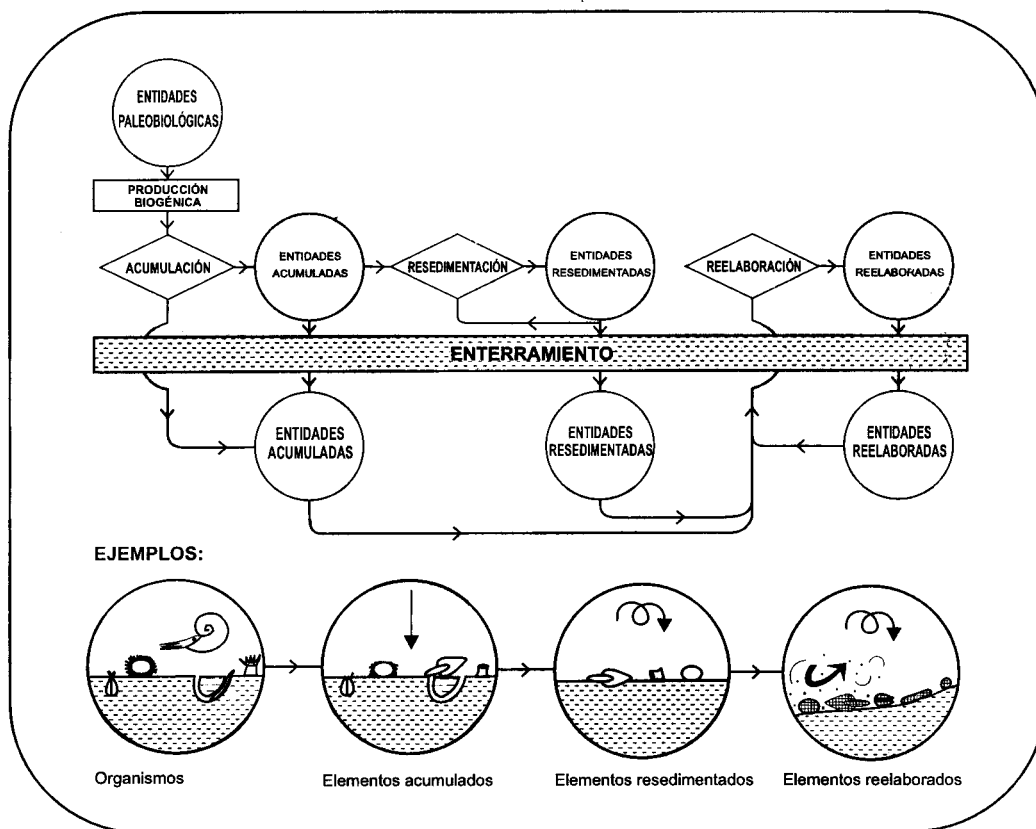


Temas de Tafonomía

Sixto Rafael FERNÁNDEZ LÓPEZ



Departamento de Paleontología

Facultad de Ciencias Geológicas

Universidad Complutense de Madrid

2000

Cita recomendada para esta obra:

Fernández-López, S. R.

2000

Temas de Tafonomía.

Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid.

167 páginas.

Dirección de contacto:

S.R. Fernández López

Depto. Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas,

E - 28040 - Madrid

E-mail: sixto@geo.ucm.es

EDITA: Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, 28040 - Madrid (España).

Depósito Legal: M-22430-2000

CONTENIDO

Prólogo.	5
1.- La Tafonomía como disciplina científica	7
Trasfondo filosófico	7
Trasfondo formal	10
Trasfondo específico	11
Cuerpo de conocimientos	11
Dominio de aplicabilidad	17
Problemática	21
Objetivos	24
Metódica	26
2.- El origen y la organización del registro fósil	29
El origen de los fósiles	29
La organización del registro fósil	31
Composición y estructura de las entidades tafonómicas	32
Modificación de las entidades tafonómicas	34
3.- Mecanismos de alteración tafonómica	39
Biodegradación	39
Carbonificación	42
Encostramiento	45
Relleno sedimentario	47
Mineralización	48
Cementación	49
Neomorfismo	56
Reemplazamiento	58
Abrasión	59
Bioerosión	61
Disolución	63
Maceración	66
Distorsión	67
Necrocinesis y desplazamientos fosildiagénicos	71
Reorientación	72
Desarticulación	74
Dispersión	75
Reagrupamiento	77
Remoción	81
4.- El comportamiento y la evolución de las entidades tafonómicas	85
5.- Gradientes y clinos tafonómicos	101
6.- Registro fósil, sucesiones y clasificaciones registráticas	105
Sucesiones registráticas	107
Clasificaciones registráticas	109
7.- Orden cronológico y escalas de tiempo geológico	115
Orden cronológico de las entidades paleobiológicas	115
Escalas de tiempo geológico	119
Escalas biocronológicas	121
8.- Ciclos paleontológicos y Estratigrafía Secuencial	123
Ciclos estratigráficos y ciclos paleoambientales	123
Ciclos paleontológicos	125
Ciclos tafonómicos de ammonites en plataformas epicontinentales carbonáticas	127
9.- Bibliografía	131
10.- Atributos paleontológicos de interés tafonómico	137
11.- Glosario	141
12.- Índice	159

PRÓLOGO

La Tafonomía se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles. La Tafonomía es un subsistema conceptual de la Paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil. Estos temas son de interés para el desarrollo de diferentes áreas del conocimiento científico (Paleontología, Estratigrafía, Sedimentología, Geoquímica, Geología Regional, Biología, Arqueología y Medicina forense, entre otras) y han pasado a ser en los últimos años de mayor interés social por su relevancia para plantear y resolver problemas de conservación, uso y gestión del Patrimonio Paleontológico.

El presente trabajo, titulado Temas de Tafonomía, forma parte de la documentación utilizada por los participantes en el curso de postgrado, de treinta horas de duración, que sobre Tafonomía se imparte anualmente en el Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid.

El objetivo principal del presente trabajo es recopilar los conceptos más relevantes para describir e interpretar los procesos de fosilización, desde un planteamiento sistemista y evolucionista. La mayoría de estos conceptos han sido publicados y desarrollados durante los últimos veinte años; sin embargo, el orden histórico en el que han sido propuestos o publicados no siempre coincide con el orden lógico entre ellos. El agrupamiento temático, el orden relativo entre los temas, la clave tafonómica, el glosario y el índice de términos tratados en este trabajo deberían ser una ayuda para aclarar el significado y la utilidad de los diferentes conceptos tafonómicos. El capítulo de bibliografía no pretende ser exhaustivo, sino solo hacer mención a los trabajos más recientes e incluir las referencias bibliográficas mencionadas en el texto. Este trabajo representa una puesta al día del conjunto de conceptos tratados, pero no pretende sustituir a las fuentes originales, sino facilitar la tarea de consultar el significado de los diferentes conceptos tafonómicos propuestos desde un planteamiento sistemista y evolucionista.

1. LA TAFONOMÍA COMO DISCIPLINA CIENTÍFICA

En cualquier ciencia o campo científico de investigación, entendido como un sistema conceptual, pueden distinguirse los siguientes componentes (Fig. 1):

- 1) Trasfondo filosófico o supuestos generales acerca del mundo.
- 2) Trasfondo formal o conjunto de teorías lógicas y matemáticas utilizado.
- 3) Trasfondo específico o conjunto de teorías, hipótesis y datos tomados de otros campos de investigación.
- 4) Cuerpo de conocimientos desarrollado en el propio campo de investigación.
- 5) Universo del discurso, dominio o conjunto de objetos de referencia.
- 6) Problemática o conjunto de problemas concernientes a los objetos de referencia.
- 7) Objetivos o metas de la investigación.
- 8) Metódica o conjunto de procedimientos para tratar la problemática propia.

Utilizando como índice este esquema general, a continuación intentaremos expresar en qué consiste la disciplina científica denominada tafonomía. El propósito principal de este tema es aclarar algunos aspectos conceptuales y metodológicos relativos al papel que desempeñan los diferentes subsistemas conceptuales de la Paleontología (por ejemplo, la Tafonomía, la Biocronología o la Bioestratigrafía), así como sus relaciones con otras disciplinas científicas de las Ciencias Geológicas.

TRASFONDO FILOSÓFICO

En Paleontología, al igual que en otras ciencias, es necesario conocer cuáles son los presupuestos filosóficos de las investigaciones realizadas. Los **conceptos filosóficos** utilizados en Paleontología, tales como los de objeto físico o real, espacio, tiempo, vida, muerte, azar, contrastación y explicación, deben ser dilucidados y sistematizados en la medida de lo posible. También son deseables las aclaraciones relativas a la naturaleza y el valor de la Paleontología como ciencia y sus interrelaciones con otras ciencias. Estas actividades corresponden al dominio de la Filosofía de la Paleontología y, como tales, no constituyen investigación paleontológica, pero son necesarias para criticar y desarrollar los conocimientos paleontológicos.

En las investigaciones paleontológicas se utilizan concepciones individualistas, globalistas y sistemistas que permiten reconstruir "estados de cosas" o situaciones de entidades paleobiológicas o de entidades tafonómicas, a partir de los datos observables en el registro fósil.

Desde un **planteamiento individualista**, las asociaciones son conjuntos de individuos que pueden ser caracterizados por sus propiedades texturales (es decir, por sus propiedades resultantes, aquellas que son el resultado de las propiedades de los individuos que las componen; por ejemplo, en el caso de los fósiles, la distribución geográfica o el estado de conservación en que se encuentran los distintos componentes de una asociación permite caracterizar e identificar a la asociación). Cada asociación de este tipo y sus miembros puede ser reconocida teniendo en cuenta alguna relación de equivalencia entre los individuos de cada clase. Por ejemplo, porque los individuos están en una misma región, viven juntos, están muertos juntos o están enterrados juntos es posible distinguir diferentes asociaciones o "-cenosis". Desde un **planteamiento globalista u holista** se acepta la existencia de entidades supraindividuales que presentan propiedades emergentes (es decir, propiedades nuevas respecto a, y que no pueden ser inferidas a partir de, las propiedades de sus miembros; por ejemplo: la diversidad o la densidad de elementos de la asociación). Desde planteamientos de estos tipos fueron propuestos a finales del siglo pasado los conceptos ecológicos de biocenosis y biotopo. Y a mediados de este siglo han sido propuestos los conceptos tafonómicos de tanatocenosis, tafocenosis, orictocenosis, tanatotopo y tafotopo, entre otros. En la actualidad, la Neontología ha sustituido estos conceptos biológicos, individualistas o globalistas, por otros conceptos sistemistas (comunidad y ecosistema, por

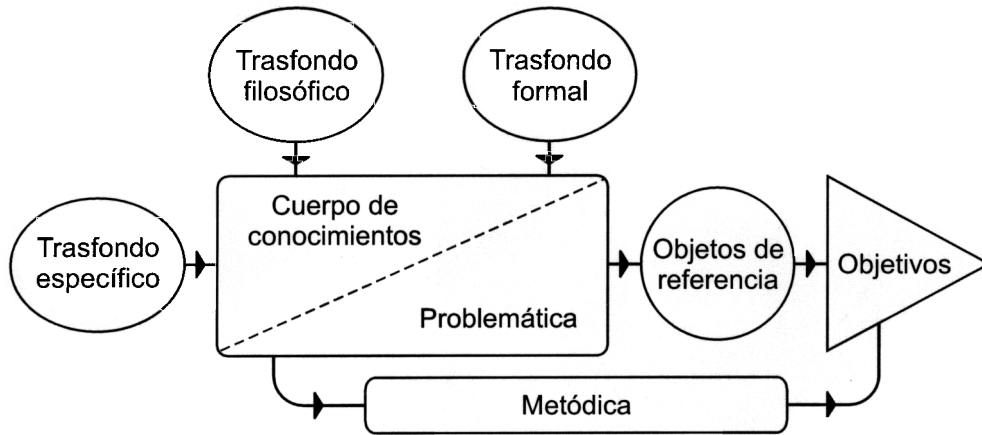


Fig. 1.- Esquema de los diferentes componentes que pueden ser distinguidos en cualquier ciencia o campo científico de investigación, entendido como un sistema conceptual.

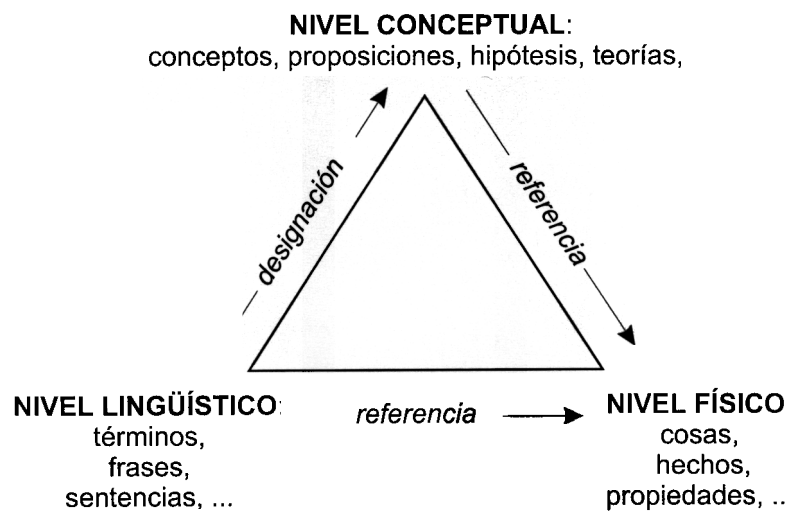


Fig. 2.- Esquema de los tres niveles de entidades, y sus respectivos componentes, que pueden ser distinguidos en cualquier ciencia. El significado de cualquier término depende de su designación y su referencia.

ejemplo); sin embargo, este cambio de planteamiento pocas veces ha sido llevado hasta el campo de la Tafonomía, ni siquiera por aquellos paleontólogos que utilizan conceptos sistemistas tales como los de “paleocomunidad” o “ecosistema del pasado”.

Los conceptos paleontológicos desarrollados desde un **planteamiento sistemista** son lógicamente más fuertes que los desarrollados desde planteamientos individualistas o globalistas. El planteamiento sistemista utilizado actualmente en Neontología y Paleobiología, aunque no es un planteamiento filosófico, justifica una ontología pluralista que considera las cosas investigadas no sólo como materia o energía, sino también como sistemas organizados que pueden experimentar procesos evolutivos y que son susceptibles de integración en sistemas más complejos. Algunos conocimientos tafonómicos recientemente publicados también presuponen una ontología de cosas cambiantes, aunque no son incompatibles con la ontología tradicionalmente utilizada según la cual los fósiles son cosas (o propiedades de los cuerpos rocosos) permanentes desde hace millones de años. Esta ontología pluralista incide en la epistemología y en la metodología de la Paleontología. Desde el punto de vista epistemológico, el planteamiento sistemista es incompatible con el **reduccionismo absoluto** que pretende explicar los hechos paleobiológicos o tafonómicos mediante argumentos físico-químicos. Además, muchos problemas científicos (relacionados con la teleología, el comportamiento, la organización, el control, la estabilidad, etc.) que son irresolubles desde el punto de vista del materialismo mecanicista pueden ser replanteados y resueltos científicamente mediante el enfoque sistemista. Desde el punto de vista metodológico, el planteamiento sistemista defiende la importancia de aplicar diferentes metodologías científicas según el nivel de integración de la realidad que sea considerado, y justifica la necesidad de explicar cada fenómeno haciendo referencia a las leyes que rigen en el correspondiente nivel de organización.

En contra de lo que podría parecer desde un punto de vista nominalista, el concepto de conservación tafonómica no es incompatible con un **planteamiento dinamicista**. El mantenimiento de una(s) propiedad(es) por una entidad tafonómica puede ocurrir mientras dicha entidad experimenta modificaciones. Sin embargo, desde un planteamiento dinamicista, en Tafonomía se puede utilizar una concepción alternativa de la realidad, según sea transformista o evolucionista, para interpretar los procesos de fosilización. La **concepción transformista** considera a los fósiles como restos o señales de organismos del pasado, como vestigios o relictos de organismos que han persistido en el transcurso del tiempo geológico. En cambio, para ser consecuentes con los presupuestos lógicos utilizados en Paleobiología y en Neontología, en Paleontología evolutiva consideramos las cosas investigadas como sistemas organizados que han podido experimentar procesos evolutivos y que son susceptibles de integración en sistemas más complejos. Desde esta **concepción evolucionista**, aceptamos que existen entidades tafonómicas de diferente nivel de organización. Y tanto las entidades tafonómicas individuales como las supraindividuales son tratadas como sistemas constituidos por componentes interrelacionados, en los cuales puede observarse su composición, estructura y ambiente externo. Es decir, del mismo modo que en la Teoría ecológica se consideran los sistemas ecológicos como constituidos por entidades biológicas y el medio natural en el que se desenvuelven, en la Tafonomía evolutiva consideramos los sistemas tafonómicos como integrados por entidades tafonómicas y su ambiente externo (entendiendo por ambiente externo el conjunto de objetos que no constituyen la entidad, pero cuyos cambios de propiedades actúan sobre ella o están influenciados por ella). La introducción del concepto de organización en Tafonomía lleva a considerar las entidades tafonómicas como sistemas, como conjuntos integrados, de funciones. Las diferentes estructuras de cualquier entidad tafonómica no son independientes, las modificaciones de unas repercuten en las otras, y la existencia de una entidad tafonómica no sólo depende de la realización de ciertas funciones sino también de la coordinación entre ellas. Este es el principio de totalidad de cualquier sistema. El logro de la fosilización, la conservación, sólo es posible por el equilibrio entre las partes encargadas de estas funciones y las condiciones exteriores. La Tafonomía debe estudiar la composición y la estructura de las entidades tafonómicas, y los procesos de producción y modificación de tales entidades.

Por las razones epistemológicas, lógicas y metodológicas mencionadas en los párrafos anteriores, es conveniente utilizar un planteamiento sistemista y evolucionista en las investigaciones tafonómicas y paleontológicas. Sin embargo, el descubrimiento o la identificación de procesos evolutivos (tafonómicos o paleobiológicos) o de entidades supraindividuales (tafonómicas o paleobiológicas) no ha de ser necesariamente factible o deseable en cualquier investigación paleontológica. La utilización de planteamientos individualistas o globalistas puede estar justificada, o ser la más adecuada, en algunos casos concretos. Ahora bien, debe tenerse en cuenta que mediante planteamientos individualistas o globalistas, y mediante conceptos individuales o de clase, sólo es posible reconstruir e interpretar estados y cambios de estado. Para reconstruir procesos evolutivos es necesario utilizar, además de conceptos individuales y de clase, conceptos relacionales y cuantitativos. Por estas razones, en cualquier trabajo paleontológico debe quedar claramente explicitado si los cambios de estado considerados entre las entidades investigadas (paleobiológicas o tafonómicas) tienen como correlato relaciones físicas entre ellas, o bien sólo son relaciones conceptuales establecidas para llevar a cabo su análisis e interpretación correspondiente.

TRASFONDO FORMAL

El rigor y la exactitud alcanzada por cualquier investigación paleontológica dependen de los **presupuestos lógicos y matemáticos** con los cuales ha sido realizada. La lógica formal proporciona los instrumentos conceptuales necesarios para el análisis del lenguaje científico, en tanto que el control matemático de los datos científicos permite investigar problemas y soluciones más concretas y contrastables. Hasta las clasificaciones resultan de analizar y sintetizar los datos disponibles, pero algunos de los principios de clasificación son exclusivamente de naturaleza lógica (e independientes del objeto de estudio y de la problemática planteada). A este respecto destacaremos que las clasificaciones metodológicamente más profundas y lógicamente más fuertes son las clasificaciones sistemistas, en las cuales las clases conceptuales están vinculadas por una o más relaciones que denotan relaciones reales.

Las relaciones investigadas en Paleontología son básicamente de dos clases: relaciones entre entidades paleobiológicas y relaciones entre entidades tafonómicas. La Paleontología se ocupa de hechos, cosas... no de ideas, y es una ciencia factual, no-formal, que presupone los principios de la lógica. Por ello, aunque no se puedan realizar análisis lógicos totales de las fórmulas que tienen contenido factual, cualquier fórmula paleontológica es susceptible de ser transformada en una fórmula lógicamente equivalente. El paleontólogo debe reconocer los tipos fundamentales de razonamientos y las reglas que permiten estimar la validez de estos. Como instrumentos conceptuales necesarios en la investigación paleontológica también deben ser considerados los conocimientos de lógica de la contrastación, explicación y predicción científica. Es gracias a los principios de la lógica formal por lo que en Paleontología podemos distinguir tres niveles de entidades (Fig. 2): nivel lingüístico (con términos, frases, sentencias ...), nivel conceptual (al que corresponden los conceptos, proposiciones ...) y nivel físico o real (al cual corresponden las cosas, hechos, propiedades, relaciones ...). Ahora bien, aunque la lógica formal permite distinguir entre las cosas y sus propiedades, no autoriza a suponer que existen cosas sin propiedades o propiedades sin cosa. Y decidir si las entidades del nivel conceptual o las del nivel físico deben ser consideradas o no desde el punto de vista sistemista es un problema metodológico a resolver en cada caso concreto.

Es conveniente señalar que en el muestreo y la descripción de las cosas, hechos, propiedades..., relevantes para la Paleontología es deseable llevar a cabo un control matemático de los datos. Por ejemplo, la utilización de conceptos estadísticos (paramétricos o no-paramétricos), durante las investigaciones paleontológicas, no sólo es recomendable sino también necesaria cuando la numerosidad de los datos disponibles tiene valores altos. Pero a veces se confunde el grado de significación de los datos numéricos tratados (la significación estadística o matemática) con la significación de los valores de las variables que representan propiedades de cosas (en este caso cosas paleontológicas). La significación paleontológica de los datos obtenidos está determinada por el sistema de conceptos

paleontológicos utilizado, en tanto que la significación estadística de dichos datos depende del sistema de conceptos matemáticos aplicado. La significación matemática de los datos obtenidos no garantiza la significación paleontológica de los mismos, ni implica una significación paleontológica concreta. Y, del mismo modo que los presupuestos matemáticos utilizados en las investigaciones paleontológicas carecen de implicación paleontológica, los presupuestos lógicos tampoco tienen implicación paleontológica alguna. Los razonamientos paleontológicos (sean inductivos, deductivos o analógicos) deben ser formalmente válidos, pero la validez formal de los razonamientos no justifica su validez teórica; éste es el motivo por el cual algunos razonamientos tafonómicos son erróneos, aunque sean estructuralmente equivalentes a razonamientos paleobiológicos o biológicos teóricamente válidos.

TRASFONDO ESPECÍFICO

La Paleontología se basa en la Paleobiología y la Tafonomía, en tanto que la Biología está basada en Neontología y Paleobiología. El trasfondo específico de la Paleobiología es la Neontología y la Tafonomía, mientras que en el trasfondo específico de la Tafonomía se encuentran la Paleobiología, la Estratigrafía y la Petrología (entre otras Ciencias Geológicas). Es decir, la Paleobiología y la Tafonomía se construyen con ayuda de otros (sub-) sistemas conceptuales científicos y de componentes originales. Al afirmar que “se basa en” no queremos significar que “incluye a”, sino que “necesita de”. Los conocimientos paleobiológicos son necesarios tanto en Biología como en Paleontología. Pero es evidente que para explicitar los datos, las hipótesis o las teorías de otros campos de investigación que son utilizados en una ciencia concreta se requiere haber establecido previamente los límites de la ciencia en cuestión. Para llevar a cabo esta delimitación pueden ser utilizados criterios epistemológicos, lógicos, paleontológicos y/o metodológicos.

Los desacuerdos entre diferentes científicos respecto a los límites de alguno de los campos de investigación que acabamos de mencionar no suelen ser una consecuencia de utilizar arbitrariamente dichos criterios, sino debido a que también emplean criterios sociológicos como pueden ser la prioridad de un campo de investigación defendida con criterios políticos de desarrollo, y la conveniencia o la justificación administrativa de adquirir unos conocimientos concretos para ejercer un determinado papel en la sociedad. La utilización de tales criterios sociológicos es conveniente, e incluso puede llegar a ser necesaria en algunas situaciones concretas, pero los sistemas curriculares así establecidos no pueden ser utilizados como criterio para demarcar sistemas conceptuales científicos. Si se aplican criterios sociológicos para establecer sistemas curriculares, algunos sistemas conceptuales deberán ser incluidos en diferentes sistemas curriculares, porque los subsistemas que integran cada sistema conceptual científico no pueden ser incluidos en sistemas curriculares diferentes sin poner en peligro la viabilidad del sistema conceptual al cual pertenecen. Por estas razones, en el presente capítulo no se pretende justificar una clasificación de las posibles disciplinas paleontológicas, sino concretar en la medida de lo posible cuáles son los componentes fundamentales del sistema conceptual que llamamos Paleontología y qué lugar ocupa la Tafonomía en dicho sistema.

CUERPO DE CONOCIMIENTOS

El término tafonomía es el más utilizado para designar la disciplina paleontológica que estudia los procesos de fosilización y la formación de los yacimientos de fósiles. Sin embargo, otras disciplinas próximas han sido propuestas y nominadas (Fig. 3). La complejidad de los problemas planteados y resueltos por la Tafonomía ha aumentado mucho durante los últimos años (cf. MÜLLER, 1979; BEHRENSMEYER & HILL, 1980; PAUL, 1980; DODD & STANTON, 1981; SHIPMAN, 1981; JANIN, 1983; BEHRENSMEYER & KIDWELL, 1985; SEILACHER *et al.*, 1985; WHITTINGTON & CONWAY MORRIS, 1985; ASSOCIATION PALÉONTOLOGIQUE FRANÇAISE, 1986; BRETT & BAIRD, 1986; KIDWELL & BEHRENSMEYER, 1988; PINNA, 1988; SPEYER & BRETT, 1988; WILSON, 1988; SCHWARCZ *et al.*, 1989; ANDREWS, 1990; BRIGGS & CROWTHER, 1990; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1990, 1992; ALLISON & BRIGGS, 1991; DONOVAN, 1991; GOLDRING, 1991; FERNÁNDEZ-JALVO, 1992; GALL & GRAUVOGEL-STAMM, 1992; ALCALÁ

MARTÍNEZ, 1994; LYMAN, 1994; KIDWELL & FLESSA, 1996; MELÉNDEZ HEVIA *et al.*, 1996; MELÉNDEZ HEVIA, 1997; DONOVAN & PAUL, 1998; FREGENAL MARTÍNEZ, 1998; ARRIBAS HERRERA, 1999; MARTIN, 1999).

La Tafonomía, la Paleobiología, la Biocronología y la Neontología han desarrollado diferentes cuerpos de conocimientos. La Paleobiología puede ser considerada como un subsistema conceptual de la Paleontología en el que se integran los conocimientos de Paleoecología, Paleobiogeografía y Paleontología Evolutiva. Respecto a esta idea no parecen existir detractores y su validez ha sido defendida por escrito en repetidas ocasiones. La Biocronología estudia las relaciones espacio-temporales entre las entidades tafonómicas y/o las entidades paleobiológicas. Los argumentos expuestos por numerosos autores en defensa de la Tafonomía como requisito indispensable para la Paleoecología, sin embargo, no parecen haber trascendido a otras disciplinas paleobiológicas, y sólo en ocasiones se consideran los datos tafonómicos como relevantes para llevar a cabo estudios de Paleontología Evolutiva o de Paleobiogeografía. La Tafonomía, en sentido estricto, es un subsistema conceptual de la Paleontología, que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil. Esta disciplina científica es lo que SHIPMAN (1981) ha denominado Paleotafonomía, y lo que SIMPSON (1983) ha propuesto agrupar junto a otras disciplinas científicas bajo la denominación de **Tafología**. Los conocimientos tafonómicos también son relevantes para estudiar los restos y/o señales de las entidades biológicas actuales, dentro del sistema conceptual que la escuela alemana denominó a principios de este siglo "Actuopaleontología" ("*Aktuopaläontologie*", "*Actualistic Paleontology*"). En los últimos lustros también los arqueólogos han comenzado a utilizar conocimientos y métodos tafonómicos en sus investigaciones (BEHRENSMEYER & KIDWELL, 1985; BLASCO SANCHO, 1992, 1995). Los conocimientos de interés tafonómico generados mediante el estudio de restos y/o señales de entidades biológicas actuales o en las investigaciones arqueológicas han sido denominados Neotafonomía por SHIPMAN (1981). En consecuencia, teniendo en cuenta las interrelaciones de los conocimientos tafonómicos con los de otras ciencias, podemos afirmar que la Tafonomía sirve a, y es servida por, otros sistemas conceptuales científicos. Los campos de investigación llamados Neotafonomía y Paleotafonomía son distintos y cada uno de ellos debe ser denotado por su nombre; pero la utilización del término Neotafonomía no obliga a, ni justifica, sustituir el término Tafonomía por un sinónimo más reciente como "Paleotafonomía".

Tres clases de acontecimientos han sido tradicionalmente utilizados para distinguir las principales fases de la historia de cualquier fósil: la muerte, el enterramiento y el descubrimiento. La mayoría de los paleontólogos actuales distinguen dentro del sistema conceptual de la Tafonomía dos subsistemas que son denominados Bioestratinomía y Fosildiagénesis. Los diferentes procesos ocurridos desde la muerte de un organismo hasta su descubrimiento suelen ser agrupados en dos categorías: los procesos bioestratinómicos y los procesos fosildiagénéticos. De acuerdo con los trabajos de LAWRENCE (1968, 1971, 1979), a menudo se afirma que la Bioestratinomía se ocupa de los procesos experimentados por los organismos después de su muerte y antes de su enterramiento final; de hecho, muchos paleontólogos definen la Tafonomía como el estudio de los procesos postmortem. Sin embargo, estos criterios de demarcación del dominio de aplicabilidad de la Tafonomía restringen excesivamente el significado del concepto de fósil y el alcance científico de la Paleontología. Las principales objeciones que se pueden hacer al respecto conciernen a la utilización del término muerte:

1) Al igual que los términos vida y no-vida, el término muerte carece de correlato real y no tiene validez como criterio de demarcación en Paleontología cuando es utilizado para designar un concepto abstracto. Cuando el término muerte pretende ser utilizado con significado concreto, no-ambiguo, debe ser precisada su significación mediante criterios o reglas de decisión que permitan contrastar si un organismo está o no vivo, porque es un término no-definido. Ahora bien, si una vez precisada su significación el término muerte es utilizado para denotar una propiedad individual (como el tener actividad metabólica o cerebral), entonces se excluye de la investigación paleontológica cualquier entidad paleobiológica supraindividual (poblaciones, comunidades, ecosistemas, etc.).

2) La distinción tautológica que se hace en estos casos entre ser vivo y ser muerto lleva implícita la aceptación de que la muerte es un cambio de estado experimentado por una entidad biológica. De hecho, a menudo se habla en Paleontología de entidades biológicas fósiles o de taxones fósiles concretos, entendiendo que el adjetivo fósil explicita que dichas entidades biológicas han adquirido al menos una propiedad diferencial respecto a sus propiedades originales y han experimentado un cambio de estado, o que se trata de entidades biológicas pretéritas que han persistido. Sin embargo, hasta en los casos de organización más simple, los fósiles no son entidades biológicas que han cambiado de estado, ni entidades biológicas pretéritas, sino entidades generadas por entidades paleobiológicas o por entidades previamente conservadas y, en cualquier caso, son entidades actuales observables (directa o indirectamente).

3) La muerte de un organismo no es una condición necesaria y previa para la existencia de cualquier resto y/o señal de una entidad biológica. Algunos fósiles o entidades registradas han sido generados por la actividad de entidades biológicas pretéritas que persistieron después de dar lugar a los correspondientes restos y/o señales. Si aceptamos el criterio tradicional de demarcación entre Tafonomía y Paleoecología, deberíamos excluir de los estudios tafonómicos y paleoecológicos las señales generadas por la actividad de las entidades paleobiológicas y numerosos restos, tales como exuvios, hojas, esporomorfos o mudas.

4) Como criterio de demarcación entre Tafonomía y Paleoecología o Paleobiología tradicionalmente ha sido utilizado un acontecimiento único, irreplicable y exclusivo de los organismos. Pero en realidad cualquier entidad biológica, individual o supraindividual, puede haber dado lugar en repetidas ocasiones a diferentes evidencias de su existencia. Más aún, en principio, una entidad biológica o una entidad tafonómica pueden dar lugar a restos y/o señales, taxonómica o parataxonómicamente determinables, en múltiples ocasiones y en diversas condiciones ambientales.

5) Por último, si en los análisis tafonómico-paleoecológicos no se sobrepasa el nivel individual, las interpretaciones paleontológicas serán necesariamente individualistas; y si las diferentes asociaciones estudiadas son consideradas como conjuntos de individuos de la misma clase, cada una de las cuales puede ser identificada usando como criterio diagnóstico una o más propiedades individuales, entonces las interpretaciones serán globalistas; en ambos casos, cualquier referencia a entidades paleobiológicas supraindividuales sólo será una hipótesis auxiliar que no ha sido contrastada.

A fin de resolver estas incongruencias entre el dominio de aplicabilidad de la Paleontología, pretendido por la mayoría de los paleontólogos, y el criterio de demarcación utilizado en Tafonomía, hemos propuesto el término **producción biogénica** para denotar el proceso tafonómico-paleoecológico por el cual, y a partir de entidades paleobiológicas, se han generado entidades tafonómicas. Dicha producción biogénica puede implicar la muerte de una entidad paleobiológica y/o la realización de restos y/o señales por parte de una entidad paleobiológica. El proceso tafonómico por el cual, y a partir de entidades tafonómicas, se han generado nuevas entidades tafonómicas lo denotamos con el término **producción tafogénica**. Cada uno de los restos o señales que llamamos fósiles pudo haber sido producido al morir un organismo, cuando una entidad biológica del pasado realizaba alguna actividad o a partir de otros restos preexistentes. En conclusión, el acontecimiento o proceso por el cual ha sido generado cada uno de los restos y/o señales que llamamos fósiles no ha de estar necesariamente relacionado con la muerte de un organismo y puede ser denotado de manera más adecuada con el término **producción** (Fig. 4).

De acuerdo con estas observaciones se puede afirmar que la Tafonomía se ocupa de las modificaciones que han experimentado las entidades tafonómicas, desde su producción biogénica o tafogénica hasta la actualidad. En esta afirmación se acepta implícitamente que cualquier entidad registrada sólo está limitada espacio-temporalmente en los cuerpos rocosos actuales del registro estratigráfico. Las entidades tafonómicas o las entidades conservadas también pueden ser consideradas

como limitadas espacio-temporalmente pero, a diferencia de las entidades registradas, han podido desaparecer o ser destruidas. Las **entidades registradas** constituyen las evidencias observables de entidades paleobiológicas, y son el resultado de los procesos de fosilización que han actuado sobre entidades previamente producidas y conservadas. Las **entidades producidas** son el resultado del proceso de producción (biogénica o tafogénica). Tanto las entidades producidas como las entidades registradas son entidades conservadas, entidades tafonómicas, que respectivamente se encuentran en el estado de fosilización inicial y actual. Cada entidad de uno de estos tipos (paleobiológica, producida, conservada, registrada) debe ser distinguida de las **entidades obtenidas**, que son las evidenciadas en cualquier entidad registrada. Dicho de otro modo, las entidades obtenidas son entidades observadas, en tanto que las entidades registradas son entidades observables (directa o indirectamente).

Otros problemas para demarcar el cuerpo de conocimientos que denominamos tafonomía obedecen a las vicisitudes de la Bioestratinomía y la Fosildiagénesis durante su desarrollo histórico (Fig. 5). El término “bioestratinomía” fue propuesto para denotar el estudio de la manera en que los fósiles llegan a estar orientados y dispuestos en las rocas. Más tarde, diferentes autores sustituyeron el vocablo original por el de “bioestratinomía” para hacerlo análogo al de estratigrafía; pero algunos autores han seguido utilizando el vocablo original, por razones de eufonía y de prioridad nomenclatural. En la actualidad prevalece el uso del segundo término. La Bioestratinomía originalmente trataba con la idiobiología (a saber, el estudio de los organismos como individuos); sin embargo, a partir del trabajo de WASMUND (1926) la Bioestratinomía desarrolló un enfoque biosociológico-biocenológico que permite la interpretación del modo y dirección de transporte y las causas de muerte en asociaciones fósiles alóctonas (MÜLLER, 1979). En la segunda mitad de este siglo, los estudios bioestratinómicos pasaron a ocuparse de una fase de los procesos de fosilización, que comienza con la lucha a muerte de un organismo y termina con el enterramiento final y la ordenación del animal muerto o moribundo, o de sus restos desarticulados (MÜLLER, 1963; LAWRENCE, 1968; 1979). Teniendo en cuenta estos significados, la Bioestratinomía es una disciplina paleontológica. No obstante, algunos autores han destacado las aplicaciones de la Bioestratinomía a otras Ciencias Geológicas, en vez de su utilidad para lograr los objetivos cognoscitivos de la Paleontología. Por ejemplo, se ha señalado que las relaciones espaciales de los restos fósiles entre sí y con el sedimento que los incluye conciernen a la Bioestratinomía; en las investigaciones bioestratinómicas se utilizan los fósiles como partículas sedimentarlas, estandarizadas en tamaño y forma, para reconstruir los procesos sedimentarios (SEILACHER, 1973; 1984).

RICHTER (1928, 1929) distinguió una nueva disciplina científica, diferente de la Bioestratinomía y de la Paleobiología, para el estudio de la muerte y enterramiento actual de los organismos, que denominó “Actuopaleontología”. A su vez, distinguió varias secciones en este nuevo campo de investigación: la Tanatología (que se ocupa del estudio de las causas de muerte y sus consecuencias directas), la Necrología (o estudio de las alteraciones de los cuerpos muertos, antes de la diagénesis de las rocas) y la Bioestratinomía (entendiéndola como el estudio del modo de enterramiento).

El término “fosildiagénesis” fue propuesto para la disciplina que explora la historia post-enterramiento de los restos orgánicos (MÜLLER, 1963). Hasta los años sesenta del presente siglo, la diversidad de planteamientos, la divergencia de objetivos (básicos y aplicados), así como la heterogeneidad de los objetos estudiados contribuyeron a multiplicar las disciplinas científicas que de alguna manera se ocupaban de los procesos de alteración y enterramiento de entidades biológicas (históricas y/o actuales). Contra esta tendencia fue propuesta una nueva clasificación que unificaba los diferentes estudios relativos a la fosilización en una sola disciplina científica llamada Tafonomía, distinguiendo dos categorías subordinadas: la Bioestratinomía y la Fosildiagénesis. Esta proposición fue defendida por LAWRENCE (1968, y posteriores), y ha sido ampliamente utilizada. Sin embargo, en esta clasificación se modificaron los significados originales de los términos tafonomía, bioestratinomía y fosildiagénesis. La Fosildiagénesis fue inicialmente entendida como el estudio de los procesos experimentados por los restos y/o señales organógenos mientras han estado enterrados o como la fase de la fosilización posterior al enterramiento. En cambio, muchos autores entienden la Fosildiagénesis

TEMAS DE TAFONOMÍA

Producción biogénica - muerte		Enterramiento inicial		Desenterramiento inicial		Enterramiento final		Desenterramiento final - descubrimiento		
Fosilización									LYELL, 1833	
Bioestratinomía									WEIGELT, 1919	
Acumulación (concentración)		Enterramiento (transporte y sedimentación)		Fosilización (mineralización y diagénesis)					EFREMOV, 1940	
Tafonomía										
Necrolisis		Fosildiagénesis		Fosildiagénesis					MÜLLER, 1950, 1963, 1979	
Bioestratinomía										
Fosilización (Tafonomía)										
Bioestratinomía						Fosildiagénesis			LAWRENCE, 1968	
Tafonomía										
Bioestratinomía		Prefosilización		Fosilización o Fosildiagénesis					SEILACHER, 1973	
Tafonomía										
Sedimentación I		Diagénesis I		Sedimentación II		Diagénesis II				SEILACHER, 1984
Tafonomía										
Necrología		Bioestratinomía			Diagénesis				BEHRENSMEYER & KIDWELL, 1985	
Tafonomía										
Necrolisis		Prefosilización		Bioestratinomía		Fosilización Meteorización		Fosildiagénesis		SEILACHER, 1992, 1995
Tafonomía										

Fig. 5.- Diferentes sistemas de clasificación utilizados para interpretar los episodios de desenterramiento ocurridos antes del enterramiento final y para distinguir distintas disciplinas científicas relacionadas con los procesos de fosilización.

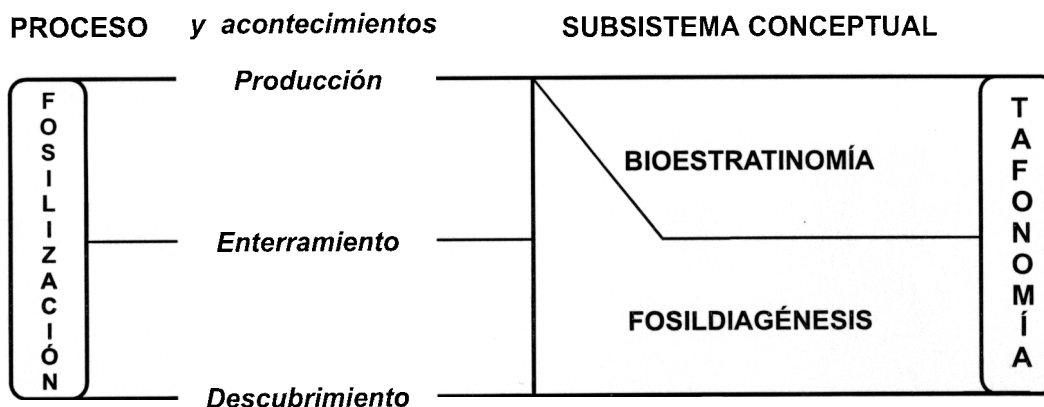


Fig. 6.- Esquema de los diferentes subsistemas conceptuales de la Paleontología que se refieren a los procesos de fosilización. En general, los datos bioestratinómicos y los fosildiagenéticos conocidos de una entidad registrada concreta constituyen los conocimientos tafonómicos obtenidos de dicha entidad, pero pueden existir entidades registradas que no han estado sometidas a procesos bioestratinómicos (Fernández López, 1988a).

como una fase de la fosilización que comienza después del enterramiento final de los restos.

