determinada entidad tafonómica producida sea registrada (MÜLLER, 1951, 1979; BEHRENSMEYER, 1978, 1984; SHIPMAN, 1981, 2001; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1982, 1992, 2000; JANIN, 1983; BEHRENSMEYER & KIDWELL, 1985; WHITTINGTON & CONWAY MORRIS, 1985; BRETT & BAIRD, 1986; PEEBLES & LEWIS, 1988; WILSON, 1988; ANDREWS, 1990; ALLISON & BRIGGS, 1991; DONOVAN, 1991, 2002; KIDWELL & BOSENCE, 1991; BERGER & STRASSER, 1994; LYMAN, 1994; BUTTERFIELD, 1995, 2003, 2005; KIDWELL & FLESSA, 1996; MELÉNDEZ *et al.*, 1996; HAGLUND & SORG, 1997; MELÉNDEZ, 1997; PERRY, 1998, 1999; POWELL *et al.*, 1998; TRAPANI, 1998; MARTIN, 1999; MOFFAT & BOTTIER, 1999; NEBELSICK, 1999; BENTON *et al.*, 2000; BRACHERT & DULLO, 2000; HARDING & CHANT, 2000; KIDWELL & HOLLAND, 2000; ZUSCHIN *et al.*, 2000, 2003; BELL *et al.*, 2001; BRADSHAW & SCOFFIN, 2001; JONES *et al.*, 2001, 2004; ZUSCHIN & STANTON, 2001; BANDYOPADHYAY *et al.*, 2002; DE RENZI *et al.*, 2002; HOLZ & SIMÕES, 2002; KIDWELL, 2002ab; NEBELSICK & KROH, 2002; RICKARDS & WRIGHT, 2002; SCHIEBER, 2002; BADGLEY, 2003; CURRAN & MARTIN, 2003; GREENSTEIN & PANDOLFI, 2003; HARPER, 2003; KROH & NEBELSICK, 2003; LOCKWOOD, 2003; MCKINNEY, 2003; NIELSEN & FUNDER, 2003; NOFFKE *et al.*, 2003; SMITH & NELSON, 2003; TSUJITA, 2003; TRUEMAN *et al.*, 2003; GUPTA & PAN-

COST, 2004; MARTIN *et al.*, 2004; MARTÍNEZ-DELCLÒS *et al.*, 2004; MESSINA & LABARBERA, 2004; SCHWEITZER, 2004; TAPANILA *et al.*, 2004; TERRY, 2004; TOMASOVYCH, 2004; WAUGH *et al.*, 2004; WINGS, 2004; GAINES *et al.*, 2005; JENSEN *et al.*, 2005; SMITH *et al.*, 2005; WEISSBROD *et al.*, 2005; ZHU *et al.*, 2005). La conservabilidad tafonómica no puede ser reducida a un concepto cualitativo, como es el concepto de durable, resistente o robusto utilizado por algunos autores para distinguir entre especies, organismos o restos preservables y no-preservables. Se trata de una propiedad relativa y disposicional que ha de ser comparada respecto a un ambiente, o conjunto de ambientes, que temporalmente abarca desde la aparición de la entidad hasta la obtención actual de evidencias en el registro fósil. Si la conservabilidad es entendida exclusivamente como una propiedad relativa y disposicional de las poblaciones tafónicas, de los tafones o de los tafocladados, no de los elementos tafonómicos, entonces el concepto de conservabilidad deja de ser tautológico. De acuerdo con este significado, tanto la eficacia tafonómica como la conservabilidad dependen de la durabilidad y de la redundancia, pero no están vinculadas entre sí por una relación de causalidad. Cualquier modificación tafonómica que represente un incremento en conservabilidad implica un aumento de eficacia tafonómica, pero una mayor eficacia puede no estar asociada a un incremento en conservabilidad.

La conservación selectiva de algunos tafones puede ser interpretada teniendo en cuenta los procesos de retención tafónica y de tafonización. El término **retención tafónica** denota la acción y el efecto de mantener la composición y la estructura de los tafones, e impedir su destrucción, frente a los cambios ambientales mediante la estabilización y la transformación de sus elementos tafonómicos. La retención tafónica debe ser entendida como un proceso, y no como una simple persistencia de los tafones. La retención tafónica o el mantenimiento de los tafones durante la alteración tafonómica tiene lugar por procesos de modificación, como la estabilización y la transformación de los elementos. Sin embargo, el grado o la tasa de retención de un tafón y la retención diferencial entre tafones no suelen ser reducibles a rasgos o caracteres elementales porque dependen de caracteres estructurales supraelemen-

tales (por ejemplo, el tamaño, la densidad y la diversidad poblacional, o la distribución geográfica del tafón considerado). La causa de retención diferencial hay que buscarla en factores o fuerzas que han promovido dicho resultado de manera directa (por las propiedades de los tafones) o indirecta (debido a las propiedades de los elementos y las poblaciones) y han conducido a procesos que pueden ser denominados de alteración estabilizadora o normalizadora. Por ejemplo, algunos tafones no se destruyen ni cambian o lo hacen en grado mínimo porque se encuentran en ambientes más estables, porque son de composición y estructura más estable, por alguna incapacidad interna o funcional para cambiar, porque los elementos tafonómicos realizan actividades que amortiguan o contrarrestan la acción del ambiente externo, porque los elementos tafonómicos han adquirido nuevos caracteres estructurales que les protegen de la acción ejercida por los factores alterativos y/o porque los elementos han adquirido nuevos estados de conservación al cambiar la naturaleza, el número o la disposición de sus caracteres estructurales. El seguimiento o rastreo ambiental, por ejemplo, es una estrategia por la que los tafones pueden amortiguar o contrarrestar la acción destructiva del ambiente externo y lograr retención tafónica, que consiste en reaccionar frente a las condiciones ambientales adversas surgidas en su área de distribución geográfica trasladándose hasta ambientes más favorables, en vez de modificarse o destruirse en consonancia con el cambio ambiental. La dispersión de elementos tafonómicos o los procesos de necrocinesis no son necesariamente destructivos, y pueden aumentar el grado de retención tafónica y la consiguiente conservabilidad de los tafones dispersados.

La formación de nuevos grupos tafonómicos se denomina tafonización y es lo que posibilita la demarcación de los tafones. **Tafonización** es la producción de una o más poblaciones tafónicas de un tafón nuevo. Los tafones pueden ser producidos por entidades paleobiológicas o por entidades tafonómicas. El origen de los tafones por alteración tafonómica, la tafonización tafogénica, tiene lugar por procesos de modificación de elementos tafonómicos, como la transformación y la replicación. Los tafones pueden ser estables durante largos intervalos de tiempo geo-

lógico o bien experimentar modificaciones estructurales e incluso dar lugar a nuevos tafones constituidos por elementos tafonómicos de distinta composición y estructura. Los tafones nuevos surgen durante la fosilización por transformación y/o replicación de elementos tafonómicos de (sub)conjuntos poblacionales previos (Fig. 3). Es posible distinguir entre los procesos de tafonización simple y los de tafonización múltiple, que respectivamente se llevan a cabo por alteración direccional o por alteración disruptiva. La tafonización simple consiste en la acumulación de cambios o la modificación continua de un tafón por transformación de sus elementos tafonómicos. La tafonización múltiple es un proceso de escisión y aparición de uno o más tafones nuevos por replicación de sus elementos tafonómicos. No obstante, algunos tafones no cambian o lo hacen en grado mínimo, y no se destruyen, por estar sometidos a procesos de retención tafónica y de alteración estabilizadora o normalizadora.

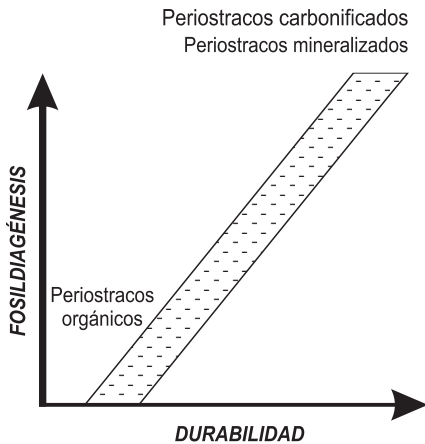
De las ideas anteriores se sigue que los caracteres morfológicos de los elementos tafonómicos son insuficientes para explicitar el significado del término tafón; además de los criterios morfológicos, se requieren otros criterios estructurales y genéticos. Los análogos a nivel tafónico de la aparición y destrucción de elementos tafonómicos son la aparición y destrucción de tafones, que respectivamente podemos denominar tafonización y destrucción tafónica. La destrucción tafónica es la desaparición de un tafón sin producir otro nuevo.

La tafonización puede ser considerada como el análogo a nivel tafónico de la aparición de un nuevo elemento tafonómico, pero estos conceptos presentan diferencias estructurales. En cualquier caso de producción tafogénica o de replicación se requerirá la aparición de nuevos elementos tafonómicos, pero dichos elementos pueden tener o no distinta arquitectura y pueden representar o no nuevos mecanismos de comportamiento elemental. Sin embargo, la aparición de un nuevo tafón por alteración tafonómica, cada evento de tafonización tafogénica, implica alguna diferenciación en la composición y la estructura respecto al tafón productor. Por otra parte, la aparición de nuevos tafones no ha de ser necesariamente por cambio gradual de las frecuencias y los tipos de caracteres presentes en una población tafónica. Dos

poblaciones tafónicas corresponderán a tafones distintos cuando presenten caracteres que promuevan o garanticen un comportamiento

Los elementos tafonómicos no pueden conservarse en cualquier parte, pero los tafones pueden llegar a conservarse incluso en

### TAFONIZACIÓN SIMPLE



### TAFONIZACIÓN MÚLTIPLE

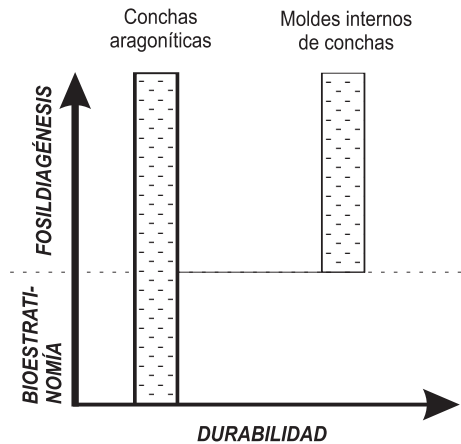


Fig. 3.—Patrones de tafonización durante la fosilización. La formación de un tafón nuevo a partir de un tafón previo, o tafonización tafogénica, puede ser por modificación continua de un tafón en otro (tafonización simple) o por multiplicación de un tafón al aparecer uno o más tafones nuevos (tafonización múltiple). Por ejemplo, en el caso de los ammonites, algunos periostracos fueron progresivamente carbonificados o mineralizados durante la fosilización hasta formar pseudomorfosis de distinta composición, estructura y durabilidad, respecto a los periostracos orgánicos originales. Estos periostracos carbonificados o mineralizados representan nuevos tafones surgidos por tafonización simple. Por otra parte, los moldes internos sedimentarios de las conchas de ammonites formados al inicio de la fosilización poseen distinta composición, estructura y durabilidad que las conchas aragoníticas a partir de las cuales se han formado por tafonización múltiple.