En los estudios paleontológicos actuales se suelen distinguir dos etapas en los procesos de fosilización, según sean anteriores o posteriores al enterramiento (Fig. 6). La **Bioestratinomía** se ocupa de las modificaciones experimentadas por las entidades tafonómicas desde la producción biogénica hasta el enterramiento. La **Fosildiagénesis** se ocupa de los procesos post-enterramiento experimentados por las entidades tafonómicas. Además, debe tenerse en cuenta que algunos fósiles o entidades registradas no han experimentado procesos bioestratinómicos; éste es el caso, por ejemplo, de las entidades tafonómicas cuya producción biogénica ha tenido lugar dentro de materiales de la litosfera (organismos enterrados vivos, o restos y señales producidos en el interior de los sedimentos, por ejemplo). En consecuencia, la Bioestratinomía es una parte de la Tafonomía, pero la fosilización de una entidad producida no requiere de modificaciones bioestratinómicas. Sin embargo, esta clasificación de los procesos de fosilización en dos etapas posibles y consecutivas es ambigua cuando hay que tratar procesos de desenterramiento ocurridos antes del enterramiento final. De acuerdo con el significado original, la Fosildiagénesis se ocupa de los procesos ocurridos después del enterramiento inicial. Los procesos de reelaboración tafonómica, que implican el desenterramiento y desplazamiento de entidades tafonómicas, deben ser considerados como procesos fosildiagenéticos; de lo contrario, las fases de desenterramiento de restos tendrían que ser entendidas como fases no-fosildiagenéticas, y esto, a su vez, implicaría que la Fosildiagénesis es una parte de la Bioestratinomía o que las fases fosildiagenéticas pueden ser múltiples y estar precedidas o seguidas de diferentes fases bioestratinómicas (lo cual no es cierto de acuerdo con el sistema de clasificación más aceptado en la actualidad). Por otra parte, debe tenerse en cuenta que el problema de establecer el límite entre la Bioestratinomía y la Fosildiagénesis, entendidas como el estudio de dos etapas consecutivas de la fosilización, deja de ser relevante si se considera que la fosilización es un proceso no-lineal.

DOMINIO DE APLICABILIDAD

El objeto de estudio de cualquier investigación tafonómica debe ser algo real o material, por razones metodológicas. Sin embargo, si son analizados los objetos considerados en la actualidad como fósiles, se puede afirmar que tales objetos no están constituidos necesariamente por materia orgánica. Lo que puede ser llamada **materia fósil** no es un tipo de materia orgánica. La distinción entre materia orgánica y materia inorgánica no sirve como criterio para demarcar el concepto de fósil. Además, cualquier fósil carece de las características diagnósticas de las entidades biológicas como son, por ejemplo, el metabolismo o la viabilidad. En consecuencia, la materia fósil no es un tipo de, o lo mismo que, la materia orgánica o la materia viva. Las entidades que llamamos fósiles no son entidades biológicas ni paleobiológicas, aunque portan información paleobiológica y han sido generadas directa o indirectamente por entidades biológicas del pasado. Esta afirmación no es trivial, como puede comprobarse por la diversidad de usos y significados que se le da al término fósil en los trabajos paleontológicos publicados. Quizás pudo ser adecuado hablar de organismos fósiles o de especies fósiles, y decir que "los organismos o las especies no dejan de ser entidades biológicas por estar conservadas en las rocas", cuando se dudaba del origen orgánico de los fósiles, de la evolución orgánica, de la importancia de los fósiles para averiguar la antigüedad relativa de los cuerpos rocosos del registro estratigráfico, o se desconocía los fenómenos de extinción biológica, pero esas afirmaciones son literalmente incongruentes con los conocimientos biológicos y paleobiológicos aceptados en la actualidad.

La aceptación del postulado de producción limita las investigaciones tafonómicas a las **entidades tafonómicas**, que son (para-)taxonómicamente significativas y determinables. Por consiguiente, quedan excluidos del dominio de la Tafonomía otros objetos del registro geológico (como son, por ejemplo, los pseudofósiles y la materia viva, aunque sea de un grado de organización mínimo) además de las entidades biológicas del pasado. De lo contrario, si se postula que los fósiles son entidades biológicas que han cambiado de estado, sería necesario justificar el principio de continuidad de la fosilización por la

persistencia de las entidades paleobiológicas, y admitir que los objetos llamados organismos pueden tener o no propiedades diagnósticas como el metabolismo y la viabilidad. De estos dos postulados, el primero (que los fósiles son entidades biológicas que han cambiado de estado) sólo es una petición de principio mediante la cual se presupone lo que necesita ser inferido. El segundo postulado (que los organismos pueden tener o no metabolismo o viabilidad) es inaceptable desde el punto de vista biológico. Las entidades tafonómicas portan información paleobiológica, y han sido generadas directa o indirectamente por entidades paleobiológicas, pero no son entidades paleobiológicas. Como una consecuencia de aceptar la llamada teoría del origen orgánico de los fósiles o lo que puede ser llamado el postulado tafonómico de producción, la conservación tafonómica es una propiedad de las entidades tafonómicas, no de las entidades paleobiológicas, y carece de sentido cualquier referencia al potencial de conservación, a la conservabilidad o al estado de conservación de las entidades biológicas del pasado.

Desde el punto de vista sistemista, podemos decir que la materia fósil o cualquier entidad fósil tiene existencia real si, y sólo si, sus constituyentes son reales. Las entidades llamadas fósiles pueden ser entendidas como sistemas concretos que tienen alguna(s) propiedad(es) física(s); por ejemplo, la de estar compuestas por objetos materiales, la de tener una ubicación espacio-temporal, y la de transformar energía. Además, cualquiera de estas entidades fósiles o tafonómicas puede ser analizada teniendo en cuenta su composición, estructura y ambiente externo. La conservación tampoco es inmaterial, si es entendida como un proceso experimentado, o como un estado alcanzado, por una entidad tafonómica. Y cualquier estado o proceso de una de estas entidades es susceptible de ser analizado desde los puntos de vista taxonómico, funcional y evolutivo. Estos tres puntos de vista tienen en cuenta respectivamente las relaciones de parentesco de la(s) entidad(es) paleobiológica(s) a partir de la(s) cual(es) ha(n) sido generadas la(s) entidad(es) tafonómicas, las relaciones de esta(s) última(s) con el ambiente externo inmediato, y sus relaciones con el conjunto de ambientes particulares a los cuales ha(n) estado sometida(s). Nótese que cualquiera de las entidades que llamamos fósiles ha de ser (para-) taxonómicamente significativa, pero no es necesario que sus constituyentes también posean esta cualidad. En consecuencia, el ser fósil puede ser una propiedad emergente, no resultante, respecto a los componentes de una entidad tafonómica concreta; y el estado de conservación de dicha entidad también puede ser entendido como un sistema material, aunque no físico, caracterizado mediante propiedades emergentes tales como la de difundir y generar información.

Las entidades biológicas actuales y las pretéritas son, respectivamente, el dominio de aplicabilidad de la Neontología y de la Paleobiología. La Tafonomía se ocupa de las entidades tafonómicas, desde los elementos conservados hasta las asociaciones conservadas, los tafosistemas y el registro fósil. La entidad tafonómica de máximo nivel de organización está constituida por todos los restos y/o señales que están en la litosfera y que corresponden a entidades paleobiológicas; esto es lo que frecuentemente ha sido llamado **registro fósil**. La entidad registrada de menor nivel de organización es cualquier resto o señal (para-) taxonómicamente determinable que está en el registro estratigráfico; esto es lo que hemos llamado **elemento registrado**. Una **asociación registrada** puede ser entendida como un grupo de restos y/o señales de entidades paleobiológicas, generado por representantes de uno o más taxones, y cuyos elementos constituyentes coinciden en el registro estratigráfico, interactúan entre sí e influyen o están influenciados por su ambiente externo. Más concretamente, si admitimos que, a nivel individual, cualquier conjunto de elementos producidos consta de elementos únicos y distintos (es decir, que no hay dos elementos registrados o conservados que sean iguales); y si admitimos que, a nivel poblacional, existen clases de elementos con una composición y estructura que las hacen ser funcionalmente distintas, y cuyos elementos constituyentes interactúan y son capaces de dar lugar a elementos de su misma clase (para-)taxonómicamente determinable; entonces a dichas clases funcionalmente distintas podemos llamarlas **tafones**. Nótese que el concepto de tafón tiene analogías estructurales con el concepto de taxón del nivel especie. Para contribuir a que dichas analogías sean más intuitivas, a los diferentes grupos o conjuntos de elementos conservados que representan a un mismo tafón y que están espacialmente separados podemos llamarles **poblaciones tafónicas**. Por otra parte, también es importante destacar que cualquier tafón ha de estar representado al menos por una población

tafónica, y, en este sentido, los tafones pueden ser considerados como entidades históricas limitadas espacio-temporalmente.

Por tanto, aunque las categorías de la jerarquía tafonómica sólo son clases conceptuales, los tafones no son necesariamente grupos lógicos sin correlato real. Los elementos conservados, las poblaciones tafónicas y las asociaciones conservadas, son entidades relacionadas entre sí en niveles ascendentes de la **jerarquía tafonómica** (Fig. 7); y en cada nivel de organización rigen unas reglas de control del comportamiento de las entidades tafonómicas.

Como corolario de las proposiciones anteriores podemos afirmar que cada resto o señal que está en el registro estratigráfico no ha necesitado de una producción independiente de la de los demás y a costa de un organismo distinto. Por ello conviene distinguir entre elementos registrados y ejemplares registrados. Un elemento registrado es cualquier resto o señal (para-)taxonómicamente determinable que está en el registro estratigráfico. Los elementos registrados que corresponden a un solo organismo representan un único **ejemplar registrado** (Fig. 8). Cada organismo puede haber dado lugar a un número finito (concreto o no) de elementos conservados, pero solamente a un ejemplar conservado y, sea un ejemplar o un elemento, estarán completos o incompletos en el registro fósil. La razón principal por la cual son de interés estos dos conceptos es porque permiten estimar cuál ha sido el **número mínimo de individuos** que han dado lugar a un número concreto de elementos registrados. Nótese que los términos resto, señal, elemento registrado o asociación registrada designan conceptos descriptivos, en tanto que los términos “ejemplar registrado” o “número mínimo de individuos” designan conceptos interpretativos. Y la significación de cualquiera de estos términos en cada caso concreto no sólo depende del objeto de referencia, sino también del nivel de análisis adoptado. La numerosidad de elementos y ejemplares registrados en una muestra concreta puede ser diferente según el nivel de análisis utilizado para cada nivel de organización; por ejemplo, cada uno de los restos esqueléticos que forman parte de un coprolito, o cada coprolito, puede ser considerado como un ejemplar si corresponde a un organismo distinto.

Un error que a veces se comete en las investigaciones paleontológicas es confundir las referencias con las evidencias. Al igual que en otros sistemas conceptuales científicos, en Paleontología no se pueden aceptar como válidas las conjeturas incontrastables. El conocimiento científico se desarrolla mediante hipótesis fundadas en datos disponibles que son susceptibles de contrastación intersubjetiva. El registro fósil y las entidades registradas de otros niveles de organización constituyen las **evidencias paleontológicas** observables, en tanto que las entidades paleobiológicas, las entidades producidas y lo perdido durante la alteración tafonómica, por ejemplo, son **referencias paleontológicas** inobservables (que han de ser contrastables para poder ser aceptables).

Que los fósiles pueden ser considerados como partículas sedimentarias de naturaleza especial es una idea utilizada por numerosos autores para llevar a cabo las interpretaciones tafonómicas, pero carece de justificación teórica. Si aceptásemos como válida esta idea, tendríamos que excluir del campo de investigación de la Paleontología a la mayoría de las señales y a muchos restos de entidades biológicas pretéritas, porque el proceso de fosilización no implica que los restos o señales producidos por entidades paleobiológicas hayan sido sedimentados. En algunos casos concretos, la fosilización puede ser exclusivamente de información y no de materia. Para este proceso de entrada de información en la litosfera, a partir de la biosfera, que puede estar o no acompañada de materia y que no implica sedimentación puede utilizarse el término **acumulación** propuesto por EFREMOV (1950). Es decir, cualquier elemento registrado ha tenido que ser acumulado dentro de, o en materiales de la litosfera (sedimentarios o no-sedimentarios), y no es necesario que haya sido sedimentado después de ser producido. También es conveniente discernir entre este proceso tafonómico de acumulación y la concentración de elementos tafonómicos. La **acumulación tafonómica** es un proceso al cual ha estado sometida cualquier entidad registrada, en tanto que la **concentración** de elementos conservados sólo es una propiedad actual (es decir, una propiedad no-disposicional) de las asociaciones registradas, o de las asociaciones conservadas. Además, hay dos procesos tafonómicos que pueden afectar a las entidades

COMPONENTES TAFONÓMICOS		SISTEMAS TAFONÓMICOS	
Asociación conservada	+	Ambiente externo	= Tafosistema
Población tafónica	+	Ambiente externo	= Sistema tafonómico poblacional
Elemento conservado	+	Ambiente externo	= Sistema tafonómico elemental

Fig. 7.- Relaciones entre las entidades tafonómicas de los distintos niveles de organización de la jerarquía tafonómica, desde los elementos conservados hasta las asociaciones conservadas y sus correspondientes sistemas tafonómicos (Fernández López, 1988a).

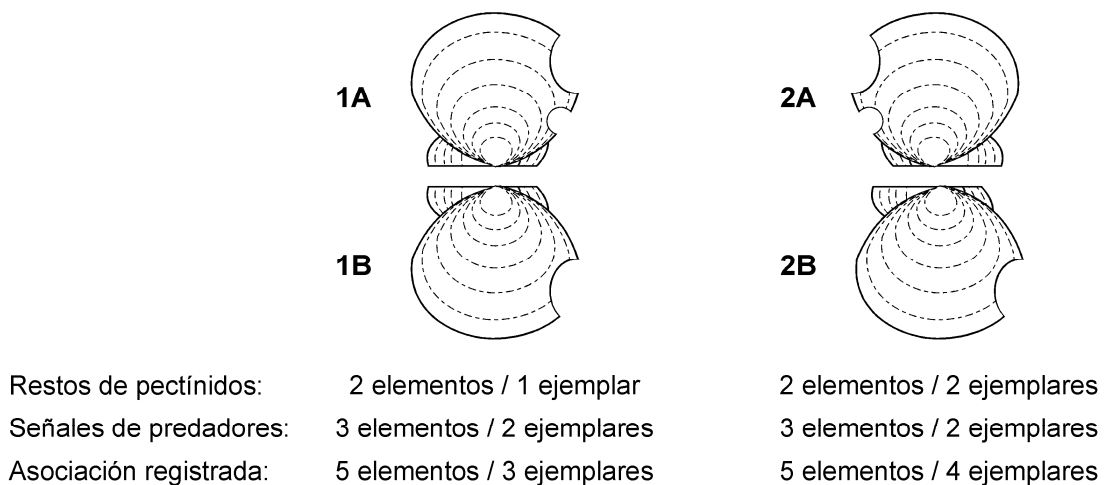


Fig.8.- Esquema de dos muestras paleontológicas (1 y 2) para ejemplificar los conceptos de resto, señal, elemento registrado, ejemplar registrado y asociación registrada. En la muestra-1 hay restos de las dos valvas desarticuladas de un pectínido, mientras que en la muestra-2 los dos restos de pectínidos pertenecen a sendos organismos. Además, en la muestra-1 hay tres señales de predadores producidas al menos por dos mordeduras distintas, mientras que en la muestra-2 las tres señales fueron producidas por tres mordeduras diferentes. Teniendo en cuenta también las señales de mordedura, hay 5 elementos registrados en cada muestra. Las correspondientes asociaciones están constituidas por cinco elementos, que pertenecen a dos tafones, pero la primera muestra está representada por tres ejemplares y la segunda por cuatro (Fernández López, 1988a).

tafonómicas después de haber sido acumuladas: la resedimentación y la reelaboración. La resedimentación consiste en el desplazamiento sobre el sustrato antes de ser enterrados, de elementos previamente acumulados; este desplazamiento no ha de ser necesariamente lateral (por transporte sobre el sustrato) y puede ocurrir prácticamente en el mismo lugar de acumulación. Como corolario de estas tres modalidades de transferencia de información biológica y materia (para-)taxonómicamente determinable, los distintos estados mecánicos de conservación en que se pueden encontrar los elementos conservados después de su enterramiento final sólo son tres: acumulado, resedimentado y reelaborado (Fig. 35). Este sistema de clasificación de los elementos registrados, que considera como posibles tres estados mecánicos de conservación indicativos de una secuencia evolutiva, posibilita una ordenación secuencial (correlacionable con una secuencia temporal del proceso de fosilización) de las diferentes clases de resto y señales presentes en cada asociación concreta (Fig. 47).

En los estudios tafonómicos no deben ser confundidos el sedimento, las partículas sedimentarias o los cuerpos rocosos (que actúan como transmisores de información paleobiológica) con las propiedades ambientales del tafosistema (que actúan como agentes alterativos). El análisis tafonómico-paleoecológico de una asociación registrada y su ambiente externo, es decir, de un tafosistema concreto, permite averiguar datos relativos a las modificaciones que ha experimentado durante los procesos de fosilización y producción. Pero el estudio de un cuerpo rocoso como transmisor de información paleobiológica requiere de datos tafonómico-paleoecológicos que permitan descodificar la información registrada en él. Sólo si ha sido realizado un análisis tafonómico-paleoecológico previo, los fósiles o los elementos registrados pueden ser investigados como partículas sedimentarias de naturaleza especial para interpretar su estado actual en el registro estratigráfico. Por tanto, se requiere de datos tafonómico-paleoecológicos para abordar los problemas relativos al comportamiento de los fósiles como partículas sedimentarias o para plantear problemas relativos al comportamiento de los cuerpos rocosos como transmisores de información paleobiológica.

Por otra parte, cada uno de los sistemas reales que constituyen el objeto de referencia de la Tafonomía, la Paleobiología y la Neontología es independiente, en el sentido de disociable, de los otros. Los conocimientos paleobiológicos conciernen a entidades biológicas cuya realidad es histórica, en tanto que los conocimientos tafonómicos pueden tener como referente entidades cuya realidad es histórica y natural. Basándose en los datos observables del registro fósil, la Paleontología se ocupa de las entidades biológicas pretéritas, de las relaciones entre ellas y con sus respectivos ambientes. Como ciencia factual, la Paleontología trata aspectos generales y recurrentes, pero como ciencia histórica también se interesa por los hechos históricos singulares. La dinámica histórica reconstruida mediante investigación paleontológica tiene límites espacio-temporales y puede ser general en cuanto no describe la realidad concreta total, mientras que los mecanismos evolutivos o funcionales (paleontológicos, paleobiológicos y/o tafonómicos) son atemporales y pueden ser históricos en cuanto sólo son aplicables a hechos históricos concretos.

PROBLEMÁTICA

La elección de los problemas científicos relevantes para la Paleontología se puede hacer con criterios cognoscitivos y paleontológicos (en el caso de la **Paleontología Básica**) y de acuerdo con su utilidad para otros campos científicos (en el caso de la Paleontología Aplicada). Por esta razón, la distinción dicotómica entre Paleontología Básica y Paleontología Aplicada es artificial en numerosos casos concretos. Hay muchos problemas de investigación paleontológica cuya resolución es de interés interdisciplinar. No obstante, a menudo puede resultar válida y útil esta distinción convencional. Por ejemplo, los problemas generales o particulares relativos a evolución biológica o tafonómica, clasificación sistemática de taxones, relaciones paleoecológicas, evolutivas o paleobiogeográficas ... , planteados y resueltos teniendo en cuenta los datos observables en el registro fósil, corresponden a la Paleontología Básica; pero la elaboración de claves taxonómicas o la determinación taxonómica de fósiles con fines estratigráficos o paleogeográficos, o la identificación de fósiles con propiedades

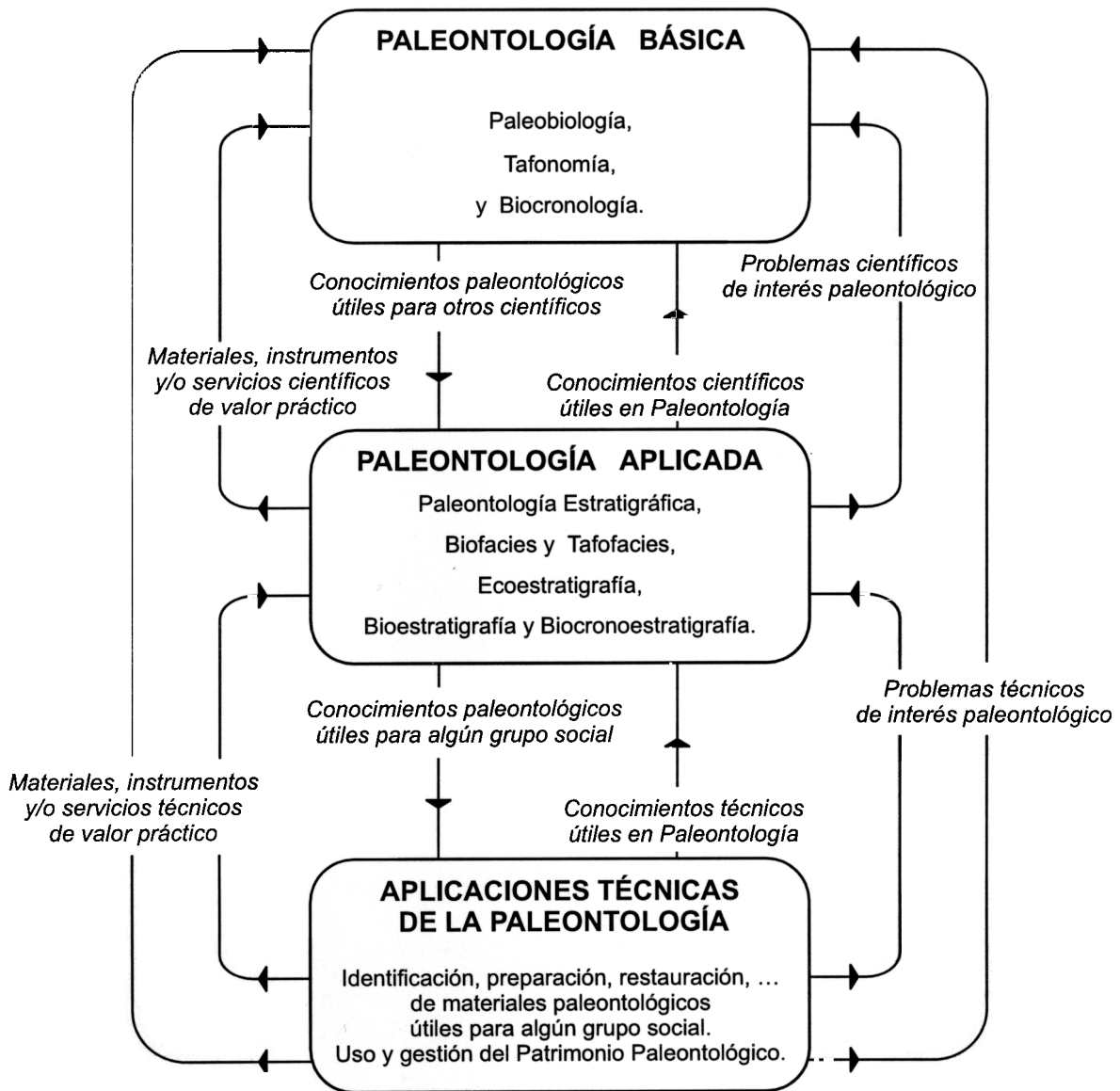


Fig. 9. Diagrama de flujo de conocimientos, problemas, materiales, instrumentos y/o servicios entre la Paleontología Básica, la Paleontología Aplicada y las Aplicaciones Técnicas de la Paleontología. El cuerpo de conocimientos paleontológicos básicos está integrado por los conocimientos de Paleobiología, Tafonomía y Biocronología. La Paleontología Básica es la que suministra los conocimientos científicos necesarios en las investigaciones paleontológicas de interés para otras ciencias, en algunos asesoramientos técnicos útiles para algún grupo social y en el uso y la gestión del Patrimonio Paleontológico. Los problemas científicos de interés paleontológico deben ser resueltos por la Paleontología Básica, en tanto que los problemas técnicos de interés paleontológico deben ser resueltos por la Paleontología Aplicada y por la Paleontología Básica. Sin embargo, los datos y procedimientos técnicos relevantes para la Paleontología no constituyen conocimientos científicos, ni paleontológicos. No obstante, los materiales, instrumentos y/o servicios generados por la investigación paleontológica aplicada o por proyectos técnicos basados en conocimientos paleontológicos pueden ser útiles para la Paleontología (básica y/o aplicada). (Fernández López, 1988a).

resultantes de la alteración tafonómica ocurrida en un ambiente sedimentario concreto, es investigación paleontológica aplicada; y el conocimiento científico generado al llevar a cabo investigación paleontológica básica y/o aplicada es conocimiento paleontológico (Fig. 9). A su vez, de acuerdo con la problemática planteada y el dominio de aplicabilidad de los conocimientos, pueden distinguirse diferentes disciplinas científicas de Paleontología Básica, cuyos datos pueden ser aplicados a otros campos científicos; con estos criterios se justifica, por ejemplo, la distinción entre Paleontología de Invertebrados, Paleontología de Vertebrados y Paleobotánica.

En **Paleontología Aplicada** se utilizan los datos obtenidos a partir del registro fósil (tafonómicos, paleobiológicos y biocronológicos) para interpretar el registro estratigráfico, el registro geológico, los paleoambientes, la historia de la Tierra, etc., así como para interpretar y realizar previsiones respecto a los ecosistemas actuales. La Paleontología Aplicada utiliza el mismo método general que la Paleontología Básica y otros métodos especiales de ella, pero los aplica a fines que son en última instancia prácticos para otras ciencias. Dentro de la Paleontología Aplicada, a menudo se distinguen diferentes disciplinas científicas como pueden ser la Paleontología Estratigráfica, la Bioestratigrafía, la Biocronoestratigrafía y la Ecoestratigrafía. En este campo de investigación paleontológica han sido desarrollados, entre otros, los conocimientos relativos a las unidades bioestratigráficas, que son temporalmente correlacionables con las unidades de la escala cronoestratigráfica. Los datos paleontológicos también pueden ser utilizados para otros fines prácticos como, por ejemplo, hacer reconstrucciones paleoambientales o paleogeográficas, ya sea con datos tafonómicos o con datos paleobiológicos.

La distinción entre Paleontología Básica y Paleontología Aplicada permite aclarar las relaciones que existen entre la Biocronología y la Bioestratigrafía. La Biocronología es parte de la Paleontología Básica, en tanto que la Bioestratigrafía es parte de la Paleontología Aplicada. Las escalas biocronológicas no se abstraen o infieren a partir de las escalas o las clasificaciones bioestratigráficas. Ni la Biocronología se deduce o se obtiene de la Bioestratigrafía. La escala cronoestratigráfica puede ser justificada independientemente con datos paleontológicos, mediante clasificaciones biocronoestratigráficas, pero no se puede pretender que los datos cronoestratigráficos así obtenidos y la correspondiente escala geocronológica sirvan a su vez para justificar una escala paleontológica de referencia temporal. En contra de lo que tradicionalmente ha sido supuesto, la escala paleontológica de referencia temporal, la escala biocronológica, y cada una de las correspondientes unidades biocronológicas no pueden ser establecidas aplicando el llamado “principio de la sucesión faunística”. Más aún, la aplicación sistemática de este presunto principio no permite justificar la escala cronoestratigráfica. La utilización del orden de sucesión temporal evidenciado entre dos o más estratos es tan inadecuada para inferir las relaciones temporales entre las entidades paleobiológicas cuya información está memorizada en ellos, como la aplicación de los principios de la evolución biológica lo es para evidenciar las relaciones temporales entre cuerpos rocosos fosilíferos. La superposición o el orden de sucesión espacio-temporal de los estratos sólo es atribuible a los cuerpos rocosos estratificados, mientras que los principios de la evolución biológica tienen como exclusivo dominio de aplicabilidad las entidades biológicas (no las entidades tafonómicas). También hemos defendido, en contra del llamado principio de la sucesión faunística, que además de ser parcial y poder estar sesgada la información biológica de las sucesivas entidades producidas y registradas, puede estar modificada la numerosidad de las entidades y su orden de sucesión. Para lograr una escala paleontológica de referencia temporal, la escala biocronológica, y cada una de las respectivas unidades es necesario y suficiente tener en cuenta los datos tafonómicos y paleobiológicos relativos a las entidades producidas y registradas durante los correspondientes intervalos temporales de tiempo geológico.

La problemática tafonómica suele ser confundida con la problemática de varias ciencias geológicas, entre otras razones por no discernir entre conocimientos básicos y conocimientos aplicados. Los datos tafonómicos pueden ser útiles para interpretar cuál ha sido la dinámica y el mecanismo de sedimentación-erosión, litificación-cementación, o compactación de unos cuerpos rocosos concretos (y la dinámica reconstruida y el mecanismo propuesto para la formación de dichos cuerpos rocosos serán datos sedimentológicos). Los datos tafonómicos pueden ser útiles para interpretar el orden de

superposición de unos estratos concretos o el grado de continuidad de una sucesión estratigráfica (y el orden de superposición interpretado o la continuidad reconstruida serán datos estratigráficos). Usando datos tafonómicos ha sido posible establecer en algunos casos concretos modelos de facies para los cuerpos rocosos (y dichos modelos han servido para realizar reconstrucciones paleogeográficas). Ahora bien, cada una de estas aplicaciones de los conocimientos tafonómicos no es un criterio para afirmar que la Tafonomía es una parte de la Sedimentología, Estratigrafía o Paleogeografía. La conservabilidad es el objeto inicial del análisis tafonómico y es lo que diferencia a las entidades registradas de la materia taxonómicamente indeterminable y lo que hace a la Tafonomía diferente de la Sedimentología. La Tafonomía no puede ser reducida a una mera sedimentología de fósiles. Los datos sedimentológicos, estratigráficos o paleogeográficos pueden llegar a ser necesarios en las interpretaciones tafonómicas pero son insuficientes para explicar los procesos de fosilización.

Más válida y útil que la distinción entre Paleontología Básica y Paleontología Aplicada es la separación entre Paleontología Aplicada y **Aplicaciones Técnicas de la Paleontología**. La problemática de estas últimas se plantea y resuelve por interés de algún grupo social (sea o no científico), mediante un trabajo técnico no-científico, aunque a veces pueden generarse por este procedimiento materiales, instrumentos y/o servicios de utilidad para la Paleontología (básica y/o aplicada). Ejemplos de campos de aplicación técnica de la Paleontología son los siguientes:

- identificación y determinación taxonómica de fósiles con fines geotécnicos;
- identificación, selección, preparación y tratamiento de materiales fosilíferos para utilizarlos en construcción u ornamentación;
- mantenimiento y restauración de obras artísticas o arquitectónicas fabricadas con materiales fosilíferos;
- preparación, mantenimiento y restauración de fósiles;
- reproducción fotográfica, o mediante moldes, de fósiles;
- intercambio de fósiles entre instituciones públicas;
- inventario y catalogación de fósiles;
- comercialización de fósiles y de materiales paleontológicos;
- uso y gestión de colecciones de fósiles;
- cualquier otra actividad relacionada con el uso y la gestión del Patrimonio Paleontológico.

En conclusión, la Paleontología Básica es la que suministra los conocimientos científicos que pueden resolver los problemas planteados en las investigaciones paleontológicas de interés para otras ciencias y en algunos asesoramientos técnicos útiles para algún grupo social. Los conocimientos técnicos generados mediante algún trabajo no-científico pueden ser relevantes para el desarrollo de la Paleontología (básica o aplicada), aunque los datos y procedimientos técnicos así generados no constituyen conocimiento paleontológico (Fig. 9).

OBJETIVOS

Cuando sólo se incrementan los conocimientos paleontológicos mediante investigación, se realiza investigación paleontológica básica; pero si de las investigaciones paleontológicas llevadas a cabo sólo se obtienen datos útiles para otras ciencias, entonces puede hablarse de investigación paleontológica aplicada.

Uno de los objetivos fundamentales de la Paleontología Básica es el descubrimiento y la sistematización de las leyes que rigen los procesos de los sistemas paleobiológicos, de los sistemas tafonómicos, así como las relaciones entre ambos, y de los sistemas tafonómico-paleobiológicos. Ahora bien, es importante señalar que los sistemas paleobiológicos sólo son escrutableables si se dispone de datos tafonómicos. Sin evidencias tafonómicas, cualquier referencia paleobiológica no es más que una hipótesis auxiliar no-contrastada. Tampoco se debe olvidar que los conocimientos tafonómicos son relativos a entidades generadas en última instancia por entidades paleobiológicas. En consecuencia, para que la Paleontología Básica pueda alcanzar sus objetivos científicos, debemos considerar a la Paleobiología y

a la Tafonomía como dos subsistemas conceptuales interrelacionados. Del mismo modo que la Paleobiología es entendida como un subsistema conceptual en el que se integran los conocimientos de Paleoecología, Paleobiogeografía y Paleontología evolutiva, también pueden ser distinguidas tres disciplinas tafonómicas: Tafonomía Funcional, Tafonomía Evolutiva y Tafogeografía. El reconocimiento de estas tres disciplinas tafonómicas es tan operativo como, y compatible con, el de las tres disciplinas paleobiológicas mencionadas; pero nótese que los respectivos conocimientos tafonómicos sólo dan cuenta de aspectos parciales de una misma realidad (Fig. 10).

La **Tafonomía funcional** es el estudio del comportamiento funcional (es decir, de las acciones, actividades o procesos a corto plazo) de las entidades tafonómicas, de las relaciones entre ellas y con sus respectivos ambientes. La Tafonomía funcional se ocupa del comportamiento de los elementos conservados, en cuanto a su durabilidad y redundancia, interesándose por los diferentes estados de conservación y los distintos tipos de fósiles que hay en cada ambiente concreto, a fin de interpretar las correspondientes modificaciones tafonómicas. La **Tafonomía evolutiva** es el estudio de los procesos evolutivos experimentados por las entidades tafonómicas. La Tafonomía evolutiva se ocupa de los diferentes tafones que han aparecido, considerándolos como tipos conservativos diferentes, entre los cuales existen relaciones genéticas y se pueden establecer relaciones temporales. La **Tafogeografía** es el estudio de la distribución geográfica de las entidades tafonómicas. La Tafogeografía se ocupa de los diferentes grupos tafonómicos, con sus relaciones genéticas y sus interrelaciones ambientales, que están presentes en cualquier ambiente natural concreto. Es evidente la utilidad de comparar los sistemas tafonómicos que pertenecen a diferentes ambientes y, con estos propósitos, se puede hablar de un tafosistema marino, de un tafosistema fluvial, o de un tafosistema cárstico concreto. Pero conviene tener en cuenta que la distribución geográfica de cualquier tafón habrá estado determinada no sólo por interacciones con su ambiente externo, sino también por interacciones con otros tafones. En consecuencia, los límites geográficos de un tafón, de una asociación conservada o de un tafosistema pueden ser o no coincidentes con los límites geográficos de un ambiente particular. Por otra parte, si el ambiente externo es considerado como un sistema bio-sedimentario, debe tenerse en cuenta que la interpretación de dicho sistema no sólo requiere de datos paleobiológicos y sedimentológicos, sino también datos tafonómicos previos. Para plantear y contrastar hipótesis, tanto en Tafonomía Funcional como en Tafogeografía puede ser útil conocer los fenómenos análogos (naturales o artificiales) que ocurren en la actualidad. La **Tafonomía Experimental** puede ser considerada como una parte de la Tafonomía Funcional. A este respecto conviene tener en cuenta que experimentación, simulación e interpretación no son términos sinónimos. Cualquier interpretación del registro fósil debe tener su propia justificación y estar basada en caracteres tafonómicos observables. Dada(s) una(s) entidad(es) tafonómica(s) concreta(s), las interpretaciones de la Tafonomía Funcional harán referencia a los componentes de dicha(s) entidad(es), así como a sus relaciones y respuestas inmediatas al ambiente externo; en tanto que la Tafonomía Evolutiva aspira a interpretar la sucesión de entidades tafonómicas, de acuerdo con el desarrollo temporal de sus componentes y su conservabilidad. De estas tres disciplinas tafonómicas, la Tafonomía Evolutiva es el sistema conceptual más adecuado para diagnosticar e interpretar los sesgos del registro fósil y sus polaridades, aunque no sea posible medir la magnitud de dichos sesgos. En cualquier caso, las explicaciones tafonómicas deberían hacer referencia tanto a las modificaciones funcionales como a las modificaciones evolutivas.

Los conocimientos de Paleontología Aplicada son útiles para el desarrollo de otros campos científicos, en particular de la Geología y la Biología, no sólo porque suministran datos respecto a las entidades paleobiológicas, las entidades tafonómicas y sus respectivos ambientes del pasado, sino también porque permiten interpretar la génesis de algunos componentes del registro geológico y su cronología. Los conocimientos de Paleontología Aplicada desarrollados hasta ahora son fundamentalmente aplicaciones de la Biocronología y de la Paleobiología a otras ciencias. Las aplicaciones científicas de la Tafonomía Básica constituyen la **Tafonomía Aplicada**. Los conocimientos y métodos tafonómicos útiles para cualquier actividad técnica constituyen las **Aplicaciones Técnicas de la Tafonomía**, de particular interés para el mantenimiento, uso y conservación de fósiles y de colecciones

paleontológicas.

METÓDICA

Tanto la Paleontología como la Paleobiología y la Tafonomía utilizan el método científico general, aunque cada una de ellas dispone de métodos particulares. Los métodos más que estrategias o procedimientos explícitos y repetibles para lograr algún resultado material o conceptual deben ser entendidos como conocimientos para tratar problemas concretos de una determinada clase; por ello, el alcance del método científico no debe ser restringido al método experimental y puede hablarse de metódica de la Paleontología. La comprensión del método científico general o particular permite conocer métodos y técnicas que han sido empleadas con éxito en algún campo de investigación, aunque su aplicación no garantiza la validez de los datos que puedan ser obtenidos en las investigaciones futuras. El método paleontológico consiste básicamente en interpretar retrospectivamente desde las entidades registradas hasta las entidades productoras (es decir, hasta las correspondientes entidades paleobiológicas), usando las evidencias observables en los cuerpos rocosos del registro estratigráfico. Los objetivos de la investigación paleontológica pueden lograrse mediante un método analítico que permita inferir las unidades de información codificada propias de cada entidad paleobiológica, teniendo en cuenta las unidades de información de las correspondientes entidades registradas. Estos métodos analíticos presuponen la aceptación de varios principios, entre ellos: el principio del uniformismo, el principio de la superposición de los estratos y los principios de continuidad e irreversibilidad de la evolución orgánica. Además, el orden metodológico entre las entidades investigadas debe ser contrario al orden histórico que exista entre ellas.

Muchos autores han indicado que, a efectos de interpretación del registro fósil, la importancia de los elementos no-conservados puede ser superior a la de los conservados. Según lo dicho anteriormente, podemos afirmar que una determinada entidad registrada era conservable, pero ¿se puede saber cuáles eran las entidades no-conservables y que no están registradas? En principio sí, aunque algunos autores afirman que no hay ningún criterio positivo para reconocer la inconservabilidad; no obstante, la afirmación de estos autores se debe, en parte, al error lógico de tratar la conservabilidad como una propiedad actual, en vez de considerarla como una propiedad disposicional. Es decir, la conservabilidad sólo puede ser comparada respecto a un ambiente -o categoría de ellos- determinado (temporalmente abarca desde la producción hasta la obtención actual de evidencias registradas). De este modo, tanto la entidad producida como el ambiente son aspectos diferentes, aunque relacionados, del "conjunto de condiciones" de la entidad registrada, y esto es lo que "ha determinado el destino" de la entidad producida. Desde este punto de vista, la entidad producida es una entidad estática, mientras que la entidad registrada (resultante de la alteración tafonómica) es el resultado de un proceso (o conjunto de procesos cuyos resultados particulares pueden ser diferentes entre sí). No obstante, en cada caso concreto, tanto el carácter estático de la entidad producida como el dinámico de la entidad registrada tienen que ser probados a partir del registro fósil, no admitidos apriorísticamente. Lo perdido por alteración tafonómica se puede inferir, al menos en parte, aplicando principios de integración o reconociendo sus efectos.

EFREMOV (1950) tenía la esperanza de que el estudio de los procesos de formación de los yacimientos de fósiles eventualmente podría conducir a principios generales aplicables al análisis tafonómico, siendo éstas las "leyes" deseadas en sus estudios iniciales. Según BEHRENSMEYER y HILL (1980), la posibilidad de utilizar analogías modernas y experimentar, o extraer líneas de apoyo desde los propios fósiles, depende del contexto y edad de la muestra fósil, y dichos autores afirman que el "enfoque análogo moderno" puede ser utilizado como una base teórica para la interpretación de cambios cada vez más antiguos, si bien es necesario hacerlo en un sentido más amplio. A nuestro parecer, la conservabilidad es el objeto inicial del análisis tafonómico y del análisis paleontológico, siendo este criterio el que permite discernir las entidades registradas y la materia (para-) taxonómicamente indeterminable de la litosfera. A partir de la conservabilidad aparente, basada en evidencias observables

(directa o indirectamente), se investiga el proceso que ha dado lugar a tal resultado, se prueba o contrasta la diferente conservabilidad de las entidades producidas y se hacen inferencias sobre la conservación diferencial. Para lograr estos propósitos se pueden usar instrumentos conceptuales que permitan interpretar cualquier modificación de respuestas de un sistema tafonómico-paleobiológico. Así, por ejemplo, la conservabilidad de una entidad X_1 , expuesta al ambiente a_1 , puede ser comparada con la de una entidad X_2 sometida al ambiente a_2 . El ambiente a_2 tendrá unas propiedades cuantificables Aa, Ab, \dots An que diferirán de las del ambiente a_1 , por incrementos $\Delta Aa, \Delta Ab, \dots \Delta An$, cuyos valores son estimables. Y cada uno de estos incrementos puede ser considerado como un agente alterativo. En tales circunstancias, si la entidad X_2 modifica sus propiedades respecto a la entidad X_1 , cada modificación de respuestas del sistema tafonómico-paleobiológico estará materializada por un incremento de algún resultado $Ea, Eb, \dots En$. La entidad X_2 y el ambiente a_2 , utilizados como referentes en los análisis de este tipo, podrán ser históricos o actuales (naturales o artificiales), pero las conclusiones obtenidas por este procedimiento deben estar basadas en, y ser contrastadas con, evidencias positivas para cada entidad X_1 , y su ambiente histórico a_1 , concretos. Las entidades producidas y conservadas, si se comportan como sistemas "negentrópicos", pueden ser interpretadas, al menos en parte, descodificando o "transcodificando" la información registrada. En última instancia, este planteamiento permite discriminar con evidencias positivas si la información registrada es representativa o no de la información biológica histórica.

En algunos estudios tafonómicos se hacen interpretaciones mediante razonamientos analógicos basados en la teoría de la evolución biológica. La utilización de la lógica neodarwinista y la conversión de algunos conceptos de la teoría de la evolución biológica puede ser muy fructífero para la Tafonomía si se utiliza para desarrollar un nuevo método analítico. Por ejemplo, el concepto tafonómico de conservabilidad puede ser estructuralmente equivalente al concepto biológico de adaptación. Sin embargo, la equivalencia estructural entre hipótesis biológicas e hipótesis tafonómicas no puede llevarse hasta el extremo de pretender explicar el registro fósil en términos de conservabilidad. El concepto tafonómico de conservabilidad y la hipótesis de la evolución tafonómica pueden servir para predecir o para "post-decir" las variaciones de las entidades tafonómicas, pero no sirven para explicarlas. Para predecir o "post-decir" "estados de cosas" o situaciones, con cierta probabilidad, es suficiente con generalizaciones empíricas, mientras que para explicarlas hay que cambiar de nivel teórico (aunque sean explicadas de un modo probabilístico). La hipótesis de la evolución tafonómica permite elucidar y contrastar de una forma más variada los procesos de fosilización, y se pueden llegar a describir con mayor precisión y exactitud los procesos o las trayectorias históricas seguidas por los diferentes grupos tafonómicos (o tafones).

Los estudios paleontológicos tratan acontecimientos o procesos históricos singulares, cada uno de los cuales requiere de un enfoque particular. Sin embargo, no se debe caer en el error lógico de confundir la dinámica reconstruida de cualquier proceso, que es expresada mediante "descripciones de procesos" históricos, con el mecanismo funcional o evolutivo, que es atemporal (al igual que su hipótesis o su teoría correspondiente). En cada caso concreto, tanto la dinámica reconstruida como el mecanismo propuesto serán hipótesis (fundadas, confirmables y/o refutables), pero mientras que la dinámica reconstruida sólo puede tener validez individual, el mecanismo aspira a tener una aplicación más general y, en consecuencia, los datos relevantes para sus respectivas contrastaciones no serán coincidentes. Además, el hecho de no disponer de "leyes" paleontológicas (tafonómicas y/o paleobiológicas) debe ser entendido como una deficiencia de los conocimientos disponibles y no como una propiedad de las entidades investigadas. Cualquier conocimiento y/o procedimiento científico que pueda ayudar a resolver al menos en parte estas deficiencias puede ser entendido como una contribución al conocimiento paleontológico. La fosilización y la producción son hechos ocurridos, y es necesario conocerlos al máximo grado para garantizar, en la misma medida, la validez de nuestras interpretaciones sobre las entidades biológicas pretéritas. La parcialidad inherente al registro fósil, aunque limita nuestras retrodicciones sobre las entidades biológicas, no es un argumento en contra o que autoriza a prescindir del análisis tafonómico-paleobiológico, sino el motivo principal para realizarlo.

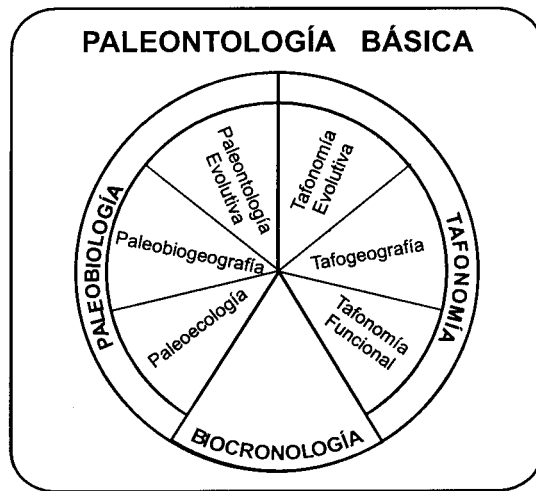


Fig. 10.- Esquema de los diferentes subsistemas conceptuales de la Paleontología Básica. Los conocimientos tafonómico-paleobiológicos, una vez integrados entre sí y con los biocronológicos, constituyen los conocimientos de máximo nivel de generalidad respecto a las entidades paleobiológicas (Fernández López, 1989a).

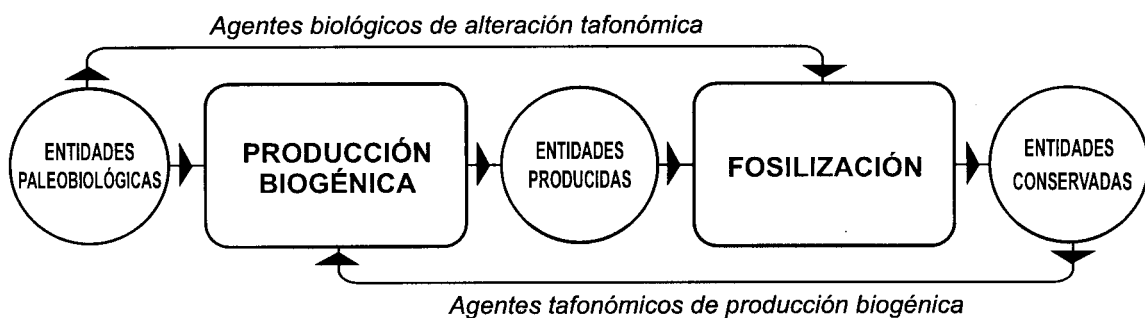


Fig. 11. Diagrama de flujo que representa la relación histórica entre las entidades paleobiológicas y las entidades tafonómicas, así como la influencia que pueden tener respectivamente los agentes biológicos en los procesos de fosilización y los agentes tafonómicos en los procesos de producción biogénica.

2. EL ORIGEN Y LA ORGANIZACIÓN DEL REGISTRO FÓSIL

Los fósiles y los correspondientes organismos productores son entidades de distinta naturaleza que deben ser distinguidas entre sí en cualquier análisis o interpretación paleontológica. De manera más general, en las descripciones e interpretaciones paleontológicas, conviene discernir entre las entidades tafonómicas y las entidades paleobiológicas. Para averiguar cómo han ocurrido los cambios en las entidades tafonómicas, hay que plantear y resolver dos problemas: 1) ¿cuál es el origen de las entidades tafonómicas? (pregunta que deber ser respondida inicialmente por la paleobiología, pero que requiere de interpretaciones tafonómico-paleobiológicas), y 2) ¿qué factores determinan la composición y la estructura de las entidades tafonómicas? (pregunta acerca de la organización del registro fósil y la alteración tafonómica).

EL ORIGEN DE LOS FÓSILES

El acontecimiento o proceso por el cual ha sido generado cada uno de los restos o señales que llamamos fósiles no ha de estar necesariamente relacionado con la muerte de un organismo y puede ser denotado de manera más adecuada con el término producción. Cada uno de los restos o señales que llamamos fósiles pudo haber sido producido al morir un organismo, cuando una entidad biológica del pasado realizaba alguna actividad o a partir de otros restos o señales preexistentes. Además, la génesis de cada fósil no ha tenido que ser independiente de la de otros y a costa de un organismo distinto. Tanto los organismos como los restos organógenos pueden dar lugar a evidencias múltiples de su existencia. Por ignorar estos hechos surgen discrepancias en las descripciones e interpretaciones paleontológicas que se refieren a la abundancia y la diversidad de las distintas clases de fósiles que hay en algunos yacimientos. Para evitar estos problemas es necesario formular de una manera más precisa lo que puede ser llamado el **postulado tafonómico de producción**: los fósiles han sido generados directa o indirectamente por entidades paleobiológicas. En los estudios tafonómicos conviene distinguir entre producción biogénica y producción tafogénica, según que las entidades tafonómicas hayan sido generadas por entidades biológicas del pasado o bien por entidades tafonómicas preexistentes. En consecuencia, la llamada **teoría del origen orgánico de los fósiles** sólo es un postulado paleontológico, según el cual los fósiles han sido generados a partir de entidades biológicas del pasado y son las evidencias actuales de dichas entidades. Este postulado no implica que los fósiles son de composición orgánica o que han sido generados directamente por entidades paleobiológicas.

La **producción biogénica** puede haber ocurrido al morir un organismo o durante la realización de alguna actividad biológica. Algunos casos de producción biogénica que no implican la muerte del organismo productor son los de autólisis, y los de cambio de muda o de dentición. Los organismos también dan lugar a diferentes señales de su existencia durante la realización de otras funciones. Los restos regurgitados, los excrementos, los gastrolitos, y las señales de masticación, picoteo o raedura son señales de nutrición. Las pisadas o huellas de paso de los animales, así como las pistas o huellas de reptación, dejadas por los animales al desplazarse sobre un sustrato blando, son señales de locomoción. Estas y otras evidencias de actividad orgánica, como las cavidades de habitación o de morada, las señales de bioturbación y las perforaciones biogénicas, son ejemplos de producción biogénica.

Las causas de producción biogénica han sido muy variadas (senescencia, depredación, traumatismo o cambio de algún factor ambiental, por mencionar algunas). Ante la dificultad de averiguar las causas de producción biogénica, en muchos casos es útil distinguir al menos entre **producción autogénica** o debida a factores internos y **producción alogénica** o debida a la energía externa gastada en favorecer la producción. Por ejemplo, las facetas de fijación de las conchas de ostreidos a veces reproducen la ornamentación de otro organismo o resto de él al cual estuvieron fijadas y, de manera más general, las réplicas de aquellos organismos que fueron sobrecrecidos xenomórficamente por otros organismos cementantes son señales de producción alogénica.

En algunos estudios paleontológicos se ha hecho la distinción entre dos patrones de mortalidad diferentes, denominados mortalidad catastrófica y mortalidad no-catastrófica (o "atriccional"). En los casos de mortalidad catastrófica se entiende que la muerte de los individuos de una población o de una comunidad ha ocurrido de manera simultánea o sincrónica como resultado de una catástrofe (por ejemplo, debido a una inundación). En los casos de mortalidad no-catastrófica se entiende que la muerte de los individuos de una población o de una comunidad ha ocurrido de manera sucesiva o diacrónica como resultado de una catástrofe (por ejemplo, debido a una epidemia). A este respecto debe distinguirse claramente entre el grado de incidencia del fenómeno catastrófico (mortalidad masiva *vs.* de bajo grado) y la duración del proceso (mortalidad catastrófica *vs.* mortalidad no-catastrófica). Las catástrofes no implican que la mortalidad sea masiva. Una inundación puede matar bruscamente a unos pocos de los individuos más débiles, en tanto que una epidemia puede eliminar lentamente a todos los individuos de una población o de una comunidad. Es cierto que algunos fenómenos de mortalidad masiva (independientes de la densidad de población) son el resultado de la actuación breve de una causa específica; pero, aún cuando se cumple esta relación de causalidad, los taxones euritópicos necesitarán de condiciones ambientales más extremas que los estenotópicos para experimentar mortalidad masiva. En general, la resistencia a los agentes de producción será diferente en función de las propiedades de los organismos. Por este motivo, una secuencia o un gradiente en los resultados producidos puede reflejar una secuencia o un gradiente en la resistencia de los correspondientes organismos productores, en vez de una diferencia en la intensidad de los agentes o la existencia de una secuencia paleoecológica.

Los procesos paleobiológicos y los procesos tafonómicos afectan a entidades de distinta naturaleza, aunque pueden estar relacionados entre sí (Fig. 11). Los agentes biológicos han influido en los procesos de fosilización, y los agentes tafonómicos han intervenido en los procesos paleobiológicos. Las entidades paleobiológicas pueden haber actuado como agentes alterativos durante la fosilización, con independencia de que hayan sido o no entidades productoras de elementos conservados. Análogamente, las entidades tafonómicas pueden haber actuado como agentes (activadores o inhibidores) de la producción biogénica, aunque no hayan persistido como entidades registradas. Por ejemplo, un cadáver o un resto organógeno puede actuar como atractor o como repelente de otros organismos, activando o inhibiendo respectivamente la producción biogénica. También puede ocurrir que las sustancias que resultan de la descomposición de los restos orgánicos sean letales para algunos organismos mientras que actúan como repelente de otros organismos. Debe tenerse en cuenta que la producción de una entidad tafonómica puede depender de la de otras entidades producidas con anterioridad o simultáneamente, y es posible que la producción de unas entidades tafonómicas se deba al comportamiento de otras o que la producción de varias entidades tafonómicas tengan una causa tafonómica común. Desde este punto de vista, la producción biogénica de elementos conservados de un determinado grupo tafonómico dependerá no sólo de la(s) correspondiente(s) entidad(es) paleobiológica(s) productora(s) sino también del ambiente externo en el que se encuentren dichas entidades. Nótese que deben ser considerados como objetos del ambiente externo tanto las restantes entidades paleobiológicas con las cuales se encontraban las entidades productoras como los entidades tafonómicas previamente producidas. En particular, es importante destacar que las causas, o los factores, que determinan la mezcla de elementos conservados no siempre es externa a los elementos mezclados: algunos elementos conservados inducen el proceso de mezcla y determinan la composición y la estructura de las futuras asociaciones producidas y conservadas. Por ejemplo, un aumento en la concentración de restos organógenos sobre el fondo marino puede inducir cambios en la comunidad bentónica al proporcionar los elementos conservados un sustrato para la epifauna incrustante o fijada mediante biso, o para los organismos perforantes. De manera más general, las modificaciones experimentadas por una entidad tafonómica pueden haber influido sobre las características de las entidades paleobiológicas, en la producción de nuevas entidades tafonómicas, así como en la composición y la estructura de otras entidades tafonómicas. Por ejemplo, un aumento en la concentración de restos esqueléticos puede influir en la composición y estructura de la comunidad bentónica al cambiar las características del sustrato, pero también puede influir en la conservación de los elementos asociados, al aumentar la estabilidad del sustrato, al inhibir la actividad de los organismos bioturbadores por ejercer mayor resistencia a la penetración, o al favorecer la formación de concreciones.

El cambio en la estructura de una comunidad inducido por variación de las propiedades de las entidades tafonómicas ha sido denominado **realimentación tafonómica**.

La producción tafogénica ocurre cuando las entidades tafonómicas son generadas por otras entidades tafonómicas preexistentes. Por ejemplo, cuando un resto organógeno da lugar a otros restos diferentes debido a fracturación o desarticulación de sus componentes. En algunos yacimientos de fósiles son frecuentes las señales generadas por restos organógenos que han sido desplazados sobre un sustrato blando, debido a la acción de corrientes hidráulicas o por acción gravitatoria. Estas acciones o actividades de los elementos conservados por las cuales se generan nuevos elementos conservados se denominan **replicación tafonómica**.

Los postulados de emergencia y de modificación tafonómica posibilitan la investigación de los mecanismos por los cuales se logra la organización, así como las leyes que rigen la formación y funcionamiento de las entidades tafonómicas. Estos dos postulados obligan a analizar los fenómenos ocurridos en un determinado nivel de organización teniendo en cuenta los componentes y los procesos de dicho nivel. Además, la producción o la alteración de entidades tafonómicas puede ser consecuencia de las modificaciones ocurridas en un nivel inferior o en un nivel superior de complejidad. Entre tales procesos de producción tafogénica, por los cuales se generan nuevas entidades tafonómicas, deben ser diferenciados los procesos de agregación o disgregación de entidades tafonómicas y los procesos evolutivos. Los **procesos de agregación** de entidades similares o disímiles pueden ocurrir en diferentes niveles de organización, desde la agregación de elementos que genera una población tafónica o una asociación conservada (así resulta, por ejemplo, la asociación de elementos conservados que forman parte de un coprolito) hasta la agregación de poblaciones o de asociaciones que genera una nueva asociación (por ejemplo, las llamadas coprocenosis). Debido a **procesos de disgregación** de entidades tafonómicas también surgen nuevas entidades tafonómicas, pero en este caso podrán ser de menor nivel de organización que la entidad a partir de la cual han sido generadas. Este es el caso, por ejemplo, de la aparición de uno o más restos esqueléticos durante la descomposición microbiana de un cadáver; o bien, la aparición o segregación de una o más poblaciones tafónicas debido a la dispersión de los elementos de una asociación conservada preexistente.

Además de estas acciones o actividades de las entidades tafonómicas, que pueden ser entendidas como propiedades funcionales o procesos de producción tafogénica ocurridos a corto plazo, hay procesos evolutivos en el curso de los cuales emergen sistemas tafonómicos nuevos. La aparición de nuevos tafones se denomina **tafonización**. Al igual que los elementos conservados, los tafones pueden formarse a partir de entidades paleobiológicas o a partir de entidades tafonómicas. La producción de nuevos grupos tafonómicos durante el proceso de fosilización se denomina **tafonización tafogénica**. Sin embargo, para identificar o reconocer procesos de este tipo es necesario desarrollar y utilizar una concepción sistemista y evolucionista de la fosilización.

En conclusión, además de las entidades tafonómicas debidas a procesos de producción biogénica, los sistemas tafonómicos de cualquier nivel de organización han podido ser producidos a partir de entidades tafonómicas que han experimentado modificaciones funcionales (por replicación, agregación o disgregación) o modificaciones evolutivas (tafonización tafogénica). Este enfoque aumenta las posibilidades de análisis y síntesis en las investigaciones tafonómicas; además, justifica la distinción de dos tipos de modificaciones tafonómicas: las modificaciones funcionales y las modificaciones evolutivas.

LA ORGANIZACIÓN DEL REGISTRO FÓSIL

Las explicaciones tafonómicas no pueden ser reducidas a los problemas relacionados con la muerte de los organismos o con la producción biogénica. Si se admite que las entidades biológicas no pueden ser reducidas a organismos, y que existen entidades biológicas de diferente nivel de organización

(organismos, poblaciones y comunidades, por ejemplo), no debería excluirse la posibilidad de que las entidades paleobiológicas de diferente nivel de organización hayan podido generar distintas entidades tafonómicas o intervenir como agentes tafonómicos en los procesos de fosilización. Para demarcar los dominios de aplicabilidad de la Tafonomía y de la Paleobiología debe utilizarse criterios que sean congruentes con los presupuestos paleontológicos empleados. La existencia de sistemas tafonómicos jerárquicamente organizados es un presupuesto compatible con los que se utilizan en la teoría ecológica y en la teoría de la evolución orgánica. De acuerdo con este presupuesto, el **postulado tafonómico de emergencia** afirma que los sistemas tafonómicos están constituidos por entidades tafonómicas elementales (es decir, elementos conservados) o supraelementales (como son las poblaciones tafónicas y las asociaciones conservadas). Desde un planteamiento sistemista, cada entidad tafonómica y su ambiente externo interactúan entre sí y constituyen un sistema tafonómico particular. La categoría de los sistemas tafonómicos depende del grado de organización de la correspondiente entidad tafonómica, y puede variar en la jerarquía tafonómica desde la de un sistema elemental hasta la de un tafosistema.

COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS ENTIDADES TAFONÓMICAS

La composición de las entidades tafonómicas puede ser expresada de diferentes maneras según el nivel de abstracción considerado. Sin embargo, de acuerdo con la teoría de sistemas, cada entidad tafonómica debería ser considerada como constituida por entidades del nivel de organización inmediatamente inferior en la jerarquía tafonómica. La composición de un elemento conservado puede ser expresada en términos químicos, mineralógicos y petrológicos. Una población tafónica está constituida por elementos conservados del mismo grupo tafonómico. Cada tafón está constituido al menos por una población tafónica. A su vez, las asociaciones conservadas están constituidas por poblaciones tafónicas. Nótese que no sería correcto (por saltarse un nivel de la jerarquía) el considerar a las asociaciones conservadas como constituidas por elementos conservados, del mismo modo que es incorrecto considerar a una comunidad como constituida por organismos o considerar que una población biológica es un conjunto de células).

Un **elemento conservado** es cualquier resto o señal de una entidad biológica del pasado. El término elemento conservado tiene un significado más amplio que, y sirve para denotar a, cualquier señal de actividad biológica del pasado o cualquier resto de un organismo del pasado, cadáver, exuvio, palinomorfo, resto transformado, resto orgánico, resto organógeno, bioclasto, ejemplar fósil, espécimen, impresión, impronta, marca, huella, icnita, icnofósil, molde, réplica, compresión, cuerpo fósil o somatofósil. Cada elemento conservado tienen una composición (química, mineralógica o petrológica) y unas propiedades estructurales (tamaño, forma, microestructura y grado de integridad, entre otras). Sin embargo, las propiedades de los elementos registrados, de los fósiles, pueden ser radicalmente diferentes de las que presentaban los correspondientes elementos producidos. Cada elemento conservado está constituido por moléculas de una determinada clase (orgánicas y/o inorgánicas), y es posible 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, de los elementos conservados respecto a sus componentes. Los elementos conservados son las unidades discretas de menor nivel de organización que constituyen el registro fósil. A su vez, los elementos conservados son los componentes elementales de las poblaciones tafónicas, los tafones y las asociaciones conservadas, que respectivamente poseen una composición elemental, poblacional o tafónica.

Los elementos registrados, los fósiles, son las unidades elementales de información taxonómica disponibles actualmente en el registro geológico. En cualquier elemento registrado es posible distinguir el conjunto de **caracteres primarios** u originales del conjunto de **caracteres secundarios** resultantes de la alteración tafonómica. La información taxonómica del registro fósil está contenida en los conjuntos de caracteres primarios individuales que poseen los elementos conservados, pero las unidades de información tafonómica no son los caracteres secundarios de los fósiles sino los grupos discretos de

varios caracteres tafonómicos (primarios y secundarios). Es el conjunto de caracteres morfológicos y estructurales de un elemento conservado el que determina sus posibles funciones y su comportamiento frente a cualquier ambiente particular.

Cualquier **población tafónica** tiene una composición elemental y está constituida por un grupo de elementos conservados de una clase tafonómica particular (taxonómicamente significativos y con un comportamiento específico) capaces de persistir y/o redundarse. Cualquier tafón está constituido al menos por una población tafónica y tiene una composición poblacional, monotípica o politípica. Es posible que una sola población tafónica sea el único constituyente de un tafón; por ello, un tafón puede ser entendido como los elementos de un grupo tafonómico concreto que están interrelacionados entre sí y con los componentes del ambiente externo. Ahora bien, las propiedades de cualquier población tafónica no sólo dependen de las características del grupo a partir del cual ha sido producida sino también de las modificaciones tafonómicas que ha experimentado durante su formación. Cada población tafónica o cada tafón depende de sus componentes elementales para su existencia y propiedades, pero es un sistema integrado que posee una organización distinta a la de sus elementos constituyentes. Las interacciones entre los elementos pueden ser actuales (constantes o intermitentes) o bien potenciales; y, en este segundo sentido, dos o más elementos conservados son componentes de la misma población tafónica sólo en la medida en que su interacción es probable. Cada población tafónica o cada tafón debe ser concebido e investigado teniendo en cuenta las interacciones tafonómicas entre sus miembros, y no como un simple grupo de elementos coexistentes con caracteres tafonómicos primarios y secundarios similares. Desde el punto de vista sistemista, los elementos de la misma población tafónica o del mismo tafón no son idénticos entre sí, sino únicos y distintos. Los términos población y tafón designan conceptos más abstractos que los de carácter primario o de elemento conservado, pero denotan entidades reales y representan un orden que es el resultado de los procesos de fosilización.

Una asociación conservada no es un conjunto de restos o de señales que están simplemente juntos. Cada **asociación conservada** comprende un grupo de elementos conservados, generados por representantes de uno o más taxones, que interactúan entre sí e influyen o están influenciados por su ambiente externo. Las asociaciones conservadas de menor complejidad están constituidas al menos por una población tafónica. Cada asociación conservada tiene una composición tafónica concreta (monotípica o politípica) y se caracteriza por tener unas determinadas propiedades estructurales: un tamaño (número de elementos que la compone), una densidad, una diversidad, una distribución geográfica y una estructura temporal concretas, entre otras propiedades. En consecuencia, las asociaciones conservadas son entes o entidades, conjuntos integrados con una organización diferente de la de los elementos conservados o las poblaciones tafónicas, que se distinguen por su composición, estructura y génesis.

Los **caracteres estructurales** de cada entidad tafonómica, elemental o supraelemental, son el resultado tanto de las influencias externas a las que ha estado sometida como de las interacciones entre sus componentes. Cualquier entidad tafonómica supraelemental tienen un tamaño (número de elementos que la componen), una densidad y una diversidad (poblacionales o tafónicas), una distribución geográfica y una estructura temporal concretas. Estas propiedades estructurales determinan el comportamiento de cualquier entidad tafonómica supraelemental frente a los distintos factores ambientales; por tanto, son propiedades o atributos que posibilitan el análisis de dichas entidades y la representación de su estructura. Tanto las poblaciones tafónicas como las asociaciones conservadas pueden ser entendidas como grupos discretos de elementos interrelacionados, y son representables por su estructura relacional. Es la estructura integrada de relaciones entre los componentes de cualquier sistema tafonómico, elemental o supraelemental, lo que define los límites del sistema tanto desde el punto de vista geográfico como temporal.

Las propiedades estructurales de las asociaciones conservadas o de las poblaciones tafónicas no deben ser confundidas con las **propiedades texturales** de las asociaciones de fósiles o de las concentraciones de fósiles (como por ejemplo, la abundancia o la concentración de elementos) ni con

las biotexturas o las facies de los cuerpos rocosos fosilíferos del registro estratigráfico.

MODIFICACIÓN DE LAS ENTIDADES TAFONÓMICAS

Un tercer postulado necesario para cualquier investigación tafonómica, junto a los postulados de producción y emergencia, es el **postulado de modificación**: las entidades tafonómicas no son inertes o pasivas, y cualquier entidad tafonómica está involucrada en algún proceso. La conservación tafonómica no es una propiedad estática, sino el resultado de las sucesivas modificaciones ocurridas por alteración tafonómica. Los sistemas tafonómicos, desde los elementos conservados hasta los tafosistemas, han experimentado modificaciones durante la fosilización y cuanto más reciente es el estadio considerado más diferenciados están respecto a las entidades tafonómicas inicialmente producidas.

Los mismos factores ambientales determinan diferentes modificaciones en las entidades tafonómicas de distinto nivel de organización. Por ejemplo, la dispersión de los elementos conservados puede modificar su ubicación geográfica, posición mecánica, orientación y grado de removilización. Pero la dispersión de elementos también puede cambiar la distribución geográfica, el modo de agrupamiento, la abundancia, la concentración y las proporciones de los representantes de cada grupo tafonómico, así como modificar la composición y la estructura de las asociaciones conservadas. Durante los procesos de dispersión, que separan y diseminan algunos componentes o elementos conservados, los representantes de algunos grupos tafonómicos han sido destruidos mientras que otros han ido a ocupar nuevas áreas y ambientes, que favorecerán la persistencia de los grupos tafonómicos alóctonos. Para explicar las modificaciones experimentadas por los fósiles, en la actualidad se utilizan dos modelos alternativos de la fosilización, según se utilice un planteamiento transformista o evolucionista.

EL MODELO INDIVIDUALISTA O GLOBALISTA Y TRANSFORMISTA DE LA FOSILIZACIÓN

La idea de fosilización más aceptada en la actualidad corresponde al **modelo** que puede ser llamado **de modificación paleobiológica y destrucción selectiva** (Fig. 12). Según esta idea, la fosilización consiste en la transición desde el estado vivo al estado fósil, debido a la propia naturaleza de los organismos o a la intervención de algunos agentes que han actuado a modo de filtros sucesivos y han eliminado los restos menos resistentes o preservables. La formación de los yacimientos de fósiles suele ser interpretada como el resultado final de la transformación de biocenosis o comunidades pretéritas. Numerosos autores han distinguido entre **tanatocenosis** (conjunto de restos de organismos que vivieron juntos), **tafocenosis** (conjunto de restos de organismos que fueron enterrados juntos) y **orictocenosis** (conjunto de fósiles que están, o han sido encontrados, juntos).

El concepto de **asociación de fósiles** o **asociación fósil** sirve como instrumento lógico y analítico, capaz de ser utilizado a diferentes niveles de abstracción, desde el máximo nivel de generalidad (en cuyo caso se haría referencia al registro fósil) hasta niveles mínimos de generalidad (por ejemplo, para referir dos fósiles que están juntos en un cuerpo rocoso local). Ahora bien, hay diferentes criterios para especificar el significado de los términos “asociación de fósiles”, “asociación fósil” o, su equivalente en inglés, “*fossil-assembly*”. Así, desde el punto de vista histórico, el orden temporal de los acontecimientos experimentados por los fósiles puede ser más relevante que su localización espacial. En cualquier caso, aunque estas asociaciones puedan ser muy complejas y de distintas clases, no son entidades supraelementales, provistas de organización y limitadas espacio-temporalmente, sino conjuntos de elementos que tienen al menos una propiedad común, una propiedad respecto a la cual son elementos de la misma clase. Desde este punto de vista, numerosos autores distinguen entre “asociaciones de muerte” o “*death assemblages*” y “asociaciones de vida” o “*life assemblages*”, para referirse respectivamente a asociaciones cuyos componentes han experimentado o no desplazamientos posmortales. Sin embargo, los términos “*life assemblage*” y “*death assemblage*” fueron propuestos con significado paleontológico equivalente al de los términos biocenosis y tanatocenosis utilizados en Neontología.

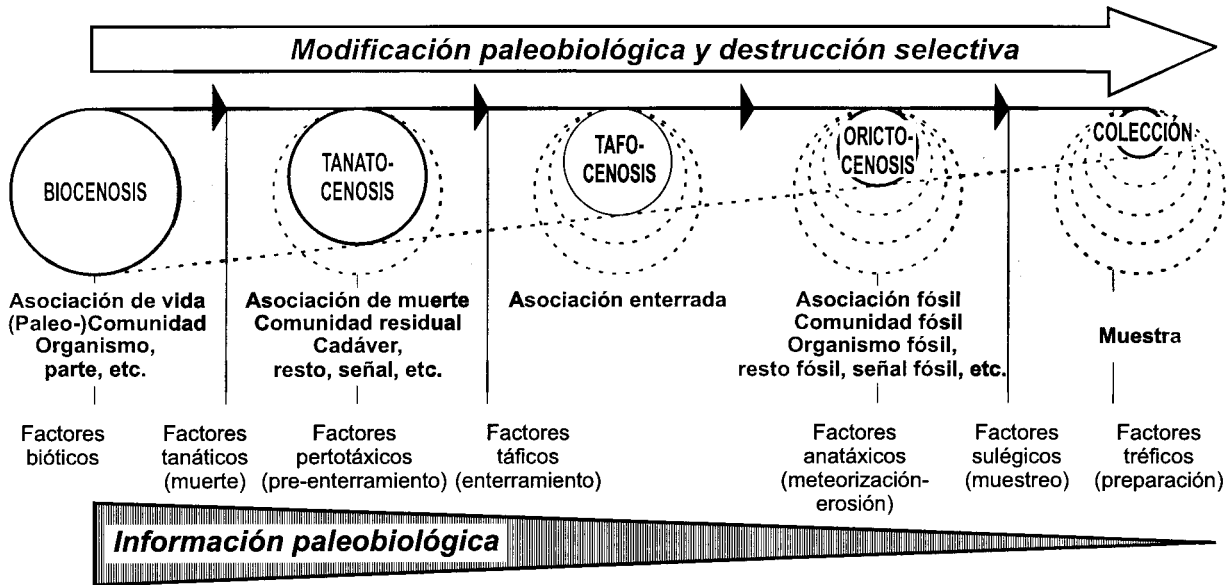


Fig. 12.- Modelo de la fosilización entendida desde un planteamiento individualista o globalista y transformista. La fosilización es un proceso paleobiológico, experimentado por entidades biológicas del pasado, que implica pérdida o disminución de la información paleobiológica debido a los diferentes factores que han actuado como filtros sucesivos. El registro fósil está constituido por los vestigios más resistentes de las entidades paleobiológicas (basado en Fernández López, 1991).

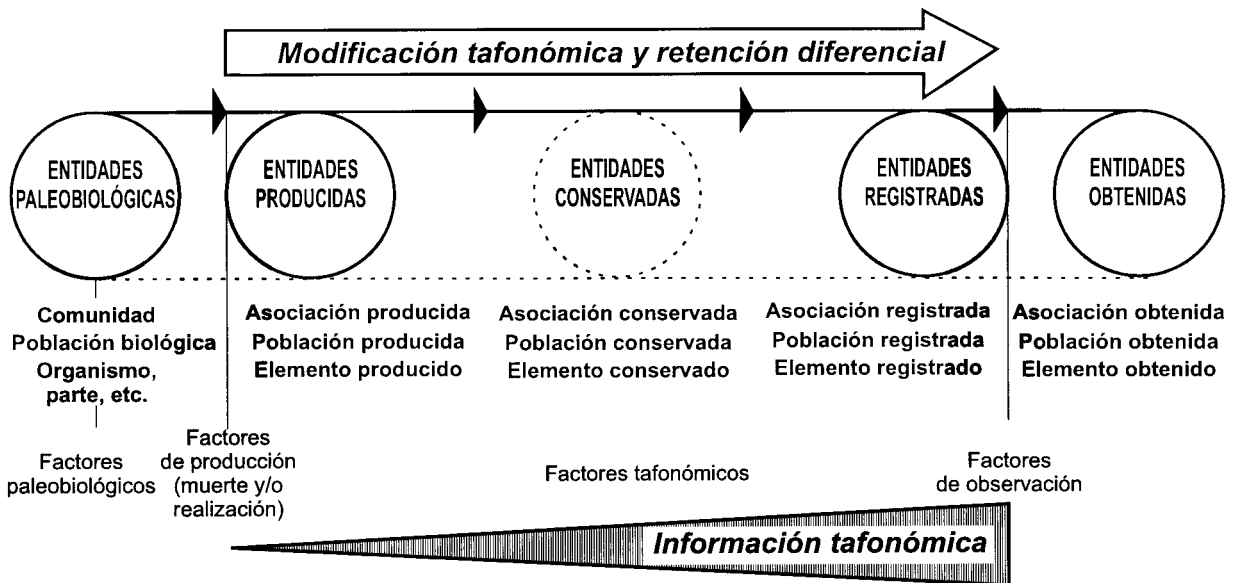


Fig. 13.- Modelo de la fosilización entendida desde un planteamiento sistemista y evolucionista. La fosilización es un proceso no-paleobiológico, experimentado por entidades tafonómicas, que no implica pérdida o disminución de la información paleobiológica. Los factores tafonómicos no son necesariamente destructivos. La fosilización es un proceso capaz de incrementar la información tafonómica. El registro fósil está constituido por las entidades conservadas que han tenido mayor eficacia durante la alteración tafonómica, y que han sido producidas por entidades paleobiológicas o por otras entidades tafonómicas preexistentes (basado en Fernández López, 1991).

Otras “-cenosis” han sido propuestas, pero su utilización ha sido menos frecuente e incluso han sido criticadas de manera desfavorable. Cabe mencionar a este respecto la distinción entre **liptocenosis** (conjunto de restos y señales determinables) e **icnocenosis** (para referirse exclusivamente a señales) o **pseudocenosis** (para productos de ciclos vitales, tales como exuvios, hojas y esporomorfos), o las **necrocenosis** (conjuntos de restos reagrupados en una localidad, sin hacer referencia a la causa, lugar y tiempo de muerte).

Se puede afirmar que cualquier asociación de fósiles, o cualquier asociación fósil, ocupa un área geográfica más o menos restringida. También es posible designar dichas áreas con términos inequívocos. El área ocupada por una tanatocenosis y el área ocupada por una tafocenosis han sido designadas respectivamente con los términos **tanatotopo** y **tafotopo**, en numerosos trabajos publicados durante el presente siglo. Pero nótese que cualquiera de estas asociaciones no tiene longitud, superficie o volumen concreto, no posee estructura temporal, y carece de ubicación espacio-temporal. Cada asociación de uno de estos tipos puede tener correlato real concreto, pero no es un tipo de asociación conservada. Los términos “asociación (de) fósil(es)” y “asociación conservada” no son sinónimos.

Desde el punto de vista transformista, la formación de cada yacimiento implica la destrucción de los restos organógenos menos resistentes, debido a la intervención de diferentes factores que han actuado a modo de filtros sucesivos. La composición taxonómica de cada yacimiento está determinada por los procesos selectivos que han ocurrido durante su formación. La fosilización implica pérdida y disminución de la información paleobiológica. De acuerdo con el modelo tradicionalmente utilizado en Paleontología, la fosilización es un proceso en el que diferentes factores ambientales han causado la destrucción selectiva de los restos organógenos del pasado, y por el cual ha disminuido la información paleobiológica. Sólo algunos organismos del pasado han alcanzado el estado fósil. En el registro fósil persisten los restos y las señales paleobiológicas más resistentes que no han sido destruidas. La Tafonomía sigue siendo entendida como el estudio de los procesos posmortem, y numerosos autores presuponen que los cambios de estado ocurridos durante la fosilización han sido experimentados por entidades paleobiológicas de diferente nivel de organización. De tal manera que no solo los organismos, sino también las comunidades y los ecosistemas, han podido alcanzar el estado fósil. Algunos autores consideran incluso que los fósiles son de naturaleza orgánica y aceptan, implícita o explícitamente, que los organismos no dejan de ser organismos por estar muertos, fosilizados o conservados en una roca. Todavía prevalecen concepciones individualistas y globalistas del registro fósil. Por ejemplo, las asociaciones de fósiles son interpretadas teniendo en cuenta algunos caracteres cualitativos de los individuos que las componen (como estar o no muerto, descompuesto o enterrado) y se acepta que cada asociación está constituida por individuos de la misma clase (que vivieron, fueron enterrados, están o han sido encontrados juntos).

EL MODELO SISTEMISTA Y EVOLUCIONISTA DE LA FOSILIZACIÓN

Quizás, el error principal de las ideas tradicionalmente utilizadas para el estudio de los fósiles consiste en suponer que el registro fósil o sus componentes están en la relación de parte con, o son, entidades biológicas del pasado. La carencia de entidades o de componentes paleobiológicos es una necesidad física, no una deficiencia, del registro fósil o de la biosfera. El registro fósil posee una información paleobiológica distinta a la de la biosfera porque es de distinta naturaleza, y se distingue de aquella no sólo por su composición y estructura sino también por las modificaciones que ha experimentado. Tanto para el estudio de la biosfera como para el estudio del registro fósil es posible utilizar un planteamiento sistemista y evolucionista, pero la evolución orgánica y la evolución tafonómica son procesos diferentes. Desde este planteamiento es posible predecir si la probabilidad de que haya algunos tipos de fósiles en un cuerpo rocoso concreto es más alta para los restos de algunos organismos del pasado que para los de otros, o si las evidencias de algunos grupos taxonómicos son muy improbables o prácticamente imposibles. Pero desde este punto de vista no tiene sentido afirmar que el registro fósil

o cualquiera de sus componentes es incompleto o parcial respecto a las entidades biológicas del pasado, porque no están en la relación de parte con aquellas.

Es cierto que hasta los caracteres primarios de los fósiles mejor conservados sólo representan una pequeña fracción de los caracteres anatómicos de los correspondientes organismos productores, o que las mejores asociaciones conservadas sólo representan parte de una o más paleobiocenosis o comunidades, pero cualquier entidad tafonómica posee caracteres primarios, heredados de las correspondientes entidades paleobiológicas productoras, y caracteres secundarios que han sido adquiridos durante la alteración tafonómica. La información paleobiológica que hay en el registro fósil puede ser parcial o estar sesgada respecto a la información paleobiológica original, pero dicha información no tiene existencia propia y, durante la fosilización, las entidades tafonómicas supraelementales pueden haber experimentado incrementos tanto en la abundancia como en la diversidad de sus componentes. Las restricciones del registro fósil han afectado a la posible variabilidad tafonómica, a la variabilidad de los conjuntos de caracteres primarios y secundarios, no a la variabilidad paleobiológica. La diversidad y el orden alcanzado por el registro fósil durante la fosilización es el resultado de procesos no-paleobiológicos, con modificaciones sucesivas, en los cuales algunos grupos tafonómicos han derivado de otros preexistentes. La producción tafogénica y la alteración tafonómica hacen que la fosilización, en vez de ser un proceso paleobiológico destructivo, sea un proceso tafonómico negentrópico que no implica pérdida o disminución de la información paleobiológica y en el cual se incrementa la información tafonómica. En conclusión, un modelo alternativo al tradicionalmente utilizado en Tafonomía puede ser desarrollado teniendo en cuenta los postulados de producción, emergencia y modificación: un **modelo que hemos llamado de modificación tafonómica y retención diferencial** (Fig. 13). Es cierto que las variaciones del ambiente externo sólo posibilitan unos limitados estados de conservación para cada entidad producida y conservada, pero la fosilización es un proceso en cuyo mecanismo intervienen dos componentes interrelacionados: la producción original y secundaria de variabilidad y la regulación de dicha variabilidad por alteración tafonómica; es decir, la producción biogénica y tafogénica de variabilidad y la regulación de dicha variabilidad por alteración tafonómica. Por tanto, lo que "ha determinado el destino" de una entidad producida y conservada, si se desea hablar así, no es sólo el ambiente o los ambientes externos a los cuales ha estado sometida, sino también las propiedades que presentaba dicha entidad en cada estadio del proceso. En consecuencia, concebir la alteración tafonómica como un filtro, tamiz o criba supone simplificar excesivamente la realidad, y dicha simplificación puede conducir a conclusiones tan erróneas como las que se obtuvieron en Biología por admitir que la selección natural es un filtro de las variantes deletéreas o inútiles.

Otro asunto, distinto al del origen y la organización del registro fósil, es describir e interpretar los procesos o los mecanismos de alteración tafonómica ocurridos, o averiguar cómo se han comportado o evolucionado las entidades tafonómicas.