—Patterns of taphonization during fossilization. The formation of a new taphon from a previous one, or taphogenic taphonization, can be by continuous modification of a taphon in other (simple taphonization) or by multiplication of a taphon, appearing one or more new taphons (multiple taphonization). For example, in the case of ammonites, some periostraca were progressively carbonized or mineralized during fossilization, forming pseudomorphs of different composition, structure and durability, with respect to the original organic periostraca. These carbonized or mineralized periostraca represent new taphons, which arose by simple taphonization. On the other hand, sedimentary internal moulds of ammonite shells formed at the beginning of the fossilization show different composition, structure and durability that aragonitic shells, from which they have been formed by multiple taphonization.

diferente en cuanto a la durabilidad y/o redundancia de sus elementos constituyentes. Por consiguiente, los tafones están espacio-temporalmente limitados (han tenido aparición y pueden haber sido destruidos) siendo la tafonización lo que permite demarcarlos. Cada elemento tafonómico es único y también lo es cada tafón. Los tafones o los tafocladados podrán ser considerados como abstracciones pero no son clases de elementos semejantes, convencionales o arbitrarias, si representan un orden natural resultante de procesos tafonómicos funcionales y/o evolutivos.

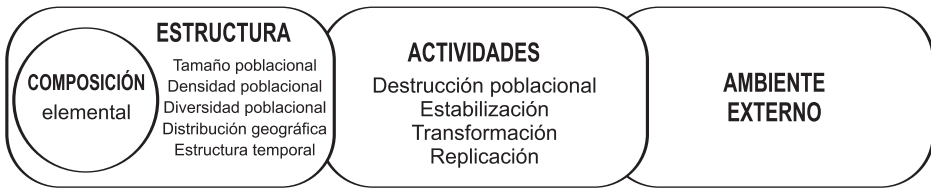
lugares donde se sobrepasan los límites de tolerancia de los elementos tafonómicos originalmente producidos. La diversidad de interacciones entre las entidades tafonómicas y su ambiente externo posibilita que la alteración tafónica promueva cambio o constancia, según cambie o no el ambiente y, en caso de cambiar, según la naturaleza del cambio. Si las relaciones entre las poblaciones tafónicas de un determinado grupo tafonómico y su medio se mantienen estables, la alteración es estabilizadora o normalizadora, y como proceso concomitante la fosilización es estabilizadora o normalizado-

ra. Si una secuencia determinada de interacciones entre las poblaciones tafónicas y el medio ambiente cambia de forma constante en una misma dirección, tiene lugar la alteración direccional y, como proceso concomitante, la fosilización direccional; esta tendencia evolutiva continua puede ser el resultado de repetidas interacciones retroactivas entre lo conservado y lo alterado. Si se diversifica el ambiente que

### 3.3. Alteración poblacional

Los tafones están compuestos por poblaciones tafónicas locales capaces de conservarse en ambientes particulares. Los tafones específicos están compuestos por poblaciones tafónicas locales que representan a la misma especie biológica, y cada una de las cuales es capaz de conservarse en un

## FACTORES DE ALTERACIÓN POBLACIONAL



#### RESULTADOS:

- 1) *Destrucción de poblaciones tafónicas.*
- 2) *Mantenimiento y transformación de elementos tafonómicos, por efecto de grupo.*
- 3) *Formación de nuevos elementos tafonómicos, incluso de nueva composición y estructura, por efecto de grupo.*

Fig. 4.—La alteración poblacional representa el efecto de grupo sobre la durabilidad y la redundancia de los elementos de un mismo tafón. La alteración poblacional puede causar la destrucción o la modificación local de elementos del mismo tafón.

—Populational alteration represents the group effect on durability and redundancy of taphonomic elements of a same taphon. Populational alteration can cause destruction or local modification of taphonomic elements of the same taphon.

era homogéneo, puede iniciarse la diversificación de las interacciones entre las poblaciones tafónicas y sus respectivos ambientes, comenzando los procesos de alteración disruptiva y, su concomitante, de fosilización disruptiva. Cuando el origen de los tafones es por tafonización múltiple y alteración disruptiva es posible considerar los tafones como entidades evolutivas con límites reales, no-convencionales. En cambio, si los nuevos tafones surgen por tafonización simple (modificación gradual por transformación) y alteración direccional entonces la dirección de la alteración en las poblaciones tafónicas y la pauta de variación temporal durante el periodo de existencia del tafón reflejarán los cambios morfológicos intratafónicos en el curso de una tendencia genealógica. Nótese que en dicha tendencia solo se pueden delimitar de manera convencional, aunque no necesariamente arbitraria, segmentos sucesivos.

ambiente particular. Las poblaciones tafónicas pueden ser analizadas teniendo en cuenta su composición elemental (la composición de los elementos tafonómicos que componen una población tafónica) y sus propiedades estructurales: tamaño, densidad, diversidad, distribución geográfica y estructura temporal de la población tafónica (Fig. 1). Tamaño poblacional es el número total de elementos tafonómicos que componen una población tafónica. Densidad poblacional es el promedio de elementos tafonómicos de un tafón particular por unidad de superficie o de volumen en el área ocupada por la población tafónica. Diversidad poblacional es la variedad o desemejanza de tipos de estado de conservación o tafomorfortipos (incluyendo tafomorfos *sensu* CRAMPTON, 2004) que componen una población tafónica. La diversidad poblacional puede ser estimada en función de la riqueza poblacional (i.e., número de tipos de

estado de conservación o tafomorfortipos de una población tafónica) y/o la equitabilidad poblacional (i.e., semejanza en la abundancia relativa de los distintos tipos de estado de conservación o tafomorfortipos de una población tafónica).

La alteración de poblaciones tafónicas puede deberse a la destrucción o la modificación de elementos tafonómicos (por causación ascendente) así como a procesos de destrucción o modificación poblacional (alteración poblacional). La **alteración poblacional** representa el efecto de grupo sobre la capacidad o aptitud para conservarse (durabilidad y redundancia) de los elementos de un mismo tafón (Fig. 4). El grado de durabilidad y el grado de redundancia de los representantes de un tafón pueden estar condicionados por factores poblacionales intrínsecos tales como el tamaño, la densidad, la diversidad y la distribución geográfica poblacional. Por ejemplo, las interacciones entre elementos tafonómicos han influido en las poblaciones tafónicas, así como en la composición y la estructura de las asociaciones tafónicas. Durante la alteración tafonómica, la densidad de una población tafónica o la densidad regional de una asociación tafónica (promedio de elementos tafonómicos por unidad de superficie o de volumen en el área ocupada por la asociación tafónica) puede ser un factor limitante de su distribución geográfica si alcanza valores muy altos o muy bajos. Un aumento en la concentración de restos orgánicos puede reducir localmente la concentración de oxígeno disponible e inhibir los procesos de biodegradación aerobia (ALLISON & BRIGGS, 1991). Algunos casos de conservación diferencial que se observan en las fosas comunes entre los elementos que ocupan una posición más interna o menos periférica en el grupo se deben a la mayor concentración de elementos tafonómicos, y algunos casos de conservación diferencial entre las fosas comunes de mayor tamaño poblacional y de mayor densidad poblacional son el resultado de la alteración poblacional. Por otra parte, una mayor concentración de restos esqueléticos aumenta el grado de cohesión y la permeabilidad del sedimento, dificulta la actividad de los macroorganismos bioturbadores, y puede favorecer la mineralización diferencial de los restos que constituyen una asociación (KIDWELL & JABLONSKI, 1983). En consecuencia, algunas concreciones fosilíferas

pueden ser el resultado de procesos de alteración poblacional, por mineralización diferencial de las poblaciones tafónicas de mayor tamaño y densidad. Sin embargo, los procesos de reagrupamiento que aumentan la concentración de elementos tafonómicos condicionados por la propia estructura de los elementos agrupados (por ejemplo, la forma discoidal) también pueden promover la destrucción diferencial de los elementos de un mismo tafón, al dificultar o impedir el relleno sedimentario de las cavidades internas o la replicación sedimentaria mediante moldes externos de los elementos tafonómicos.

La alteración tafonómica por durabilidad diferencial, por redundancia diferencial o por destrucción selectiva de elementos tafonómicos en relación con algún carácter estructural de la población representa una alteración poblacional genuina. La modificación o la destrucción de poblaciones tafónicas condicionada por caracteres poblacionales, como la densidad poblacional o la distribución geográfica poblacional, no puede ser adscrita a la alteración elemental, porque los elementos tafonómicos no tienen densidad de población, ni la distribución geográfica de una población tafónica tiene por qué correlacionarse con el tamaño de los elementos que la componen. No obstante, la destrucción de poblaciones tafónicas puede explicarse en muchos casos como consecuencia de la mera destrucción de elementos tafonómicos, y puede reducirse causalmente al nivel elemental. En general, cualquier carácter tafonómico de una población tafónica que le confiera una capacidad o aptitud irreducible a propiedades elementales al interactuar con el ambiente externo posibilita un proceso de selección poblacional, sea o no emergente el carácter en cuestión.

Los dos modos principales de alteración poblacional observables en el registro fósil se deben a diferencias en durabilidad y redundancia. La alteración poblacional favorecerá a las poblaciones tafónicas y a los tafones que a) generen elementos tafonómicos estabilizados o transformados en condiciones locales cambiantes, que mantengan su composición y estructura (sesgo de persistencia por durabilidad diferencial) y/o b) produzcan más elementos tafonómicos replicados, de la misma o de distinta composición y estructura (sesgo de multiplicación por redundancia diferencial). En general, cuanto

más diferente sea la arquitectura de los elementos estabilizados, transformados o replicados de una población, cuanto mayor sea su variabilidad, mayor será el número de ambientes en los que podrán conservarse. La importancia de la alteración poblacional se debe a que puede promover tendencias intra tafónica, así como canalizar la diversidad y la conservación diferencial de poblaciones del mismo o de distinto tafón. La conservación selectiva por alteración poblacional ha influido en la formación de una gran variedad de asociaciones tafónicas que pueden ser agrupadas en dos categorías, según predominen los efectos de los procesos de estabilización o los de replicación múltiple. Estas dos categorías de asociaciones tafónicas corresponden respectivamente a los llamados yacimientos de conservación y yacimientos de concentración (cf. SEILACHER *et al.*, 1985; SEILACHER, 1992).

### 3.4. Alteración tafónica

Los tafones pueden ser analizados teniendo en cuenta su composición poblacional (la composición de las poblaciones tafónicas que componen el tafón) o su composición elemental (la composición de los elementos tafonómicos que componen el tafón) y sus propiedades estructurales: tamaño, densidad, diversidad, distribución geográfica y estructura temporal del tafón. Tamaño tafónico es el número total de elementos tafonómicos que componen un tafón. Densidad tafónica es el promedio de elementos tafonómicos de un tafón particular por unidad de superficie o de volumen en el área ocupada por ellos. Diversidad tafónica es la variedad o desemejanza de tipos de estado de conservación, tafomorfofotipos o subtafones de un tafón. La diversidad tafónica puede ser estimada en función de la riqueza tafónica y/o la equitabilidad tafónica. La riqueza tafónica es el número de tipos de estado de conservación, tafomorfofotipos o subtafones de un tafón. La equitabilidad tafónica es la semejanza en la abundancia relativa de los distintos tipos de estado de conservación, tafomorfofotipos o subtafones de un tafón.