MECANISMOS DE ALTERACIÓN TAFONÓMICA

Biodegradación (*biodegradation*)

Descomposición aerobia / anaerobia (*aerobic / anaerobic decay*)

Momificación (*mummification*)

Carbonificación (*carbonification*)

Alteración térmica (*thermic alteration*)

Encostramiento (*immuration, encrustation*)

Encostramiento (*bioimmuration, lithoimmuration*)

Inclusión (*inclusion*)

Relleno sedimentario (*sedimentary infilling*)

Pseudomorfosis sedimentaria (*sedimentary pseudomorphism*)

Mineralización (*mineralization*)

Cementación (*cementation*)

Permineralización (*permineralization*)

Concreción (*formation of concretions*)

Cementación de cavidades (*cementation of cavities*)

Neomorfismo (*neomorphism*)

Recristalización (*recrystallization*)

Inversión (*inversion*)

Reemplazamiento (*replacement*)

Abrasión (*abrasion*)

Bioerosión (*bioerosion*)

Disolución (*dissolution*)

Distorsión tafonómica (*taphonomic distortion*)

Distorsión biogénica (*biogenical distortion*)

Distorsión mecánica (*mechanical distortion*)

Necrocinesis y desplazamientos fosildiagénicos

(*necrokynesis and fossildiagenetic displacements*)

Reorientación (*reorientation*)

Desarticulación (*disarticulation*)

Dispersión (*dispersal*)

Reagrupamiento (*taphonomic clustering, regrouping*)

Remoción (*removal*)

Acumulación (*accumulation*)

Resedimentación (*resedimentation*)

Reelaboración (*reelaboration*)

Fig. 14.- Mecanismos de alteración tafonómica.

3. MECANISMOS DE ALTERACIÓN TAFONÓMICA

Después de ser producido, cualquier elemento conservado ha experimentado modificaciones en su composición, estructura y/o ubicación espacio-temporal, puede haber dado lugar a otros restos y/o señales, o puede haber sido destruido. En principio, cualquier parte de un elemento conservado, cualquier elemento de una asociación, o todos los elementos producidos por una entidad paleobiológica mantendrán su estado de conservación si no hay agentes que los destruyan o modifiquen diferencialmente. Entre los distintos mecanismos de alteración tafonómica por los cuales un elemento o una asociación ha podido experimentar modificaciones en su composición, estructura y/o ubicación espacio-temporal cabe distinguir los siguientes (Fig. 14): biodegradación, carbonificación, encostramiento, relleno sedimentario, mineralización (cementación, neomorfismo, reemplazamiento), abrasión, bioerosión, disolución, maceración, distorsión, y necrocinesis y desplazamientos fosildiagenéticos (reorientación, desarticulación, dispersión, reagrupamiento, remoción).

BIODEGRADACIÓN

La **biodegradación** comprende los procesos de descomposición de las sustancias orgánicas por la acción de organismos vivos. La materia orgánica que constituye las partes blandas de los restos organógenos o que está asociada a las partes mineralizadas de estos (por ejemplo, la trama protídica de las conchas o los caparzones) tiende a descomponerse por la actividad de diversos organismos que actúan como agentes alterativos. Los organismos necrófagos, los detritívoros o los descomponedores son agentes muy importantes durante las primeras fases de alteración tafonómica. Los principales microorganismos descomponedores son bacterias, hongos, algas, protozoos y nematodos. En la actualidad, los insectos, los carnívoros carroñeros y las plantas saprofitas intervienen también como agentes alterativos de los restos orgánicos. Los restos regurgitados o excretados por herbívoros y carnívoros suelen estar parcialmente descompuestos debido a la acción enzimática ocurrida durante la digestión. La propia flora intestinal de los cadáveres, las enzimas segregadas durante la muerte o las autolisinas liberadas durante la producción biogénica contribuyen a la descomposición de la materia orgánica. Los parásitos o simbioses pueden acelerar la biodegradación de los restos de aquellos organismos hospedantes con los cuales mantenían alguna relación biótica.

La descomposición de las sustancias orgánicas puede ser aerobia o anaerobia, según se lleve a cabo respectivamente en presencia o en ausencia de oxígeno. Hay bacterias, hongos y algas que no necesitan oxígeno atmosférico, son anaerobias, y pueden obtener su energía descomponiendo sustancias orgánicas por medio de enzimas o fermentos. A estos procesos de descomposición anaerobia de sustancias orgánicas se les llama **fermentaciones**; sin embargo, algunos autores restringen el significado del término fermentación para denotar exclusivamente los procesos de descomposición de sustancias del grupo de los glúcidos. Análogamente, al proceso de descomposición aerobia de sustancias orgánicas se le suele llamar **putrefacción**, aunque algunos autores restringen este último término para referirse a la descomposición de prótidos. Por **descomposición anaerobia** algunas sustancias orgánicas son degradadas y metabolizadas por los microorganismos, al mismo tiempo que son sintetizados nuevos compuestos orgánicos de mayor peso molecular, y aparecen azúcares, aminoácidos, alcoholes, ácidos grasos y péptidos entre otros. Por el contrario, la **descomposición aerobia** representa un proceso de oxidación más o menos completa de materia orgánica, los productos resultantes suelen ser más simples que las sustancias originales, a menudo gaseosos, y se desprende abundante anhídrido carbónico y agua. La distinción entre los procesos de descomposición aerobia y los de descomposición anaerobia es útil en Tafonomía, pero debe tenerse en cuenta que los elementos conservados pueden experimentar procesos de estos dos tipos simultánea o sucesivamente durante la biodegradación. Antes del enterramiento, las porciones internas de algunos cadáveres experimentan descomposición anaerobia mientras que las partes más superficiales están sometidas a descomposición aerobia. La descomposición suele ser anaerobia después del enterramiento, aunque haya sido aerobia en las etapas anteriores de biodegradación tafonómica.

Además de los factores extrínsecos, en los procesos de biodegradación influyen la composición química, la estructura y la distribución de la materia orgánica de los restos organógenos. Los compuestos orgánicos de mayor estabilidad durante la biodegradación son prótidos, lípidos, glúcidos o hidratos de carbono y resinas.

Entre los prótidos más estables cabe señalar diversos prótidos simples o proteínas (colágeno, queratina, espongina, conchiolina, por ejemplo), así como algunos prótidos compuestos o proteidos (mucinas, condrina). El **colágeno** es un componente fibroso de los tejidos conjuntivos, cartilagosos y óseos de los animales. La **queratina** es el material córneo de las epidermis, escamas, plumas, pelos, uñas, pezuñas, garras y cuernos de los vertebrados. La **espongina** y la **conchiolina** son proteínas que respectivamente se encuentran en las esponjas y en las conchas de moluscos. Entre los proteidos son relativamente estables los glucoproteidos. Las **mucinas** o mucoproteidos se encuentran en las secreciones de las glándulas mucosas. Los condroproteidos como la **condrina** forman parte del tejido cartilaginoso. Las proteínas son insolubles en agua y en soluciones alcalinas, en tanto que los proteidos se comportan como ácidos y se disuelven en las soluciones alcalinas.

Entre los lípidos cabe destacar por su estabilidad la **cutina** (componente de las cutículas de las plantas) y las **ceras** (liberina, suberina, cerina), que son ésteres de ácidos grasos complejos.

Entre las sustancias orgánicas más estables destacan algunos glúcidos, concretamente algunos polisacáridos complejos (quitina, tectina, celulosa) y pectinas (lignina). La **quitina** o **entomolina** tiene aspecto córneo y es un componente característico de los élitros y tegumentos de los insectos, así como de los exoesqueletos y las mudas de otros artrópodos (crustáceos y trilobites, por ejemplo), aunque también se encuentra en los tejidos esqueléticos de los representantes de otros grupos taxonómicos tan diferentes como las algas, hongos, líquenes, cnidarios, briozoos, braquiópodos, moluscos, graptolitos y en las cerdas de los anélidos. La **tectina** es una sustancia mucosa, parecida a la quitina, segregada por los protozoos. La **celulosa** es uno de los constituyentes principales de las paredes celulares de las plantas. La **lignina** es un tipo de pectina y uno de los constituyentes principales de la madera de las pteridofitas y espermatofitas. Los glúcidos no se disuelven en agua, pero forman con ella suspensiones coloidales o engrudos.

Otras sustancias orgánicas de composición química más compleja, y de gran interés tafonómico, son las resinas naturales. El ámbar del Báltico es una resina producida por coníferas oligocenas, que ha mantenido en gran parte su composición química y contiene ácido succínico.

Los diferentes compuestos orgánicos tienen distinto grado de estabilidad, según las condiciones ambientales, pero cualquiera de ellos puede ser metabolizado y destruido por biodegradación. En general, los siguientes compuestos presentan valores crecientes de resistencia a la descomposición: quitina, celulosa, lignina, cutinas, ceras y resinas. Además de las diferencias en composición química, otros factores intrínsecos como el menor tamaño relativo de las partículas constituyentes de los restos organógenos, o el mayor grado de porosidad, favorecen los procesos de biodegradación; por este motivo, la fragmentación de los restos o la disolución de sus componentes minerales, que respectivamente disminuyen su tamaño y aumentan su porosidad, puede incrementar la tasa de descomposición.

Los productos resultantes de la biodegradación tafonómica condicionan el pH y Eh del ambiente externo e intervienen como agentes alterativos de restos organógenos. Los microbios descomponedores suministran durante la actividad respiratoria numerosas fases reactivas que pueden ser incorporadas como precipitados minerales característicos del patrón de descomposición. Por ejemplo, durante la reducción del hierro producen bicarbonato y iones de hierro, en tanto que durante la reducción de sulfato producen bicarbonato, anhídrido carbónico y ácido sulfhídrico; a partir de estas sustancias, a su vez, se pueden formar siderita, calcita y piritita. La metanogénesis produce bicarbonato adicional que puede ser utilizado para la precipitación de minerales carbonáticos. Además de estos cambios químicos de los sedimentos,

durante la biodegradación de elementos conservados puede resultar modificada la textura original del sedimento, al formarse cavidades y conductos de desgasificación que dan lugar a texturas vesiculares.

Los productos resultantes de la biodegradación también influyen sobre los organismos vivos y pueden actuar como agentes productivos de nuevos restos y señales. Por ejemplo, entre los productos resultantes de la descomposición de materia orgánica a menudo se encuentran sustancias tóxicas o malolientes: ácido sulfhídrico, indol, escatol, putrescina, y cadaverina, entre otras, cuya concentración puede ser letal para algunos organismos y puede modificar la tasa de producción biogénica.

Los procesos de biodegradación son retardados por la intervención de diversos factores que amortiguan o inhiben la influencia de los organismos biodegradantes. Las condiciones favorables para el mantenimiento de la materia orgánica pueden deberse a los siguientes factores alterativos:

- actuación de depredadores de los organismos biodegradantes;
- presencia de sustancias tóxicas o antibióticas, que pueden haber sido segregadas por otros organismos o haber sido producidas por descomposición de otros restos orgánicos. Por ejemplo, la cadaverina o los componentes fenólicos de las sustancias húmicas actúan como sustancias tóxicas para muchos organismos. Los ácidos orgánicos producidos durante la fermentación y el consiguiente descenso del pH también pueden llegar a inhibir la actividad de las bacterias anaerobias;
- presencia de moléculas, sustancias o minerales que tienen propiedades anti-enzimáticas y curtientes (como la sílice o el hierro, los taninos, algunos minerales de arcilla, etc.). Los taninos son ácidos aromáticos liberados durante la descomposición de algunas plantas vasculares, que actúan como curtientes. Los minerales de arcilla también dificultan la descomposición de materia orgánica al adsorber enzimas biodegradantes. Algunas moléculas inorgánicas como la sílice o el hierro pueden inhibir enzimas como las autolisinas que biodegradan las paredes celulares de los tejidos.
- presencia de altas concentraciones salinas, que ocasionan estrés osmótico;
- presencia de sustancias higroscópicas o por calor intenso y desecación, que determinan la ausencia de una fase acuosa;
- por frío intenso y congelación, que ejerce un estrés térmico;
- o por ausencia de oxígeno (en aguas estancadas, o en materiales de escasa permeabilidad como los lodos arcillosos, coloides, resinas, asfalto o petróleo), que impide la actividad de los organismos necrófagos y descomponedores aerobios.

Por lo general, tanto el grado de bioturbación como la actividad microbiana (aerobia y anaerobia) disminuyen rápidamente al aumentar la profundidad de enterramiento de los restos organógenos, al mismo tiempo que disminuye la cantidad de oxígeno disponible (el Eh pasa a tener valores menores) y aumenta el grado de alcalinidad (el pH aumenta). La porosidad y el contenido en agua también suelen disminuir al aumentar la profundidad de enterramiento de un sedimento no consolidado. En este sentido, el incremento en la tasa de sedimentación es otro factor favorable para el mantenimiento relativo de la materia orgánica. El grado de alteración tafonómica alcanzado durante la biodegradación también suele ser muy distinto en función de la naturaleza y el tamaño de grano del sedimento. Los sedimentos de grano muy fino y arcillosos, por su baja permeabilidad y alta capacidad de adsorción, dificultan el acceso a los microbios heterotróficos. Por el contrario, los sedimentos de grano grueso, por su mayor cohesión, ejercen una resistencia más efectiva contra los organismos bioturbadores. Respecto a las asociaciones conservadas cabe destacar que un incremento en la concentración de cadáveres puede reducir localmente la cantidad de oxígeno disponible y el Eh del ambiente externo, e inhibir la actividad de los organismos bioturbadores y carroñeros. De este modo se ha interpretado el hecho de que los cuerpos situados en el centro de las fosas comunes estén mejor conservados que los de la periferia.

Por la intervención de factores que amortiguan o inhiben los procesos de biodegradación ocurren en la actualidad fenómenos de **momificación** de cadáveres o de restos vegetales, que conservan

evidencias de partes blandas. Entre los fósiles pueden ser considerados como ejemplos de momificación los restos de Mamuts o los de rinocerontes pleistocenos, congelados en el sustrato helado de numerosas localidades de Siberia y Alaska, a partir de los cuales ha sido posible hacer incluso reacciones serológicas y análisis de sangre. También están momificados los restos de algunos organismos ahogados y conservados en asfalto que han sido encontrados en los yacimientos de La Brea (California, EE.UU.) y Stauria (Cárpatos orientales, Austria), así como numerosos restos orgánicos que se encuentran en turberas recientes, o en los lignitos eocenos de Geiseltalt (Alemania).

Los lignitos eocenos de Geiseltalt (cerca de Halle, Alemania) contienen restos de piel, tejidos conectivos, músculos, cartílagos, glándulas y tejidos vesiculares, células adiposas, cromatóforos pigmentados, cloroplastos, glóbulos rojos, y células epiteliales con corpúsculos intracelulares y núcleo. En otras turberas más recientes también se han encontrado cadáveres carbonificados y extraordinariamente bien conservados. La persistencia de estos restos organógenos ha sido interpretada como un resultado de la rápida acción curtiente de los ácidos húmicos desprendidos durante la carbonificación. El **curtido** se habría llevado a cabo por fijación histológica, debido a la actuación de sustancias como los taninos y los componentes fenólicos de las sustancias húmicas que respectivamente inhibieron la autólisis enzimática y la acción microbiana. Incluso los corpúsculos celulares pueden mantener su integridad, sin ser mineralizados subsecuentemente, si el citoplasma ha sido fijado; pero el contenido celular generalmente ha experimentado diversas modificaciones y está constituido por material húmico o carbonoso. Todos estos procesos de estabilización y transformación de elementos conservados son altamente selectivos; por ejemplo, los restos orgánicos de menor tamaño suelen tener mejor conservados los tejidos, y los restos vegetales presentan mejores estados de conservación que los restos de animales. Estos casos de conservación diferencial han sido interpretados como una consecuencia de la mayor superficie relativa de los restos más pequeños, y de la mayor permeabilidad de las paredes celulares de los restos vegetales.

Los procesos de **saponificación**, al convertirse en jabón la materia orgánica de los restos, por la combinación de los ácidos que resultan de la biodegradación con un álcali u otros óxidos metálicos del ambiente externo, también dan lugar a restos orgánicos con partes blandas momificadas. Ahora bien, cualquiera de estos restos momificados ha experimentado diversas modificaciones tafonómicas (mineralización, disolución selectiva y distorsión mecánica, por ejemplo) en función de las condiciones ambientales a las que ha estado sometido. Las asociaciones constituidas por restos momificados también han estado sometidas a procesos de conservación diferencial y retención selectiva de información paleontológica.

Al comparar fósiles de dos o más yacimientos es importante tener en cuenta que tanto los factores intrínsecos (composición química, estructura y distribución de los elementos conservados) como las condiciones ambientales han podido variar durante el Fanerozoico, a consecuencia de la evolución orgánica. Por ejemplo, los yacimientos de conservación (los que tienen evidencias de partes blandas o de animales de cuerpo blando) son relativamente más frecuentes en los sistemas Cámbrico y Jurásico. La disminución en la proporción de yacimientos de conservación en los intervalos post-cámbricos del registro geológico parece ser debida al aumento en la diversidad y en la profundidad de los organismos bioturbadores durante el Fanerozoico. En cambio, la mayor frecuencia de episodios deficitarios en oxígeno debió favorecer la formación de yacimientos de conservación, por ejemplo durante el Jurásico.

CARBONIFICACIÓN

El enriquecimiento en carbono de los elementos conservados durante la alteración tafonómica, que tiene lugar a partir de los componentes orgánicos inicialmente producidos y de las nuevas sustancias orgánicas sintetizadas durante la biodegradación, puede ser llamado **carbonificación**. Por lo general, los compuestos orgánicos resultantes de la biodegradación que no fueron consumidos por los organismos se han recombinao, por policondensación y polimerización, y han dado lugar a geopolímeros de

moléculas complejas colectivamente llamados kerógeno (Fig. 15). Estas modificaciones geoquímicas se inician cuando los elementos conservados todavía están cerca de la superficie de los sedimentos y en estadios de diagénesis temprana. Por carbonificación, la materia orgánica se transforma en nuevas sustancias más ricas en carbono, como el humus y los sapropeles. A los compuestos orgánicos inicialmente producidos que no han experimentado modificaciones se les denomina marcadores biológicos o fósiles químicos. Más tarde, por el progresivo enriquecimiento en carbono de las nuevas sustancias orgánicas, bajo la influencia de mayores presiones y temperaturas durante la diagénesis avanzada, llegan a formarse hidrocarburos (kerógeno, petróleo) y carbones (lignito, hulla, antracita) en los cuales hay abundantes elementos conservados, aunque sólo representan una pequeña proporción respecto a los que han sido destruidos durante el proceso de carbonificación. Finalmente, a mayores presiones y temperaturas, las rocas se metamorfizan y los geopolímeros pueden transformarse en grafito, cuando todavía existen en ellas algunos elementos conservados.

Entre los restos carbonosos hay un tipo de particular interés tafonómico: el carbón de leña, *chacal* o **pirofusinita**. Se trata de un producto de pirólisis que puede ser distinguido de los restos carbonosos no-quemados por la forma cuboidal de los fragmentos, con brillo sedoso, opacos, de reflectividad muy alta, y (observados al microscopio electrónico de barrido) por la ausencia de lamela media entre las paredes celulares adyacentes. Desde el punto de vista tafonómico, los restos carbonosos constituidos por pirofusinita se caracterizan por ser mucho más resistentes a la biodegradación que los restos carbonosos de otros tipos; además, pueden llegar a tener flotabilidad positiva y ser transportados a grandes distancias.

La carbonificación de los elementos conservados implica cambios en su composición química, entre otros pérdida de hidrógeno y oxígeno, que están acompañados de cambios texturales y estructurales relacionados con el incremento en los valores de presión y temperatura al que han estado sometidos. En general, los siguientes compuestos orgánicos presentan valores crecientes de resistencia durante la carbonificación: quitina, celulosa, lignina, suberina, cutina y esporopolenina. La celulosa está presente en los depósitos de turberas. La lignina está presente en las turbas y en los lignitos. La cutina y la esporopolenina se encuentra incluso en los carbones maduros del tipo de la antracita. Los restos vegetales constituidos por celulosa y lignina, así como los restos esqueléticos quitinosos de muchos animales como los artrópodos, que en la actualidad están conservados como restos carbonosos o bituminosos en rocas no-carbonosas han experimentado procesos de carbonificación. El ámbar también está carbonificado, al igual que ocurre con otras resinas naturales más o menos alteradas de los carbones maduros. Los restos carbonosos paleozoicos suelen carecer de microestructura y detalles anatómicos, aunque se puede observar en ellos el contorno y, si se desprende la película carbonosa, todavía persisten caracteres morfológicos superficiales en la impresión dejada por el resto organógeno en la roca. Sin embargo, muchos restos vegetales, y algunos restos bituminosos de animales, que se encuentran en materiales terciarios y cretácicos presentan caracteres histológicos y es posible estudiarlos como si fueran restos actuales, una vez aplicadas las técnicas de preparación adecuadas para su estudio. Durante los procesos de carbonificación, la materia orgánica inicialmente pardo-oscura llega a ser negra, al mismo tiempo que pasa a ser más reflectante y traslúcida. Utilizando métodos de geoquímica orgánica y métodos ópticos (color de la luz transmitida, reflectancia, y fluorescencia a la luz ultravioleta) han sido establecidos varios índices de **alteración térmica** de los restos organógenos contenidos en rocas sedimentarias. Estos índices permiten evaluar las paleotemperaturas comprendidas entre 50° y 600°C que han sido alcanzadas por algunos sedimentos durante la diagénesis. De particular interés para los estudios de paleotemperaturas durante la diagénesis son los restos orgánicos de acritarcos, relativamente frecuentes en materiales proterozoicos y fanerozoicos, así como los restos de polen y esporas, que se encuentran desde el Ordovícico hasta la actualidad. En cualquier caso, al interpretar el grado de carbonificación alcanzado por un fósil debe tenerse en cuenta que el contenido en materia orgánica puede haber sido reducido, e incluso puede haber llegado a desaparecer, debido a la acción de distintos agentes meteóricos recientes que han destruido parcial o totalmente los componentes carbonosos.

Los compuestos orgánicos no utilizados por los microorganismos descomponedores pueden conservarse en los sedimentos y constituyen los llamados marcadores biológicos o **fósiles químicos**. Se aplica estos nombres a ciertas sustancias químicas de origen orgánico, presentes en los materiales de la litosfera, que son evidencia de entidades biológicas del pasado. Las moléculas orgánicas que persisten, los llamados fósiles químicos o biomarcadores, sirven como indicadores paleoambientales (en particular de las condiciones de Eh/pH y salinidad del medio). Las moléculas orgánicas largas no persisten mucho después de la muerte de un organismo, pero pueden dividirse en derivados específicos que son más estables y sirven como indicadores de las sustancias originales. Por ejemplo, algunos aminoácidos persisten como productos de proteínas. Los principales fósiles químicos son aminoácidos (alanina, leucina, glicina, prolina, valina, lisina, porfirinas, etc.) que pueden ser identificados con los modernos métodos analíticos por ejemplo en pizarras negras, en ciertas concreciones, en el petróleo, etc. La presencia de estos derivados de las proteínas constituyen una de las principales pruebas de la naturaleza orgánica del petróleo. Se ha podido comprobar la presencia de aminoácidos en la Formación Figtree (África del Sur), con más de 3.000 Ma de antigüedad, que son restos de algas y bacterias que vivían en el mar en aquella época. La presencia de fitano y pirano en rocas proterozoicas, por ejemplo, indica la presencia de organismos fotosintéticos ya que estos compuestos se han derivado de la degradación de clorofila. La proporción de un isótopo del carbono, el C-13, en la materia carbonosa asociada a las rocas sirve para demostrar su naturaleza orgánica, y para diferenciarla de la que tiene un origen inorgánico. El análisis cromatográfico ha permitido demostrar la existencia de varios aminoácidos en algunos fragmentos de huesos devónicos (380 Ma). Los fósiles químicos son evidencia de que ha existido materia viva en el pasado y permiten inferir datos respecto a las proteínas de los esqueletos originales, así como las relaciones filogenéticas entre los organismos productores. La presencia de fósiles químicos también permite inferir datos tafonómicos de interés geológico; por ejemplo, las condiciones máximas de presión y temperatura en las que han tenido lugar los procesos fosildiagenéticos.

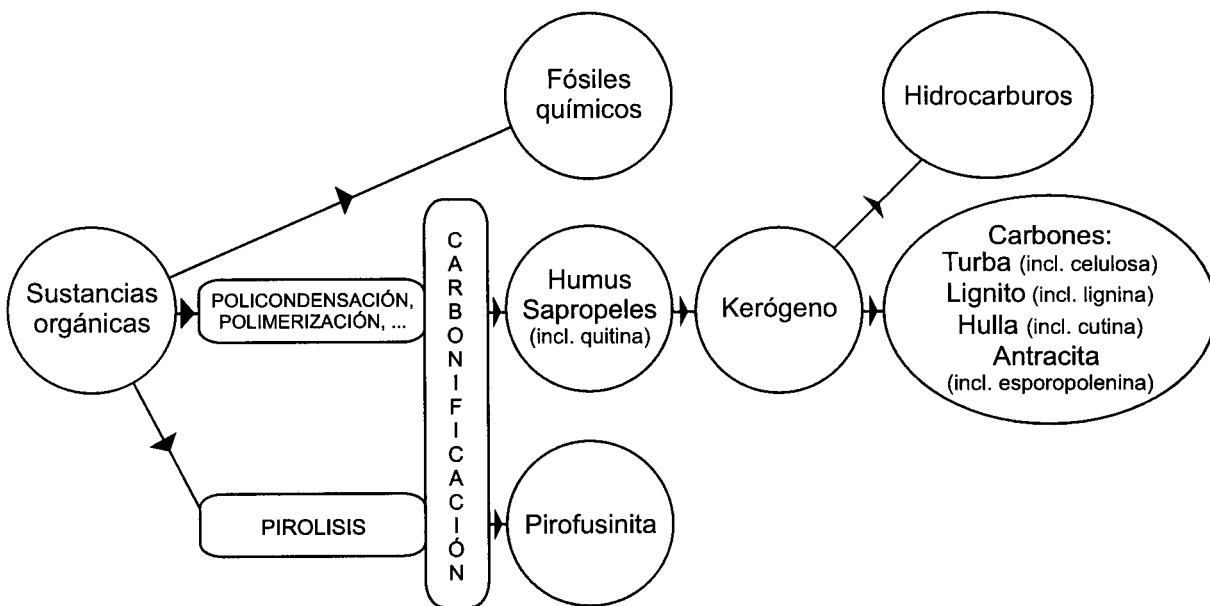


Fig. 15.- Resultados de los procesos de carbonificación de sustancias orgánicas durante la alteración tafonómica.

ENCOSTRAMIENTO

Muchos elementos conservados han sido recubiertos por materiales antes de ser definitivamente enterrados, y este mecanismo de alteración tafonómica se denomina **encostramiento**. Los materiales que revisten a los elementos conservados y forman costras superficiales o inclusiones pueden ser o no de origen biogénico. Son frecuentes los encostramientos calcáreos, fosfáticos, ferruginosos o arcillosos.

La sobresaturación de las aguas y la alcalinización del ambiente externo, que promovió la precipitación de carbonatos en torno a los restos organógenos pudo deberse a factores fisico-químicos (por ejemplo, aumento de la temperatura o del grado de turbulencia de las aguas) y biológicos (actividad fotosintética de las algas, o presencia de amoníaco y bases nitrogenadas orgánicas resultantes de la descomposición de materia orgánica). Sin embargo, en ambientes subacuáticos con régimen laminar se ha observado que sobre los restos organógenos e incluso sobre sustancias inertes también pueden formarse tapices y costras estromatolíticas, debido a la actividad fisico-química de las algas y los microbios. La actividad de algunas algas filamentosas y hongos endolíticos, en medios marinos, ha dado lugar al desarrollo de envueltas micríticas constructivas en torno a los restos esqueléticos aragoníticos. Los propios restos esqueléticos de los organismos cementantes o incrustantes que colonizaron algunos elementos conservados han contribuido al desarrollo de encostraduras; entre los epizoarios incrustantes que a menudo han generado estas costras se encuentran algas calcáreas, foraminíferos, serpúlidos, briozoos, esponjas, braquiópodos, lamelibranquios y cnidarios entre otros.

Un tipo de fosilización por encostramiento son los **hemigrumos** de ammonites, que se encuentran en depósitos condensados de ambientes marinos profundos. Debido al déficit de aporte de sedimentos, en estas condiciones ambientales se formaron moldes internos más o menos completos, con relleno sedimentario homogéneo, de las conchas de ammonites. Incluso sus vueltas de espira de menor tamaño, por ser vueltas internas o por corresponder a individuos jóvenes, suelen presentar relleno sedimentario. Los moldes internos concrecionales, calcáreos, de estos ammonites reelaborados mantienen su volumen y forma original debido a la rápida cementación temprana y están preferencialmente encostrados en uno de los flancos con láminas estromatolíticas calcáreas de origen microbiano (Fig. 16). Estos ammonites reelaborados, sin embargo, no suelen presentar señales de abrasión o bioerosión tales como facetas de truncamiento, facetas de rodamiento o perforaciones biogénicas.

Debido a la formación de costras superficiales y a la subsiguiente mineralización interna, muchos restos de esponjas silíceas mantienen la morfología externa original y han sido denominados *momias calcáreas*. Algunos restos de algas y bacterias que fueron incluidos en cristales de sal o de piritita, así como los restos de ciertos organismos que fueron incluidos en resinas naturales, también han sido denominados *momias*. Sin embargo, aunque estos restos organógenos probablemente alcanzaron un estadio momificado con persistencia de partes blandas en las etapas anteriores del proceso de fosilización y todavía pueden presentar detalles anatómicos externos de las partes blandas, en la actualidad suelen estar reducidos a una película carbonosa que reviste la cavidad inicialmente ocupada por el resto organógeno o sólo queda de ellos el molde externo. Por estas razones, algunos autores han defendido que es más adecuado llamarles *pseudomomias* o **inclusiones**. La inclusión de elementos conservados en los excrementos de algunos animales es un proceso frecuente y de particular interés en micropaleontología, que da lugar a fenómenos de conservación diferencial.

En algunos yacimientos se ha comprobado que la precipitación de siderita o de compuestos fosfáticos en torno a las partes blandas de los restos organógenos fue promovida por el desarrollo de una capa superficial de bacterias sobre la materia orgánica en descomposición.

La acreción mecánica de materiales pelíticos en torno a los restos organógenos que se desplazan sobre un sustrato blando también puede dar lugar a encostraduras; por este mecanismo se han formado "nódulos de arcilla" que contienen uno o más fósiles.

PROCESOS TAFONÓMICOS y resultados:

ACUMULACIÓN

Concha de ammonites sobre el fondo marino

BIODEGRADACIÓN

Cámara de habitación sin partes blandas

Concha sin periostraco

DESARTICULACIÓN

Concha sin apticus

Tubo sifonal desarticulado

RESEDIMENTACIÓN

Concha movida y muralla fragmentada

RELLENO SEDIMENTARIO (por corrientes intra-camerales aspiradas)

Relleno sedimentario completo de la concha, de mayor tamaño de grano en las porciones anteriores e inferiores y más arcilloso en las porciones superiores y apicales, que la matriz sedimentaria

ENTERRAMIENTO INICIAL

Relleno sedimentario de las cavidades umbilicales de la concha

MINERALIZACIÓN SINESEDIMENTARIA

Cementación calcárea del relleno sedimentario (preferencialmente en las porciones anteriores e inferiores)

REELABORACIÓN

Concha y molde interno concrecional exhumados y movidos

Formación de superficies de abrasión sobre el molde interno

Desarrollo preferencial de laminación microbiana, sobre el flanco superior expuesto

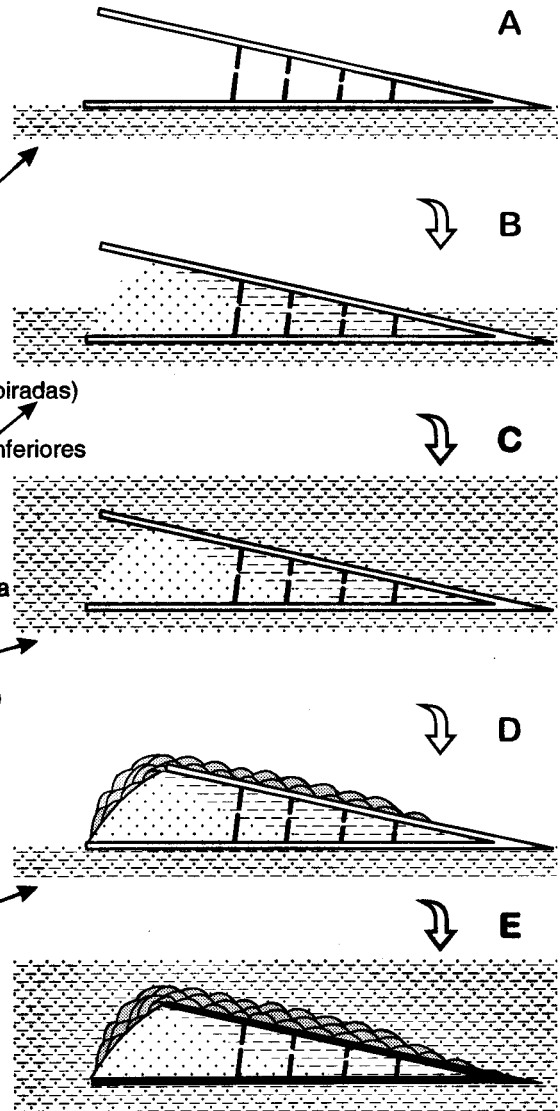
Reorientación de la concha y el molde interno, con la máxima longitud paralela a la estratificación

ENTERRAMIENTO FINAL Y COMPACTACIÓN

Concha y molde interno concrecional compactados (preferencialmente comprimidos en las porciones apicales y superiores)


Disolución de la concha aragonítica

Cementación calcárea de la porosidad móldica



 Margas

 Calizas mudstone a wackestone

 Calizas mudstone con laminación microbiana

 Arcillas

Fig. 16.- Etapas sucesivas durante el desarrollo de los hemigrupos de ammonites, con indicación de los procesos tafonómicos ocurridos y los resultados observables en los fósiles (Fernández-López et al. 1999).

Desde el punto de vista tafonómico es importante destacar que tanto las inclusiones como los revestimientos superficiales pueden incrementar la durabilidad, la capacidad de persistir, de los elementos conservados. Aunque la descomposición de la materia orgánica posibilita la desarticulación y dispersión de los componentes esqueléticos, los encostramientos formados sobre algunos restos organógenos han servido para que permanezcan juntos los distintos componentes y para amortiguar o inhibir la influencia de otros agentes alterativos. Además, la formación de encostramientos y de inclusiones posibilita la replicación de los elementos conservados. Las réplicas así formadas han podido persistir después de la destrucción de los restos organógenos originales, y suelen ser más resolutivas de lo que cabría esperar si sólo se tuviera en cuenta la granulometría o la composición química del sedimento en que se encuentran. De hecho, estas réplicas a menudo portan información respecto a los componentes orgánicos y las partes blandas de los restos organógenos originales aunque en la actualidad estén compuestas exclusivamente por sustancias inorgánicas.

RELLENO SEDIMENTARIO

Cuando un material ocupa el interior de un elemento conservado y reproduce la forma de las cavidades existentes en él, es referido como un **molde interno**. Al material que cubre la superficie externa de un elemento conservado, y que reproduce su relieve superficial, se le llama **molde externo**. En cualquiera de estos dos casos puede tratarse de un molde parcial o bien de un molde completo, que respectivamente reproduce una parte o la totalidad del elemento original. Los moldes pueden presentar en su superficie **impresiones** o **improntas** que reproducen con relieve negativo la ornamentación del objeto a partir del cual se han formado. Los moldes también pueden tener información respecto a la estructura de las partes huecas que han rellenado; por ejemplo, en los moldes internos de las conchas de ammonites a menudo se observan las suturas septales. La calidad de estas réplicas de restos organógenos, sean moldes y/o impresiones, depende de las características del material que constituye el molde así como del estado de conservación en que se encontraba el resto. Tanto los moldes como las impresiones deben ser distinguidos de los restos organógenos transformados a partir de los cuales se han formado, coexistan o no con ellos. Los **restos transformados** se denominan "casts" en inglés.

Las cavidades de los elementos conservados pueden ser rellenadas con partículas sedimentarias, antes de que sean definitivamente enterrados o después del enterramiento. Por lo general, el relleno sedimentario de dichas cavidades se debe a corrientes hidráulicas aspiradas así como a la actuación de fuerzas tractivas independientes del objeto relleno (acción gravitatoria o bioturbación, por ejemplo).

El mecanismo de relleno sedimentario por **corrientes hidráulicas aspiradas** ha sido particularmente estudiado en las conchas de ammonoideos. Para que se generen corrientes hidráulicas aspiradas en el interior de las conchas es necesario que las partes blandas hayan sido eliminadas, que las cavidades estén comunicadas con el exterior por alguna abertura, y que en sus proximidades haya un régimen turbulento. El material transportado por las corrientes hidráulicas hacia el interior de las cavidades es un depósito de carga y partículas en suspensión; por tanto, en estos procesos de relleno también influyen otros factores como el tamaño de las partículas sedimentarias disponibles en el medio y la tasa de sedimentación. En cada caso concreto, a cualquiera de estas variables le corresponde unos valores críticos por encima o por debajo de los cuales es imposible el proceso de relleno. Por ejemplo, la energía hidráulica del ambiente externo podrá tener valores tan bajos que sean insuficientes para generar corrientes aspiradas y transportar las partículas sedimentarias o, por el contrario, tan altos que incluso lleguen a desplazar y transportar a los propios elementos conservados. También se requerirá que las aberturas de las cavidades tengan un diámetro mínimo, por debajo del cual no podrán introducirse las partículas sedimentarias. La estabilidad mecánica de los elementos conservados, su orientación e inclinación son otros factores que influyen en los procesos de relleno sedimentario antes y durante el enterramiento.

La introducción de partículas sedimentarias en las cavidades de los elementos conservados también puede ocurrir por **infiltración gravitatoria**, antes y después del enterramiento. En cualquiera de estos casos, sea por corrientes hidráulicas o por infiltración, la acción gravitatoria ejercida sobre las partículas sedimentarias que han sido introducidas en las cavidades determina que el material de relleno se distribuya preferentemente en la parte inferior de las cavidades y constituya lo que se denomina un **relleno geotrópico** (también llamado relleno geopetal). La distribución del relleno sedimentario, así como de las cavidades que han permanecido vacías, permite inferir en muchos casos cuál era la posición en que se encontraba un elemento conservado cuando fue rellenado. Dicho relleno suele presentar diferencias granulométricas y texturales respecto a los materiales que constituyen la matriz, de acuerdo con las distintas condiciones de las cavidades rellenas. Sin embargo, los organismos bioturbadores a menudo han modificado la textura original del material de relleno. Además, parte del sedimento de la matriz puede introducirse en las cavidades por compresión debida a carga litostática durante la diagénesis temprana.

Desde el punto de vista tafonómico es importante destacar que la introducción de partículas sedimentarias y la formación de moldes internos puede estar favorecida por las modificaciones previamente experimentadas por los restos organógenos. Por ejemplo, la pérdida de partes blandas y el desarrollo de perforaciones o de roturas en las conchas o los caparzones posibilita la entrada de sedimento incluso en las cavidades previamente cerradas. Por este motivo, los elementos conservados de aquellos grupos tafonómicos que han experimentado mayor grado de alteración en las primeras fases bioestratinómicas pueden pasar a tener mayor capacidad de relleno y replicación, y llegar a ser los fósiles mejor conservados, aunque hayan sido los elementos menos resistentes y de menor durabilidad en las etapas anteriores de fosilización.

Si los restos organógenos son destruidos después del enterramiento, o después de su replicación por encostramiento, las cavidades resultantes pueden ser rellenas con nuevas sustancias y se pueden formar réplicas, denominadas **pseudomorfosis**, que presentan en su superficie la ornamentación de los restos organógenos previamente destruidos. Los nuevos materiales de relleno pueden ser componentes minerales o fragmentos de roca. Por este mecanismo de destrucción y relleno sedimentario se han generado réplicas de las conchas de ammonites previamente enterradas, llamadas **pseudomorfosis siliciclásticas**, durante fases de exposición subaérea en los materiales del Jurásico Medio de la Cuenca Ibérica.

Por otra parte, debe tenerse en cuenta que la formación de moldes internos con materiales de origen sedimentario no es una condición necesaria para la fosilización, si bien en algunos casos ha sido un factor favorable para ello. Por ejemplo, varios autores han sugerido que es necesario el relleno de los poros existentes en los restos esqueléticos de los equinodermos, mediante partículas sedimentarias o con cemento syntaxial, para que puedan ser enterrados cuando están en ambientes subacuáticos. Esta conclusión se basa en observaciones realizadas con algunos crinoideos actuales cuyos osículos tienen muy baja densidad, e incluso pueden llegar a flotar en el agua cuando tienen pequeñas partículas de aire adheridas. Es cierto que la microestructura estereómica porosa de los restos esqueléticos de este tipo, y su bajo peso específico, les hace comportarse de una manera muy distinta respecto a otras partículas sedimentarias de igual tamaño; sin embargo, no se puede generalizar este patrón de comportamiento para todos los restos esqueléticos de equinodermos. En cualquier caso, el relleno sedimentario de los elementos conservados no asegura su persistencia, ni es el único mecanismo que posibilita su replicación.

MINERALIZACIÓN

La migración de fluidos y la difusión de sustancias posibilitan diversos cambios en la composición mineralógica y en la estructura de los elementos conservados (Fig. 17). La **mineralización** de los elementos conservados puede ser por adición de nuevos componentes minerales (cementación) o por sustitución de los minerales existentes en ellos (neomorfismo o reemplazamiento). La adición y

la sustitución de componentes minerales puede ser tanto de los que originalmente constituían los elementos conservados, como de los minerales formados en las etapas anteriores de alteración tafonómica.

Las principales especies minerales que han intervenido en la mineralización de los elementos conservados, y se encuentran actualmente en los fósiles, son: calcita, CO_3Ca ; dolomita, $(\text{CO}_3)_2\text{CaMg}$; cuarzo, SiO_2 ; pirita y marcasita, S_2Fe ; "limonita", $\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot n\text{H}_2\text{O}$; hematites, Fe_2O_3 ; ópalo, $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$; yeso, $\text{SO}_4\text{Ca} \cdot 2\text{H}_2\text{O}$; glauconita, $(\text{Si,Al})_4\text{O}_{10}(\text{OH})_2(\text{Al,Fe,Mg})_2(\text{Na,K})$; apatito, $(\text{PO}_4)_3\text{Ca}(\text{Fe,Cl,OH})$. Un caso particular es el de los restos de graptolitos constituidos por pirofilita, $\text{Si}_4\text{O}_{10}(\text{OH})_2\text{Al}_2$, que son relativamente frecuentes en pizarras del Silúrico. En algunos yacimientos excepcionales se conocen fósiles constituidos por baritina, uraninita y otros minerales radiactivos, siderita, rodocrosita, calcopirita, diópsido o tremolita. Más raros son los fósiles constituidos por azurita, malaquita, anglesita, fluorita, galena, blenda, o metales nativos como plata y cobre.

La durabilidad de los elementos conservados dependen de la estabilidad de sus componentes minerales (primarios y secundarios). En general, la mineralización de los elementos conservados aumenta su resistencia física; sin embargo, también resultan modificadas otras propiedades como son la composición química y/o mineralógica, la microestructura, la forma, el tamaño y el espesor de algunos elementos. La replicación de tejidos orgánicos blandos por cementación superficial temprana puede aumentar su conservabilidad. Por replicación tafonómica temprana, debida a mineralización o encostramiento, los restos orgánicos blandos pueden dar lugar a nuevos restos organógenos de distinta composición y estructura, que poseen mayor durabilidad incluso en ambientes más oxigenados, con menores tasas de sedimentación y mayor energía hidrodinámica.

Permineralización

Entre los distintos procesos de alteración tafonómica que ocurren por mecanismos de cementación cabe destacar la permineralización de tejidos, la formación de concreciones y la cementación de cavidades. El relleno de los poros e intersticios celulares de los restos organógenos por nuevas sustancias minerales se denomina permineralización. Las cavidades así rellenadas suelen ser espacios desocupados durante la descomposición de materia orgánica. Algunos autores consideran que los tejidos hidratados y congelados que están en los hielos cuaternarios también son un caso de permineralización, por hielo microcristalino. En sentido estricto, la **permineralización** consiste en el relleno de las cavidades intra- e intercelulares o de las estructuras histológicas de los restos organógenos, mediante sustancias minerales cristalinas o amorfas. Los procesos tafonómicos de esta clase pueden ocurrir tanto en la fase bioestratinómica como en la fase fosildiagenética. En general, los procesos de permineralización están influenciados por la permeabilidad diferencial de las paredes celulares de los tejidos afectados. La composición química de los restos organógenos también es un factor favorable para la permineralización; por ejemplo, cuando hay sustancias que posibilitan los fenómenos de adsorción molecular. Los procesos de biodegradación pueden hacer que la permineralización sea más efectiva, porque incrementan la permeabilidad de las paredes celulares y generan cavidades que pueden ser ocupadas por nuevas sustancias minerales. Son frecuentes los procesos de permineralización calcárea, silíceo, fosfática y ferruginosa.

Los ejemplos de **permineralización calcárea**, por precipitación de calcita microcristalina o dolomita, son relativamente frecuentes. La permineralización calcárea del tejido óseo es un fenómeno usual en el registro fósil. Las concreciones calcáreas de los sedimentos carboníferos llamadas **tacañas** o *coal balls* contienen restos vegetales cuyas cavidades han sido calcitizadas a escala celular y mantienen su estructura histológica. Los procesos de permineralización calcárea también han intervenido durante la fosilización de algunos restos de animales en los que se observa el contorno de las partes blandas.

MINERALIZACIÓN: adición o sustitución de componentes minerales:

CEMENTACIÓN: adición de componentes minerales.

PERMINERALIZACIÓN de tejidos

CONCRECIÓN de partículas sedimentarias.

CEMENTACIÓN de cavidades.

NEOMORFISMO: sustitución de componentes minerales de igual composición química.

RECRISTALIZACIÓN: cambio textural (tamaño, forma y orientación).

INVERSIÓN: cambio polimórfico.

REEMPLAZAMIENTO: sustitución de componentes minerales de distinta composición química.

Fig. 17.- Mecanismos de mineralización de los fósiles.

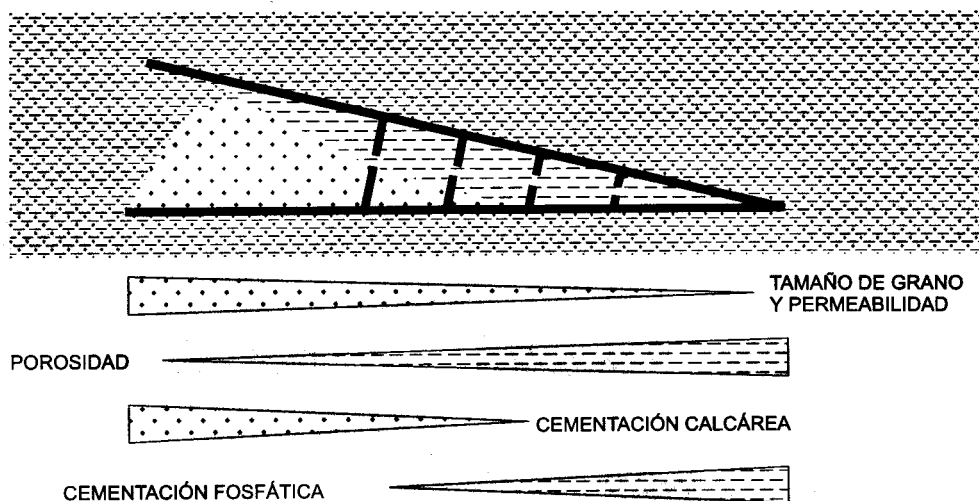


Fig. 18.- Gradientes de tamaño de grano, permeabilidad, porosidad, cementación calcárea y cementación fosfática en el relleno sedimentario de las conchas de ammonites conservadas como moldes internos concrecionales (Fernández-López, 1997a).

En el registro fósil son relativamente frecuentes los casos de **permineralización silícea** en sedimentos terrígenos, a partir de sílice coloidal que más tarde se ha transformado en calcedonia (sílex). Los restos vegetales silicificados por permineralización son conocidos en numerosos yacimientos. La permineralización de tejidos animales por sílice es menos frecuente que la de tejidos vegetales, pero se conocen algunos yacimientos de fósiles en materiales lacustres terciarios con restos silicificados de insectos y otros organismos de pequeño tamaño.

Los ejemplos de **permineralización fosfática** son relativamente frecuentes en los sedimentos marinos. En algunos de estos procesos de fosfatización se ha comprobado la intervención directa de microorganismos (bacterias, hongos y algas), que también han sido mineralizados. Dichos microorganismos debieron intervenir en la formación del apatito por acción directa de las enzimas que liberaron. Los minerales del grupo del apatito formados en estas condiciones usualmente se presentan como aglomerados de microesférulas de aproximadamente 1 μm de diámetro, cada una de las cuales es un conjunto de microcristales.

La **permineralización por sulfuro de hierro**, en forma de pirita o marcasita, es relativamente frecuente en los sedimentos marinos de carácter reductor.

Concreción

La **formación de concreciones** fosilíferas consiste en la adición de nuevos minerales en los intersticios y poros existentes entre las partículas que rellenan o engloban a los elementos conservados y que da lugar a su cementación parcial o total. Así resultan moldes concrecionales y nódulos fosilíferos que se comportan como réplicas de los elementos conservados, incluso de partes blandas, más resistentes a la ulterior compresión y alteración fosildiagenética. Son frecuentes las concreciones y nódulos fosilíferos calcáreos, silíceos, fosfáticos y ferruginosos. Estos procesos pueden ocurrir en uno o más estadios fosildiagenéticos, desde el enterramiento inicial hasta la exhumación actual de los fósiles. Las concreciones fosildiagenéticas deben ser distinguidas de los encostramientos bioestratinómicos.

Las observaciones realizadas en medios actuales y los datos tafonómicos indican que se pueden formar rápidamente **concreciones calcáreas** en torno a los restos orgánicos que están en fase de biodegradación, cuando su ambiente es más o menos confinado. Las sustancias nitrogenadas (amoníaco y aminoácidos) y los ácidos grasos liberados durante la descomposición de materia orgánica modifican las condiciones físico-químicas del ambiente local, al disminuir el potencial de oxidación/reducción y aumentar la alcalinidad de las aguas intersticiales, y pueden causar la precipitación de carbonatos. En tales casos, el anhídrido carbónico desprendido no llega a compensar el aumento del pH debido a la acción del amoníaco y las bases nitrogenadas orgánicas. Por otra parte, la actividad bacteriana puede intervenir en la formación de concreciones calcáreas al sintetizar sustancias complejas del tipo de los jabones, en particular sales de calcio de ácidos grasos, susceptibles de transformarse más tarde en carbonatos. La reducción bacteriana de sulfatos que produce más cantidad de carbonatos disueltos de la que puede ser dispersada por difusión también puede determinar la formación de concreciones calcáreas. Las **concreciones calcíticas** son frecuentes en los sedimentos marinos, porque el calcio suele tener una concentración relativamente alta respecto al hierro en el agua marina normal; sin embargo, las **concreciones sideríticas** son más frecuentes en los sedimentos de aguas dulces o salobres y, en general, en aquellos lugares donde ha habido un suministro suficiente de hierro para favorecer la estabilidad de la siderita (por ejemplo, en ambientes deltaicos y fluviales).

El megacuarzo y el cuarzo microcristalino suelen rellenar las cavidades intersticiales de los sedimentos y las cavidades de los fósiles formando **moldes o restos transformados silíceos**. En rocas carbonáticas de grano fino, micríticas, o de sedimentación rápida, puede haber **nódulos de sílex** dentro de, o en torno a, los fósiles. La ausencia de señales de distorsión mecánica por compactación diagenética y el estado de conservación de los restos organógenos incluidos en algunos nódulos de sílex indican que

han sido formados durante la diagénesis temprana. Los nódulos de sílex que hay en materiales mesozoicos de la Cordillera Ibérica a menudo corresponden a estructuras biogénicas silicificadas antes de la compactación del sedimento.

De particular interés tafonómico son los **moldes concrecionales fosfáticos**. En sedimentos carbonáticos de plataforma marina es frecuente que se hayan formado nódulos y concreciones fosfáticas en las proximidades de la interfase agua/sedimento, donde la sedimentación fue escasa o incluso hubo erosión. Durante la descomposición anaerobia de materia orgánica se liberan fosfatos que son disueltos por las aguas intersticiales. Si cerca de la interfase agua/sedimento no hay microambientes oxidantes, entonces dichos fosfatos se difunden por las aguas suprayacentes; pero si hay condiciones oxidantes, aunque sólo sea localmente, se pueden formar minerales fosfáticos en los intersticios y cavidades de los elementos conservados, y dar lugar a fenómenos de cementación. El enterramiento rápido de restos orgánicos en sedimentos de grano fino, que posibilita el suministro de fosfato y el desarrollo de microambientes confinados, seguido de interrupción de la sedimentación son considerados por numerosos autores como factores favorables para la fosfatización de los restos organógenos. En condiciones análogas, pero en ambientes más oxidantes, puede haber mineralización por **glauconita** o **chamosita**. Durante la fosfatización en estas condiciones y a igualdad de otras propiedades como grado de porosidad y permeabilidad, los elementos conservados más susceptibles de ser fosfatizados son los que ya poseen en su composición una cierta proporción de fosfato cálcico; por ejemplo, los restos óseos, las conchas de algunos braquiópodos, los coprolitos y las pellas fecales o los contenidos estomacales. A su vez, las partículas finas así fosfatizadas (como las pellas fecales) pueden actuar como partículas sedimentarias de relleno de otros elementos conservados que se encuentran sometidos a regímenes hidráulicos turbulentos.

La formación de **moldes internos concrecionales** de ammonites, calcáreos y/o fosfáticos, tuvo lugar en ambientes marinos de baja tasa de sedimentación y cerca de la interfase agua/sedimento. Es importante señalar que estos procesos de concreción temprana suelen estar restringidos al relleno sedimentario de las conchas de ammonites, y dan lugar a moldes internos concrecionales cuando la matriz sedimentaria todavía no está consolidada o endurecida. Esta cementación precoz del relleno sedimentario de las conchas respecto a la matriz ha sido interpretada por algunos autores como un efecto de "sombras de presión" (*pressure shadow concretions*) en tanto que otros autores la han considerado como una consecuencia de la mayor concentración de materia orgánica o de amoníaco en el interior de las cámaras de las conchas. Sin embargo, estas interpretaciones no concuerdan con la textura que suelen presentar los moldes concrecionales de las conchas de ammonites: el grado de cementación calcárea suele ser mayor en la parte inferior, en el sentido de la estratificación, de las porciones más externas de la concha y donde el relleno sedimentario presenta mayor tamaño de grano (Fig. 18). Una interpretación alternativa es que estos procesos de cementación precoz han sido inducidos por las diferencias de porosidad y permeabilidad del relleno sedimentario respecto a la matriz. Las corrientes hidráulicas aspiradas dieron lugar a un relleno granoclasificado no sólo en sentido vertical sino también lateralmente hacia las cámaras más internas. El relleno de menor tamaño de grano fue concentrado en las porciones superiores de las cámaras y en las cámaras más internas, en tanto que las porciones inferiores de la cámara de habitación y las cámaras más externas del fragmocono fueron inicialmente rellenadas con las partículas sedimentarias más gruesas. Por consiguiente, respecto a la matriz sedimentaria, el relleno de las conchas pudo tener mayor permeabilidad y menor porosidad en las porciones inferiores de la cámara de habitación o de las cámaras próximas del fragmocono, así como menor permeabilidad y mayor porosidad en las porciones superiores de las cámaras o en las cámaras más internas. Esta interpretación también permite explicar que muchos moldes internos concrecionales sean carbonáticos en la parte inferior o en la cámara de habitación y fosfáticos en la parte superior o en las porciones más apicales.

En cualquier proceso de concreción, las diferencias texturales, de porosidad y permeabilidad entre otras, pueden llegar a ser más importantes que las diferencias de composición química o las diferencias en la concentración de materia orgánica. Por ejemplo, el incremento en la concentración de

minerales de arcilla puede llegar a inhibir la cementación calcárea de algunos moldes internos o la formación de concreciones; a otra escala, y por razones análogas, un incremento en la concentración de restos esqueléticos que aumente la permeabilidad del sedimento puede favorecer la mineralización diferencial de los elementos agrupados que constituyen una asociación conservada. Ahora bien, tanto la mayor permeabilidad que posibilita la difusión de los fluidos intersticiales, como el efecto de escudo que ejercen los elementos conservados al bloquear y concentrar la difusión, son factores condicionantes más que factores causantes o agentes del proceso de concreción. Además de estos factores, en la morfología de las concreciones y de los nódulos puede influir de manera significativa la distribución de la materia orgánica en el sedimento, el desplazamiento ascendente de los gases desprendidos durante la descomposición, así como la compresión diagenética diferencial. También es frecuente que la morfología de los nódulos fosilíferos esté condicionada por los fenómenos de erosión a los que han estado sometidos antes de ser definitivamente enterrados, y después del desenterramiento de las concreciones correspondientes.

Cementación de cavidades

La pérdida de partes blandas, de porciones esqueléticas o de otros componentes de los elementos conservados genera cavidades macroscópicas que pueden ser ulteriormente rellenadas con nuevos materiales. El material de relleno puede estar constituido por partículas sedimentarias, pero en muchos fósiles hay sustancias minerales formadas por precipitación química, o bien sustancias coloidales, que han revestido internamente o han rellenado las cavidades preexistentes. Si un resto organógeno es disuelto o destruido después del enterramiento, o después de su replicación, la cavidad resultante puede ser rellenada con nuevas sustancias minerales y dar lugar a una geoda o un nódulo que presenta en su superficie la ornamentación del resto organógeno previamente destruido. Por este mecanismo de relleno con minerales cristalinos o amorfos se han generado réplicas extraordinarias de algunos restos organógenos, que han sido llamadas **pseudomorfosis** (Fig. 22). El cemento que forma estas pseudomorfosis puede ser carbonático, silíceo, ferruginosos o fosfático, entre otros.

Los **moldes internos piritosos** formados por procesos de cementación temprana son de particular interés tafonómico (Figs. 19-20). El sulfuro de hierro, en forma de pirita o de marcasita, es una de las sustancias mineralizantes que frecuentemente ha actuado como cemento, y ha revestido internamente las cavidades, de los elementos conservados. Los fósiles piritosos se encuentran principalmente en sedimentos marinos de grano fino. La mayoría de los lodos marinos contienen suficiente hierro para la formación de pirita, y la concentración de sulfatos en el agua del mar también es suficientemente alta para no actuar como un factor limitante del proceso de piritización. En los procesos de este tipo, la concentración de materia orgánica de los sedimentos es uno de los factores más influyentes, porque dicha concentración ha de sobrepasar unos valores mínimos para que durante la descomposición anaerobia se lleve a cabo la reducción del sulfato disuelto en el agua. La pirita framboidal o los revestimientos estalactíticos de pirita suelen formarse durante la fosildiagénesis temprana en sedimentos anóxicos, no euxínicos, por debajo de las aguas aerobias o disaeróbicas del fondo marino. La pirita se puede encontrar en ambientes euxínicos, donde está presente el ácido sulfhídrico, y los fósiles piritosos suelen ser utilizados como indicadores de ambientes reductores y confinados; sin embargo, el proceso de piritización a menudo ha estado restringido a las cavidades de los elementos conservados porque sólo ellas han actuado como microambientes confinados y reductores, debido a la descomposición de materia orgánica o a su escasa permeabilidad, incluso en fondos marinos donde el agua y el sedimento por lo general tenían carácter oxidante y en los cuales era posible la actividad de los organismos bioturbadores. Los incrementos en las tasas de sedimentación pueden reducir e incluso impedir la formación de pirita, al acortar el tiempo de estancia de los restos en la zona de reducción de sulfatos.

El relleno de cavidades por cementación puede tener carácter geopetal. Por ejemplo, algunas cementaciones ocurridas en zonas vadosas o los revestimientos internos estalactíticos permiten inferir

Pirita isométrica (*equant pyrite*)

cristales individuales, con caras bien desarrolladas, por lo general cubos y piritoedros.

Pirita laminar (*bladed pyrite*)

cristales aciculares al microscópio óptico, pero laminares al MEB.

Pirita framboidal (*framboidal pyrite*)

agregados esferoidales, que pueden alcanzar 500 μm de diámetro, constituidos por cristales equidimensionales de tamaño $< 5\mu\text{m}$.

Agrupamientos irregulares de pirita (*clustered pyrite*)

agregados irregulares, que pueden alcanzar 500 μm de diámetro, constituidos por cristales de tamaño variable.

Agregados irregulares de pirita (*aggregated pyrite*)

agregados irregulares, que pueden sobrepasar 500 μm de diámetro, constituidos por cristales pequeños en el núcleo pero más grandes en la periferia.

Fig. 19.- Texturas de los fósiles piritosos (basado en Canfield & Raiswell, 1991).

Tejidos permineralizados con pirita (*permineralized tissues; pyritized tissues*)

cementación de cavidades intra- e intercelulares.

Envueltas piritosas (*mineral coats; outline pyritization*)

cementación de velos microbianos.

Restos transformados piritosos (*mineral casts; replacement pyrite*)

reemplazamiento parcial de restos y/o cementación de cavidades.

Moldes internos piritosos (*internal moulds; stalactitic pyrite linings*)

cementación de cavidades y formación de moldes internos de pirita estalactítica.

Moldes externos piritosos (*external moulds; overpyrite*)

formación de moldes externos por cementación de poros y cavidades sedimentarias y por recristalización de pirita previamente formada.

Nódulos y concreciones piritosas (*pyrite nodules or concretions*)

formación de concreciones por cementación de poros y cavidades sedimentarias y por recristalización de pirita previamente formada.

Fig. 20.- Tipos de fósiles piritosos.

PROCESOS TAFONÓMICOS y resultados:

BIODEGRADACIÓN
 Cámara de habitación sin partes blandas
 Concha sin periostraco

DESARTICULACIÓN
 Concha sin apticus
 Tubo sifonal desarticulado

RESEDIMENTACIÓN
 Muralla fragmentada

RELLENO SEDIMENTARIO
 Cámara de habitación con relleno sedimentario (F1)
 Fragmacono con relleno sedimentario parcial
 (= ammonites hueco)

ENTERRAMIENTO INICIAL (A)
 Cavidades umbilicales con relleno sedimentario (F1)

MINERALIZACIÓN SINSEDIMENTARIA
 Molde interno concrecional de la concha
 Concreción umbilical de la concha

REELABORACIÓN (B)
 Molde interno exhumado y movido
 Concreciones umbilicales con facetas de rodamiento

DISOLUCIÓN SINSEDIMENTARIA (C)
 Concha sin septos (= fragmacono hueco)
 Muralla disuelta

DISTORSIÓN TAFONÓMICA
 Concreciones umbilicales colapsadas
 Vueltas internas colapsadas
 Molde interno desarticulado

RELLENO SEDIMENTARIO (D)
 Molde interno sin septos (F2)

MINERALIZACIÓN SINSEDIMENTARIA
 Molde interno concrecional sin septos

REELABORACIÓN
 Molde interno concrecional exhumado y movido
 Molde interno concrecional
 con facetas de rodamiento

ENTERRAMIENTO FINAL Y COMPACTACIÓN (E)
 Molde interno concrecional compactado,
 sin septos

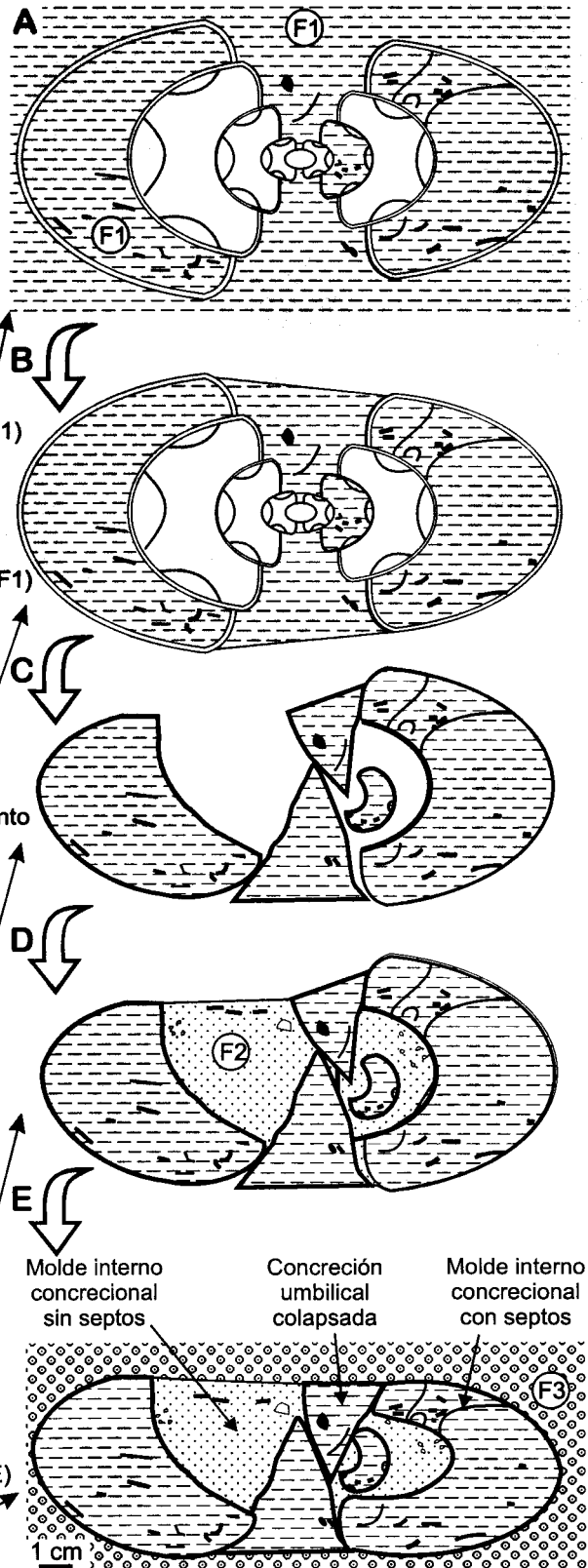


Fig. 21.- Modelo de formación de moldes internos concrecionales sin septos, como resultado de la disolución de los septos de la concha y el ulterior relleno sedimentario de las cavidades (Fernández-López, 1997, 2000).

la posición en que se encontraba el resto organógeno durante la fase de cementación. En estas interpretaciones debe tenerse en cuenta que la distribución del cemento pudo estar forzada por el relleno sedimentario parcial ocurrido en etapas anteriores. No es raro que en un elemento conservado, e incluso en una misma cavidad de éste, hayan ocurrido varios procesos de relleno. Por ejemplo, durante los procesos de reelaboración en ambientes inter- a supramareales, las conchas de ammonites pueden ser sometidas a varias fases de relleno sedimentario y cementación temprana separadas por fases de disolución, y se forman **moldes concrecionales sin septos** (Fig. 21).

Neomorfismo

Neomorfismo es la sustitución de componentes minerales de igual composición química, por cambio textural (recristalización) o por cambio polimórfico (inversión).

Cualquier cambio textural (en la forma, el tamaño o la orientación de los cristales) de los componentes minerales de un elemento conservado se denomina **recristalización**. La recristalización suele consistir en un aumento del tamaño de las partículas cristalinas, y éste crecimiento puede ser preferencial o no. Por ejemplo, en los restos esqueléticos de los equinodermos suele haber crecimiento sintaxial, en continuidad cristalográfica, y cada placa del caparazón o cada osículo con su microestructura estereómicamente porosa pasa a ser un cristal compacto de calcita espática. Por lo general, el aumento de tamaño de las partículas cristalinas oblitera la microestructura e incluso la morfología de los elementos conservados. En otros casos, la recristalización puede consistir en una disminución del tamaño de las partículas cristalinas. Por ejemplo, en ambientes marinos actuales, se ha observado que algunos microorganismos endolíticos reducen a tamaños criptocristalinos las partículas carbonáticas, y causan la **micritización** de los restos esqueléticos.

Teniendo en cuenta criterios petrográficos (Fig. 23), dos formas principales de cuarzo precipitado suelen ser distinguidas en las rocas sedimentarias y en los fósiles: **megacuarzo** (tamaño del cristal > 20 μm) y **microcuarzo** (tamaño del cristal < 20 μm). Puede distinguirse dos tipos de microcuarzo: (1) **cuarzo microcristalino**, cuando los cristales son equidimensionales (usualmente 1-4 μm en sección), y (2) cuarzo calcedónico o **calcedonia**, cuando los cristales son laminares o fibrosos (longitud/anchura > 4). A su vez, dependiendo de la orientación óptica de las fibras, el cuarzo calcedónico o calcedonia puede ser clasificado como **calcedonita** (eje c perpendicular a las fibras), **cuarcina** (eje c paralelo a las fibras), y **lutecita** (eje c $\approx 30^\circ$ respecto a las fibras).

La **inversión mineralógica** consiste en la sustitución de un componente mineral por otro polimorfo de su misma clase, de igual composición química pero de distinta estructura cristalina y termodinámicamente más estable. Por ejemplo, uno de los fenómenos más frecuentes de inversión mineralógica durante la fosilización es la sustitución del aragonito de los restos esqueléticos por calcita, que es su polimorfo más estable. Cuando los restos esqueléticos han estado sometidos a un proceso de inversión mineralógica pueden mantener su microestructura original. Sin embargo, cuando el aragonito de los restos esqueléticos ha sido disuelto y las cavidades correspondientes fueron posteriormente rellenadas por calcita, la microestructura de los restos suele haber sido destruida. Por lo general, la calcita magnesiana y el aragonito tienen mayor solubilidad que la calcita; no obstante, la estabilidad de estos minerales puede aumentar en presencia de algunos iones como el magnesio o de algunas sustancias orgánicas que inhiben los procesos de recristalización o de inversión. Se ha comprobado que algunos aminoácidos y otras sustancias orgánicas contenidas en los restos esqueléticos aragoníticos forman una capa superficial hidrofóbica que protege a los restos del efecto catalítico del agua y actúa como un estabilizador impidiendo la transformación en calcita. Se conocen numerosos yacimientos de fósiles mesozoicos en los que hay conchas aragoníticas conservadas en materiales que tienen un alto contenido en materia orgánica y un grado de permeabilidad muy bajo.

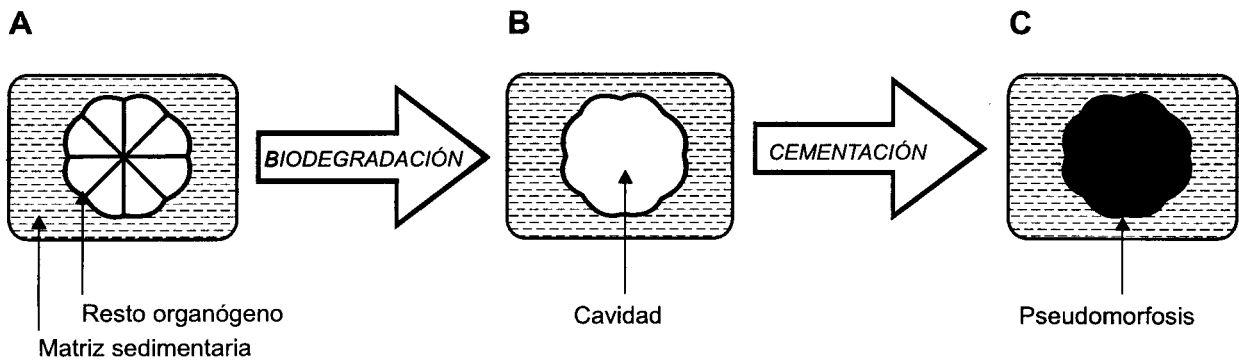


Fig. 22.- Esquema con tres estadios del proceso de formación de una pseudomorfosis. Después del enterramiento de un resto organógeno (A) los materiales que constituyen la matriz sedimentaria se pueden consolidar por cementación y/o compactación durante la diagénesis temprana. Después de la biodegradación del resto organógeno (B) la cavidad del molde externo mantendrá su volumen y forma si la matriz sedimentaria está suficientemente consolidada. Dicha cavidad puede ser rellena más tarde por cementación (C) y dar lugar a una pseudomorfosis que tiene la ornamentación externa del resto organógeno original, pero presenta distinta composición y estructura (Fernández-López, 1999).

Ópalo - A (sílice amorfa, cristales de tamaño $< 5 \mu\text{m}$)

Ópalo - CT (cristobalita alfa desordenada, tridimita alfa)

- cristales laminares de $3 - 12 \mu\text{m}$

- lepisferas de $300 - 500 \mu\text{m}$

Cuarzo (sistema rómbico)

Microcuarzo (cristales de tamaño comprendido entre 5 y $20 \mu\text{m}$)

Cuarzo calcedónico o calcedonia (cristales laminares o fibrosos)

Calcedonita (eje c perpendicular a la fibras)

Cuarcina (eje c paralelo a la fibras)

Lutecita (eje c $\sim 30^\circ$ respecto a la fibras)

Cuarzo microcristalino (cristales equidimensionales)

Megacuarzo (cristales de tamaño $> 20 \mu\text{m}$)

Fig. 23.- Composición mineralógica de los fósiles silíceos (basado en Carson, 1991).

Muchos restos esqueléticos silíceos han mantenido su composición química tras haber experimentado una transformación del ópalo original en calcedonia, que es un polimorfo más estable. Toda la sílice biogénica es **ópalo-A**, sílice amorfa. Sin embargo, el ópalo también se encuentra en los fósiles como **ópalo-CT** (cristobalita- α desordenada, tridimita- α). La modificación diagenética más común consiste en la transformación del ópalo-A en ópalo-CT y de éste último en cuarzo. El ópalo-CT usualmente precipita como pequeñas masas esferulíticas de ≈ 300 a $500 \mu\text{m}$ de espesor compuestas de pequeños cristales laminares (≈ 3 - $12 \mu\text{m}$, dependiendo de su localización) llamadas **lepisferas**. La transformación del ópalo-A en ópalo-CT (por ejemplo, los restos compuestos por sílex) o del ópalo-A en cuarzo (por ejemplo, reemplazamiento de bioclastos, relleno de cavidades) es una reacción de disolución-precipitación. La calcedonia usualmente se forma como un verdadero reemplazamiento de la estructura de los bioclastos, mientras que el megacuarzo y el cuarzo microcristalino rellena poros y cavidades formando moldes o restos transformados.

Reemplazamiento

El **reemplazamiento** consiste en la sustitución de un componente mineral por otro de distinta composición química. Las modificaciones experimentadas por un resto organógeno sometido a este proceso pueden ser mínimas y afectar exclusivamente a la composición de los elementos traza. La microestructura de los restos afectados suele persistir cuando el reemplazamiento tiene lugar molécula a molécula. Sin embargo, el reemplazamiento de los elementos conservados en la mayoría de los casos está acompañado de cambios de porosidad y distorsiones mecánicas, como por ejemplo fenómenos locales de expansión, compresión, plegamiento y agrietamiento.

Una de las posibles reacciones en "estado sólido" de los restos esqueléticos es la exolución de calcita magnesiana que da lugar a calcita y dolomita. No obstante, la calcita magnesiana tiene mayor solubilidad que el aragonito o la calcita pobre en magnesio y, en vez de una reacción en "estado sólido", puede haber precipitación de calcita en las cavidades que simultáneamente están siendo generadas por disolución. En medios actuales se ha observado que los restos esqueléticos de algunos equinodermos y briozoos se estabilizan rápidamente porque la calcita rica en magnesio se convierte en calcita baja en magnesio. Por el contrario, los procesos de dolomitización suelen destruir parcial o totalmente los restos esqueléticos, aunque algunas rocas dolomíticas también son fosilíferas. Numerosos restos de corales, algas calcáreas y moluscos se encuentran en algunas dolomías triásicas, por ejemplo.

Los restos esqueléticos calcíticos o aragoníticos, o los restos que tienen carbonato cálcico entre sus componentes minerales por haber sido cementados en las etapas anteriores de fosilización, pueden experimentar reemplazamiento por sílice. Estos fenómenos de silicificación suelen ser más activos en algunas superficies de los elementos conservados y a menudo generan en ellas estructuras a modo de anillos concéntricos llamadas **anillos de beekita**. La calcedonia usualmente se forma como un verdadero reemplazamiento de la estructura de los bioclastos.

También es frecuente que los restos organógenos de composición silíceas hayan sido subsecuentemente calcitizados por reemplazamiento. Muchos restos esqueléticos pertenecientes a radiolarios, diatomeas y esponjas silíceas, que están conservados en calizas, ha sido calcitizados. En muchos fósiles también se observa que el ópalo original o la calcedonia formada por mecanismos de permineralización y cementación ha sido reemplazada por cuarzo microcristalino.

El hidroxiapatito de los huesos es termodinámicamente inestable y suele experimentar modificaciones tafonómicas al mismo tiempo que las sustancias orgánicas son degradadas. Las especies minerales del grupo del apatito con bajo contenido en flúor ($F < 1\%$) que se encuentran en los organismos vivos tienden a transformarse en especies ricas en flúor ($F > 1\%$) durante la fosilización. Debido a esta fluoración los restos pasan a ser más resistentes. La fluorina no sólo reemplaza los hidroxilos, que pueden desaparecer completamente, sino que también interviene en la estructura balanceando las sustituciones

de CO_3^{2-} por PO_4^{3-} de manera que el apatito pasa a ser carbonato-fluorapatito. Estos cambios químicos ocurren por simple intercambio iónico. El incremento en fluorina durante la fosildiagénesis suele estar acompañado de un aumento en cristalinidad. En los ambientes marinos, la mayoría de los componentes minerales de los esqueletos óseos se transforman en fluorapatito o son disueltos. En los ambientes terrestres, la recristalización diagenética del apatito es improbable porque los suelos suelen ser deficitarios en fósforo. Los huesos rara vez persisten más de 10.000 años en los ambientes terrestres. En condiciones terrestres, los nuevos minerales fosfáticos que precipitan dependen del pH del suelo; por ejemplo, hidroxiapatito (pH = 7 - 7,5), fosfato octocálcico (pH = 6 - 7) o **brusita** (pH = 4,5 - 6). Si hay hierro disponible, también se puede formar **vivianita** en condiciones ácidas.

Los fósiles piritosos pueden formarse por distintos procesos de mineralización y a menudo presentan evidencias de sucesivos procesos de reemplazamiento. La pirita framboidal o los revestimientos estalactíticos de pirita que mineralizan algunos elementos conservados suelen formarse en, o cerca de, la interfase agua/sedimento, antes de que se manifiesten los primeros efectos de la compactación diagenética gravitacional. Sin embargo, pueden formarse cristales euhedrales de pirita reemplazante, e incluso concreciones y nódulos de pirita, por lenta precipitación durante o después de la compactación del sedimento. Finalmente, los fósiles constituidos por pirita o marcasita suelen ser reemplazados por óxidos e hidróxidos de hierro y minerales del grupo de la limonita, durante la diagénesis tardía, como un efecto de la meteorización actual.

ABRASIÓN

La **abrasión**, o desgaste mecánico, de los elementos conservados suele ser debida al impacto que ejercen sobre ellos las partículas transportadas por el agua o el viento (eventualmente por el hielo y otros medios de transporte) o bien al rozamiento entre los propios elementos que son movidos. Como resultado de los procesos de abrasión, la superficie externa de los elementos conservados puede ser pulida y sus relieves positivos llegar a ser desgastados e incluso obliterados. En muchas asociaciones conservadas es posible establecer diferentes categorías tafonómicas de desgaste entre sus elementos, teniendo en cuenta el grado de redondez y esfericidad que han adquirido.

Además de las modificaciones en los grados de redondez y esfericidad, o en vez de éstas, los elementos conservados pueden ser pulidos y desgastados sólo en una porción de su superficie y adquirir una faceta de desgaste. La forma, posición y número de las facetas generadas depende tanto del comportamiento de los elementos conservados como de las propiedades del medio abrasivo. MÜLLER (1979) distinguió tres tipos de facetas de desgaste: facetas de anclaje, facetas de rodamiento y facetas de deslizamiento.

Las **facetas de anclaje** o **de truncamiento** se forman cuando los elementos conservados están fijos al substrato y expuestos a la acción de algún agente abrasivo. En tales condiciones, una corriente unidireccional producirá una sola faceta orientada; pero en un mismo elemento se pueden formar varias facetas de anclaje si cambia la dirección de las corrientes o la posición del objeto desgastado. Por este mecanismo, las conchas cónicas con diámetro basal mayor que la altura, como ocurre en las de *Patella*, son desgastadas preferentemente en las porciones apicales y quedan reducidas a un resto esquelético en forma de anillo.

Las **facetas de rodamiento** tienden a desarrollarse en los relieves superficiales más prominentes que existan en los elementos conservados sometidos a la acción de los agentes abrasivos. En el caso de las conchas de bivalvos, una vez desarticuladas, el desgaste tiende a ser máximo en el umbo y se suelen formar las llamadas facetas umbonales. A medida que aumenta el grado de desgaste aumenta el perímetro de estas facetas y el frente de desgaste puede avanzar en concordancia con las líneas de crecimiento; en algunos casos, las conchas desgastadas llegan a adquirir la forma de herradura. Las facetas de rodamiento, a diferencia de las facetas de truncamiento, aumentan el grado de redondez y la esfericidad

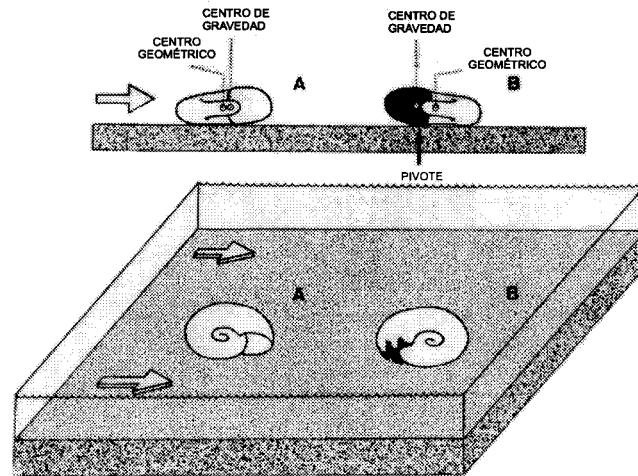


Fig. 24.- Comportamiento diferencial de las conchas planispirales vacías (A) respecto a los moldes internos (B) durante los procesos de reorientación por la acción de corrientes hidráulicas direccionales. En ambos casos tienden a orientarse con el eje de mayor longitud paralelo a la corriente hidráulica, pero lo hacen en sentidos opuestos. En el caso de las conchas, el centro de gravedad y el centro geométrico están tan próximos entre sí que la posición de máxima estabilidad mecánica es la que presenta la última porción de la concha orientada en el mismo sentido que la corriente. En cambio, los moldes internos tienen el centro de gravedad más distanciado del centro geométrico, y hacia la última porción de espira conservada, por lo que tienden a orientarse con la última porción de espira dirigida en sentido contrario al de la corriente hidráulica.

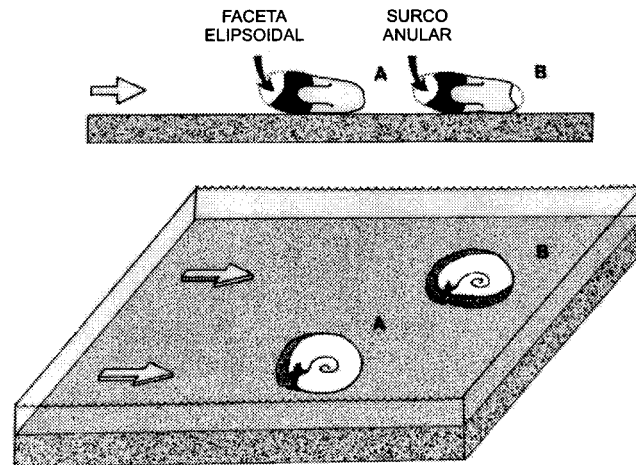


Fig. 25.- Desarrollo de facetas elipsoidales de desgaste (A) y de surcos anulares de desgaste (B) en moldes internos concrecionales de ammonites. Ambos tipos de superficies de abrasión se desarrollaron en moldes internos cuando estos se encontraban libres sobre el substrato y sometidos a corrientes hidráulicas direccionales. Después de ser exhumados y cuando se encontraban apoyados sobre un substrato consolidado y homogéneo, los moldes internos debieron ser capaces de reorientarse con la última parte de espira conservada dirigida en sentido contrario al de la corriente, y en consecuencia fueron diferencialmente desgastados. Primero se desarrollaría una faceta elipsoidal, y después el área desgastada se extendería por la región externa hasta excavar un verdadero surco anular. La profundidad del agua debió ser menor que el espesor del ammonites, de manera que la abrasión no afectara a la ornamentación de los flancos del molde interno. En consecuencia, las condiciones hidráulicas particulares necesarias para el desarrollo de estas facetas elipsoidales y estos surcos anulares sólo se darían en condiciones batimétricas extremadamente someras, siendo los ambientes intermareales los más favorables para el desarrollo de estas superficies de desgaste (Fernández-López & Meléndez, 1994).

de los elementos conservados.