La alteración de tafones puede deberse a la destrucción o la modificación de elementos tafonómicos (por causación ascendente), así como a procesos de destrucción o modificación tafónica (alteración tafónica). **Alteración**

**tafónica** significa conservación selectiva de entidades o unidades evolutivas (poblaciones tafónicas, tafones y tafocladros) debido a caracteres supraelementales actuales que les confieren distinta capacidad (retención tafónica diferencial, tafonización diferencial y conservabilidad) para interactuar con los respectivos ambientes externos (Fig. 5).

La destrucción tafónica, la desaparición de un tafón sin producir tafones nuevos, implica la desaparición de todos los elementos tafonómicos, componentes anatómicos o partes con una determinada arquitectura que representan una o más especies y, en su caso, los correspondientes taxones supraespecíficos. La destrucción de tafones puede ser el resultado de la destrucción de los elementos tafonómicos de las poblaciones tafónicas que constituyen dichos tafones. Sin embargo, la destrucción selectiva de tafones o la tasa y el grado de destrucción de un tafón no son reducibles a caracteres elementales si dependen de caracteres supraelementales (el tamaño, la densidad, la diversidad y la distribución espacial poblacional o tafónica, por ejemplo).

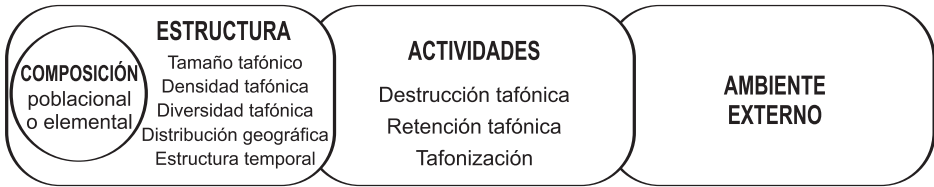
La tafonización tafogénica y la retención tafónica requieren de la modificación de elementos tafonómicos. Sin embargo, los valores relativos de estas propiedades (la tafonización tafogénica diferencial entre tafones o tafonización selectiva, la tasa de tafonización o el grado de tafonización de un tafón, así como la retención tafónica diferencial, la tasa de retención tafónica o el grado de retención tafónica) no suelen ser reducibles a caracteres elementales porque dependen de caracteres estructurales supraelementales (el tamaño, la densidad, la diversidad y la distribución geográfica poblacional o tafónica, por ejemplo).

En consecuencia, la destrucción tafónica y la modificación selectiva a nivel tafónico, así como la conservabilidad, deben ser analizadas como rasgos dependientes de caracteres supraelementales, no reducibles a caracteres elementales. El cambio durante la fosilización por retención tafónica, tafonización o destrucción tafónica relacionada con algún rasgo estructural supraelemental representa una alteración tafónica genuina. La alteración de tafones debida a rasgos supraelementales, como la distribución geográfica de un tafón o la densidad poblacional, debe ser distinguida de, y no puede ser atribuida a, la

alteración elemental. En el caso de los ammonites, la conservación selectiva de las macro- y microconchas de ammonites de una determinada especie o género correlacionada con

nes (conservabilidad, retención diferencial y tafonización diferencial). La alteración elemental y la alteración tafónica deben ser tratadas como procesos distintos, que pueden

## FACTORES DE ALTERACIÓN TAFÓNICA



### RESULTADOS:

- 1) *Destrucción de tafones (elementos anatómicos sin registro fósil).*
- 2) *Retención de tafones (elementos anatómicos estabilizados y transformados).*
- 3) *Formación de nuevos tafones (elementos anatómicos replicados).*

Fig. 5.—La alteración tafónica actúa sobre los tafones y puede causar su destrucción o su modificación microevolutiva. Las propiedades actuales de los tafones (composición, estructura, función y evolución) y los sucesivos ambientes externos determinan su conservabilidad. La alteración tafónica puede destruir algunos elementos anatómicos de un determinado grupo taxonómico (especie o género, por ejemplo), al mismo tiempo que retiene o replica otros elementos anatómicos del mismo grupo taxonómico. La alteración tafónica puede estabilizar y transformar los elementos de algunos tafones, así como generar tafones nuevos, de distinta composición y estructura, y de mayor conservabilidad.

—Taphonic alteration acts on taphons and can cause their destruction or their microevolutionary modification. Actual properties of taphons (composition, structure, function and evolution) and successive external environments determine their preservation potential. Taphonic alteration can destroy some anatomical elements of a certain taxonomic group (species or genre, for example), at the same time that retains or replicates other anatomical elements of the same taxonomic group. Taphonic alteration can stabilize and transform elements of some taphons, as well as it can generate new taphons, of different composition and structure, and of higher preservation potential.

diferencias estructurales a nivel tafónico, como la distinta distribución geográfica de cada tafón, implica procesos de alteración tafónica. La alteración tafónica implica la correlación entre un carácter supraelemental, sea o no emergente, y la capacidad para conservarse o la aptitud a nivel tafónico.

Los condicionantes debidos a la arquitectura de los elementos tafonómicos influyen en la alteración de los tafones y en los procesos de fosilización. Sin embargo, los caracteres que incrementan la durabilidad y/o la redundancia de los elementos tafonómicos no necesariamente aumentan la conservabilidad, causan retención tafónica y/o tafonización o impiden la destrucción de los tafones y los tafocladados. Para interpretar los procesos de fosilización y las tendencias tafonómicas hay que tener en cuenta no solo las distintas capacidades de los elementos tafonómicos (durabilidad y redundancia) sino también las distintas capacidades de los tafo-

actuar en direcciones opuestas. La alteración elemental puede actuar en contra de los tafones, al deteriorar la arquitectura de los elementos tafonómicos y disminuir la longevidad de los tafones. En otros casos, sin embargo, la alteración elemental contribuye a incrementar la longevidad de los tafones (al mejorar la arquitectura de los elementos, por ejemplo) o no les afecta. En consecuencia, la alteración elemental puede afectar o no a los tafones.

El concepto de alteración tafonómica que se propone en el presente trabajo supone que cada nuevo tafón específico se produce y mantiene por tener alguna ventaja sobre los restantes, de lo que se sigue la destrucción consiguiente de las formas menos favorecidas. Sin embargo, la alteración tafonómica no garantiza el poder de conservación en cualquier circunstancia, y si el ambiente externo experimenta cambios lo bastante rápidos y profundos, estas alteraciones pueden exceder

la capacidad de conservación, y el resultado esperable es la destrucción de los tafones. Si se define la **valencia tafónica** como el resultado de la capacidad de cualquier tafón para conservarse en diferentes ambientes, o el resultado de las actividades realizadas, entonces la valencia tafónica es la expresión de la conservabilidad que han tenido las distintas poblaciones de un mismo tafón cuando han estado sometidas a diferentes condiciones ambientales. Un tafón de valencia tafónica débil será aquel que solo ha podido afrontar pequeñas variaciones de los factores limitantes, y se podrá llamar estenoico. Por las mismas razones, los tafones que han sido capaces de conservarse en ambientes muy variables o diferentes se llamarán eurioicos. Los tafones de alta valencia tafónica podrán presentar una amplia distribución geográfica, y ser euricoros, en tanto que los estenoicos probablemente ocuparán áreas geográficas restringidas y serán estenocoros. La valencia tafónica permite caracterizar a los tafones, pero el concepto de valencia tafónica no sirve para explicar la distribución geográfica de los elementos tafonómicos o del tafón. Los conceptos de eficacia tafonómica y de valencia tafónica sirven para plantear problemas referentes a los factores que permiten a un tafón conservarse en un área o región concreta, son conceptos que sirven para describir y para tratar problemas de conservabilidad.

Los dos modos principales de alteración tafónica observables en el registro fósil se deben a la conservación diferencial por retención tafónica y por tafonización. Los caracteres secundarios aparecidos por alteración tafónica y los resultados debidos a procesos de retención tafónica por estabilización máxima o transformación mínima representan los cambios supraelementales de menor magnitud, en tanto que los resultados surgidos durante la tafonización por transformación máxima o replicación simple corresponden a las modificaciones tafónicas de mayor magnitud. La magnitud de los cambios en la arquitectura de los elementos tafonómicos durante la fosilización se correlaciona con la magnitud de los procesos de tafonización. La alteración tafónica favorecerá a las poblaciones tafónicas, a los tafones o a los tafocladados que produzcan más tafones elementales (sesgo de multiplicación por tafonización diferencial) y/o generen tipos conservables en condiciones locales cambiantes (sesgo de

persistencia por retención diferencial de tafones y subtafones). En general, cuanto más diferente pueda hacerse la variabilidad de las poblaciones tafónicas de un tafón, o la variabilidad de los tafones de un tafocladado, mayor será el número de ambientes en los que podrá conservarse el grupo tafonómico. La importancia de la alteración tafónica reside en su poder para promover tendencias intertafónicas, así como para canalizar la diversidad y la conservación diferencial entre tafones del mismo o de distinto tafocladado.

Desde el punto de vista sistemista y evolucionista, también es posible discernir entre los factores tafonómicos alterativos o funcionales y los factores tafonómicos evolutivos, teniendo en cuenta sus efectos sobre las entidades tafonómicas. Los factores alterativos o funcionales influyen en las propiedades funcionales de los elementos tafonómicos, que incluso pueden llegar a desaparecer, así como en la distribución geográfica de los tafones; en tanto que los factores evolutivos promueven la aparición de modificaciones evolutivas, de modificaciones que favorecen la durabilidad y/o la redundancia de los elementos tafonómicos ante los cambios ambientales. La variabilidad de las entidades tafonómicas cambia debido a la introducción de novedades y/o por alteración tafonómica de las variantes existentes. Las modificaciones tafonómicas funcionales tienen lugar por estabilización, transformación y/o replicación de elementos tafonómicos, así como por desarrollo, agregación o disgregación de entidades tafonómicas. Las modificaciones tafonómicas evolutivas tienen lugar por retención tafónica y/o tafonización tafogénica de grupos tafonómicos. Las novedades surgidas en la evolución orgánica corresponden a mutaciones y adaptaciones, en tanto que las novedades aparecidas durante la fosilización provienen de la producción tafogénica y la alteración tafonómica. Las propiedades funcionales de las entidades tafonómicas dependen, o son un efecto de, las propiedades estructurales. Y el papel tafonómico desempeñado por cada entidad tafonómica es el resultado de las interacciones que haya mantenido con el ambiente externo. Pero lo que determina el comportamiento de cada entidad tafonómica es un complejo de condiciones actuales resultantes de las modificaciones tafonómicas previamente ocurridas. Por tanto, en los análisis e interpretaciones tafonómicas debería distin-

guirse entre los cambios de composición y estructura, los cambios de comportamiento o función, y las modificaciones evolutivas. Entre las modificaciones tafonómicas evolutivas, a su vez, cabe la posibilidad de discernir entre procesos tafonómicos microevolutivos y procesos tafonómicos macroevolutivos.

### 3.5. Alteración tafocladal

Un tafoclado es un conjunto de tafones de origen (para)taxonómico común (Fig. 6). Los tafoclados pueden presentar partes genéticamente diferenciadas, llamadas subtafoclados, y constituir grupos tafocladales. Un subtafoclado es un tafón biogénicamente producido y, en su caso, los posteriores tafones filéticamente derivados. Los subtafoclados pueden representar tipos de componentes anatómicos o partes de los organismos del pasado. A su vez, un grupo tafocladal es un conjunto de tafoclados de origen (para)taxonómico común. Los tafones, los tafoclados y los grupos tafocladales pueden ser de categoría específica o supraespecífica, en función del nivel (para)taxonómico de referencia. Cada unidad de este tipo (excepto la menor) contiene unidades subordinadas y (excepto la mayor) está contenida en una unidad superior. Un tafoclado específico comprende un conjunto de tafones que representan a la misma especie, en tanto que un grupo tafocladal específico comprende un conjunto de tafoclados específicos del mismo género. Por ejemplo, los distintos tafones de la especie de ammonites *Trimarginia iberica* constituyen un tafoclado específico, en tanto que los distintos tafoclados de las especies del género *Trimarginia* constituyen un grupo tafocladal específico. Los tafoclados pueden ser analizados teniendo en cuenta su composición tafónica y sus propiedades estructurales: tamaño, densidad, diversidad, distribución geográfica y estructura temporal del tafoclado. La composición de un tafoclado, su composición tafónica, puede ser expresada por la composición de los tafones que componen el tafoclado. Tamaño tafocladal es el número de elementos tafonómicos que componen un tafoclado. Densidad tafocladal es el promedio de elementos tafonómicos de un tafoclado por unidad de superficie o de volumen en el área ocupada por ellos. Diversidad tafocladal es la variedad o desemejanza de tafones que componen un tafoclado. La diversidad tafono-

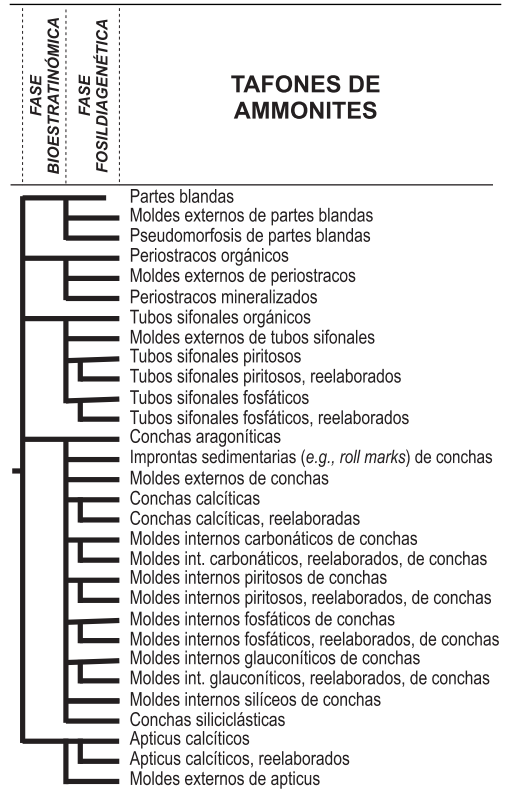


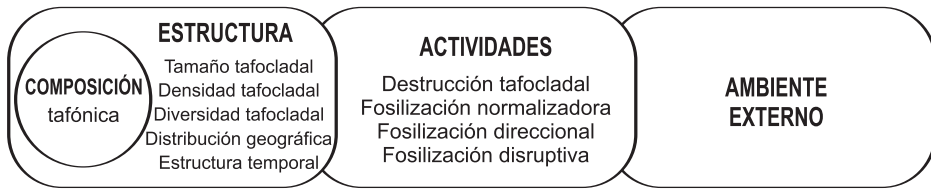
Fig. 6.—Esquema del tafoclado del orden Ammonitida (Triásico-Cretácico). En la actualidad se conocen más de 30 tafones de ammonites, desde pseudomorfosis de partes blandas o periostracos orgánicos más o menos carbonificados hasta moldes externos de apticus. Los tafones representados en la figura corresponden a 5 subtafoclados (*i.e.*, partes blandas, periostracos, tubos sifonales, conchas y apticus). Estos subtafoclados y los tafones representados en la figura constituyen un grupo parafilético, porque no están incluidos algunos subtafoclados y tafones que corresponden por ejemplo a los anaptychi, el contenido estomacal o los coprolitos de ammonites observados en el registro fósil.

—Schema of the taphoclade of the order Ammonitida (Triassic-Cretaceous). At the present time, more than 30 ammonite taphons are known, from pseudomorphs of soft parts or organic periostraca more or less carbonized until external moulds of aptychi. Taphons represented in this figure correspond to 5 subtaphoclades (*i.e.*, soft-parts, periostraca, siphuncular tubes, shells and aptychi). These subtaphoclades and taphons represented in the figure constitute a paraphyletic group, because some subtaphoclades and taphons that correspond for example to anaptychi, stomach contents or ammonite coprolites observed in the fossil record are not included.

cladal puede ser estimada en función de la riqueza tafocladal (i.e., número de tafones que componen el tafoclado) y/o la equitabi-

ración tafonómica por retención tafónica, tafonización o destrucción tafónica relacionada con algún carácter estructural de un

## FACTORES DE ALTERACIÓN TAFACLADAL



### RESULTADOS

- 1) Destrucción de tafoclados (taxones sin registro fósil).
- 2) Mantenimiento de tafoclados (taxones con "fósiles inalterados").
- 3) Modificación y diversificación de tafoclados (taxones con "fósiles variados").

Fig. 7.—La alteración tafocladal afecta directamente a los tafoclados, causa modificaciones tafonómicas macroevolutivas, y puede modificar o llegar a destruir todos los elementos tafonómicos de una especie o de un taxón supraespecífico. La composición y la estructura de los tafoclados condicionan la conservabilidad de los tafones y pueden canalizar tendencias tafonómicas estabilizadoras, direccionales o disruptivas, dando lugar a "fósiles inalterados" y a "fósiles alterados o variados".

—Taphocladal alteration directly affects to taphoclades, causes macroevolutionary taphonomic modifications, and can modify or destroy all the taphonomic elements of a species or of a supraspecific taxon. The composition and structure of taphoclades impose conditions on the preservation potential of taphons and can channel stabilizing, directional or disruptive taphonomic trends, giving rise to "unaltered fossils" and "altered or varied fossils".

lidad tafocladal (i.e., semejanza en la abundancia relativa de los tafones que componen el tafoclado). Al describir e interpretar algunos tafoclados también puede ser útil el concepto de diversidad subtafocladal, entendido como la variedad o desemejanza de subtafoclados que componen un tafoclado.

Cualquier tafoclado tiene una composición tafónica, al estar constituido por tafones, y unos caracteres estructurales que pueden influir en la capacidad de conservación de los tafones que lo componen o en la aptitud a nivel tafónico (retención tafónica diferencial y/o tafonización diferencial). La alteración tafocladal implica la destrucción o la modificación de tafoclados, debido a su interacción con el ambiente externo (Fig. 7).

Destrucción tafocladal es la desaparición de uno o más tafoclados sin producir tafones nuevos. La destrucción tafocladal implica la desaparición de todos los elementos tafonómicos y tafones que representan una o más especies y, en su caso, los correspondientes taxones supraespecíficos. La alte-

tafoclado representa un proceso de **alteración tafocladal**. Ejemplos de alteración tafocladal son los casos de conservación selectiva correlacionada con el área de distribución del tafoclado o del grupo tafocladal, y no con las distribuciones particulares de los tafones elementales que lo componen. Por ejemplo, la conservación selectiva de los tafoclados de cada especie o género de ammonites está condicionada por el área de distribución del correspondiente tafoclado, no por la distribución geográfica particular de alguno de los tafones que lo componen. La alteración tafocladal favorecerá a los tafones y a los tafoclados que produzcan más tafones elementales (sesgo de multiplicación por tafonización diferencial) y/o generen tipos conservables en condiciones locales cambiantes (sesgo de persistencia por retención diferencial de tafones y subtafoclados). La alteración tafocladal puede promover tendencias intracladales, así como canalizar la diversidad y la conservación diferencial entre tafoclados del mismo o de distinto grupo tafocladal.

Desde el punto de vista teórico y metodológico es útil distinguir entre la alteración de elementos tafonómicos del mismo o de distinto tafón, y la alteración de tafones del mismo o de distinto tafoclado. La alteración de elementos tafonómicos del mismo o de distinto tafón está condicionada por los respectivos valores de destrucción elemental, durabilidad y redundancia. La alteración de tafones del mismo o de distinto tafoclado está condicionada por los respectivos valores de destrucción tafónica, retención tafónica y tafonización. La alteración tafónica y los cambios tafonómicos microevolutivos son impulsados por la durabilidad y la redundancia diferencial (el éxito diferencial) de los elementos tafonómicos. Por otra parte, la alteración tafocladal y los cambios tafonómicos macroevolutivos son impulsados por la retención tafónica y la tafonización diferencial (el éxito diferencial) de los tafones. Los procesos tafocladales, macroevolutivos, pueden ser consecuencia de tasas diferenciales de retención tafónica, tafonización y destrucción tafónica, y no de los cambios intratafónicos (estabilización, transformación, replicación o destrucción de elementos). En consecuencia, los procesos y los cambios tafonómicos macroevolutivos o tafocladales y los microevolutivos o tafónicos pueden tener sentidos opuestos. Durante la alteración tafonómica, puede haber tendencias que perjudican a los tafocladados aunque benefician a algunos tafones. Por ejemplo, los ambientes marinos de alta tasa de sedimentación favorecieron el enterramiento rápido de los restos de ammonites, disminuyeron los efectos de la alteración bioestratinómica, y promovieron la conservación de partes blandas, periostacos y tubos sifonales orgánicos, así como el mantenimiento de los elementos mandibulares en su posición original y la integridad de las conchas aragoníticas durante la fase bioestratinómica y al inicio de la fase fosildiagenética; por tanto, fueron ambientes favorables para la conservación de diferentes tafones de ammonites. Sin embargo, estos ambientes sedimentarios dificultaron la formación de moldes internos sedimentarios de las conchas y, después de la disolución de las conchas aragoníticas, se redujo la longevidad geológica y la conservabilidad de los correspondientes tafocladados en las primeras fases fosildiagenéticas. En consecuencia, los ambientes marinos de alta

tasa de sedimentación fueron desfavorables para la conservación de los tafocladados de ammonites. Análogamente, puede haber tendencias que favorecen a los tafocladados aunque perjudican a algunos tafones. Por ejemplo, los factores que disminuyen la durabilidad y la conservabilidad de las conchas de ammonites en los ambientes marinos de baja tasa de sedimentación pueden favorecer su redundancia y causar tafonización (e.g., la aparición de moldes internos concrecionales), aumentando la conservabilidad e impidiendo la destrucción de los tafocladados. En general, los caracteres que disminuyen la durabilidad y/o la redundancia de los elementos tafonómicos pueden causar retención tafónica y/o tafonización, aumentar la conservabilidad e impedir la destrucción de los tafones o de los tafocladados.