Las **facetas de deslizamiento** aparecen cuando los restos organógenos se deslizan sobre sustratos abrasivos. En estas condiciones, las conchas cónicas con mayor diámetro basal que la altura se desplazan apoyándose sobre el borde peristomal, por lo cual ésta es la porción preferentemente desgastada y a veces sólo queda el extremo apical de la concha. Un caso especial de facetas de desgaste se debe a la intervención de los Pagúridos. Los cangrejos ermitaños arrastran las conchas que ellos habitan y forman en ellas facetas de desgaste muy características.

Un caso particular de facetas que se desarrollan en los moldes internos de ammonites durante los procesos de reelaboración (*i.e.*, por desenterramiento y desplazamiento sobre el sustrato antes del enterramiento final) es el de las **facetas elipsoidales de desgaste**, preferentemente desarrolladas en el último tercio de espira conservada, o los **surcos anulares de desgaste** (Figs. 24-25). Estas facetas se formaron debido a la acción de corrientes unidireccionales, no oscilatorias, donde la profundidad del agua fue semejante al espesor del ammonites, y en particular en ambientes intermareales.

Si se excluyen los casos debidos a la intervención de agentes biológicos, los efectos de la abrasión observables en los elementos conservados son indicativos de la energía mecánica del ambiente en que han sido desgastados; ahora bien, al interpretar restos alóctonos es importante tener en cuenta que el valor de dicha energía mecánica de desgaste no ha de ser necesariamente el mismo en el lugar donde fueron enterrados. Por otra parte, la durabilidad de los elementos conservados, su capacidad de persistir, suele disminuir al aumentar el tamaño y/o al disminuir el grado de clasificación de las partículas sedimentarias que actúan como abrasivo. Respecto al pulido mecánico es de señalar que las partículas más finas y angulosas pulen más rápidamente que las gruesas y redondeadas. Además de los factores extrínsecos, en los procesos de abrasión también influyen las propiedades estructurales y el comportamiento de los elementos conservados. En general, los elementos conservados más esferoidales, con microestructura de grano más fino, más compacta, y con menor cantidad de materia orgánica son más resistentes a la abrasión que los discoidales, con microestructura de grano grueso y alta porosidad. En algunos casos, el grado de abrasión es directamente proporcional al tamaño de los elementos conservados; este resultado parece deberse a varios factores que aumentan la estabilidad mecánica sobre el sustrato de los elementos que ejercen mayor resistencia a las corrientes y, por consiguiente, la intensidad del proceso de abrasión es mayor en ellos. Otros factores como el patrón de agrupamiento o la concentración de los elementos conservados también pueden condicionar los resultados de la abrasión.

BIOEROSIÓN

Muchos organismos son capaces de degradar centrípetamente los restos mineralizados y los tejidos más resistentes, por medios mecánicos y/o por la actuación de ácidos orgánicos, anhídrido carbónico, enzimas u otros productos de su metabolismo, y a este mecanismo de alteración tafonómica se le denomina **bioerosión**.

Las algas, hongos y bacterias microendolíticas son importantes agentes tafonómicos en ambientes marinos someros. Las esponjas clionas y algunos gusanos también han actuado como agentes erosivos importantes en los ambientes marinos actuales y recientes. La actividad de los moluscos litófagos ha dado lugar a numerosas perforaciones en los restos esqueléticos asociados a facies marinas. Los insectos juegan un papel bioerosivo muy significativo en los ambientes subaéreos. Las plantas superiores intervienen como agentes bioerosivos de los elementos conservados que se encuentran en los horizontes superiores de los suelos. Algunos procesos de desgaste y disolución bioestratinómica son exclusivamente llevados a cabo por herbívoros y carnívoros; los restos regurgitados o excretados por estos organismos suelen presentar evidencias de corrosión química y pérdida de componentes inorgánicos; además, muchos restos óseos presentan arañazos, estrías, rasguños, muescas y cortaduras por haber sido roídos, mordidos o masticados. La identificación paleoecológica de los organismos

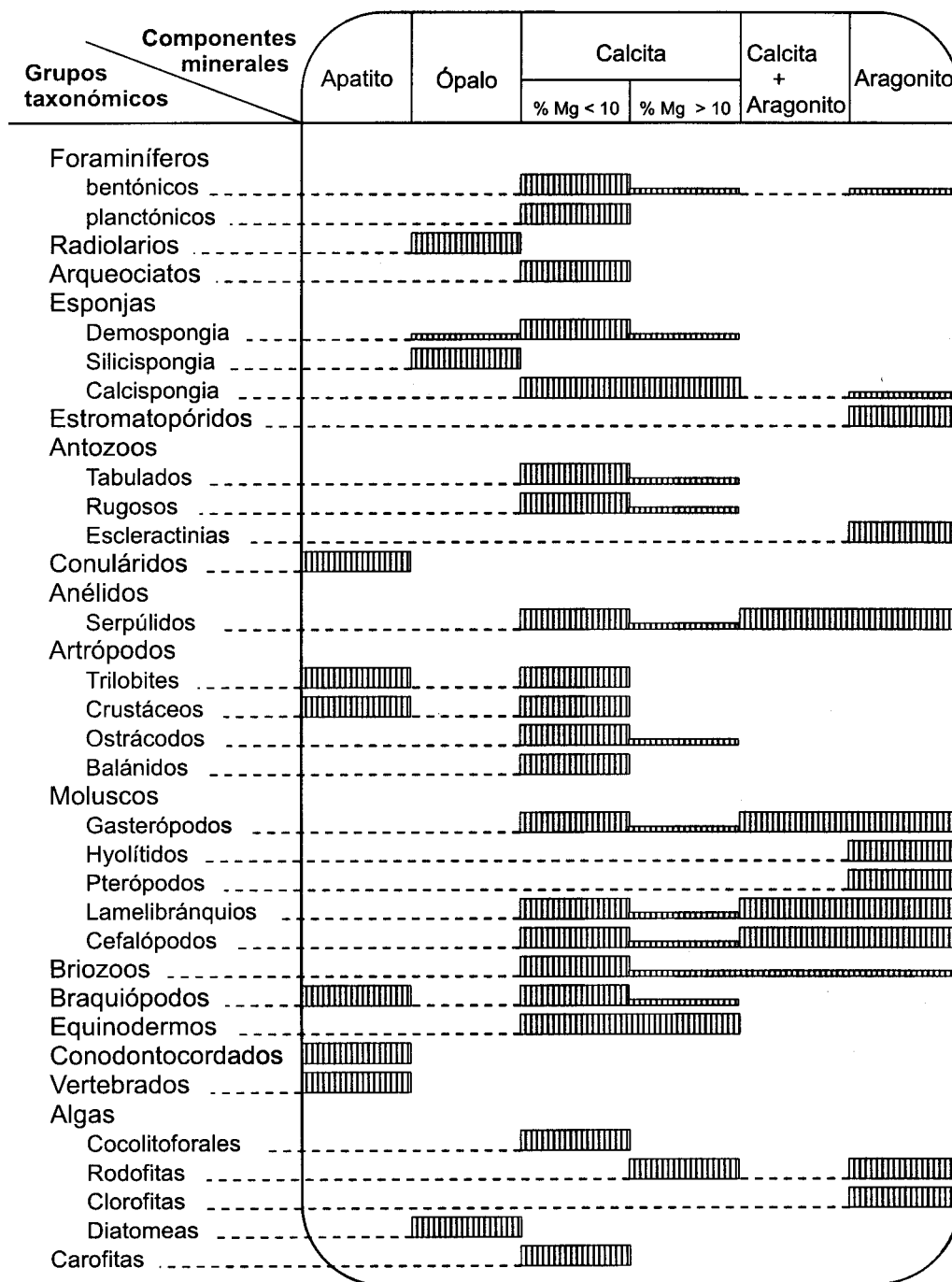


Fig. 26.- Principales componentes minerales esqueléticos de los organismos de distintos grupos taxonómicos (Fernández López, 1999).

bioerosivos posibilita la interpretación de las condiciones paleoambientales en que tuvo lugar dicha fase de alteración tafonómica.

Estos procesos de bioerosión son ralentizados e incluso inhibidos en los ambientes de alta tasa de sedimentación por enterramiento rápido. Es importante destacar que los efectos de estos procesos de alteración tafonómica no han de ser necesariamente destructivos; de hecho pueden favorecer a otros procesos como los de mineralización y relleno de tal manera que se incremente la conservabilidad, e incluso la capacidad de replicación, de los grupos tafonómicos más afectados por la bioerosión.

DISOLUCIÓN

La durabilidad que los elementos presentan frente a la disolución está relacionada con la estabilidad de sus componentes minerales (primarios y secundarios); sin embargo, a igualdad de composición mineralógica, el grado de durabilidad depende del área superficial efectiva de los elementos conservados. Por este motivo, la disminución en tamaño y/o esfericidad favorece la disolución, hasta el punto de que el efecto de la diferencia de proporciones entre el área superficial y el volumen de los elementos conservados puede llegar a sobrepasar el efecto de la solubilidad diferencial según su mineralogía. Además, la durabilidad de los elementos frente a la disolución está influenciada por otros factores como su microestructura, contenido en materia orgánica y permeabilidad.

Los componentes minerales, primarios, más frecuentes en los restos esqueléticos de los organismos son (Fig. 26): calcita, aragonito, apatito y ópalo. Otros minerales relativamente frecuentes en algunos grupos son: estroncianita (CO_3Sr , en la concha de algunos gasterópodos), celestina (SO_4Sr , en la concha de algunos radiolarios) y magnetita (Fe_3O_4 , en los dientes de los quitones).

La **calcita** es el componente mineral más frecuente de los restos esqueléticos. Se encuentra en los foraminíferos, arqueociatos, espongiarios, tabulados, corales rugosos, anélidos poliquetos, en diferentes artrópodos (trilobites, crustáceos, ostrácodos y balánidos), en muchos gasterópodos y lamelibranquios (ostreidos, pectínidos y límidos), en algunas estructuras de los cefalópodos (elementos mandibulares de los nautiloideos, apticus de los ammonoideos, rostros de belemnites), briozoos, braquiópodos, equinodermos, en las algas cocolitoforales y rodofitas, así como en las carofitas.

El **aragonito** se encuentra como constituyente esquelético de muchos foraminíferos bentónicos, calcispongia, estromatopóridos, escleractinia, gusanos poliquetos, hyolítidos, pterópodos, en muchos gasterópodos y lamelibranquios, en la mayoría de las conchas de cefalópodos, así como en briozoos, y en las rodofitas y clorofitas. El aragonito es metaestable y puede transformarse en calcita, que es su polimorfo de mayor estabilidad. Ambos minerales se disuelven en medio ácido. La calcita magnesiana (que contiene más de 10 moles por cien de CO_3Mg), el aragonito y la calcita respectivamente tienen valores decrecientes de solubilidad. Por esta razón, la calcita magnesiana y el aragonito suelen ser disueltos preferencialmente respecto a la calcita cuando se encuentran en ambientes subsaturados en carbonatos (por ejemplo en ambientes subaéreos o en la zona vadosa).

El fosfato cálcico, en forma de **apatito**, es uno de los componentes del esqueleto osificado de los vertebrados; también se encuentra en los conodontos, en algunos braquiópodos inarticulados y en el esqueleto de los artrópodos (trilobites y crustáceos), así como en los conuláridos. En medio ácido, como en las turberas, estos componentes fosfáticos suelen disolverse y dan lugar a restos más frágiles o flexibles.

El **ópalo** constituye la concha de la mayoría de los radiolarios; también se encuentra en muchos flagelados, en las espículas de las esponjas silíceas, en las frústulas de las diatomeas, así como en los fitolitos de muchas gramíneas. El ópalo es débilmente soluble en agua y también en soluciones alcalinas.

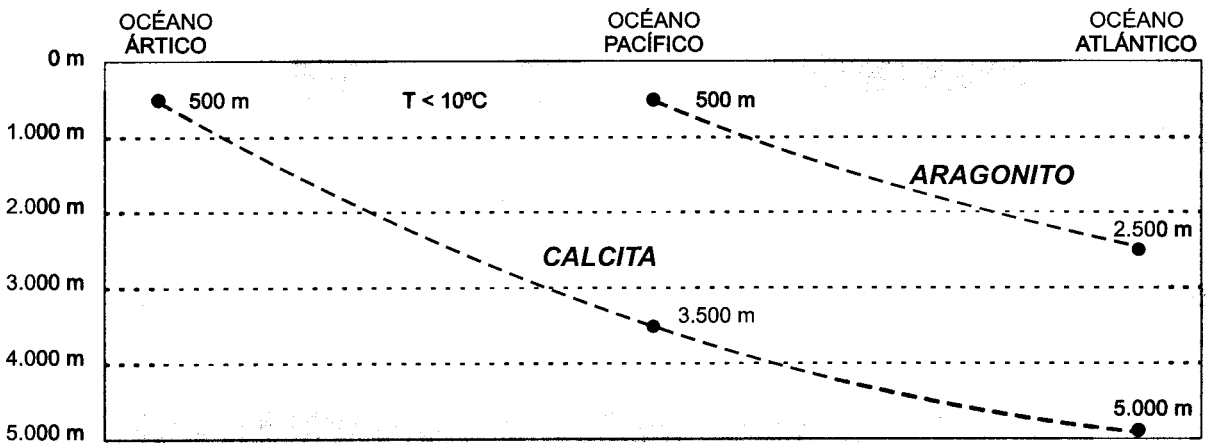


Fig. 27.- Variaciones en la profundidad de las superficies de compensación de la calcita y del aragonito en las aguas marinas actuales.

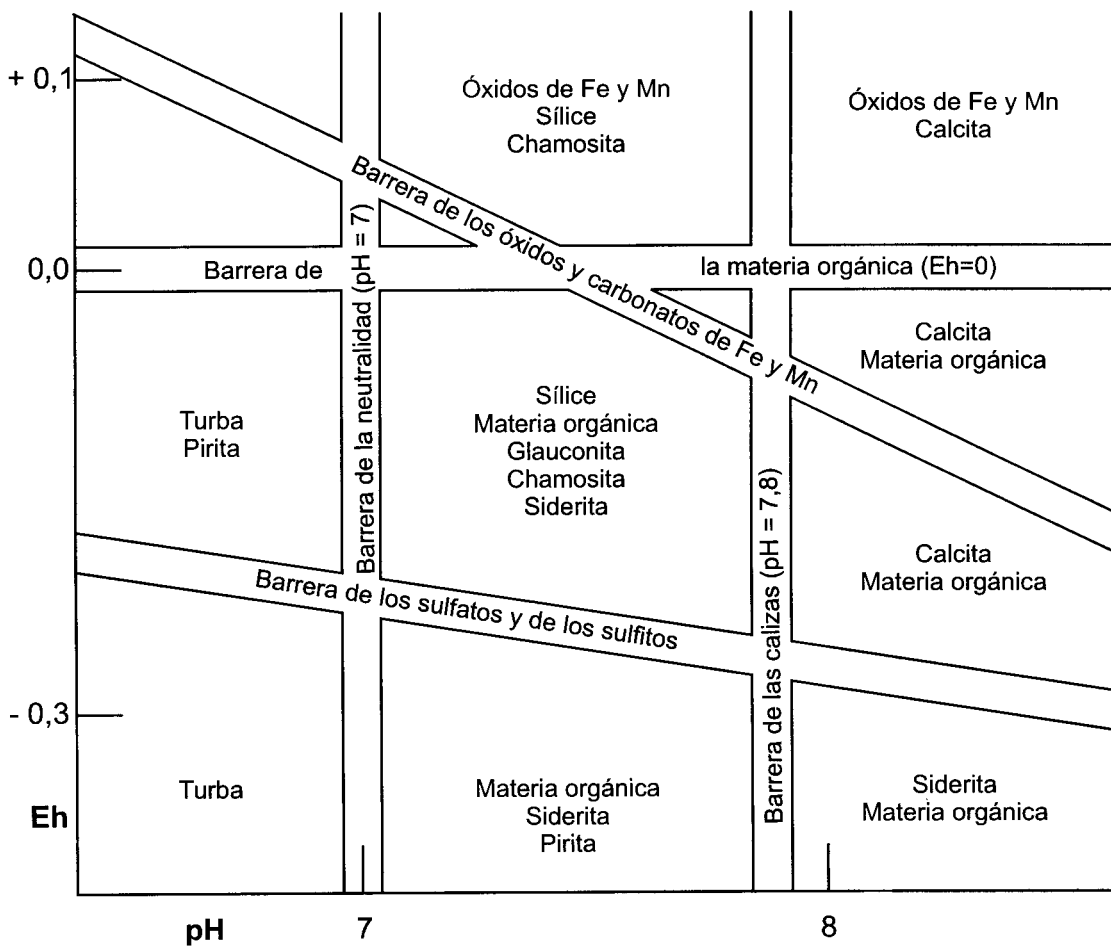


Fig. 28.- Campos de estabilidad y barreras de distintos componentes minerales y de la materia orgánica, en función del Eh y pH del ambiente externo (basado en Krumbein & Garrels, 1952).

En orden decreciente de solubilidad en agua marina cabe citar los siguientes componentes minerales: calcita magnesiana, aragonito, calcita, ópalo y apatito. La solubilidad del carbonato cálcico en el agua marina disminuye con la temperatura. Al aumentar los valores batimétricos, por el consiguiente aumento de presión hidrostática y la menor temperatura, aumenta la concentración de anhídrido carbónico disuelto en las aguas y pueden ser parcial o totalmente destruidos los restos esqueléticos calcáreos. Este proceso de alteración de los restos esqueléticos por disolución de sus componentes minerales ha sido llamado *subsolución*. En la actualidad, la profundidad de compensación a la cual son disueltos los restos esqueléticos calcáreos varía para la calcita entre 3.500 y 5.000 m respectivamente en el Océano Pacífico y en el Océano Atlántico, pero puede llegar a ser de 500 m en el Ártico (Fig. 27). En el caso de los restos aragoníticos, por ser más solubles, dicha superficie de compensación se alcanza a unos 500 m en el Pacífico y a unos 2.500 m en el Atlántico. Se ha estimado que el agua marina por lo general disuelve los restos aragoníticos cuando la temperatura es inferior a 10°C. En el registro fósil, numerosos autores han explicado la ausencia de conchas de ammonites (originalmente aragoníticas) y la frecuencia de apticus calcíticos, en algunos depósitos supuestamente formados en aguas profundas, como un resultado de su acumulación y disolución diferencial bajo la profundidad de compensación del aragonito. Sin embargo, las interpretaciones más recientes de estos fenómenos de subsolución han destacado el papel de la baja producción de carbonatos, la frecuencia de los procesos de remoción en la superficie sedimentaria, así como la intervención de procesos de disolución bajo presión durante la diagénesis avanzada, en vez de la presunta subsaturación de carbonatos de las aguas cerca de la interfase agua/sedimento.

Durante la fase fosildiagenética, y después del enterramiento, los elementos conservados pueden ser disueltos si las aguas intersticiales están subsaturadas respecto a los componentes minerales. Los gases desprendidos durante la descomposición de la materia orgánica (CO_2 , SH_2 , NH_3 , entre otros) modifican el pH de las aguas intersticiales y dan lugar a ácidos (CO_3H_2 , SO_4H_2) o bases (NH_4OH) que a su vez pueden reaccionar químicamente con otras sustancias de los elementos conservados (por ejemplo, carbonato cálcico, fosfato cálcico, o el ópalo). Para que no se disuelvan los restos esqueléticos carbonáticos se requiere que haya un mínimo de carbonato cálcico en el ambiente en que se encuentran; por este motivo, los restos carbonáticos enterrados en materiales arcillosos suelen ser disueltos. Cuando los restos esqueléticos están constituidos por distintas fases o especies minerales, o cuando presentan diferencias en su microestructura, es frecuente que haya disolución selectiva de las diferentes partes esqueléticas.

En general, los restos fosfáticos y los "córneos" tendrán mayor durabilidad que otros restos esqueléticos y podrán persistir en ambientes ácidos, aunque a menudo pasan a ser más flexibles y llegan a ser corrugados durante la compactación diagenética, en tanto que los restos calcáreos y duros son completamente disueltos (Fig. 28). En ambientes anaerobios y euxínicos, con una alta concentración de ácido sulfhídrico, los componentes calcáreos de las conchas suelen desaparecer antes que el periostraco (constituido por conchiolina); por el contrario, en ambientes aerobios generalmente el periostraco es alterado, se agrieta y puede llegar a ser totalmente destruido, cuando todavía persisten los componentes inorgánicos.

Los llamados **hemiammonites** (*half ammonites*) han sido interpretados como un resultado de disolución bioestratinómica de la parte superior de la muralla de las conchas que estuvieron sometidas a ambientes ácidos y disaeróbicos cuando se encontraban apoyadas sobre el fondo. Sin embargo, un resultado análogo durante la fosildiagénesis temprana es lo que podría llamarse **hemiconcreciones** (*half concretions*), por cementación carbonática de la parte inferior del relleno sedimentario de la concha que es más permeable y colapso de la parte superior más arcillosa o sin relleno sedimentario. Los fósiles que presentan cualquiera de estos dos estados de conservación debieron tener las primeras fases fosildiagenéticas en ambientes confinados, cerca de la interfase agua/sedimento, pero las hemiconcreciones requieren suministro de carbonatos y no representan ambientes subsaturados o de aguas profundas.

Los fenómenos de disolución fosildiagenética también ocurren durante la compactación de los materiales en que se encuentran los elementos conservados, cuando aumenta progresivamente la presión litostática y hay migración ascendente de fluidos intersticiales. Los efectos de la **disolución bajo presión** durante la diagénesis avanzada estarán relacionados con la cantidad de sobrecarga litostática y los esfuerzos tectónicos. Los efectos más frecuentes son el desarrollo de estilolitos y de **contactos suturados entre partículas**. Los **estilolitos** son superficies muy irregulares formadas entre las partículas constituyentes de las rocas, que se generan por disolución en los puntos de contacto entre partículas y precipitación en las superficies libres próximas. En estas superficies estilolíticas se concentran residuos insolubles (minerales de arcilla y materiales carbonosos, entre otros). El desarrollo de estilolitos puede dar aspecto noduloso a una roca sedimentaria y modificar la concentración de elementos conservados. Un caso de disolución bajo presión de particular interés tafonómico es la **duplicación de suturas** en los moldes de ammonoideos; este efecto consiste en la superimposición del relieve superficial que inicialmente presentaban las suturas septales del molde interno sobre una superficie más interna del molde en la cual las secciones de los tabiques de la concha son menos irregulares.

La composición química y/o mineralógica de los elementos conservados influye también en la durabilidad de estos durante las fases de **metamorfismo**; por lo general, en tales condiciones de alta presión y temperatura, los restos aragoníticos, calcíticos, silíceos, fosfáticos y carbonosos, presentan sucesivamente menores pérdidas de componentes minerales y valores crecientes de durabilidad.

También durante la diagénesis tardía, por disolución y meteorización, muchos fósiles pierden sus componentes minerales y sólo quedan en las rocas los moldes externos huecos o las impresiones.

En general, la disolución de componentes minerales de los elementos conservados da lugar a mecanismos de alteración tafonómica altamente selectivos en cuanto a la composición química y/o mineralógica, tamaño y microestructura de dichos elementos. La aparición de superficies corroídas, la pérdida de ornamentación, el adelgazamiento, el desarrollo de aberturas y perforaciones, e incluso la destrucción total de algunos elementos conservados son efectos que suelen ocurrir de manera diferencial entre los representantes de los distintos grupos tafonómicos. Estos fenómenos implican selección y clasificación de los elementos conservados, cambios en la abundancia, concentración y proporción en que se encuentra cada grupo tafonómico, así como la modificación de la composición y estructura de las correspondientes asociaciones conservadas.

MACERACIÓN

En la mayoría de los elementos conservados, los fenómenos de disgregación o desintegración no pueden ser interpretados como causados exclusivamente por agentes biológicos, o en términos fisico-químicos, porque junto a los procesos de biodegradación intervienen otros como la hidrólisis química o la pérdida de sustancias solubles. Al proceso de degradación de los restos esqueléticos y disgregación en sus componentes microestructurales, debido a disolución de sustancias minerales, se le ha denominado **maceración natural**. Esta es una forma peculiar de degradación de los restos esqueléticos carbonáticos (tales como conchas de moluscos, placas de balánidos o de equinodermos, y esqueletos de algas coralinas) que ha sido observada en ambientes neríticos actuales, por la que resultan restos esqueléticos mates y frágiles a partir de restos lustrosos y duros.

En otros medios actuales también se conocen lodos organógenos, constituidos por componentes microestructurales (fibras, esférulas, escamas y gránulos) de restos esqueléticos disgregados. Estos componentes microestructurales suelen ser taxonómicamente indeterminables una vez disgregados, pero actúan como partículas sedimentarias de igual composición mineralógica que los restos esqueléticos a partir de los cuales han sido generados, y pueden influir como agentes tafonómicos reguladores de los procesos de fosilización.

DISTORSIÓN

La **distorsión tafonómica** comprende cualquier cambio de tamaño, forma, estructura y/o textura de un elemento conservado, debido a la actuación de algún esfuerzo mecánico. Los efectos de la distorsión pueden ser continuos o discontinuos. Por ejemplo, las grietas, fisuras y fracturas son efectos discontinuos de la distorsión tafonómica, en tanto que las arrugas y los pliegues son deformaciones continuas. A su vez, entre los efectos continuos de las distorsiones conviene distinguir las deformaciones homogéneas de las deformaciones heterogéneas. Una deformación es homogénea cuando todas las líneas o áreas del objeto considerado son estiradas o acortadas uniformemente, pero es heterogénea cuando dichas líneas se transforman en curvas durante la distorsión.

Los **agentes biológicos de distorsión** suelen producir deformaciones bioestratinómicas discontinuas en los elementos conservados. Los organismos necrófagos o carroñeros son uno de los principales agentes de distorsión tafonómica que han actuado durante la alteración bioestratinómica de los elementos conservados. En los fósiles son relativamente frecuentes las fisuras y fracturas debidas a pisoteo, mordedura o masticación por necrófagos. Algunos organismos generan deformaciones muy características. Por ejemplo, perforaciones y fracturas cerradas de bordes dentados, alineadas en dos superficies opuestas de una misma concha de ammonites, han podido ser atribuidas a mordeduras de reptiles. Las fracturas abiertas y lobuladas que se observan en algunas conchas de moluscos son características de la actividad de los crustáceos, en tanto que los peces suelen generar fracturas semilunares de borde liso. Por otra parte, el pisoteo por tetrápodos o la acción de organismos bioturbadores ha sido el principal agente de fracturación y fragmentación de los elementos conservados en algunos ambientes continentales. Los propios gases liberados durante la descomposición de la materia orgánica tienden a hinchar los tejidos y causan deformaciones discontinuas; por ejemplo, pueden abrir cavidades, fisuras y canaliculos en los restos organógenos. Las **señales de desgasificación** son frecuentes en los coprolitos y sirven como criterio geopetal.

Además de los agentes biológicos, otros agentes pueden intervenir o causar distorsiones bioestratinómicas. En ambientes subaéreos, la **acción meteórica** y en particular las variaciones de temperatura o la acción del hielo ocasionan procesos de agrietamiento, fracturación y descamación en los restos organógenos. Los procesos de agrietamiento, así como los de fracturación y descamación, suelen comenzar en las superficies más externas de los elementos conservados que están sometidos a la acción meteórica, y a veces es posible reconocer patrones de distorsión con varios estadios sucesivos. El patrón de agrietamiento y el tipo de fractura depende del porcentaje de materia orgánica que persiste en los restos. Por ejemplo, si la fracturación de los huesos ocurre cuando están frescos pueden formarse en ellos fracturas espirales que reflejan la estructura del hueso. Otros tipos de fracturas, tales como las fracturas rectas, son más típicas de los huesos que han perdido un porcentaje significativo de materia orgánica o que han sido mineralizados. Los huesos tienden a agrietarse paralelamente a las alineaciones preferentes de los tejidos cuando han perdido la mayoría de la materia orgánica, pero cuando son sometidos a altas temperaturas se retraen las fibras de colágeno y pueden aparecer fracturas perpendiculares.

Los restos que poseen múltiples componentes esqueléticos articulados pueden mostrar **torsión esquelética** y fracturación de algunas porciones, por desecación o deshidratación de los tejidos en ambientes áridos o hipersalinos. Algunos fósiles de vertebrados presentan torsión o encorvamiento dorsal de la columna vertebral debido a deshidratación de los tejidos durante la fase bioestratinómica. En fósiles de invertebrados marinos provistos de articulaciones también han sido observadas torsiones esqueléticas análogas; por ejemplo, retracción ventral del abdomen en artrópodos, así como contorsión de los brazos de asteroideos y crinoideos.

La **fracturación mecánica** de los elementos conservados en muchos casos ha sido debida al choque o impacto con las partículas desplazadas por el agua o viento. En estas condiciones, los relieves

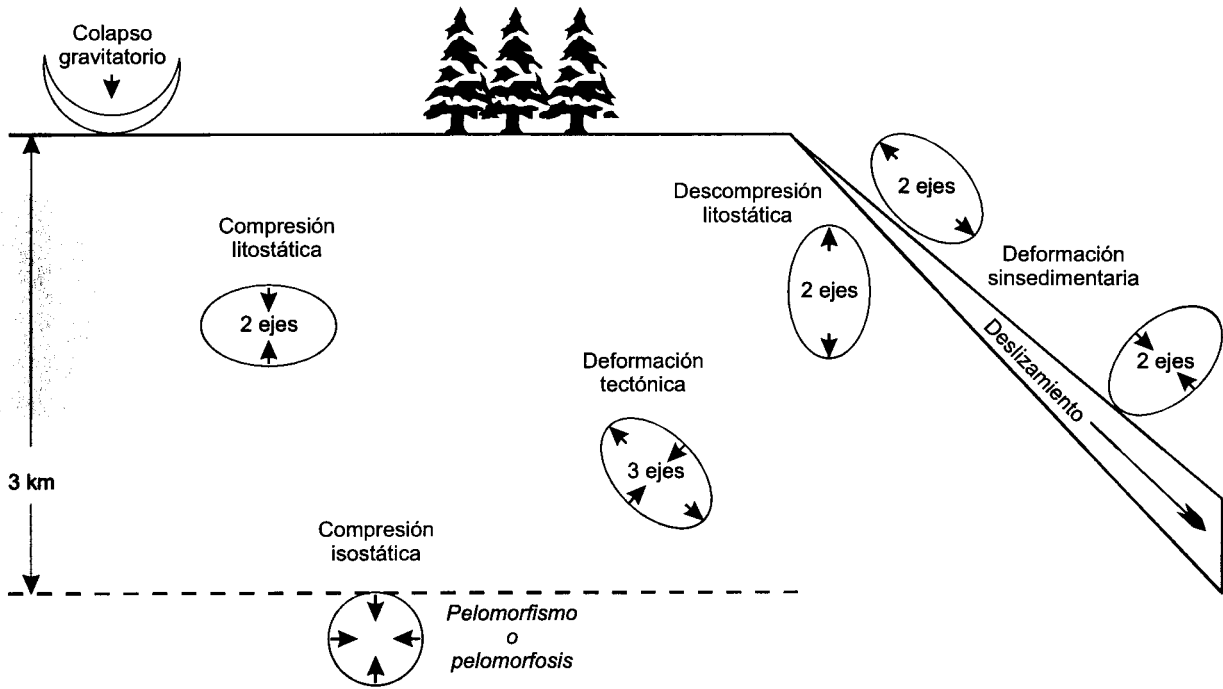


Fig. 29.- Elipsoides de deformación por distorsión tafonómica en distintas condiciones de la litosfera.

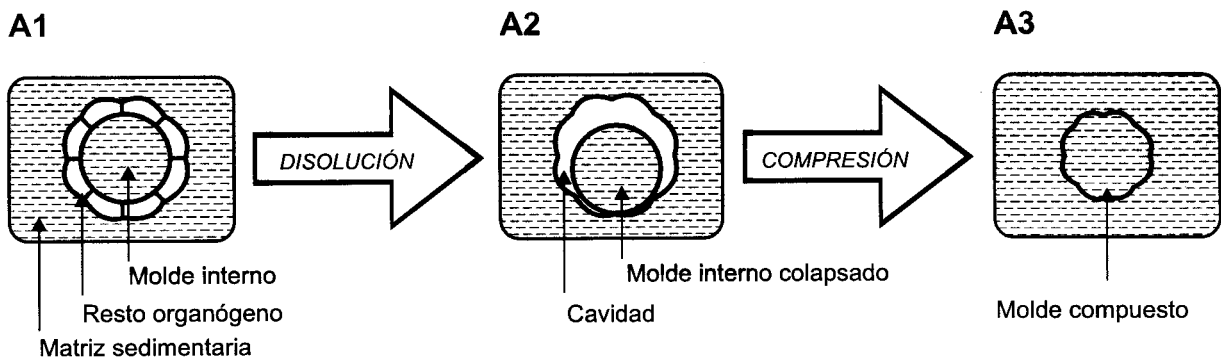


Fig. 30.- Esquema con tres estadios del proceso de formación de un molde compuesto. Tras la disolución de un resto organógeno (A1), los moldes externo e interno pueden interferir entre sí (A2) y después de la compresión y reducción de volumen, presentan ornamentación modificada (A3). El molde compuesto, o molde interno ornamentado, presenta la ornamentación del molde externo sobrepuesta a la ornamentación original del molde interno y reproduce en relieve positivo la ornamentación externa del resto organógeno destruido (Fernández-López, 1999).

más superficiales de los restos tienen mayor probabilidad de rotura. Así, las conchas de moluscos suelen comenzar a fracturarse por el peristoma; sin embargo, cuando el peristoma está engrosado puede permanecer íntegro mientras se fracturan las vueltas de espira de menor radio de curvatura u otras porciones más frágiles. La resistencia mecánica de los restos esqueléticos que se encuentran sometidos a un régimen turbulento suele depender más de la textura y estructura que de la composición mineralógica. Los elementos conservados de microestructura más densa, compacta y de grano fino suelen tener mayor durabilidad frente a la abrasión y fracturación; no obstante, la durabilidad también depende de algunos factores ambientales, y disminuye al aumentar la energía mecánica del medio, al aumentar el tamaño de grano o el grado de heterometría de las partículas sedimentarias.

La energía hidráulica del oleaje no suele actuar a profundidades que sobrepasan los cincuenta o sesenta metros; sin embargo, las corrientes de fondo ejercen esfuerzos mecánicos sobre elementos conservados que se encuentran a mayor profundidad. Además, las altas presiones hidrostáticas causan la **implosión** de elementos conservados en ambientes marinos profundos. En general, cuando los elementos conservados se encuentran cerca de la interfase agua/sedimento, la **presión hidrostática** ejerce un esfuerzo mecánico sobre ellos que puede ser considerado de tres componentes principales ortogonales entre sí y de igual intensidad.

La **acción gravitatoria** también interviene en los fenómenos de distorsión tafonómica, da lugar al **colapso** de los restos organógenos parcialmente degradados, y tiende a generar deformaciones unidireccionales en sentido vertical descendente que sirven de criterio geopetal.

En los primeros estadios fosildiagenéticos, los procesos de reemplazamiento y neomorfismo suelen ocasionar fenómenos locales de expansión, compresión, plegamiento, agrietamiento y cambios de porosidad. Al aumentar la profundidad de enterramiento y la carga litostática, durante la diagénesis, los materiales experimentan presiones cada vez mayores y el esfuerzo mecánico pasa a ser unidireccional. En estas condiciones, un cuerpo esférico tiende a transformarse en un elipsoide de dos ejes, por **compresión litostática** en dirección vertical y perpendicular a la estratificación (Fig. 29). Los elementos conservados pueden ser comprimidos e incluso adquirir forma laminar. Durante la compactación diagenética, además de la compresión que experimentan las partículas, se reduce la porosidad del sedimento y puede aumentar la concentración de elementos conservados por unidad de superficie o de volumen. El grado o tipo de distorsión alcanzado durante la fosildiagénesis depende tanto de las características del sedimento como de las propiedades de las entidades conservadas. En general, los elementos más grandes, esféricos, delgados y ornamentados serán más susceptibles a la distorsión; no obstante, la presencia de tabiques o de otras estructuras internas (primarias o secundarias) puede incrementar diferencialmente su resistencia mecánica. Por otra parte, la deformación de los fósiles habrá sido menor cuanto más clasificados y competentes sean los materiales en que se encuentran; y, a igualdad de otros factores, cabe esperar que los moldes internos arcillosos lleguen a estar más comprimidos y aplanados que los arenosos.

Al interpretar fenómenos de distorsión tafonómica debe tenerse en cuenta que la resistencia mecánica de los restos organógenos ha podido cambiar durante la fosildiagénesis, por haber adquirido estas nuevas propiedades secundarias. La flexibilidad de los elementos conservados puede aumentar al ser disueltos sus componentes minerales, pero el grado de distorsión alcanzado también depende del grado de litificación del relleno sedimentario y del sedimento que constituye la matriz. Los elementos conservados experimentarán reducción de volumen y deformaciones continuas si la disolución de sus componentes minerales ocurre antes de la compactación del sedimento; de este modo se han generado deformaciones continuas y elementos comprimidos o laminares, así como arrugas, pliegues y superficies corrugadas en el periostraco de algunos restos de lamelibranchios. Por el contrario, la reducción de volumen de los elementos conservados estará acompañada de agrietamiento y fracturación si la compresión ocurre antes de la disolución de los componentes minerales.

El grado de distorsión tafonómica alcanzado por los elementos conservados durante las primeras fases de compactación diagenética gravitacional también depende del grado de litificación del relleno sedimentario y del sedimento que constituye la matriz. En ambientes de alta tasa de sedimentación, los elementos conservados suelen estar comprimidos debido al rápido aumento de la carga litostática durante la diagénesis temprana. En cambio, en ambientes de baja tasa de sedimentación, incluso si tenían una alta tasa de acumulación de sedimentos, los procesos de cementación temprana dieron lugar a moldes internos concrecionales y favorecieron la estabilización de los sustratos; de este modo, los elementos conservados pasaron a ser más resistentes frente a la compactación y pudieron mantener su volumen y forma.

Cuando el molde externo y el molde interno de un elemento conservado interfieren entre sí, por compactación del sedimento y tras la destrucción del correspondiente resto organógeno, se puede formar un **molde compuesto**; en estos casos, la ornamentación del molde interno resulta modificada al adquirir éste algunos caracteres del molde externo que son reproducidos con relieve negativo respecto al de aquél, en tanto que el molde externo adquiere caracteres ornamentales del molde interno que también son reproducidos con relieve contrario al que tenían en el molde interno original (Fig. 30).

La presión litostática llega a ser isotrópica, y las rocas comienzan a comportarse como dúctiles, cuando la profundidad de enterramiento alcanza valores del orden de tres kilómetros. En esas condiciones, los elementos conservados también pueden experimentar procesos de deformación plástica, como acortamientos y estiramientos, que se denominan **pelomorfismo** o **pelomorfofosis**.

Durante los **procesos tectónicos** pueden aparecer fisuras y fracturas en los fósiles, así como distorsiones continuas. Si actúan fuerzas tectónicas, el esfuerzo a que están sometidos los fósiles tiene tres componentes de distinta intensidad, y un objeto esférico tenderá a transformarse en un elipsoide de tres ejes. A veces, los fósiles llegan a estar retorcidos, sin fracturas aparentes, pero al microscopio se observan microfracturas, grietas y recristalizaciones locales, que también afectan a la matriz. Este carácter extensivo de las fracturas y la tendencia de los fragmentos a permanecer juntos, cuando han sido generados dentro de los materiales en que se encuentran, son criterios diagnósticos de que la fracturación ocurrió después del enterramiento.

La composición, textura y estructura de las rocas tienden a homogeneizarse cuando se alcanzan altas presiones y temperaturas debido a enterramiento profundo, actividad orogénica, intrusión ígnea o distorsión de la corteza terrestre. Sin embargo, algunas rocas metamórficas como las pizarras y los esquistos son fosilíferas. En general, los moldes constituidos por materiales detríticos finos y de igual naturaleza que la roca son los elementos conservados de mayor durabilidad durante el metamorfismo.

Los esfuerzos laterales a los que han estado sometidos algunos fósiles no son de origen tectónico, sino debidos a **deslizamiento sinsedimentario** de los materiales durante la diagénesis temprana. En tales casos, los fósiles que se encuentran en el área proximal de los deslizamientos presentan deformación tensional, en tanto que se dan fenómenos de deformación compresiva en el área distal de los deslizamientos.

La **descompresión litostática** también da lugar a fenómenos de distorsión tafonómica durante la diagénesis avanzada. En las últimas fases fosildiagenéticas, al disminuir la profundidad de enterramiento y la carga litostática, por erosión de las rocas suprayacentes, las rocas experimentan descompresiones cada vez mayores y el esfuerzo mecánico pasa a ser unidireccional. En estas condiciones, un cuerpo esférico tiende a transformarse en un elipsoide de dos ejes, por descompresión litostática en dirección vertical y perpendicular a la estratificación. Por este motivo, los elementos conservados pueden ser expandidos o estirados preferentemente en sentido vertical, al mismo tiempo que se desarrollan fracturas y diaclasas que aumentan la porosidad y la permeabilidad de las rocas.

NECROCINESIS Y DESPLAZAMIENTOS FOSILDIAGENÉTICOS

Inmediatamente después de su producción, sea biogénica o tafogénica, los elementos conservados tienden a desplazarse hasta adquirir una posición mecánicamente más estable. Estos desplazamientos no están causados por el movimiento activo de los elementos, sino por la energía del ambiente externo; ahora bien, la intensidad y la duración de estos desplazamientos también está condicionada por las propiedades de los elementos afectados. Por **necrocinesis** se entiende cualquier desplazamiento ascendente, descendente y/o lateral de un elemento conservado antes de su enterramiento. La necrocinesis comprende cualquier desplazamiento bioestratinómico, y quedan excluidos de este mecanismo de alteración tafonómica los desplazamientos ocurridos durante la fosildiagénesis.