El concepto de tendencia tafonómica evolutiva puede ser utilizado en un sentido amplio para denotar cualquier cambio supraelemental en una dirección particular durante la fosilización. Es importante distinguir entre las tendencias (intra- o inter-)tafónicas y las tendencias (intra- o inter-)tafocladales. Las tendencias tafonómicas poblacionales o intratafónicas se deben a cambios en poblaciones tafónicas de un mismo tafón o linaje tafonómico. Las tendencias intertafónicas se deben a cambios en tafones de un mismo subtafoclado o grupo filético tafonómico. Las tendencias intratafónicas y las tendencias intertafónicas pueden ser el resultado de procesos de destrucción elemental y/o replicación diferencial, y representan procesos tafonómicos microevolutivos. Por otra parte, las tendencias tafocladales se deben a cambios en subtafocladados del mismo tafoclado (tendencias intratafocladales) o a cambios en tafocladados del mismo grupo tafocladal (tendencias intertafocladales). Las tendencias tafocladales pueden ser el resultado de sesgos de tafonización y/o destrucción tafónica, y representan procesos tafonómicos macroevolutivos. Los sesgos de tafonización o la tafonización direccional pueden generar tendencias de dos maneras distintas, según que los tafones con una determinada arquitectura (i.e., los subtafocladados o los tafocladados) se multipliquen con más frecuencia y lleguen a ser más comunes o que se multipliquen en una dirección preferente. Las tendencias tafocladales debidas a sesgos de destrucción tafónica ocurren cuando los tafones o los linajes de una

arquitectura particular (i.e., los subtafocladados o los tafocladados) desaparecen más rápidamente y pasan a ser más escasos.

Las tendencias de los procesos de fosilización a nivel tafocladal pueden deberse a procesos de tafonización y/o destrucción tafónica diferencial, y no ser el resultado de la simple transformación de los elementos tafonómicos. Si los tafones son los componentes de las tendencias evolutivas tafocladales, entonces el papel de los tafones en dichas tendencias será comparable al de los elementos tafonómicos como unidades de cambio dentro de una población tafónica o un tafón sometido a alteración. Si los tafones actúan como entidades o unidades, entonces las tendencias evolutivas tafocladales y las trayectorias generales de los procesos de fosilización pueden deberse a procesos de alteración de orden superior, a procesos macroevolutivos, por tafonización y/o destrucción tafónica diferencial, y no ser una consecuencia de las modificaciones intratafónicas o de la alteración elemental (estabilización, transformación, replicación o destrucción de elementos).

Los distintos valores de diversidad tafocladal pueden servir como un indicador relativo del éxito macroevolutivo de cada tafocladado de un mismo grupo tafocladal, en tanto que el número de tafones de cada subtafocladado pueden servir como un indicador relativo del éxito macroevolutivo de cada subtafocladado de un mismo tafocladado. La capacidad que han tenido los tafocladados para perpetuar sus caracteres, por retención tafónica y/o tafonización, así como los efectos o los resultados que han logrado por la conservabilidad de sus tafones están representados por su eficacia. Se llama eficacia tafocladal al uso realizado por los tafocladados, a la utilización que han hecho, de su retención tafónica y/o su tafonización. Se puede hablar de la eficacia tafocladal de los representantes de un determinado grupo taxonómico, de la eficacia que han tenido sus correspondientes tafones por retención tafónica y/o tafonización, aunque cabe esperar que los subtafocladados sean diferencialmente exitosos debido a sus diferencias estructurales y de comportamiento. La eficacia tafocladal puede ser estimada teniendo en cuenta la supervivencia tafónica (es decir, la proporción de tafones de un tafocladado que persisten tras un cambio ambiental respecto al número de tafones antes del cambio) y la super-

vivencia subtafocladal (es decir, la proporción de subtafocladados de un tafocladado que persisten tras un cambio ambiental respecto al número de subtafocladados antes del cambio). Los conceptos de eficacia tafocladal, supervivencia tafónica y supervivencia subtafocladal pueden ser útiles para describir e interpretar la conservabilidad de los tafocladados.

La durabilidad diferencial de los elementos tafonómicos puede ser estimada por métodos experimentales o por observación en ambientes actuales. Sin embargo, la conservabilidad de los tafones o de los tafocladados, al igual que la adaptabilidad de las especies biológicas, no puede ser estimada por métodos experimentales o por observación en ambientes actuales. La conservabilidad de los tafones y de los tafocladados tampoco puede ser estimada tautológicamente por la conservación diferencial registrada, lograda u observada en el registro fósil. El estudio de la evolución tafonómica es necesariamente histórico, y las ideas sobre lo que ha ocurrido, y cómo, solo puede ser inferido a partir de la evidencia disponible (cf. SKELTON, 1993: 511). La conservabilidad de los tafones y de los tafocladados solo puede ser estimada y contrastada de manera retrospectiva teniendo en cuenta las propiedades actuales de las sucesivas poblaciones tafónicas y los sucesivos tafones de cada tafocladado. Este procedimiento permite explicar cómo los representantes de algunos tafocladados (por ejemplo, los fósiles de ammonites) han podido llegar a conservarse y ser abundantes incluso en ambientes supramareales y en facies continentales (como moldes internos reelaborados) fuera de los límites de tolerancia de los elementos tafonómicos originalmente producidos (las conchas aragoníticas).

Desde un planteamiento determinista, las tendencias macroevolutivas de los procesos de fosilización pueden ser debidas, y ser atribuidas después de ser contrastadas, a causas particulares tales como los cambios ambientales, las interacciones entre tafones o la aparición de novedades tafonómicas evolutivas que aumentan la conservabilidad de los tafones y los tafocladados modificados. Desde un planteamiento probabilístico o probabilitario, sin embargo, conviene tener en cuenta que las tendencias macroevolutivas de los procesos de fosilización pueden haberse logrado al azar. En cualquier caso, los diferentes modos de cambio, las distintas tendencias tafocladada-

les y las trayectorias de los procesos de fosilización, como resultado de la alteración tafocladal, pueden ser agrupados en tres categorías: fosilización estabilizadora, fosilización direccional y fosilización disruptiva.

La fosilización estabilizadora de un tafón o de un tafoclado, así como la retención tafónica, no significa invarianza temporal de las propiedades actuales. La composición y la estructura de un tafón o de un tafoclado pueden permanecer con valores relativamente semejantes o próximos durante la fosilización. Los tafocladados estables, o los casos de fosilización estabilizadora, corresponden a los llamados “fósiles inalterados”, que se han mantenido casi sin cambios aparentes o muestran cambios mínimos en sus propiedades. Sin embargo, si están conservados, incluso los tafocladados estables presentan propiedades modificadas. Los elementos tafonómicos sin cambios aparentes, como algunos restos cuaternarios congelados, o algunos restos cenozoicos incluidos en asfalto o en depósitos de turberas, así como los restos momificados recientes deberían ser entendidos como representantes de grupos tafonómicos con grados de tafonización mínimos, más que como elementos tafonómicos sin modificaciones. Los “fósiles inalterados” suelen ser más escasos entre los tafones más antiguos, y por lo general se trata de tafones o tafocladados que muestran cambios relativamente menores en los caracteres primarios, que presentan la máxima proporción de caracteres tafonómicos en estado primitivo y la mínima en estado derivado. Los tafones o los tafocladados estables, o los “fósiles inalterados”, son grupos tafonómicos que se han mantenido con una diversidad poblacional, tafónica o tafocladal persistentemente baja. La longevidad de los tafones no ha influido en este resultado, porque la condición necesaria y suficiente es que el número de tafones se mantenga bajo, sin tafonizaciones. Tales grupos tafonómicos no pueden ser comunes, porque una diversidad baja incrementa las probabilidades de destrucción del tafoclado. En cambio, los “fósiles alterados o variados” corresponden a tafones o tafocladados que han alcanzado, por tafonización, valores de diversidad tafónica y tafocladal más altos que los “fósiles inalterados”. Los casos de fosilización direccional comprenden los fósiles alterados preferentemente en algún sentido, que representan tafones y tafocladados de

una determinada composición y estructura. La fosilización disruptiva comprende los fósiles alterados en varios sentidos simultáneamente, dando lugar a tafones y tafocladados de distinta composición y estructura. Tales grupos tafonómicos son comunes, porque una diversidad tafocladal alta junto a los procesos de dispersión tafonómica disminuye las probabilidades de destrucción del tafoclado.

#### 4. POTENCIAL DE FOSILIZACIÓN

Por último, conviene destacar que las diferentes propiedades, actividades y capacidades de las entidades tafonómicas no deberían ser confundidas con otras propiedades de los sistemas tafonómicos, de los ambientes externos de alteración tafonómica o de los ambientes sedimentarios donde tienen lugar los procesos de fosilización considerados, ni con las propiedades de las entidades (paleo)biológicas. En particular, la conservabilidad o el potencial de conservación de las poblaciones tafónicas, de los tafones o de los tafocladados debe ser distinguida del potencial de fosilización de las entidades paleobiológicas, de los distintos ambientes externos o de los diferentes ambientes sedimentarios (SCHOPF, 1978; PLOTNICK *et al.*, 1988; MACKENSEN *et al.*, 1990; PALMQVIST, 1991; HAYES *et al.*, 1993; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1995, 2000; KOWALEWSKI & FLESSA, 1996; BROMHAM *et al.*, 1998; ORR *et al.*, 1998; GOLDSSTEIN & WATKINS, 1999; HESSE *et al.*, 1999; ALBA *et al.*, 2001; BLAKE, 2000; CONWAY MORRIS, 2000; NOWAK *et al.*, 2000; SCOUT *et al.*, 2000; MORIGI *et al.*, 2001; SEILACHER *et al.*, 2001; SEILACHER, 2002; WALKER *et al.*, 2002; CADY *et al.*, 2003; CURRAN & MARTIN, 2003; MAEDA *et al.*, 2003; WANI, 2003; KRAUSE, 2004; LAZO, 2004; WAUGH *et al.*, 2004; ZATON & MARYNOWSKI, 2004). El **potencial de fosilización** de una entidad paleobiológica en un ambiente particular depende de factores paleobiológicos (paleoecológicos, paleobiogeográficos y evolutivos), de factores de producción y de factores tafonómicos. Por otra parte, el potencial de fosilización de un ambiente particular respecto a un grupo taxonómico concreto puede ser entendido como directamente proporcional a las tasas de producción e importación, e inversamente proporcional a las tasas de exportación y destrucción, de elementos tafo-

nómicos de dicho grupo taxonómico. Por ejemplo, el potencial de fosilización de una plataforma epicontinental mesozoica respecto a las conchas de ammonites pudo alcanzar los valores máximos tanto en los ambientes distales y profundos como en los ambientes proximales y someros. La producción de restos de ammonites tuvo lugar por lo general en las plataformas marinas abiertas y profundas, pero la acumulación de estos restos no solo se realizó en el lugar de producción sino también en otras áreas alejadas y someras a las que llegaron las conchas por deriva necroplañctónica. En consecuencia, el potencial de fosilización de una plataforma epicontinental respecto a las conchas de ammonites pudo alcanzar los valores máximos tanto en los ambientes distales y profundos como en los ambientes proximales y someros. La abundancia o la concentración de conchas de ammonites en los sedimentos de las plataformas epicontinentales no puede ser utilizada como un indicador batimétrico directamente proporcional a la profundidad del ambiente sedimentario. Sin embargo, en vez de la concentración o la abundancia de elementos tafonómicos, es posible utilizar otras características tafonómicas de las poblaciones tafónicas, los tafones y los tafocladados de ammonites; por ejemplo, los clinos tafonómicos (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1995; FERNÁNDEZ-LÓPEZ & MELÉNDEZ, 1995). El término clino tafonómico, o tafoclineo, denota una gradación continua en algún carácter a través del rango de un tafón o de un grupo de tafones filíticamente relacionados, asociada a algún gradiente ambiental, que permite inferir la correspondiente tendencia paleoambiental en la que dicha gradación se ha formado.

## 5. CONCLUSIONES

Alteración tafonómica significa cambio por destrucción o modificación de individuos tafonómicos (elementos tafonómicos, poblaciones tafónicas, asociaciones tafónicas, tafones o tafocladados) debido a su interacción con el ambiente externo. Las propiedades estructurales de los individuos tafonómicos permiten distinguir procesos de alteración a nivel elemental, poblacional, tafónico y tafocladal. La alteración elemental actúa sobre los elementos tafonómicos y elimina los de

menor durabilidad y redundancia. La alteración poblacional representa el efecto de grupo sobre la capacidad para conservarse de los elementos de un mismo tafón. La alteración tafónica actúan sobre los tafones y tiende a eliminar los de menor conservabilidad. La alteración tafocladal implica la destrucción o la modificación de tafocladados. La arquitectura de los elementos tafonómicos influye en la alteración de los tafones y en las tendencias de los procesos de fosilización. Sin embargo, las tendencias de los procesos de fosilización de distinto nivel de la jerarquía tafonómica pueden tener sentidos opuestos. Al aceptar la existencia de modificaciones tafonómicas de diferente nivel de organización, la tafonomía evolutiva suministra un nuevo método que aumenta las posibilidades de análisis y síntesis en las investigaciones tafonómicas.

## AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a Guillermo Meléndez, Universidad de Zaragoza, por sus sugerencias respecto al manuscrito original. Este trabajo es una contribución al Proyecto CGL2004-0694/BTE (MEC-CSIC).

## BIBLIOGRAFÍA

- ALBA, D. M., AGUSTÍ, J. & MOYÀ-SOLA, S. 2001. Completeness of the mammalian fossil record in the Iberian Neogene. *Paleobiology*, **27**: 79-83.
- ALLISON, P. A. & BRIGGS, D. E. G., Eds. 1991. *Taphonomy. Releasing the data locked in the fossil record*. 560 págs. Plenum Press. New York.
- ANDREWS, P. 1990. *Owls, caves and fossils*. 231 págs. Natural History Museum. London.
- BADGLEY, C. 2003. The multiple scales of biodiversity. *Paleobiology*, **29**: 11-13.
- BANDYOPADHYAY, S., ROYCHOWDHURY, T. K. & SENGUPTA, D. P. 2002. Taphonomy of some Gondwana vertebrate assemblages of India. *Sedimentary Geology*, **147**: 219-245.
- BEAVINGTON-PENNEY, S. J. 2004. Analysis of the effects of abrasion on the test of *Palaeonummulites venosus*: Implications for the origin of nummulithoclastic sediments. *Palaios*, **19**: 143-155.
- BEERBOWER, J. R. & JORDAN, D. 1969. Application of information theory to paleontologic problems: taxonomic diversity. *Journal of Paleontology*, **43**: 1184-1198.
- BEHRENSMEYER, A. K. 1978. The habitat of Plio-Pleistocene hominids in East Africa: taphonomic and microstratigraphic evidence. In: *Early Hominids of Africa*. C. J. JOLLY, Ed., págs. 165-189. Duckworth. London.

- 1984. Taphonomy and the fossil record. *American Scientist*, **72**: 558-566.
- BEHRENSMEYER, A. K. & KIDWELL, S. M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, **11**: 105-119.
- BEHRENSMEYER, A. K., STAYTON, C. T. & CHAPMAN, R. E. 2003. Taphonomy and ecology of modern avifaunal remains from Amboseli Park, Kenya. *Paleobiology*, **29**: 52-70.
- BELL, C. M., ANGSEESING, J. P. A. & TOWNSEND, M. J. 2001. A chondrophorine (medusoid hydrozoan) from the Lower Cretaceous of Chile. *Palaeontology*, **44**: 1011-1023.
- BENTON, M. J., WILLS, M. A. & HITCHIN, R. 2000. Quality of the fossil record through time. *Nature*, **403**: 534-537.
- BERGER, J. P. & STRASSER, A., Eds. 1994. Symposium taphonomy: How to be preserved after death? *Eclogae Geologicae Helveticae*, **88**: 617-720.
- BEST, M. M. R. & KIDWELL, S. M. 2000. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliclastic-carbonate settings. II. Effect of bivalve life habits and shell types. *Paleobiology*, **26**: 103-115.
- BLAKE, D. B. 2000. The Class Asteroidea (Echinodermata): Fossils and the base of the Crown Group. *American Zoologist*, **40**: 316-325.
- BRACHER, T. C. & DULLO, W. C. 2000. Shallow burial diagenesis of skeletal carbonates: aragonite shell material (Miocene to Recent, Queensland and Queensland Trough, NE Australia) - implications cool-water carbonates. *Sedimentary Geology*, **136**: 169-187.
- BRADSHAW, C. & SCOFFIN, T. P. 2001. Differential preservation of gravelsized bioclasts in Alpeid- versus Callianassid-bioturbated muddy reefal sediments. *Palaïos*, **16**: 185-191.
- BRAND, L. R., HUSSEY, M. & TAYLOR, J. 2003. Decay and disarticulation of small vertebrates in controlled experiments. *Journal of Taphonomy*, **1**: 69-95.
- BRETT, C. E. 1990. Destructive taphonomic processes and skeletal durability. In: *Palaëobiology, A Synthesis*. D. E. G. BRIGGS & P. R. CROWTHER, Eds., págs. 223-226. Blackwell Scientific. Oxford.
- BRETT, C. E. & BAIRD, G. C. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaïos*, **1**: 207-227.
- BROMHAM, L., RAMBAUT, A., FORTEY, R., COOPER, A., & PENNY, D., 1998. Testing the Cambrian explosion hypothesis by using a molecular dating technique. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**: 12386-12389.
- BUTLER, V. L. & SCHROEDER, R. A. 1998. Do digestive processes leave diagnostic traces on fish bones? *Journal of Archaeological Science*, **25**: 957-971.
- BUTTERFIELD, N. J. 1995. Secular distribution of Burgess Shale-type preservation. *Lethaia*, **28**: 1-13.
- 2003. Exceptional fossil preservation and the Cambrian explosion. *Integrative and Comparative Biology*, **43**: 166-177.
- 2005. Probable Proterozoic fungi. *Paleobiology*, **31**: 165-182.
- CADY, S. L., FARMER, J. D., SCHOPF, J. W. & STEELE, A. 2003. Morphological biosignatures and the search for life on Mars. *Astrobiology*, **3**: 351-368.
- CHAVE, K. E. 1964. Skeletal durability and preservation. In: *Approaches to Paleoeology*. J. IMBRIE & N. D. NEWELL, Eds., págs. 377-387. J. Willey & Sons. New York.
- CONWAY MORRIS, S. 2000. The Cambrian "explosion": Slow-fuse or megatonnage? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**: 4426-4429.
- CRAMPTON, J. S. 2004. Shell composition, cryptic costae, complex composite molds, and taphonomic chicanery in Mytiloides (Inoceramidae, Bivalvia). *Journal of Paleontology*, **78**: 1091-1096.
- CUMMINGS, H., POWELL, E. N., STANTON, R. J. Jr. & STAFF, G. 1986. The rate of taphonomic loss on modern benthic habitats: how much of the potentially preservable community is preserved? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **52**: 291-320.
- CURRAN, H. A. & MARTIN, A. J. 2003. Complex decapod burrows and ecological relationships in modern and Pleistocene intertidal carbonate environments, San Salvador Island, Bahamas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **192**: 229-245.
- DAVIS, D. J., POWELL, E. N. & STANTON, R. J. Jr. 1989. Taphonomic signature as a function of environmental process: shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet on the Texas coast. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **72**: 317-356.
- DELVENE, G. 2003. Middle and Upper Jurassic bivalve associations from the Iberian Range (Spain). *Géobios*, **36**: 519-531.
- DE RENZI, M., PARDO ALONSO, M. V., BELINCHÓN, M., PEÑALVER, E., MONTOYA, P. & MÁRQUEZ-ALIAGA, A., Eds. 2002. *Current topics on taphonomy and fossilization. International Conference Taphos 2002*. 544 págs. Universidad de Valencia.
- DONOVAN, S. K. 1991. *The processes of fossilization*. 303 págs. Belhaven Press, London.
- 2002. Taphonomy. *Geology Today*, **18**: 226-231.
- EFREMOV, J. A. 1940. Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan-American Geologist*, **74**: 81-93.
- 1950. Taphonomie et annales géologiques. *Annales du Centre d'Études et de Documentation Paléontologique*, **4** (1953): 1-196.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. R. 1982. La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Geológica*, **79** (1981): 243-254.
- 1984. Nuevas perspectivas de la Tafonomía evolutiva: tafosistemas y asociaciones conservadas. *Estudios Geológicos*, **40** (1983): 215-224.
- 1988. La Tafonomía: un subsistema conceptual de la Paleontología. *Coloquios de Paleontología*, **41** (1986-1987): 9-34.
- 1989. La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles. In: *Nuevas tendencias: Paleontología*. E. AGUIRRE, Ed., págs. 25-45, CSIC. Madrid.
- 1991a. Taphonomic concepts for a theoretical Biochronology. *Revista Española de Paleontología*, **6**: 37-49.
- 1991b. Sistemas tafonómicos: función y evolución. *Revista Española de Paleontología*, **Vol. extr.**, págs 21-34.
- Coord. 1992. *Conferencias de la Reunión de tafonomía y fosilización*. 155 págs. Editorial Complutense. Madrid
- 1995. Taphonomie et interprétation des paléoenvironnements. *Géobios*, M.S., **18**: 137-154.
- 1999. Tafonomía y Fosilización. In: *Tratado de Paleontología*. B. MELÉNDEZ, Ed. [1998], págs. 51-107. CSIC. Madrid.