En ambientes subacuáticos, los elementos conservados pueden experimentar **desplazamientos verticales**, hasta alcanzar la posición de equilibrio hidrostático. El contenido en gases de un resto organógeno depende de sus características originales (por ejemplo, existencia de cavidades, posesión de vejiga natatoria, o grado de pneumatización de los huesos) así como de las modificaciones tafonómicas que ha experimentado en las etapas anteriores de alteración (debido a descomposición y desgasificación, desecación y pérdida de líquidos, por ejemplo). Los gases generados durante la descomposición de la materia orgánica hinchan los tejidos y disminuyen el peso específico de los restos organógenos. Ahora bien, la presión hidrostática también condiciona la capacidad de inundación de las cavidades que hay en el interior de los restos. En consecuencia, los elementos conservados pueden experimentar desplazamientos ascendentes y descendentes, en fases sucesivas y entre episodios de flotabilidad neutral, cuando están en ambientes subacuáticos poco profundos. A mayores profundidades, los efectos de la presión hidrostática llegan a ser más rápidos que los de la descomposición microbiana, y la inundación de las cavidades de los restos organógenos no puede ser compensada por los gases liberados durante la biodegradación. En el caso extremo, a cientos de metros de profundidad, la inundación de las cavidades es inmediata a la producción biogénica y ocurre por implosión de los elementos producidos.

Además de los desplazamientos verticales, o en vez de ellos, los elementos conservados pueden experimentar **desplazamientos laterales** antes de ser enterrados. Tales desplazamientos laterales suelen deberse a la acción gravitatoria o bien a la actuación de un medio de carga. El viento o las corrientes hidráulicas, superficiales o de fondo, las tormentas, las mareas o las corrientes de turbidez, que arrastran numerosos restos y/o señales de organismos antes de ser enterrados son algunos de los agentes causantes de estos desplazamientos. En cualquiera de estos casos, el transporte lateral sobre el sustrato podrá llevarse a cabo por deslizamiento, rodamiento, saltación y/o suspensión.

Al igual que ocurre en la actualidad, muchos restos organógenos han podido flotar en la superficie del mar, permanecer en ella durante gran parte de la fase de alteración bioestratinómica, y ser transportados a grandes distancias, sean o no restos de organismos marinos. Por lo general, los restos que tienen flotabilidad neutral o positiva y que están libres sobre el fondo marino tienen mayor probabilidad de ser desplazados lateralmente que los de flotabilidad negativa o los que están en posición forzada por otros objetos (algas o grietas, por ejemplo). La posición batimétrica más favorable para el transporte en suspensión y la deriva necroplanctónica es la de los elementos conservados que están en ambientes subacuáticos poco profundos, debido a la acción de las corrientes superficiales y por la menor capacidad de inundación de los restos cuanto menor es la presión hidrostática a que están sometidos. En general, cabe esperar que los fenómenos de ascenso posmortal y deriva necroplanctónica hayan sido más frecuentes en los mares epicontinentales menos profundos, donde los valores batimétricos no sobrepasaban unas decenas de metros y la presión hidrostática era mínima, en tanto que la temperatura de las aguas, la descomposición microbiana y la acción de las corrientes superficiales ejercieron una influencia mayor. En la actualidad han sido observadas velocidades de deriva necroplanctónica en la superficie del mar del orden de 250 km/día, pero suele ser mucho menor a profundidades mayores. En el registro fósil, la identificación de elementos derivados desde otras regiones es de gran importancia para la reconstrucción de los antiguos sistemas de corrientes.

El comportamiento de los elementos conservados que tienen flotabilidad negativa y están apoyados sobre el sustrato depende de su peso específico, tamaño y forma, así como de la viscosidad del fluido en que se encuentran. A igualdad de forma y peso específico, la capacidad de levantamiento de las corrientes aumentará de manera exponencial cuando disminuya el tamaño de los elementos conservados, porque el volumen, y por tanto el peso, se correlaciona con el cubo de cualquier magnitud lineal, en tanto que el área superficial de apoyo sobre el sustrato y de resistencia a las corrientes sólo se correlaciona con el cuadrado de dicha magnitud lineal. La estabilidad mecánica de los elementos frente a los flujos de corriente también depende de la morfología y del grado de hidrodinamismo que posean. En general, las formas discoidales y menos ornamentadas serán más hidrodinámicas y mecánicamente más estables que las esferoidales de igual peso específico. La posesión de prominencias superficiales que actúan como anclas puede incrementar la estabilidad mecánica de los elementos que están apoyados sobre el sustrato. La **suspensibilidad** de los elementos conservados, o la probabilidad de que sean llevados en suspensión por una corriente tractiva, será directamente proporcional al valor del área superficial e inversamente proporcional a su peso, entre elementos de igual forma. La fuerza que mueve por tracción a cualquier elemento conservado es proporcional al valor de la superficie de resistencia que dicho elemento ofrece a la corriente, pero la fuerza que se opone al movimiento es proporcional al peso. En consecuencia, los elementos de menor tamaño y peso específico serán desplazados más rápidamente sobre el sustrato cuando tengan flotabilidad negativa; sin embargo, a igualdad de peso específico y en condiciones de flotabilidad neutral o positiva, los elementos de mayor tamaño pueden llegar a ser transportados más rápidamente.

Los efectos de la necrocinesis no han de estar necesariamente correlacionados con la energía mecánica del ambiente sedimentario, porque el desplazamiento de los elementos conservados puede deberse exclusivamente a la actuación de agentes biológicos. Muchos organismos son capaces de transportar restos organógenos. Fenómenos de este tipo son frecuentes en la actualidad por la intervención de aves, peces o crustáceos. Además, por el pisoteo que han llevado a cabo muchos vertebrados superiores o por la actividad de los organismos bioturbadores, algunos restos que estaban apoyados sobre un sustrato blando han sido desplazados e introducidos en el interior del sedimento.

Después del enterramiento, los elementos conservados pueden ser desplazados debido a la acción de los organismos bioturbadores, por la carga litostática a que están sometidos durante la compactación del sedimento, por fuerzas tectónicas, así como por el desplazamiento de los materiales en que se encuentran (por deslizamiento de tierras o por fenómenos de halocinesis, entre otros). La denudación de los sedimentos también posibilita el desenterramiento de los elementos conservados y su desplazamiento sobre el sustrato durante la fosildiagénesis.

El desplazamiento de los elementos conservados no sólo afecta a su ubicación espacial, sino también a su posición mecánica, orientación acimutal, inclinación, distribución, patrón de agrupamiento y estado de conservación. Además, por estos desplazamientos, puede cambiar la composición y estructura de las asociaciones conservadas.

Reorientación

Los elementos conservados tienden a adquirir la posición mecánicamente más estable y, cuando están sometidos a la acción de un régimen turbulento, las direcciones preferentes de la corrientes influyen en la orientación e inclinación preferencial de los elementos movidos. La posición, la orientación acimutal y la inclinación de los elementos conservados son tres criterios útiles para analizar e interpretar los procesos tafonómicos de reorientación.

La **posición** de los elementos conservados tiende a cambiar hasta alcanzar la máxima estabilidad mecánica al ser sometidos a regímenes turbulentos. Por ejemplo, las conchas cónicas de diámetro basal mucho mayor que la altura tienden a orientarse con la superficie convexa dirigida hacia arriba, cuando

se desplazan libremente sobre el sustrato en régimen turbulento; la posición contraria, con la superficie convexa dirigida hacia abajo, normalmente solo puede ser mantenida en regímenes laminares o con bajo grado de turbulencia. Esta generalización ha sido utilizada por numerosos autores como criterio para identificar el orden de superposición de los estratos. Sin embargo se conocen numerosas excepciones por factores intrínsecos o extrínsecos a los propios elementos conservados. Así, por ejemplo, no se comportan de este modo las conchas que están engrosadas en la zona de máxima curvatura, porque tienen el centro de gravedad cerca de, o en, la zona más convexa. A menudo, las conchas cónicas tampoco se comportan de esta manera si tienen alguna prominencia que les sirve de anclaje. Las interferencias entre los elementos constituyentes de una asociación o las irregularidades del sustrato también inducen comportamientos diferentes a los esperados según esta regla. Los fósiles de muchas rocas no tienen esta orientación preferente porque estuvieron afectados por la actividad de organismos bioturbadores y experimentaron reorientación durante la fase fosildiagenética.

Durante el desplazamiento de cualquier elemento conservado, los movimientos de rotación respecto a un eje vertical podrán dar como resultado una nueva **orientación horizontal o acimutal**, en tanto que la rotación respecto a un eje horizontal podrá resultar en una nueva **inclinación**. La orientación acimutal suele representarse mediante diagramas de rosa; para representar no solo dicho valor sino también el de la inclinación de cada elemento puede utilizarse los sistemas de proyección estereográfica.

El análisis de la orientación acimutal de los fósiles permite obtener datos relevantes para la interpretación de paleocorrientes en cuencas sedimentarias. Numerosos autores han distinguido varios patrones de orientación preferente de los restos esqueléticos, que son indicativos de la acción de corrientes unidireccionales o del oleaje. Los elementos conservados esferoidales no muestran tendencia por una orientación preferente, pero sí los de forma cilíndrica o cónica, cuando tienen estructura homogénea. Los elementos cónicos de diámetro basal mucho menor que la altura, cuando pueden desplazarse libremente sobre el sustrato, tienden a orientarse con su máxima longitud en dirección paralela a las corrientes; por el contrario, los elementos cilíndricos tienden a moverse con su eje orientado perpendicularmente a la corriente. En el caso de las asociaciones de elementos cónicos sometidos a regímenes de corriente unidireccionales, las distribuciones de frecuencias obtenidas y representadas en un diagrama de rosa suelen tener un máximo orientado paralelamente a la dirección de la corriente, o bien dos máximos desiguales, contrapuestos pero orientados paralelamente a la dirección de la corriente. En régimen de oleaje, por el contrario, las asociaciones de elementos cónicos sometidos a corrientes oscilatorias se distinguen por tener distribuciones de frecuencias bimodales, con dos máximos casi iguales y diametralmente opuestos o ligeramente inclinados, pero orientados ortogonalmente a la dirección de avance del frente de oleaje. Sin embargo, al igual que ocurre con la posición preferente de las valvas desarticuladas, diversos factores de regulación pueden llegar a modificar o enmascarar estos patrones de orientación acimutal. Mediante estudios experimentales se ha comprobado que pequeñas diferencias en la posición del centro de gravedad, incluso de unos pocos milímetros, son suficientes para inducir orientaciones muy diferentes. Por ejemplo, las valvas derechas e izquierdas aproximadamente equivalentes, o los huesos pares, suelen mostrar orientaciones acimutales preferentes en sentidos opuestos.

La estabilidad mecánica de los elementos conservados que tienen inclinación máxima, es decir posición vertical, puede ser autónoma o forzada. La forma geométrica o los gases almacenados en su interior son algunos de los factores determinantes de la estabilidad mecánica de un resto organógeno que mantiene una posición vertical. Durante la fase bioestratinómica, la interferencia con otros objetos o las irregularidades del sustrato pueden estabilizar la posición inclinada de los elementos. Por ejemplo, las conchas de ammonites en posición vertical son más frecuentes en las facies de *black-shale* que en las de tipo *mudstone*, lo cual puede ser indicativo de la mayor viscosidad y menor cohesión de los sustratos que permite el enterramiento inmediato de los restos al caer al fondo marino. Durante el enterramiento en ambientes de alta tasa de sedimentación o de alta turbidez, algunos restos quedan atrapados en posición más o menos inclinada. El pisoteo de los organismos sobre el sustrato también puede forzar la inclinación

de los elementos conservados. Tras el enterramiento, algunos elementos adquieren una posición más inclinada debido a bioturbación u otros agentes fosildiagenéticos; por el contrario, los elementos conservados tienden a girar hacia posiciones más horizontales durante la compactación del sedimento.

Los fósiles y las rocas en que se encuentran también han experimentado traslaciones y rotaciones respecto al marco de referencia geográfica inicial; la reconstrucción de estos desplazamientos es un objetivo de interés paleontológico común al de otras ciencias geológicas. La persistencia de los restos organógenos en la posición de producción biogénica (o posición de vida) ha sido utilizada en muchos casos como criterio para confirmar su carácter autóctono y su enterramiento rápido. En cualquier caso debe tenerse en cuenta que la orientación e inclinación de cada elemento conservado puede ser un carácter original o secundario.

Durante los procesos de reorientación tafonómica, además de la posición, orientación acimutal e inclinación, puede cambiar la **disposición relativa de las diferentes partes** de un mismo elemento conservado. Por ejemplo, los ofiuroideos a menudo presentan los brazos dirigidos en la dirección de la corriente, y el disco central en posición excéntrica, al ser arrastrados sobre el sustrato.

Desarticulación

Los procesos de biodegradación, disolución y maceración posibilitan la **desarticulación** (es decir, la desconexión y separación) de los diferentes componentes de los restos organógenos. En los restos que tienen múltiples componentes esqueléticos es posible reconocer unos estados y patrones de desarticulación, o un orden preferente de desconexión y separación, entre sus componentes.

Durante la biodegradación, en los cadáveres de mamíferos, aves, reptiles y anfibios suelen desarticularse sucesivamente: los elementos dérmicos (pelos, plumas, escamas y placas dérmicas, por ejemplo), la mandíbula inferior, el cráneo y las extremidades, las costillas y las vértebras. En los cadáveres de peces suele darse un orden preferente de desarticulación sucesiva análogo al anterior: escamas y otolitos, mandíbula inferior y cráneo, aletas y cola, finalmente costillas y vértebras. En los cadáveres de algunos invertebrados provistos de múltiples componentes esqueléticos también han sido reconocidos patrones de desarticulación característicos; por ejemplo, en los equínidos regulares suelen desarticularse sucesivamente: las radiolas, los elementos mandibulares, el sistema apical y por último las placas del caparazón.

Durante la fosildiagénesis, por bioturbación o por compresión durante la compactación del sedimento, también ocurren desplazamientos relativos entre los distintos componentes de los restos organógenos. En particular durante la reelaboración es frecuente que se desarticulen porciones de los restos esqueléticos o de los moldes internos previamente litificados.

En general, la probabilidad de desarticulación entre dos partes suele ser mayor cuanto más externa es su posición y menos resistentes son los materiales que las unen. No obstante, se conocen algunos casos en los cuales los componentes esqueléticos que ocupaban una posición más interna se desarticulaban antes que los componentes esqueléticos más externos. Por ejemplo, debido a procesos de biodegradación, los componentes esqueléticos de algunos pisciformes llegaron a estar totalmente desarticulados cuando las escamas todavía mantenían su posición original.

Teniendo en cuenta que la desarticulación de componentes esqueléticos suele ser relativamente rápida por biodegradación, tanto en ambientes subaéreos como subacuáticos, la presencia de esqueletos articulados suele ser utilizada como un indicador de enterramiento rápido y otras circunstancias tales como anoxia que impiden la acción destructiva de los organismos carroñeros y bioturbadores. A este respecto es importante destacar que el carácter desarticulado de un resto organógeno no implica su aloctonía, ni un alto grado de integridad garantiza su autoctonía. Para interpretar el grado de integridad

de los fósiles hay que tener en cuenta no sólo los procesos de alteración tafonómica que han experimentado sino también aquellos procesos por los cuales han sido biogénicamente producidos. Por ejemplo, los cadáveres de los artrópodos pueden permanecer enteros y enrollados sobre sí mismos aunque sean transportados, pero las mudas están distendidas o desarticuladas incluso cuando son restos autóctonos. Además, el grado de desarticulación de los elementos conservados no ha de ser necesariamente proporcional a la energía mecánica del medio de sedimentación. Si la biodegradación es intensa, los restos organógenos pueden llegar a ser totalmente desarticulados en regímenes de baja energía hidrodinámica.

Dispersión

Los componentes de un elemento o de una asociación pueden ser separados y diseminados durante la fosilización. La **dispersión tafonómica**, por separación y diseminación, implica el desplazamiento de elementos desde una localidad hasta otra geográficamente distanciada. En cualquier entidad tafonómica sometida a dispersión resulta modificada la ubicación geográfica de alguno o la totalidad de sus componentes, así como su distribución geográfica. Además, durante el transporte, los elementos que son desplazados experimentan alteraciones físicas en función de su tamaño, forma y peso específico. La selección y clasificación de los componentes de una entidad tafonómica es otro de los posibles efectos de la dispersión. La diversidad de cualquier asociación conservada probablemente disminuirá si algunos de sus componentes son dispersados a otras áreas; sin embargo, cuando los elementos han sido transportados desde distintos ambientes y reagrupados, pueden formarse asociaciones mezcladas con valores de diversidad más altos que cualquiera de las asociaciones originales.

Las entidades tafonómicas son autóctonas en una localidad, región o cuenca sedimentaria si están respectivamente en el lugar, región o cuenca donde han sido producidas, en tanto que son alóctonas cuando ha sido transportadas a otra localidad, región o cuenca sedimentaria después de ser producidas. Un **elemento autóctono** es el que se encuentra en el mismo lugar donde ha sido producido. **Elementos alóctonos** son los que están en un lugar geográficamente distanciados de aquél donde fueron producidos. El significado de los términos autóctono/alóctono no debe ser confundido con el de los términos *in situ* / *ex situ*. Estos últimos se emplean en bioestratigrafía para hacer referencia al lugar o posición estratigráfica en que se encuentran los fósiles, no al lugar de producción biogénica o tafogénica. Un fósil está *in situ* cuando se encuentra en su posición estratigráfica original, pero está *ex situ* o **rodado** cuando ha sido desplazado a una nueva posición estratigráfica.

La probabilidad de conservación autóctona depende del modo de vida de los correspondientes organismos productores. Por ejemplo, los organismos que viven bajo, o en, la interfase agua/sedimento podrán generar con alta probabilidad elementos conservados que mantengan la posición de producción. Sin embargo, tanto las características de los elementos conservados como la energía externa disponible son factores que influyen en los valores de esta probabilidad.

Los datos referentes a la distribución geográfica de los fósiles no son directamente utilizables como datos corológicos o paleobiogeográficos que describen la distribución de los taxones del pasado. Podemos encontrar fósiles en lugares y áreas donde no fueron producidos biogénicamente, e incluso donde no se desarrollaron sus correspondientes organismos productores. La autoctonía/aloctonía tafonómica no debe ser confundida con la demia/ademia paleobiológica (Fig. 31). En los estudios paleobiogeográficos y paleoecológicos es necesaria la distinción entre **taxones démicos** (registrados donde vivieron) y **taxones adémicos** (registrados en lugares o áreas en las que no vivieron). Las entidades paleobiológicas inferidas en el lugar o área donde vivieron y se reprodujeron se denominan **eudémicas**. Si son inferidas en el lugar o área de vida pero fuera del área de reproducción reciben el nombre de **miodémicas**. En cualquiera de estos dos últimos casos, si los organismos son transportados por agentes externos a nuevas áreas pasan a ser **paradémicos**. La información paleobiogeográfica de los organismos adémicos es importante porque son indicadores de vías de dispersión (biogeográfica y

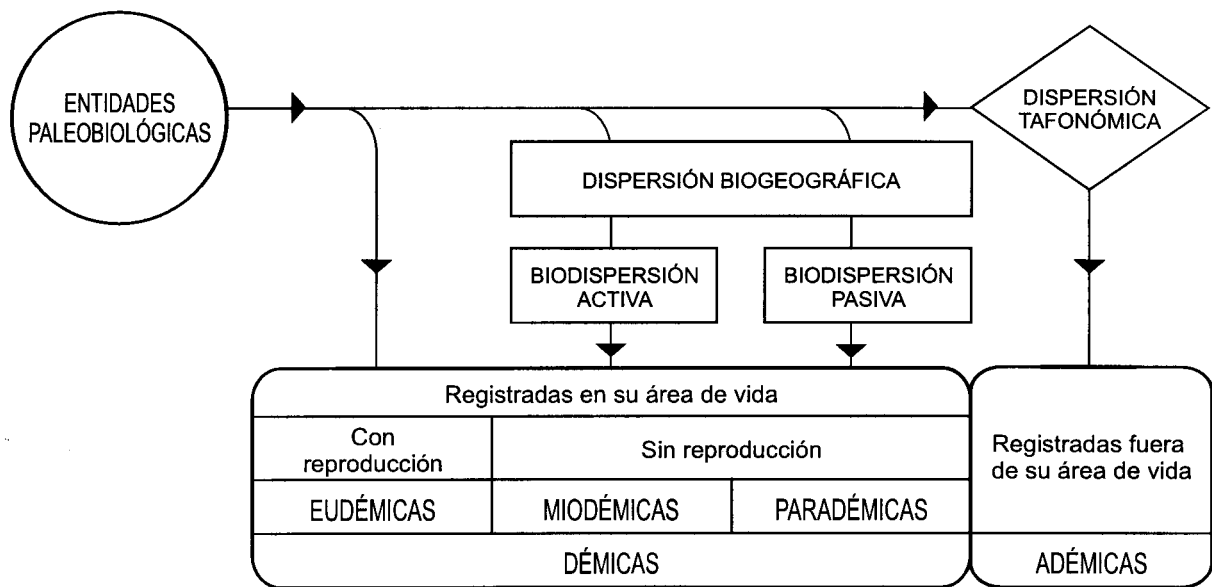
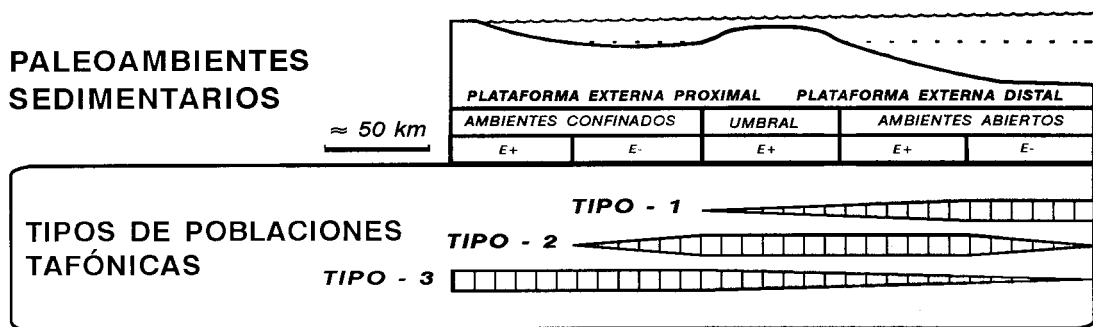


Fig. 31.- Entidades paleobiológicas de distinta categoría teniendo en cuenta la actual ubicación o distribución geográfica de sus fósiles (Fernández-López, 1990).



CARACTERES	TIPO - 3	TIPO - 2	TIPO - 1
DISTRIBUCIÓN DE FRECUENCIAS DE TAMAÑO	uni- o polimodal asimétrica con sesgo negativo	unimodal normal con alta curtosis	unimodal asimétrica con sesgo positivo
CONCHAS JUVENILES	ausentes	escasas	predominantes
CONCHAS ADULTAS	predominantes	comunes	escasas
PROPORCIÓN $\frac{\text{NÚMERO DE MICROCONCHAS}}{\text{NÚMERO DE MACROCONCHAS}}$	≈ 0	baja	alta
PROPORCIÓN $\frac{\text{NÚMERO DE ELEMENTOS CONSERVADOS}}{\text{NÚMERO DE ESPECIES}}$	≈ 1	variable	alta
DIVERSIDAD DEL GÉNERO	poliespecífica	mono- o poliespecífica	monoespecífica

Fig. 32.- Tipos de poblaciones tafónicas desarrolladas en los ambientes de plataforma externa y observadas en los ammonites jurásicos de la Cordillera Ibérica. Los símbolos E+ y E- indican, respectivamente, ambientes sedimentarios de alta y baja turbulencia (Fernández-López, 1995).

tafonomía) entre regiones. La duración de los procesos de dispersión tafonomía puede ser estimada generalmente como mucho más breve que la de los procesos de emigración y colonización.

Los siguientes criterios pueden ser utilizados para interpretar el carácter autóctono de los fósiles así como el carácter démico de las correspondientes entidades paleobiológicas productoras:

- Congruencia entre la posición de producción y la posición de vida. La posición de los restos de organismos endobentónicos, o de organismos epibentónicos sésiles e incrustantes, corresponde frecuentemente a la posición habitual durante la vida, y es un criterio para confirmar que dichos fósiles representan restos de entidades démicas que no fueron desplazados después de ser producidos.
- Distribución de frecuencias de tamaño sin evidencias de selección. La coexistencia de restos de individuos que representan los diferentes estadios de desarrollo ontogénico permite excluir la acción de procesos de selección por transporte. En cambio, cuando sólo están representados los elementos de un determinado tamaño extremo dentro de la variabilidad (p.e., los más grandes o los más pequeños) puede ser el resultado de procesos de selección por transporte (Fig. 32). Sin embargo, el grado de integridad, desarticulación, selección y/o clasificación de una entidad tafonomía no ha de estar necesariamente correlacionado con el grado de aloctonía que ha experimentado. Además del transporte, otros factores tafonomía han podido modificar el valor de estos caracteres.
- Valores altos en la proporción de elementos esqueléticos pares también son indicio para excluir los procesos de selección por transporte.
- Coexistencia de restos y señales de actividad biológica (estas últimas en estado acumulado) confirman el carácter démico de los organismos productores.
- Incompatibilidad ecológica entre los componentes de una misma asociación (por ejemplo, individuos subaéreos/subacuáticos) obliga a considerar la posibilidad de que los representantes de uno de estos grupos sean alóctonos. Sin embargo, una asociación autóctona puede ser ecológicamente heterogénea e incoherente debido a la mezcla de elementos que no han experimentado transporte lateral, pero han sido producidos por entidades paleobiológicas históricamente sucesivas. Algunas asociaciones condensadas son ecológicamente heterogéneas aunque están constituidas por elementos autóctonos.
- Incompatibilidad paleoambiental entre los fósiles y la roca que los contiene. Las propiedades de los materiales en que se encuentran los elementos conservados pueden servir para refutar su autoctonía, o el carácter démico de los correspondientes organismos productores, si el ambiente de formación de la roca es incompatible con el ambiente de producción de los elementos o con las condiciones de vida de dichos organismos. Por ejemplo, las características de los sedimentos de facies marinas pueden ser utilizadas para refutar el carácter démico de los restos de organismos terrestres que contienen. En cualquier caso, los datos sedimentológicos referentes a las litofacies en que se encuentran los fósiles son relevantes, pero no suficientes, para evaluar los fenómenos de autoctonía y aloctonía tafonomía.

Reagrupamiento

Durante la fosilización, la mayoría de los elementos conservados han sido agrupados de nuevo o de modo diferente a como se encontraban distribuidos los correspondientes elementos producidos o sus entidades paleobiológicas productoras

Los fósiles de un determinado grupo taxonómico o los fósiles de una región concreta pueden estar distribuidos de distintas maneras distintas, pero se suelen distinguir tres **patrones de distribución** diferentes (Fig. 33): formando agrupamientos (distribución agrupada), uniformemente dispersos (distribución uniforme u homogénea) o dispersos al azar (distribución al azar). Hay diferentes técnicas para cuantificar las relaciones espaciales entre los fósiles de una determinada clase o región. Por ejemplo, se puede emplear el valor de la varianza dividido por el valor de la media en el número de elementos por

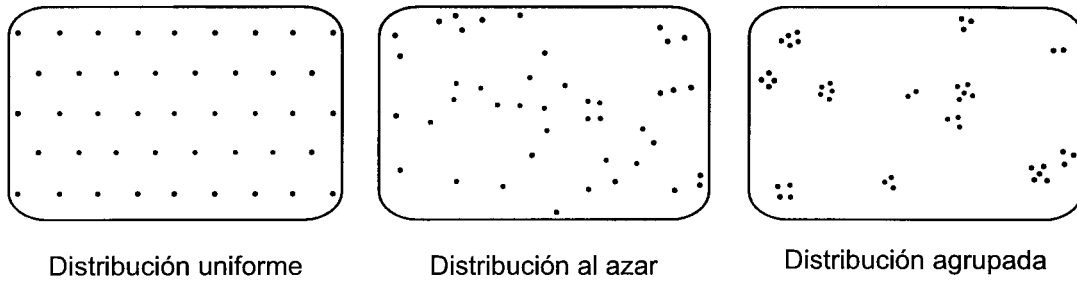


Fig. 33.- Algunos patrones de distribución de los fósiles, en función de sus relaciones espaciales.

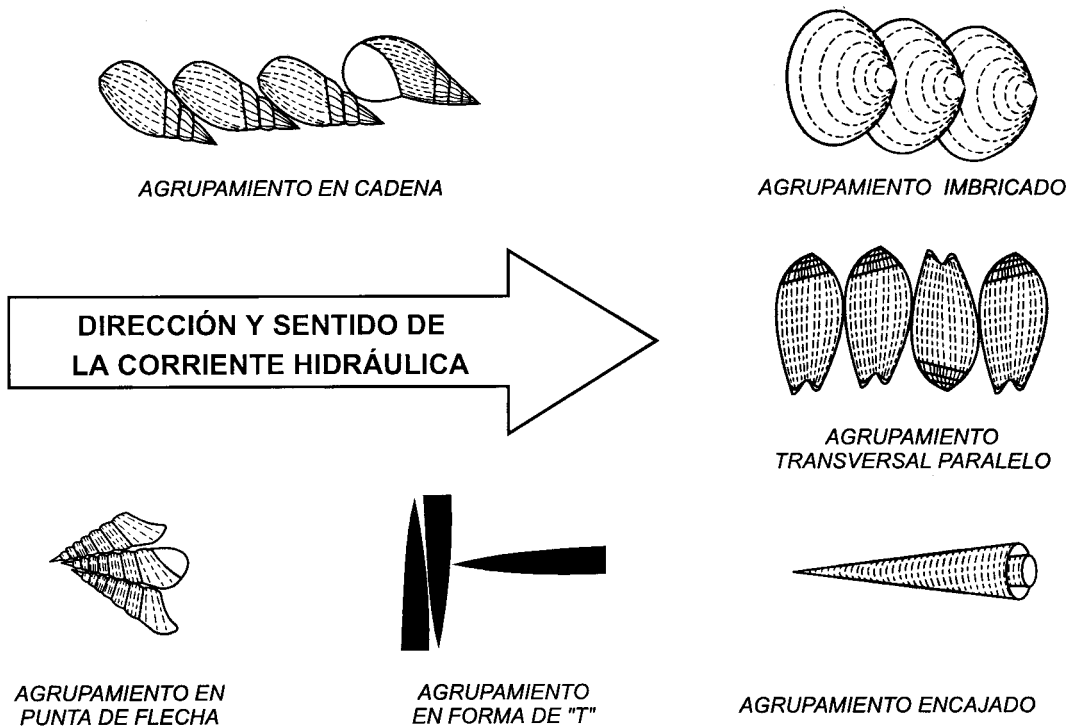


Fig. 34.- Algunos patrones de agrupamiento de los fósiles, en función de la morfología de los restos y la enegía de las corrientes hidráulicas que han actuado sobre ellos (basado en Futterer, 1978).

metro cuadrado u otra unidad de superficie o de volumen; si el valor del cociente es igual a uno, entonces los elementos están distribuidos al azar; los valores de este cociente inferiores a la unidad indican homogeneidad, en tanto que los valores superiores son indicativos de agrupamiento. Nótese que cualquier asociación conservada tiene una distribución agrupada a una cierta escala, y ocupa un área de distribución concreta, pero sus elementos pueden estar distribuidos de manera uniforme, al azar o agrupada a una escala mayor.

Otros conceptos descriptivos que sirven para expresar el modo o la manera en que están ordenados o distribuidos los fósiles de cualquier cuerpo rocoso, es decir para estimar el grado de empaquetamiento que presentan los fósiles de una asociación o de un yacimiento son: la abundancia, la densidad, la concentración, la proximidad y la densidad de empaquetamiento. **Abundancia** es el número de elementos conservados por unidad de superficie o de volumen del área de estudio (ocupada o no por los fósiles). **Densidad** es el número de elementos conservados por unidad de superficie o de volumen en el área ocupada por los fósiles. **Concentración** es el valor del volumen de los elementos conservados por unidad de superficie o de volumen. **Proximidad de empaquetamiento** es el número de elementos conservados que están en contacto con otros por unidad de superficie o de volumen. **Densidad de empaquetamiento** es el volumen ocupado por los elementos conservados respecto al volumen total del cuerpo rocoso.

Para expresar el modo o la manera en que están distribuidos los fósiles de distintos grupos tafonómicos se puede utilizar los conceptos de ámbito, abundancia y densidad específica. El **ámbito específico** de un tafón es el área ocupada por los representantes de dicho grupo tafonómico, teniendo en cuenta su ubicación geográfica, su extensión y su geometría. La **abundancia específica** de un tafón es el número de elementos conservados de dicho grupo tafonómico por unidad de superficie o de volumen del área de estudio, ocupada o no por los fósiles del mismo grupo tafonómico. La **densidad específica** de un tafón es el número de elementos conservados de dicho grupo tafonómico por unidad de superficie o de volumen en el área ocupada por ellos. Teniendo en cuenta el valor relativo de los ámbitos específicos de dos o más grupos tafonómicos se puede distinguir entre **tafones eurícoros** (grupos tafonómicos con una amplia distribución geográfica) y **tafones estenocoros** (grupos tafonómicos de escasa distribución geográfica). En cambio, por el valor relativo de los ambientes externos en los que se conservan dos o más grupos tafonómicos se puede distinguir entre **tafones eurioicos** (grupos tafonómicos conservados en una amplia variedad de ambientes) y **tafones estenoicos** (grupos tafonómicos conservados en un número muy limitado de ambientes). Por el estado de agregación relativo de los elementos de cada grupo tafonómico también es posible distinguir entre **tafones subagrupados** y **tafones hiperagrupados**, según sea relativamente baja o alta su densidad específica.

Algunos tipos o **patrones de agrupamiento** son indicativos de la dinámica de los fluidos que han actuado durante la necrocinesis (Fig. 34). Los diferentes patrones de agrupamiento mecánicamente estables ante la acción de las corrientes dependen sobre todo de la forma geométrica de los elementos conservados. Cuando los elementos son discoidales tienden a reagruparse de manera imbricada, en tanto que si son planiespirales o turriculados tienden a reagruparse de manera encadenada. Los elementos alargados, cilíndricos o cónicos, tienden a rodar con su máxima longitud orientada perpendicularmente a la corriente y pueden formar distintos tipos de agrupamientos mecánicamente estables, que han sido denominados "transversal paralelo", en forma de "T" y en punta de flecha. Cuando los elementos conservados tienen una cavidad ampliamente abierta al exterior y están sometidos a un régimen turbulento suelen presentar en su interior uno o más elementos de menor tamaño, y forman un tipo de agrupamiento llamado encajado. Los elementos de tamaño pequeño también pueden ser reagrupados al abrigo de las corrientes, en sotavento, detrás de los cuerpos que tienen mayor estabilidad mecánica.

Por otra parte, la **forma geométrica de los agrupamientos** constituidos por abundantes elementos conservados también es de gran interés para interpretar tanto la dirección y sentido de los flujos de corriente locales como la dinámica de los fluidos que han actuado a escala de cuenca

sedimentaria. Por ejemplo, los agrupamientos suelen ser lineales en ambientes fluviales y de playa, dispuestos paralelamente a la dirección del flujo de la corriente o a la acción de la rompiente, mientras que suelen ser más extensos y semejantes a mantos o pavimentos en ambientes marinos profundos. Las interferencias entre elementos sometidos a la acción del oleaje o de las corrientes, que actúan sobre el sustrato, inducen la formación de cordones a partir de pavimentos. Debido a la acción del oleaje estos cordones pueden desarrollarse en varias direcciones, o bien ser subparalelos y equidistantes tanto entre sí como a las crestas del oleaje; ahora bien, por lo general, los elementos así agrupados no presentan una sola orientación e inclinación preferente. Por el contrario, debido a la acción de corrientes unidireccionales, los diferentes cordones tienden a formarse en una sola dirección (paralela a la corriente unidireccional) y la distancia entre ellos suele ser muy variable; además, los elementos imbricados de cada cordón presentan una orientación e inclinación preferentemente dirigida aguas arriba. Sin embargo, debido a la heterogeneidad de los elementos conservados y/o a las irregularidades del sustrato también pueden resultar otros patrones de agrupamiento. Los agrupamientos debidos a eventos de turbulencia (tempestitas, turbiditas, etc.) también pueden ser identificados mediante criterios tafonómicos.

En algunos casos, los fenómenos de reagrupamiento tafonómico se deben exclusivamente a la intervención de agentes biológicos que han desplazado los restos organógenos hacia unos lugares concretos. Muchos depredadores y carroñeros producen, colectan y reagrupan restos de otros animales, sin destruirlos, en los excrementos o en los restos de comida regurgitados. Algunos animales tienen el hábito de ocultar y guardar sus restos de comida. Por pisoteo de tetrápodos terrestres o por actividad de organismos limófagos, los elementos conservados que están en la superficie de un sustrato blando pueden ser desplazados preferentemente hacia posiciones más profundas y ser reagrupados; por el contrario, otros organismos como algunos crustáceos desplazan preferentemente los restos organógenos hacia posiciones menos profundas o los desentierran, agrupándolos en torno a las cavidades habitadas por ellos.

Durante la compactación del sedimento aumenta el grado de empaquetamiento de los elementos conservados, e incluso llegan a reunirse elementos que estaban en posiciones topográficamente sucesivas. Este efecto de la compactación es particularmente notorio en los sedimentos detríticos de grano fino; téngase en cuenta, por ejemplo, que los sedimentos arcillosos llegan a tener inicialmente un contenido en agua de hasta el 80% de su volumen.

Entre los posibles efectos de los fenómenos de reagrupamiento tafonómico cabe destacar la formación de asociaciones mezcladas y de asociaciones condensadas. Las **asociaciones mezcladas** están constituidas por elementos que corresponden a entidades biológicas de ambientes diferentes. Las **asociaciones condensadas** están constituidas por elementos que corresponden a entidades biológicas cronológicamente sucesivas. Las asociaciones condensadas son un caso particular de asociación mezclada. La existencia de una asociación condensada en un nivel estratigráfico no implica que sus elementos constituyentes hayan sido enterrados en fases sucesivas, sino que las correspondientes entidades biológicas productoras no fueron coexistentes. Por ejemplo, debido a la acción de las tempestades, en regímenes turbulentos y con alta velocidad de sedimentación, en muchas cuencas marinas epicontinentales se ha formado de manera rápida y efímera asociaciones condensadas que contienen fósiles característicos de dos o más biozonas, e incluso fósiles más antiguos que los niveles infrayacentes. El grado de condensación estratigráfica y el grado de condensación sedimentaria aumentan en las áreas más distales y profundas de las plataformas epicontinentales, cuando la tasa de producción de carbonatos es insuficiente para compensar el incremento del espacio de acomodación; sin embargo, los procesos de condensación estratigráfica sin condensación sedimentaria también son frecuentes en las áreas proximales y someras de las plataformas, debido a la frecuencia de episodios de emersión y erosión. En estas dos condiciones extremas se generan asociaciones condensadas, que pueden ser diferenciadas teniendo en cuenta otros caracteres tafonómicos de los elementos conservados y de las poblaciones tafónicas que las componen.

Remoción

Aceptar que los fósiles son restos y/o señales de entidades biológicas pretéritas implica que la fosilización puede ser exclusivamente de información paleobiológica. La fosilización puede ser entendida como un proceso de transferencia de información paleobiológica desde la biosfera a la litosfera, que no implica transferencia de materia orgánica o de entidades paleobiológicas, y este proceso en muchos casos ha ocurrido sin necesidad de transporte o sedimentación. El término **acumulación** (*accumulation, Lagerung*) puede ser utilizado en Tafonomía para denotar al proceso de transferencia de información paleobiológica desde la biosfera a la litosfera, que puede estar o no acompañado de transferencia de materia orgánica y que no implica sedimentación. Cualquier fósil ha tenido que ser acumulado en materiales de la litosfera, y no es necesario que el resto o señal original haya sido sedimentado o desplazado después de ser producido.

Después de ser acumulados, algunos elementos conservados han podido ser desplazados sobre el sustrato y este mecanismo de alteración tafonómica se denomina remoción o removilización. La **remoción tafonómica** (*removal, reworking, remobilisation*) comprende tanto los procesos de resedimentación como los de reelaboración (Fig. 35). Se llama **resedimentación tafonómica** (*resedimentation, redeposition, Umlagerung*) al desplazamiento sobre el sustrato, antes del enterramiento, de elementos previamente acumulados. La **reelaboración tafonómica** (*reelaboration, reworking, Aufarbeitung*) consiste en el desenterramiento y desplazamiento de los restos y/o señales de entidades biológicas pretéritas. La resedimentación es un proceso bioestratinómico, porque ocurre antes del enterramiento, en tanto que la reelaboración debe ser considerada como un proceso fosildiagenético porque ocurre después de una fase de enterramiento. En consecuencia, los diferentes estados mecánicos de conservación en que se pueden encontrar los elementos conservados durante su enterramiento final sólo son tres: acumulado, resedimentado o reelaborado.

Los términos "fósiles remaniés" y "fósiles reelaborados" no tienen el mismo significado. Cualquier fósil que está incluido en un clasto es un "fósil remanié" y es más antiguo que el estrato donde está incluido dicho clasto. En cambio, de acuerdo con el sistema de clasificación que estamos defendiendo, los fósiles incluidos en un clasto o en un olistolito pueden estar acumulados, resedimentados o reelaborados respecto a la roca que los incluye. El término "fósiles remaniés" hace referencia a procesos y relaciones estratigráficas. El término fósiles reelaborados hace referencia a procesos y relaciones tafonómicas. El término tafonómico fósiles reelaborados (*reelaborated fossils*) no sustituye ni es un sinónimo más reciente del término estratigráfico "fósiles remaniés", que a veces se ha traducido como "fósiles retrabajados" (*reworked fossils*).

La acumulación es un proceso único e irrepetible para cualquier resto o señal, pero la resedimentación y la reelaboración pueden ser procesos iterativos; de hecho, hay fósiles que han experimentado múltiples fases de resedimentación y/o reelaboración. Además, cabe destacar que cualquiera de estos tres procesos ha podido ocurrir con o sin transporte lateral sobre el sustrato; los elementos resedimentados o reelaborados pueden ser autóctonos, en tanto que algunos elementos acumulados son alóctonos porque experimentaron desplazamientos laterales desde el lugar de producción antes de llegar a ser acumulados. Por ello, el carácter acumulado de los componentes de una asociación no prueba su origen espacio-temporal común, ni refuta su contemporaneidad.