- 2000. *Temas de Tafonomía*. 167 págs. Departamento Paleontología, Universidad Complutense de Madrid.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. R. & MELÉNDEZ, G. 1995. Taphonomic gradients in Middle Jurassic ammonites of the Iberian Range (Spain): *Geobios*, M.S. **18**: 55-165.
- FLESSA, K. W. & BROWN, T. J. 1983. Selective solution of macroinvertebrate calcareous hard parts: a laboratory study. *Lethaia*, **16**: 193-205.
- GAINES, R. R., KENNEDY, M. J. & DROSER, M. L. 2005. A new hypothesis for organic preservation of Burgess Shale taxa in the middle Cambrian Wheeler Formation, House Range, Utah. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **220**: 193-205.
- GOLDSTEIN, S. T. & WATKINS, G. T. 1999. Taphonomy of salt marsh foraminifera: an example from coastal Georgia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **149**: 103-114.
- GOULD, S. J. 2002. *The structure of evolutionary theory*. 1433 págs. The Belknap Press, Harvard University, Cambridge. [2004. *La estructura de la teoría de la evolución*, 1426 págs. Metatemas, Tusquets Editores, Barcelona].
- GREENSTEIN, B. J. & PANDOLFI, J. M. 2003. Taphonomic alteration of reef corals: effects of reef environment and coral growth form II. The Florida Keys. *Palaaios*, **18**: 495-509.
- GUPTA, N. S. & PANCOST, R. D. 2004. Biomolecular and physical taphonomy of angiosperm leaf during early decay: Implications for fossilization. *Palaaios*, **19**: 428-440.
- HAGLUND, W. D. & SORG, M. H., Eds. 1997. *Forensic taphonomy. The postmortem fate of human remains*. 636 págs. CRC Press, Washington.
- HARDING, I. C. & CHANT, L. S. 2000. Self-sedimented diatom mats as agents of exceptional fossil preservation in the Oligocene Florissant lake beds, Colorado, United States. *Geology*, **28**: 195-198.
- HARPER, H. M. 2003. Assessing the importance of drilling predation the Palaeozoic and Mesozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **210**: 185-198.
- HARVEY, E. L. & FULLER, D. Q. 2005. Investigating crop processing using phytolith analysis: the example of rice and millets. *Journal of Archaeological Science*, **32**: 739-752.
- HAYES, M. L., JOHNSON, M. E. & FOX, W. T. 1993. Rocky-shore biotic associations and their fossilization potential: Isla Requeson (Baja California Sur, Mexico). *Journal of Coastal Research*, **9**: 944-957.
- HESSE, M., WEBER, M. & HALBRITTER, H. M. 1999. Pollen walls of Araceae, with special reference to their fossilization potential. *Grana*, **38**: 203-209.
- HOFFMEISTER, A. P., KOWALEWSKI, M., BAUMILLER, T. K. & BAMBACH, R. K. 2004. Drilling predation on Permian brachiopods and bivalves from the Glass Mountains, west Texas. *Acta Palaeontologica Polonica*, **49**: 443-454.
- HOLMES, K. M., ROBSON BROWN, K. A., OATES, W. P. & COLLINS, M. J. 2005. Assessing the distribution of African Palaeolithic sites: a predictive model of collagen degradation. *Journal of Archaeological Science*, **32**: 157-166.
- HOLTZMAN, R. C. 1979. Maximum likelihood estimation of fossil assemblage composition. *Paleobiology*, **5**: 77-89.
- HOLZ, M. & SIMÕES, M. 2002. *Elementos fundamentais de tafonomia*. 231 págs. Editora da Universidade, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- HOPPE, K. A., KOCH, P. L. & FURUTANI, T. T. 2003. Assessing the preservation of biogenic strontium in fossil bones and tooth enamel. *International Journal of Osteoarchaeology*, **13**: 20-28.
- JANIN, B. T. 1983. *OsnovyTafonomii*. 184 págs. Nedra, Moscow (En ruso).
- JENSEN, S., DROSER, M. L. & GEHLING, J. G. 2005. Trace fossil preservation and the early evolution of animals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **220**: 19-29.
- JONES, B., KONHAUSER, K. O., RENAULT, R. W. & WHEELER, R. S. 2004. Microbial silicification in Iodine Pool, Waimangu geothermal area, North Island, New Zealand: implications for recognition and identification of ancient silicified microbes. *Journal of the Geological Society, London*, **161**: 983-993.
- JONES, B., RENAULT, R. W. & ROSEN, M. R. 2001. Taphonomy of silicified filamentous microbes in Modern geothermal sinters - Implications for identification. *Palaaios*, **16**: 580-592.
- KERSHAW, S. & BRUNTON, F. R. 1999. Palaeozoic stromatoporoid taphonomy: ecologic and environmental significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **149**: 313-328.
- KIDWELL, S. M. 1989. Stratigraphic condensation of marine transgressive records: origin of major shell deposits in the Miocene of Maryland. *Journal of Geology*, **97**: 1-24.
- 2000. Major biases in the fossil record. In: *Palaeobiology II*. D. E. G. BRIGGS & P. R. CROWTHER, Eds., págs. 297-333. Blackwell Scientific, London.
- 2002a. Time-averaged molluscan death assemblages: Palimpsests of richness, snapshots of abundance. *Geology*, **30**: 803-806.
- 2002b. Mesh-size effects on the ecological fidelity of death assemblages: a meta-analysis of molluscan live-dead studies. *Geobios*, M. S., **24**: 107-119.
- KIDWELL, S. M. & BOSENCE, D. W. J. 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: *Taphonomy. Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. P. A. ALLISON & D. E. BRIGGS, Eds., págs. 115-209. Plenum Press, New York.
- KIDWELL, S. M. & FLESSA, K. W. 1996. The quality of the fossil record: populations, species and communities. *Annual Review Earth and Planetary Science*, **24**: 433-464.
- KIDWELL, S. M. & HOLLAND, S. M. 2000. The quality of the fossil record: Implications for evolutionary analyses. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **33** (2002): 561-88.
- KIDWELL, S. M. & JABLONSKI, D. 1983. Taphonomic feedback. Geological consequences of shell accumulation. In: *Biotic Interactions in recent and fossil benthic communities*. M.J.S. TEVESZ & P.L. MCCALL, Eds., págs. 195-248. Plenum Press, New York.
- KOWALEWSKI, M. 1997. The reciprocal taphonomic model. *Lethaia*, **30**: 86-88.
- KOWALEWSKI, M. & BAMBACH, R. K. 2003. The limits of paleontological resolution. In: *Approaches in High-Resolution Stratigraphic Paleontology*. P.J. HARRIES, Ed. págs. 1-48. Kluwer Academic / Plenum Publishers, New York.

- KOWALEWSKI, M. & FLESSA, K. W. 1996. Improving with age: The fossil record of lingulide brachiopods and the nature of taphonomic megabiases. *Geology*, **24**: 977-980.
- KOWALEWSKI, M. & RIMSTIDT, J. D. 2003. Average lifetime and age spectra of detrital grains: toward a unifying theory of sedimentary particles. *The Journal of Geology*, **111**: 427-439.
- KRAUSE, R. A. Jr. 2004. An assessment of morphological fidelity in the sub-fossil record of a terebratulide brachiopod. *Palaios*, **19**: 460-476.
- KROH, A. & NEBELSICK, J. H. 2003. Echinoid assemblages as a tool for palaeoenvironmental reconstruction—an example from the Early Miocene of Egypt. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **201**: 157-177.
- LAWRENCE, D. R. 1968. Taphonomy and information losses in fossil communities. *Bulletin of the Geological Society of America*, **79**: 1315-1330.
- 1979. Taphonomy. In: *The Encyclopedia of Paleontology*. R. W. FAIRBRIDGE & D. JABLONSKI, págs. 793-799. Hutchinson & Ross. Stroudsburg.
- LAZO, D.G. 2004. Bivalve taphonomy: Testing the effect of life habits on the shell condition of the Littleneck clam *Protothaca (Protothaca) staminea* (Mollusca: Bivalvia). *Palaios*, **19**: 451-459.
- LOCKWOOD, R. 2003. Abundance not linked to survival across the end-Cretaceous mass extinction: Patterns in North American bivalves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**: 2478-2482.
- LYMAN, R. L. 1994. *Vertebrate Taphonomy*. 524 págs. Cambridge Manuals in Archaeology. Cambridge.
- MACKENSEN, A., GROBE, H., KUHN, G., FÜTTERER, D. K. 1990. Benthic foraminiferal assemblages from the eastern Weddell Sea between 68 and 73°S: distribution, ecology and fossilization potential. *Marine Micropaleontology*, **16**: 241-283.
- MCKINNEY, F. 2003. Preservation potential and paleoecological significance of epibenthic suspension feeder-dominated benthic communities (Northern Adriatic Sea). *Palaios*, **18**: 47-62.
- MAEDA, H., MAPES, R. H. & MAPES, G. 2003. Taphonomic features of a Lower Permian beached cephalopod assemblage from Central Texas. *Palaios*, **18**: 421-434.
- MARTIN, D., BRIGGS, D. E. G. & PARKES, R. J. 2004. Experimental attachment of sediment particles to invertebrate eggs and the preservation of soft-bodied fossils. *Journal of the Geological Society, London*, **161**: 735-738.
- MARTIN, R. E. 1999. Taphonomy. A process approach. *Cambridge Paleobiology Series*, **4**: 1-508.
- MARTÍNEZ-DELCLÓS, X., BRIGGS, D. E. G. & PEÑALVER, E. 2004. Taphonomy of insects in carbonates and amber. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **203**: 19-64.
- MCKINNEY, F. K. 2003. Preservation potential and paleoecological significance of epibenthic suspension feeder-dominated benthic communities (Northern Adriatic Sea). *Palaios*, **18**: 47-62.
- MELDAHL, K. H. 1987. Sedimentologic and taphonomic implications of biogenic stratification. *Palaios*, **2**: 350-358.
- MELÉNDEZ HEVIA, G., Coord. 1997. Tafonomía y fosilización. *Cuadernos de Geología Ibérica*, **23**: 1-300.
- 2004. La tafonomía evolutiva como un programa de investigación: aspectos epistemológicos. In: *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre, Volumen II, Paleontología*. E. BAQUEDANO & S. RUBIO JARA, Eds. *Zona Arqueológica*, **4**: 307-319.
- MELÉNDEZ HEVIA, G., BLASCO SANCHO, M.ª F. & PÉREZ-URRESTI, I., Eds. 1996. *II Reunión de Tafonomía y Fosilización*. 439 págs. Institución "Fernando el Católico", CSIC. Zaragoza.
- MESSINA, C. & LABARBERA, M. 2004. Hydrodynamic behavior of brachiopod shells: experimental estimates and field observations. *Palaios*, **19**: 441-450.
- MOFFAT, H. A. & BOTTJER, D. J. 1999. Echinoid concentration beds: two examples from the stratigraphic spectrum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **149**: 329-348.
- MORIGI, C., JORISSEN, F. J., GERVAIS, A., GUICHARD, S. & BORSETTI, A. M. 2001. Benthic foraminiferal faunas in surface sediments off NW Africa: relationship with organic flux to the ocean floor. *Journal of Foraminiferal Research*, **31**: 350-368.
- MÜLLER, A. H. 1951. Grundlagen der Biostratonomie. *Abhandlungen aus dem deutsche Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, **1959**: 1-147.
- 1979. Fossilization (Taphonomy). In: *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part A, Introduction*. R.A. ROBINSON & C. TEICHERT, Eds., págs. A2-A78. Geological Society of America and University of Kansas Press. Boulder, Col.
- NEBELSICK, J. 1999. Taphonomic comparison between Recent and fossil sand dollars. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **149**: 349-358.
- NEBELSICK, J. & KROH, A. 2002. The stormy path from life to death assemblages: the formation and preservation of mass accumulations of fossil sand dollars. *Palaios*, **17**: 378-393.
- NIELSEN, J. K. & FUNDER, S. 2003. Taphonomy of Eemian marine molluscs and acorn barnacles from eastern Arkhangelsk region, northern Russia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **191**: 139-168.
- NOFFKE, N., GERDES, G. & KLENKE, T. 2003. Benthic cyanobacteria and their influence on the sedimentary dynamics of peritidal depositional systems (siliciclastic, evaporitic salty, and evaporitic carbonatic). *Earth-Science Reviews*, **62**: 163-176.
- NOWAK, R. S., NOWAK, C. L. & TAUSCH, R. J. 2000. Probability that a fossil absent from a sample is also absent from the paleolandscape. *Quaternary Research*, **54**: 144-154.
- ORR, P. J., BRIGGS, D. E. G. & KEARNS, S. L. 1998. Cambrian Burgess shale animals replicated in clay Minerals. *Science*, **281**: 1173-1175.
- OYEN, C. W. & PORTELL, R. W. 2001. Diversity patterns and biostratigraphy of Cenozoic echinoderms from Florida. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **166**: 193-218.
- PALANTI, S., SUSCO, D. & TORNIAL, A. M. 2004. The resistance of Dunarobba fossil forest wood to decay fungi and insect colonization. *International Biodeterioration and Biodegradation*, **53**: 89-92.
- PALMQVIST, P. 1991. Differences in the fossilization potential of bivalves and gastropod species related to their life sites and trophic resources. *Lethaia*, **24**: 287-288.
- PEEBLES, M. W. & LEWIS, R. D. 1988. Differential infestation of shallow-water benthic foraminifera by microboring organisms: possible biases in preservation potential. *Palaios*, **3**: 345-351.

- PERRY, T. C. 1998. Grain susceptibility to the effects of microboring: implications for the preservation of skeletal carbonates. *Sedimentology*, **45**: 39-51.
- PERRY, T. C. 1999. Biofilm-related calcification, sediment trapping and constructive micrite envelopes: a criterion for the recognition of ancient grass-bed environments? *Sedimentology*, **46**: 33-45.
- PETROVICH, R. 2001. Mechanisms of fossilization of the soft-bodied and lightly armored faunas of the Burgess Shale and of some other classical localities. *American Journal of Science*, **3001**: 683-726.
- PICKERING, T. R. & CARLSON, K. J. 2002. Baboon Bone Mineral Densities: Implications for the Taphonomy of Primate Skeletons in South African Cave Sites. *Journal of Archaeological Science*, **29**: 883-896.
- PLOTNICK, R. E., BAUMILLER, T. & WETMORE, K. L. 1988. Fossilization potential of the mud crab, *Panopeus* (brachyura: Xanthidae) and temporal variability in crustacean taphonomy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **63**: 27-43.
- POWELL, E. N., CALLENDER, W. R. & STANTON, R. J. Jr. 1998. Can shallow- and deep-water chemoautotrophic and heterotrophic communities be discriminated in the fossil record? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **144**: 85-114.
- RICKARDS, R. B. & WRIGHT, A. J. 2002. Lazarus taxa, refugia and relict faunas: evidence of graptolites. *Journal of the Geological Society*, London, **159**: 1-4.
- ROBINSON, S., NICHOLSON, R. A., POLLARD, A. M. & O'CONNOR, T. P. 2003. An evaluation of nitrogen porosity as a technique for predicting taphonomic durability in animal bone. *Journal of Archaeological Science*, **30**: 391-403.
- RODLAND, D. L., KOWALEWSKI, M., CARROLL, M. & SIMÕES, M. G. 2004. Colonization of a 'Lost World': encrustation patterns in Modern subtropical brachiopod assemblages. *Palaaios*, **19**: 381-395.
- SCHIEBER, J. 2002. Sedimentary pyrite: A window into the microbial past. *Geology*, **30**: 531-534.
- SCHOPF, T. J. M. 1978. Fossilization potential of an intertidal fauna: Friday Harbor, Washington. *Paleobiology*, **4**: 261-270.
- SCHWEITZER, M. H. 2004. Molecular paleontology: some current advances and problems. *Annales de Paléontologie*, **90**: 81-102.
- SCOUT, A. C., CRIPPS, J. A., COLLINSON, M. E. & NICHOLS, G. J. 2000. The taphonomy of charcoal following a recent heathland fire and some implications for the interpretation of fossil charcoal deposits. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **164**: 1-31.
- SEILACHER, A. 1992. Dynamic taphonomy: The process-related view of fossil-lagerstätten. In: *Conferencias de la Reunión de Tafonomía y Fosilización*. S. FERNÁNDEZ-LÓPEZ, Coord. págs. 109-125. Editorial Complutense. Madrid.
- 2002. Non olet: The strange taphonomy of coprolites and cololites. In: *Current Topics on Taphonomy and Fossilization*. M. DE RENZI; M. V. PARDO ALONSO; M. BELINCHÓN; E. PEÑALVER; P. MONTROYA & A. MÁRQUEZ-ALIAGA, Eds., págs. 233-240. Ajuntament de Valencia. Valencia.
- SEILACHER, A., REIF, W. E. & WESTPHAL, F. 1985. Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **311B**: 5-23.
- SEILACHER, A., MARSHALL, C., SKINNER, H. C. W. & TSUIHUI, T. 2001. A fresh look at sideritic "coprolites". *Paleobiology*, **27**: 7-13.
- SHIPMAN, P. 1981. *Life History of a Fossil*. 222 págs. Harvard University Press. Cambridge.
- 2001. What can you do with a bone fragment? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**: 1335-1337.
- SIMÕES, M. G., KOWALEWSKI, M., TORELLO, F. F., GHI-LARDI, R. P. & MELLO, L. H. C. 2000. Early onset of modern-style shell beds in the Permian sequences of the Paraná Basin: implications for the Phanerozoic trend in bioclastic accumulations. *Revista Brasileira de Geociencias*, **30**: 495-499.
- SKELTON, P. 1993. *Evolution*. 1064 págs. Addison-Wesley Publishing Co. Wokingham.
- SMITH, A. M. & NELSON, C. S. 2003. Effects of early sea-floor processes on the taphonomy of temperate shelf skeletal carbonate deposits. *Earth-Science Reviews*, **63**: 1-31.
- SMITH, C. I., CRAIG, O. E., PRIGODICH, R. V., NIELSEN-MARSH, C. M., JANS, M. M. E., VERMEER, C. & COLLINS, M. J. 2005. Diagenesis and survival of osteocalcin in archaeological bone. *Journal of Archaeological Science*, **32**: 105-113.
- SMITH, G. M. 2003. Damage inflicted on animal bone by wooden projectiles: experimental results and archaeological implications. *Journal of Taphonomy*, **1**: 105-114.
- TAPANILA, L., ROBERTS, R. M., BOUAR, M. L., SISSOKO, F. & O'LEARY, M. A. 2004. Bivalve borings in phosphatic coprolites and bone, Cretaceous-Paleogene, northeastern Mali. *Palaaios*, **19**: 565-573.
- TASCH, P. 1965. Communications theory and the fossil record of Invertebrates. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences*, **68**: 322-329.
- 1969. Information theory applied to Invertebrate fossils. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences*, **72**: 195-201.
- 1973. *Paleobiology of the Invertebrates. Data retrieval from the fossil record*. 975 págs. John Wiley and Sons. New York.
- TERRY, R. 2004. Owl pellet taphonomy: A preliminary study of the post-regurgitation taphonomic history of pellets in a temperate forest. *Palaaios*, **19**: 497-506.
- TOMASOVYCH, A. 2004a. Effect of extrinsic factors on biofabric and brachiopod alteration in a shallow intraplatform carbonate setting (Upper Triassic, West Carpathians). *Palaaios*, **19**: 349-371.
- 2004b. Postmortem durability and population dynamics affecting the fidelity of brachiopod size-frequency distributions. *Palaaios*, **19**: 477-496.
- TRAPANI, J. 1998. Hydrodynamic sorting of avian skeletal remains. *Journal of Archaeological Science*, **25**: 477-487.
- TRUEMAN, C. N., BENTON, M. J. & PALMER, M. R. 2003. Geochemical taphonomy of shallow marine vertebrate assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **197**: 151-169.
- TSUJITA, C. J. 2003. Smothered scampi: taphonomy of lobsters in the Upper Cretaceous Bearpaw Formation, Southern Alberta. *Journal of Taphonomy*, **1**: 187-206.
- WALKER, S. E., PARSONS-HUBBARD, K., POWELL, E. & BRETT, C. E. 2002. Predation on experimentally deployed molluscan shells from shelf to slope depths in a tropical carbonate environment. *Palaaios*, **17**: 147-170.

- WANI, R. 2003. Taphofacies models for Upper Cretaceous ammonoids from the Kotanbetsu area, northwestern Hokkaido, Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **199**: 71-82.
- WAUGH, D. A., FELDMANN, R. M., CRAWFORD, R. S., JAKOBSEN, S. L. & THOMAS, K. B. 2004. Epibiont preservational and observational bias in fossil marine decapods. *Journal of Paleontology*, **78**: 961-972.
- WEISSBROD, L., DAYAN, T., KAUFFMAN, D. & WEINSTEIN-ÉVRON, M. 2005. Micromammal taphonomy of el-Wad Terrace, Mount Carmel, Israel: distinguishing cultural from natural depositional agents in the Late Natufian. *Journal of Archaeological Science*, **32**: 1-7.
- WILSON, M. V. H. 1988. Taphonomic processes: information loss and information gain. *Geoscience Canada*, **15**: 131-148.
- WINGS, O. 2004. Authigenic minerals in fossil bones from the Mesozoic of England: poor correlation with depositional environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **204**: 15-32.
- WHITTINGTON, H. B. & CONWAY MORRIS, S., Eds. 1985. Extraordinary fossil biotas: their ecological and evolutionary significance. *Philosophical Transactions the Royal Society of London*, **B311**: 1-192.
- ZATON, M. & MARYNOWSKI, L. 2004. Konzentrat-Lagerstätte-type carbonate concretions from the uppermost Bajocian (Middle Jurassic) of the Czêstochowa area, South-Central Poland. *Geological Quarterly*, **48**: 339-350.
- ZHU, M., BABCOCK, L. E. & STEINER, M., 2005. Fossilization modes in the Chengjiang Lagerstätte (Cambrian of China): testing the roles of organic preservation and diagenetic alteration in exceptional preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **220**: 31-46.
- ZUSCHIN, M. & STANTON, R.J.Jr. 2001. Experimental measurement of shell strength and its taphonomic interpretation. *Palaios*, **16**: 161-170.
- ZUSCHIN, M., HOHENEGGER, J. & STEININGER, F. F. 2000. A comparison of living and dead molluscs on coral reef associated hard substrata in the northern Red Sea-implications for the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **159**: 167-190.
- ZUSCHIN, M., STACHOWITSCH, M. & STANTON, R. J. Jr. 2003. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. *Earth-Science Reviews*, **63**: 33-82.