Las relaciones genéticas entre los procesos de acumulación, resedimentación y reelaboración están representadas en la figura 35. Después de ser producidos por organismos, los elementos conservados han podido acumularse sobre, o en, un sustrato. Algunos elementos conservados permanecieron en el lugar de producción biogénica, por ejemplo los restos generados en el interior de un sedimento, pero otros experimentaron desplazamientos laterales y/o verticales antes de llegar a ser definitivamente enterrados. Cuando dicho desplazamiento ocurrió antes del enterramiento, los elementos acumulados pasaron a estar resedimentados y el grado de resedimentación puede variar de unos

Acumulación tafonómica:

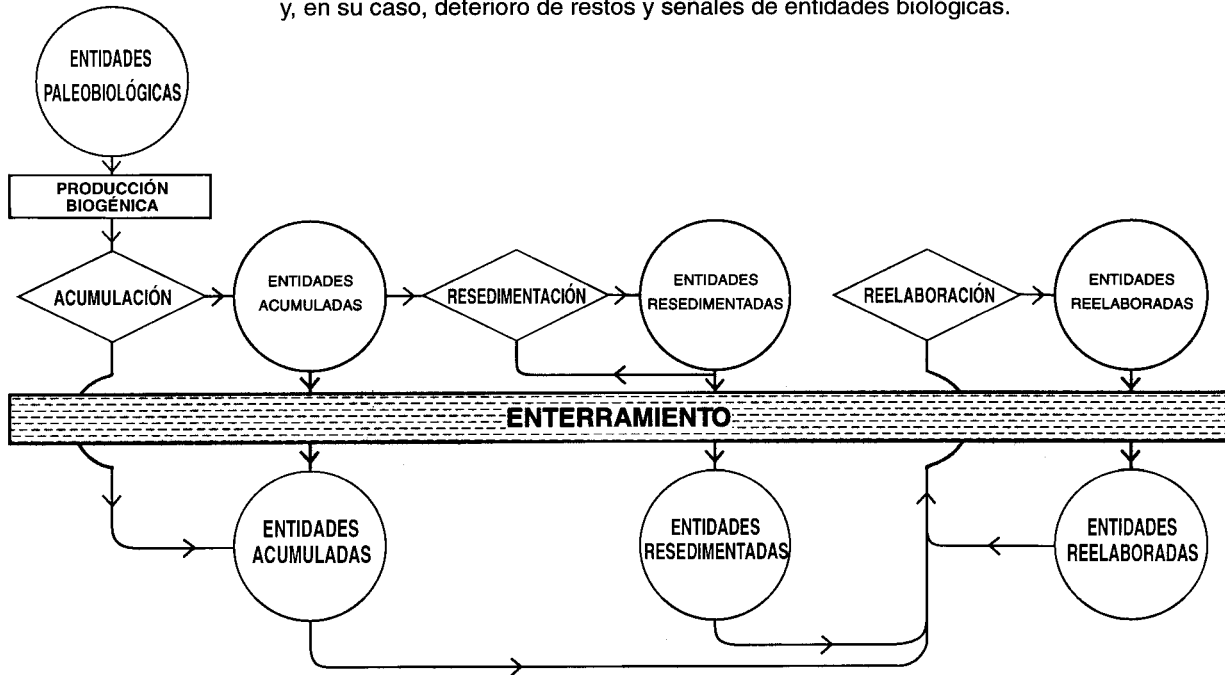
proceso de incorporación a la litosfera de nuevos elementos tafonómicos biogénicamente producidos.

Resedimentación tafonómica:

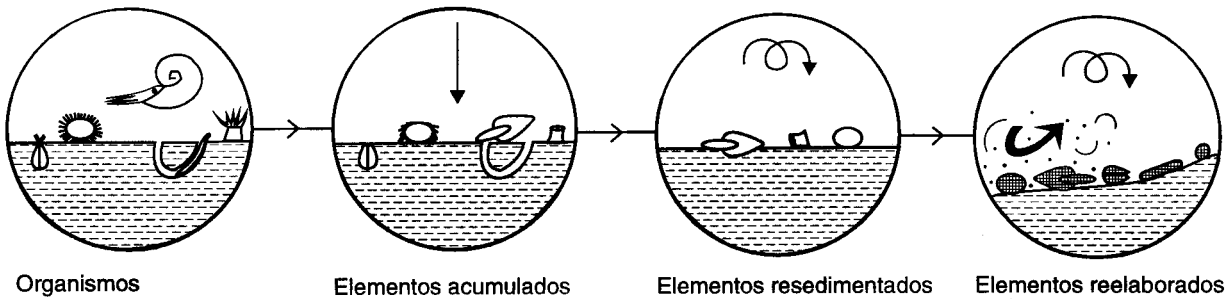
proceso de alteración tafonómica que consiste en el desplazamiento, antes de ser enterrados y, en su caso, deterioro de restos y señales de entidades biológicas previamente acumulados.

Reelaboración tafonómica:

proceso de alteración tafonómica que consiste en el desenterramiento, desplazamiento y, en su caso, deterioro de restos y señales de entidades biológicas.



EJEMPLOS:



CRITERIOS DE REELABORACIÓN TAFONÓMICA:

- 1) Diferencias de composición química y/o mineralógica entre molde interno y matriz.
- 2) Diferencias texturales entre el molde interno y la matriz.
- 3) Discontinuidad estructural entre el molde interno y la matriz.
- 4) Estructuras geopetales del molde interno inversas (respecto a la estratificación) o incongruentes entre sí.
- 5) Superficies de fractura del molde interno.
- 6) Superficies de desarticulación del molde interno.
- 7) Facetas de abrasión.
- 8) Señales de bioerosión.
- 9) Encostramiento del molde interno.

Fig. 35.- Significado, ejemplos y criterios de reelaboración tafonómica (Fernández López, 1990).

elementos a otros. Por el contrario, cuando el desplazamiento sobre el sustrato fue de elementos previamente enterrados, los elementos acumulados o resedimentados pasaron a estar reelaborados. A su vez, algunos fósiles reelaborados han experimentado varias fases de reelaboración separadas por las correspondientes fases de enterramiento. En consecuencia, cualquier fósil estará acumulado, resedimentado o reelaborado. La distinción entre fósiles acumulados, resedimentados o reelaborados es de interés bioestratigráfico y biocronológico porque, mediante criterios exclusivamente tafonómicos, es posible atribuir a los fósiles reelaborados una edad más antigua que a las rocas en que se encuentran. También se puede discriminar entre los elementos resedimentados y los acumulados pertenecientes a una asociación mezclada.

En ambientes con regímenes turbulentos, los elementos acumulados suelen transformarse en elementos resedimentados o reelaborados. El grado de remoción o removilización y el grado de herencia tafonómica de las asociaciones conservadas dependen de las condiciones paleoambientales. El **grado de remoción** o **removilización** de una asociación conservada puede ser estimado por la proporción de elementos resedimentados y reelaborados que la componen. El **grado de herencia tafonómica** de una asociación puede ser estimado teniendo en cuenta la proporción de elementos reelaborados. Los gradientes tafonómicos positivos de remoción suelen ser indicativos de ambientes de turbulencia creciente, que pueden estar asociados a grados crecientes de oxigenación y valores cada vez menores de profundidad. Sin embargo, las variaciones en el grado de removilización y el grado de herencia tafonómica que presentan las asociaciones conservadas pueden ser un resultado de las variaciones en las tasas de sedimentación y en las tasas de acumulación de los sedimentos, más que de las variaciones en el grado de turbulencia de las aguas o en la profundidad.

Los elementos constituyentes de una asociación registrada habrán sido producidos simultánea o heterócronamente entre sí y/o respecto a la roca que los contiene. Las relaciones espacio-temporales entre los elementos conservados son independientes del estado mecánico de conservación de dichos elementos. Así, por ejemplo, el carácter acumulado de todos los elementos de una asociación no prueba su origen espacio-temporal común. Todos los elementos acumulados que se conservan en la posición en que han sido producidos son autóctonos. Este criterio de **posición de producción**, en vez del criterio de **posición de vida**, es más apropiado para los restos de entidades biológicas y, además, es aplicable a las señales de actividad biológica. La resedimentación y/o retrabajamiento de elementos no implica desplazamiento lateral y, por tanto, tampoco aloctonía, además, ya que estos dos procesos pueden afectar simultáneamente a un conjunto de elementos, tampoco implican heterocronía entre los elementos que constituyen una asociación resedimentada o retrabajada.

Es importante destacar que los procesos de remoción, aunque suelen estar acompañados de otras modificaciones tafonómicas, no son necesariamente destructivos. Los elementos reelaborados pueden ser desgastados y obliterados durante los desplazamientos; sin embargo, los procesos de desenterramiento suelen estar asociados a cambios en el pH y Eh del ambiente externo que favorecen la transformación y la replicación de los restos, por sustitución o adición de componentes minerales más estables y de mayor resistencia mecánica. Durante la reelaboración, los elementos inicialmente producidos pueden dar lugar a nuevos elementos tafonómicos, de distinta composición, que poseen mayor durabilidad y redundancia. Por este motivo, en muchas asociaciones registradas, los fósiles reelaborados están mejor conservados que los resedimentados o los acumulados. También es importante señalar que en una localidad o en una región pueden ser reelaborados progresivamente elementos cada vez más antiguos y se pueden formar asociaciones condensadas constituidas por elementos con distinto grado de reelaboración. En asociaciones condensadas de este tipo, aunque resulte paradójico, los fósiles reelaborados más antiguos y diacrónicos respecto al sedimento que los contiene suelen ser los mejor conservados.

4. EL COMPORTAMIENTO Y LA EVOLUCIÓN DE LAS ENTIDADES TAFONÓMICAS

En cada uno de los mecanismos de alteración tafonómica tratado en las páginas anteriores han sido mencionados diferentes procesos por los cuales se modifica la composición, la estructura y/o la ubicación de los elementos conservados. Cualquiera de estos procesos y mecanismos de alteración tafonómica implica la modificación de los elementos afectados, pero no conduce necesariamente a la destrucción de dichos elementos. Por la nueva composición y estructura lograda durante la alteración tafonómica, muchos elementos pasaron a ser más estables y resistentes frente a los agentes alterativos. Por pirólisis se formaron restos carbonosos más rígidos y más resistentes a la biodegradación que otros restos carbonosos no-quemados. El relleno sedimentario y la mineralización, así como la formación de moldes internos, de los restos esqueléticos en muchos casos estuvo favorecida por la pérdida de partes blandas y la presencia de roturas. El encostramiento de algunos elementos conservados no sólo incrementó su capacidad de persistencia, sino que también permitió su replicación. Y las réplicas formadas pudieron persistir después de ser destruidos los restos orgánicos originales. La reelaboración tampoco es necesariamente un proceso destructivo, y a menudo ha causado la aparición de nuevos elementos conservados con mayor grado de durabilidad. Por tanto, los fósiles más frecuentes o mejor conservados de un yacimiento pueden corresponder a los restos más alterados durante algún estadio del proceso de fosilización. En consecuencia, la conservación diferencial y la fosilización no consisten en una simple transformación posmortal de los organismos del pasado. La fosilización es un proceso más complejo, por el cual se han llegado a formar nuevos restos y señales, de composición, estructura y comportamiento diferente al de los restos y señales biogénicamente producidos.

La experiencia de que algunos restos organógenos actuales duran más que otros induce a muchos autores a considerar como evidente el carácter selectivo de los procesos de fosilización, y a suponer que algunas especies eran fosilizables, que los representantes de algunos grupos taxonómicos eran preservables en tanto que otros no lo eran. Sin embargo, parece más lógico afirmar que si los restos organógenos de una determinada clase duran más que los de otras en unas condiciones ambientales concretas es porque tienen mayor capacidad de preservación o conservación, en dichas condiciones ambientales o en otras similares, y la evidencia más fidedigna de esta mayor resistencia es el incremento en abundancia relativa de los restos más preservables o conservables. Ahora bien, si al interpretar el registro fósil se identifica la conservabilidad, la capacidad de preservación o el potencial de fosilización de los organismos o de los restos organógenos del pasado con las correspondientes frecuencias observables en el registro geológico, entonces este concepto de conservabilidad, de capacidad de preservación o de potencial de fosilización, es tautológico. En Paleontología, hacer referencia al "mayor potencial de fosilización de los más preservables, conservables, durables o mejor preservados" o hacer referencia a "la mayor conservabilidad de los mejor conservados" es un sin-sentido, y plantea problemas epistemológicos, lógicos, teóricos y metodológicos análogos a los que se suscitaron en Paleobiología por hacer referencia a la "mayor adaptación de los más aptos" para interpretar la evolución orgánica. Al interpretar los fósiles mejor conservados o más abundantes de una asociación de fósiles o de un yacimiento de fósiles se puede suponer que pertenecen a los grupos tafonómicos más conservables, pero no se puede pretender explicar con estos términos la conservación diferencial que presentan.

El registro fósil puede describirse en términos de información, de mensaje, de código. Para describir el estado de conservación de una entidad tafonómica, se deben considerar las evidencias de las transformaciones ocurridas (propiedades o caracteres secundarios) y de las transformaciones no-ocurridas (propiedades o caracteres originales), y serán expresadas en lenguaje observacional. Para hablar de los registros simples de un sistema dinámicamente complejo, sólo necesitamos "descripciones de estado" que hagan referencia a los registros mismos y sean independientes de las "descripciones de procesos" con las que expresamos la dinámica reconstruida. Para interpretar y explicar los procesos de fosilización se utilizan numerosos términos tafonómicos, incluso sinónimos que dan lugar a una notoria inflación nomenclatural; por ejemplo: conservación, potencial o capacidad de conservación, conservabilidad, conservación diferencial, conservación selectiva, preservación, potencial de preservación,

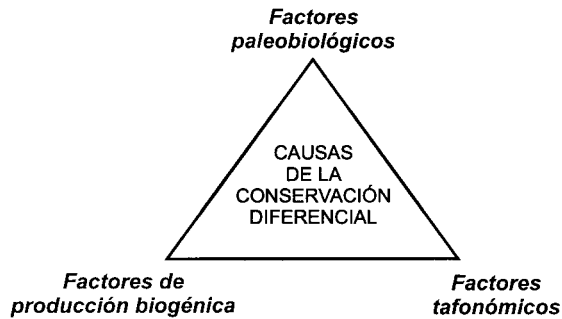


Fig. 36.- Factores que han influido en el estado de conservación, la abundancia y la distribución de los fósiles (Fernández-López, 1995).

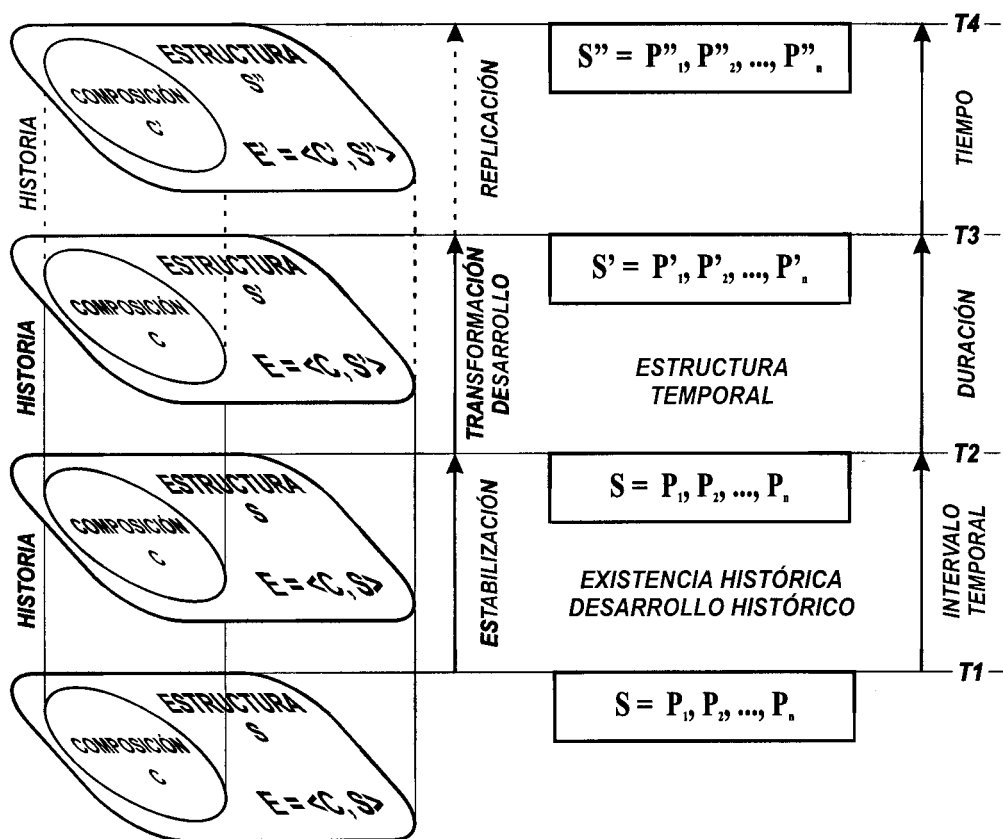


Fig. 37.- Cada entidad tafonómica (E) que persiste durante un intervalo temporal tiene una composición (C), una estructura (S), una duración y una historia. La estabilización de los elementos conservados, o el mantenimiento de su composición y estructura cuando están sometidos a cambios ambientales durante un intervalo temporal (desde T1 hasta T2 en la figura) implica existencia histórica y posibilita desarrollos históricos diferentes según los individuos. Si cambian las propiedades estructurales (P_1, P_2, \dots, P_n) de una entidad tafonómica (S'), entonces dicha entidad experimenta una transformación o un desarrollo y adquiere una estructura temporal (durante el intervalo temporal T2-T3 en la figura). Las tendencias de las transformaciones experimentadas por los representantes de cada grupo tafonómico permiten caracterizar su patrón de desarrollo. Cuando los elementos conservados adquieren una composición (C') y una estructura (S') diferentes de las originales, entonces deben ser considerados como una nueva entidad (E') generada por un proceso de replicación, y no como una nueva transformación o un nuevo desarrollo de la entidad original (Fernández-López, 1995).

preservabilidad, preservación diferencial, preservación selectiva, registro, potencial de registro, registro diferencial, registro selectivo, proceso de registro, proceso selectivo de registro, fosilización, fosilización diferencial, potencial de fosilización, capacidad de memoria, pérdida selectiva de información, durabilidad, supervivencia, capacidad de supervivencia, probabilidad de supervivencia, transforación, replicación, redundancia, ...

Conservación y preservación son dos términos tafonómicos que deberían ser tratados como sinónimos, para identificar el estado alcanzado por los restos y/o señales que fueron generados directa o indirectamente a partir de entidades paleobiológicas, en tanto que el término fosilización debería denotar el proceso por el cual ha sido alcanzado dicho estado. Entre estos dos sinónimos españoles debería dársele la prioridad al término conservación (y considerarlo como la traducción de su equivalente inglés: "*preservation*"), si se tiene en cuenta el uso tradicional hecho en español y para evitar la inflación nomenclatorial en Tafonomía. De acuerdo con esta propuesta, la conservación de un fósil es un resultado de, y que se ha modificado durante, la fosilización. En consecuencia, la conservación diferencial es un efecto, no una causa, de la fosilización. Así entendidos, los términos conservación y conservación diferencial son descriptivos, y útiles para determinar si un fósil está mejor o peor conservado que otro sin hacer referencia genética alguna. Las diferencias en cuanto al estado de conservación de los fósiles, o las variaciones laterales y verticales del registro fósil, no son sólo el resultado de los factores tafonómicos que han actuado previamente. Una mayor o mejor conservación puede deberse a factores paleobiológicos, a factores de producción o a factores tafonómicos, y no ha de estar necesariamente correlacionada con una mayor conservabilidad o con un potencial de fosilización más alto (Fig. 36).

Los factores tafonómicos han determinado la composición y la estructura de los elementos conservados de cualquier grupo taxonómico desde su producción hasta su estado actual. En cada elemento conservado se pueden distinguir los caracteres primarios, u originales, y los caracteres secundarios que resultan de la alteración tafonómica. La variabilidad entre los elementos conservados se debe a la posesión de caracteres distintos, primarios y secundarios, así como a los distintos modos en que estos caracteres están relacionados. Durante la fosilización, los elementos conservados reaccionaron frente a los cambios ambientales, experimentaron modificaciones, adquirieron nuevos estados de conservación y se ajustaron a las nuevas condiciones del ambiente externo, o bien fueron destruidos cuando las condiciones ambientales sobrepasaron sus límites de tolerancia. Cualquier elemento conservado pudo persistir y dar lugar a señales múltiples de su existencia al efectuar ciertas funciones o actividades que estaban reguladas por factores intrínsecos (composición y estructura) y extrínsecos (ambiente externo). Estas funciones o actividades son la estabilización, la transformación y la replicación (Fig. 37).

La **estabilización tafonómica**, entendida como el mantenimiento de un estado relativamente estable en los elementos conservados al ser sometidos a cambios ambientales, es una condición necesaria para la conservación. El uso de este concepto supone aceptar que los elementos están en equilibrio dinámico con su ambiente externo y que tienen capacidad para reaccionar frente a los cambios ambientales o de lo contrario son destruidos. La idea de estabilización tafonómica es análoga a la de homeostasis utilizada en Biología. Lo que se mantiene constante no es un parámetro o el valor de un carácter o de una propiedad, sino el conjunto de caracteres estructurales de cada elemento conservado. La estabilización de los elementos conservados, o el mantenimiento de su composición y estructura cuando están sometidos a cambios ambientales, puede lograrse por medio de dos estrategias o mecanismos 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 alterativos. Ejemplos de modificaciones compensatorias de estos tipos son los casos de sustitución mineralógica por inversión o recristalización en los cuales aparecen nuevos constituyentes minerales termodinámicamente más estables sin que cambie la composición química de los correspondientes elementos conservados. Otro ejemplo conocido de estabilización tafonómica al realizar nuevas actividades se debe a que algunos

TEMAS DE TAFONOMÍA

ASOCIACIÓN	Composición tafónica	Tamaño Densidad tafónica Diversidad tafónica Distribución espacial Estructura temporal	Desarrollo Agregación Disgregación		
TAFÓN	Composición poblacional	Tamaño poblacional Densidad poblacional Diversidad poblacional Distribución espacial Estructura temporal	Retención Tafonización	Conservabilidad	Valencia tafónica
POBLACIÓN	Composición elemental	Tamaño elemental Densidad elemental Diversidad elemental Distribución espacial Estructura temporal	Desarrollo Agregación Disgregación		
ELEMENTO	Composición petrológica Composición mineralógica Composición química	Morfología: Tamaño Forma Microestructura Porosidad Peso específico Estructura temporal	Estabilización Transformación Replicación Agregación	Durabilidad Redundancia	Eficacia tafonómica
ENTIDADES	COMPOSICIÓN	PROPIEDADES ESTRUCTURALES	ACTIVIDADES FUNCIONALES O EVOLUTIVAS	PROPIEDADES DISPOSICIONALES (capacidades)	PAPEL TAFONÓMICO (uso de la capacidad)
CARACTERES	PROPIEDADES ACTUALES				

Fig. 38.- Caracteres de las entidades de diferente nivel de organización de la jeraquía tafonómica (Fernández-López, 1991, 1995).

FACTORES DE ALTERACIÓN de los elementos conservados:



RESULTADOS:

- 1) aumento de la variabilidad de cada grupo tafonómico.
- 2) formación de nuevos grupos tafonómicos, de nuevos tafones.

Fig. 39.- La composición y la estructura de los elementos conservados o el ambiente externo son factores selectivos durante la fosilización. Sin embargo, las propiedades funcionales de los elementos conservados influyen también en su conservación diferencial. Durante la fosilización han aparecido representantes de nuevos grupos tafonómicos, de distinta composición y estructura que los elementos biogénicamente producidos, y ha aumentado la diversidad del registro fósil (Fernández-López, 1995).

aminoácidos y otras sustancias orgánicas contenidas en los restos esqueléticos aragoníticos pueden formar una capa superficial hidrofóbica que protege a los restos del efecto catalítico del agua y actúa como un estabilizador del aragonito impidiendo la transformación en calcita. Además, algunos restos esqueléticos constituidos por calcita altamente magnésiana se estabilizan al perder magnesio cuando todavía se encuentran cerca de, o en, la interfase agua/sedimento. Los caparazones de los equinodermos pueden estabilizarse por recristalización de la microestructura estereómicamente porosa y crecimiento sintaxial de los cristales entre las suturas de las placas. La interacción entre el ácido monosilícico y algunos de los componentes de las paredes celulares de los restos vegetales o de las cutículas de artrópodos puede estabilizar los tejidos y protegerlos de la ulterior degradación. La permineralización temprana de tejidos conectivos por pirita, calcita o minerales del grupo del apatito ha contribuido a la estabilización de muchos restos organógenos. Los revestimientos cianobacteriales formados sobre algunos restos organógenos, o la formación de inclusiones, han servido para que permanezcan juntos los distintos componentes y para amortiguar o inhibir la influencia de otros agentes alterativos. También los procesos de reorientación bioestratinómica por los cuales los elementos afectados alcanzan posiciones mecánicamente más estables, o bien los procesos de reagrupamiento que aumentan la concentración de elementos, pueden disminuir o inhibir la acción de algunos factores alterativos y contribuyen a la estabilización de los elementos afectados.

El término **transformación tafonómica** denota los procesos por los cuales surgen cambios en los elementos conservados, así como los resultados o efectos de dichos procesos. Los elementos pueden experimentar transformación y adquirir un nuevo estado de conservación al cambiar la naturaleza, el número o la disposición de sus caracteres estructurales (por pérdida, sustitución, adición o reordenación de estos). Tanto los caracteres primarios como los secundarios pueden ser modificados o desaparecer durante la fosilización de un elemento, pero sólo los secundarios pueden aparecer. La modificación o desaparición de cualquiera de los caracteres de uno de estos tipos podrá estar relacionada con la adquisición de caracteres secundarios nuevos, en tanto que los nuevos caracteres secundarios adquiridos podrán estar determinados por los caracteres preexistentes. Ahora bien, aunque cabe la posibilidad de considerar la transformación de los elementos como una consecuencia de la modificación de sus caracteres, no son los caracteres aislados los que experimentan alteración tafonómica, sino los grupos discretos de caracteres de cada elemento. La modificación de los caracteres que poseen los elementos conservados puede tener distintos efectos, desde apenas perceptible hasta radical. Algunas transformaciones sólo provocan variaciones morfológicas y estructurales mínimas, pero otras dan lugar a cambios morfológicos y de comportamiento, e incluso modifican la durabilidad y la redundancia de los elementos que las presentan. Por ejemplo, el estado de conservación de algunos restos organógenos cuaternarios es indicativo de que los elementos conservados pueden persistir, aunque transformados, más tiempo del que sugiere el valor de su vida-media experimentalmente determinado mediante simulaciones de laboratorio. También debe tenerse en cuenta que las tasas de transformación pueden variar durante la historia, durante el desarrollo, de los elementos conservados y en tales casos no deberían ser extrapolados los valores obtenidos a partir de las tasas de transformación experimentadas durante una breve etapa de su desarrollo. Por ejemplo, el grado de cristalinidad y la resistencia de los restos fosfáticos aumenta durante las primeras fases de alteración cuando los componentes minerales del grupo del apatito, de bajo contenido en flúor ($F < 1\%$) se transforman en especies más ricas en flúor. En cualquier caso, la idea de transformación elemental no es incompatible ni contradictoria con el concepto de conservación, porque un elemento puede experimentar modificaciones y cambiar su estado de conservación mientras mantiene su composición y estructura. Por otra parte, también es importante destacar que es posible reconocer tendencias en las transformaciones experimentadas por los representantes de un mismo grupo tafonómico, y llegar a establecer el patrón de desarrollo característico de los representantes de cada tafón.

Replicación tafonómica es el proceso de producción tafogénica por el cual se generan uno o más elementos conservados a partir de otro(s) elemento(s) preexistente(s). Durante la fosilización de un determinado grupo tafonómico, la aparición de nuevos elementos puede ser por **replicación simple** o bien por **replicación múltiple**, según se generen respectivamente uno o más elementos. Ejemplos de

replicación simple son la formación de moldes internos por relleno sedimentario de las conchas de ammonites; la mineralización de algunos restos de ammonites con calcita, sílice, pirita o fosfato; así como las pseudomorfosis siliciclásticas de las conchas formadas por relleno sedimentario de las cavidades de las conchas previamente disueltas. Como ejemplos de replicación múltiple se puede citar los procesos de fragmentación de conchas o de desarticulación de moldes internos que producen varios restos de ammonites a partir de un mismo ejemplar. Los elementos conservados que han adquirido una composición y una estructura diferentes de la de los elementos producidos originalmente deben ser considerados como réplicas, como restos nuevos y no como restos 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. Por tanto, los procesos de replicación tafonómica no modifican necesariamente el número de evidencias relativas a cada entidad biogénicamente producida. En consecuencia, para interpretar la conservación diferencial de los fósiles, así como su abundancia y su distribución, es necesario tener en cuenta no sólo su composición y estructura original, y las condiciones ambientales a las que han estado sometidos, sino también las actividades que han realizado durante los procesos de fosilización (Fig. 38). La importancia de estos procesos reside en que suelen aumentar la variabilidad del conjunto de caracteres que poseen los representantes de cualquier grupo tafonómico, pueden dar lugar a nuevas combinaciones de caracteres primarios y secundarios, e incluso generar representantes de un nuevo grupo tafonómico que no ha sido directamente producido por una entidad paleobiológica (Fig. 39). Muchas réplicas formadas por mineralización, encostramiento o inclusión han persistido después de la destrucción de los restos organógenos originales y poseen mayor durabilidad que aquellos. La replicación temprana de restos orgánicos ha hecho posible incluso la persistencia en el registro fósil de evidencias relativas a organismos carentes de partes mineralizadas. Si se tiene en cuenta las actividades replicativas de los elementos conservados, aunque estos posean una duración muy breve a escala de tiempo geológico, la persistencia de un grupo tafonómico es compatible con el carácter efímero de sus elementos conservados.

Los análisis tafonómicos de las propiedades funcionales antes mencionadas (estabilización, transformación y replicación) pretenden describir las actividades y el comportamiento de los representantes de cada grupo tafonómico, que se caracterizan por tener unas propiedades actuales y disposicionales concretas. En este sentido, dichas propiedades actuales de las entidades tafonómicas son propiedades no-disposicionales e independientes del marco de referencia espacio-temporal utilizado por el observador. Los elementos conservados reaccionan ante los cambios ambientales, se transforman, adquieren nuevos estados de conservación y se ajustan a las nuevas condiciones ambientales o bien son destruidos. Cada elemento tiene unos límites de tolerancia máxima y mínima entre los cuales está su óptimo tafonómico frente a los diversos factores alterativos; no obstante, durante la transformación de los elementos sometidos a cambios ambientales pueden surgir modificaciones compensatorias y pueden cambiar tanto sus rangos de tolerancia como sus óptimos tafonómicos. En cualquier caso, la persistencia de un elemento sólo es posible si las condiciones ambientales no han sobrepasado sus límites de tolerancia. En consecuencia, cabe esperar que los elementos de algunos grupos tafonómicos presenten rangos de tolerancia muy amplios, y podrán ser llamados **elementos euritópicos**, en tanto que los de otros grupos tendrán rangos de tolerancia muy estrechos y se denominarán **estenotópicos**. Ahora bien, la utilización de estos conceptos tafonómicos obliga a distinguir claramente entre las propiedades funcionales, las actividades o las reacciones a corto plazo, de las entidades tafonómicas y las propiedades disposicionales, como son por ejemplo la durabilidad y la redundancia.

Por **durabilidad tafonómica** hay que entender la capacidad de los elementos conservados para persistir en un ambiente concreto, sin transformarse en elementos de otra clase o desaparecer, cuando cambian los valores de uno o más parámetros ambientales. El término durabilidad esquelética ha sido utilizado por varios autores para denotar exclusivamente una capacidad de los restos esqueléticos, en tanto que el concepto de durabilidad tafonómica es aplicable a cualquier elemento conservado. El término durabilidad tafonómica denota una capacidad para reaccionar, transformarse y persistir como un elemento de su misma clase tafonómica, aunque sea modificado, al estar sometido a cambios

ambientales. Durabilidad significa capacidad o probabilidad de persistencia de los elementos conservados, y no es sinónimo de persistencia. Aunque la durabilidad de los elementos depende de su composición y estructura no es una propiedad absoluta sino relativa a la de otros elementos. Tampoco debe confundirse la durabilidad con algunas propiedades actuales como la dureza, la tenacidad o la resistencia física. 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 no es una propiedad absoluta, y la persistencia de un elemento conservado puede ser función de las otras entidades tafonómicas con las cuales está conservado. Además, la durabilidad es una propiedad disposicional, cuyo valor varía en los distintos ambientes externos. La durabilidad de un elemento depende de las condiciones ambientales a las que sea sometido, y en un mismo ambiente puede ocurrir que persistan los elementos o los componentes más blandos y tenaces en tanto que son destruidos los de mayor dureza y fragilidad. Por ejemplo, en ambientes euxínicos y anóxicos los componentes y los elementos calcáreos suelen desaparecer antes que los fosfáticos o los orgánicos; por el contrario, en ambientes subaéreos, los restos orgánicos pueden llegar a ser totalmente destruidos cuando los inorgánicos todavía persisten.

La durabilidad en cada ambiente concreto depende de las actividades funcionales que se realicen y no sirve para predecir cuándo será destruido un elemento conservado. Cualquier elemento conservado puede mantener un estado de conservación relativamente estable, mediante respuestas adecuadas de comportamiento, ante diversas condiciones ambientales. La durabilidad de cualquier elemento conservado será posible si las condiciones ambientales no sobrepasan los límites de tolerancia de dicha entidad. Cada elemento tendrá unos límites de tolerancia máxima y mínima, entre los cuales estará su "óptimo tafonómico", frente a los diversos factores alterativos. Nótese que esta proposición es estructuralmente equivalente a la llamada "ley de tolerancia" empleada en el dominio de la Ecología. Un factor alterativo se dice que es un **factor limitante** de una entidad tafonómica si dicho factor condiciona (pero no controla) la durabilidad de la entidad considerada. El principio de interdependencia de los factores limitantes también debe ser aceptado en las investigaciones tafonómicas. De acuerdo con dicho principio, los límites de tolerancia de una entidad tafonómica, respecto a un factor limitante particular, estarán influenciados por otros factores del ambiente externo. Es decir, las interacciones entre dos o más factores alterativos pueden modificar los límites de tolerancia de una entidad tafonómica respecto a cada uno de los factores en particular; por consiguiente, el óptimo tafonómico de un elemento o de un grupo de elementos podrá variar cuando esté(n) sometido(s) a cambios ambientales.

Los **factores de alteración** o el concepto de **factor tafonómico limitante** no deben ser reducidos a los factores físicos, químicos o biológicos del ambiente externo. Las interacciones o coacciones entre los elementos conservados influyen también en los procesos de alteración tafonómica. Por ejemplo, las variaciones en la concentración de conchas de ammonites determinan variaciones en la porosidad y en la permeabilidad de los sedimentos que a su vez influyen en las condiciones de fosilización de otros restos. Las interacciones entre elementos conservados también han influido en la composición y la estructura de las asociaciones registradas. Por ejemplo, durante la alteración tafonómica, la densidad regional de una asociación (el número de restos por unidad de superficie o de volumen en una región) es 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. 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.

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 de una determinada clase o grupo tafonómico 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 durabilidad 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 conservados 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 más esferoidales, 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. Por ejemplo, algunas partes esqueléticas de los ungulados, como los dientes y los elementos del pie tienen mayor durabilidad frente a la acción ejercida por los carnívoros y carroñeros no solo porque son relativamente duros sino también por ser de bajo valor nutritivo. En este sentido, el concepto de **vida media** sirve como indicador del grado de durabilidad de los elementos conservados de un determinado grupo tafonómico y ha sido utilizado por varios autores para las conchas de moluscos que se encuentran en algunos ambientes costeros actuales, entendiendo por "vida media" el tiempo en que solamente la mitad de una cohorte de conchas dada todavía está presente como elementos reconocibles. La vida media o el valor medio del tiempo en que los elementos conservados de un determinado grupo tafonómico permanecen como elementos reconocibles sirve como indicador del grado de durabilidad de los elementos de dicho grupo tafonómico.

El término redundancia, que significa repetición de la información contenida en un mensaje, ha sido empleado en Paleontología para denotar tanto la acción y el efecto de multiplicar las evidencias de una entidad paleobiológica como la capacidad para lograr este efecto. En el primer caso, entendida como una propiedad funcional, una actividad, un proceso o un resultado, es sinónimo de replicación múltiple. En el segundo caso, si es considerada como una propiedad disposicional, una capacidad o una facultad, debe distinguirse entre redundancia primaria o biológica y redundancia secundaria o tafonómica. 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 conservados para repetir el mismo mensaje o dar lugar a evidencias múltiples de su existencia. 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 conservado puede ser el resultado de la redundancia y la replicación de una entidad tafonómica preexistente. Este concepto de redundancia es de interés tafonómico porque a partir de él es posible estimar los diferentes grados de redundancia que poseen los representantes de los distintos grupos tafonómicos sometidos a unas condiciones ambientales concretas.

Otros problemas distintos a los de analizar las propiedades funcionales de los elementos conservados son los referentes al uso que han hecho de sus capacidades o al papel tafonómico que ha tenido una propiedad. La capacidad de un elemento para perpetuar sus caracteres primarios, por estabilización, transformación y/o replicación, está representada por su eficacia tafonómica. Se llama **eficacia tafonómica** al uso realizado por los elementos conservados, a la utilización que han hecho, de su durabilidad y de su redundancia. Los apticus calcíticos, las conchas aragoníticas originales, los moldes piritosos o los moldes internos concrecionales de ammonites pertenecen a distintos grupos tafonómicos y representan tafones distintos. Algunos elementos han dado lugar a evidencias múltiples de su existencia, en tanto que otros han desaparecido sin dejar evidencia alguna. Un elemento conservado que no haya dejado evidencias de su existencia será de eficacia tafonómica nula, y los que hayan dejado más cantidad de evidencias serán de eficacia máxima. 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, de la eficacia que han tenido para persistir y/o replicarse. La eficacia tafonómica puede ser estimada teniendo en cuenta la **supervivencia tafonómica** (es decir, la proporción de elementos conservados que persisten tras un cambio ambiental). El grado de eficacia puede ser estimado por el valor de la proporción de elementos conservados tras un cambio ambiental, respecto al número total de elementos antes del cambio. Pero es importante destacar que una mayor eficacia tafonómica no garantiza una mejor conservación. Los grupos tafonómicos representados por elementos con mayor grado de durabilidad y/o redundancia en un estadio del proceso de fosilización puede no ser los más conservables. Por ejemplo, entre los elementos producidos por organismos de una biocenosis con abundantes crinoideos y escasas esponjas silíceas puede identificarse al menos dos grupos tafonómicos. Si durante la fase bioestratigráfica tienden a desarticularse los restos de crinoideos en tanto que los restos de espongiarios dan lugar a pseudomorfosis por mineralización, el mayor grado de redundancia de los restos de crinoideos resultará en un aumento de las frecuencias absolutas y relativas de los elementos de ese grupo. No obstante, si más tarde son enterrados en materiales detríticos gruesos de composición silícea, los elementos correspondientes a espongiarios pueden llegar a representar el grupo tafonómico dominante en la asociación registrada (Fig. 40).

La eficacia tafonómica de los representantes de un grupo tafonómico que están en un ambiente particular puede ser expresada por su grado de durabilidad y redundancia, pero la eficacia tafonómica no permite interpretar la conservación diferencial entre los representantes de distintos grupos tafonómicos. Más aún, el rango de tolerancia y el grado de eficacia tafonómica de los representantes de un mismo grupo tafonómico 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. La eficacia tafonómica también puede variar en un mismo grupo tafonómico que experimenta modificaciones evolutivas. El tener en cuenta los procesos de evolución tafonómica permite explicar la persistencia de algunos restos organógenos en condiciones ambientales que han sobrepasado los límites de tolerancia de los elementos 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 procesos de conservación tafonómica tienen límites menos amplios que el rango de ambientes físicos (reales) de la Tierra; y cuanto más especializado sea un tafón, en el sentido de independencia del ambiente, mayor será el rango ambiental que podrá tolerar. Si se define la **valencia tafónica** como el resultado de la capacidad de cualquier tafón para conservarse en diferentes ambientes, 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 sólo 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**. En consecuencia, los tafones cosmopolitas tenderán a ser euricoros y eurioicos (Fig. 41). Los tafones de mayor valencia son los que han tenido capacidad para conservarse en ambientes más variables o diferentes, simultáneos o sucesivos, y el uso que han hecho de esta capacidad puede no ser proporcional al valor de la extensión geográfica ocupada por ellos. Cualquier tafón cosmopolita es eurioico, pero algunos tafones eurioicos y de alta valencia pueden tener una distribución geográfica restringida. También cabe esperar que en los ambientes más variables e inestables se encuentren asociaciones conservadas dominadas por tafones de valencia tafónica más alta y eurioicos, en tanto que los estenoicos de menor valencia habrán sido eliminados.

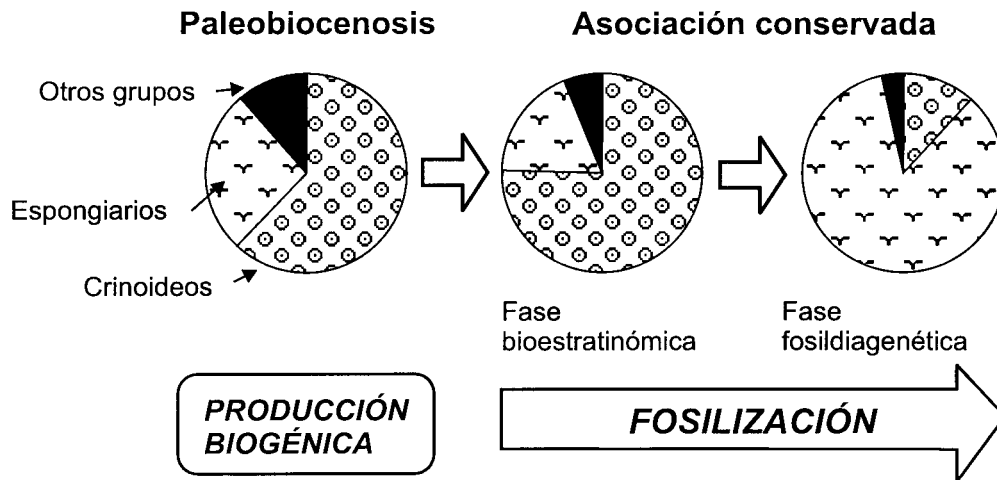


Fig. 40.- Ejemplo de variaciones en la equitabilidad de una asociación conservada, durante la fosilización. Los elementos correspondientes a crinoideos han sido los de máxima eficacia tafonómica durante la fase bioestratinómica; sin embargo, en esta asociación, el grupo tafonómico constituido por restos de espongiarios ha sido el de mayor conservabilidad (Fernández-López, 1999).

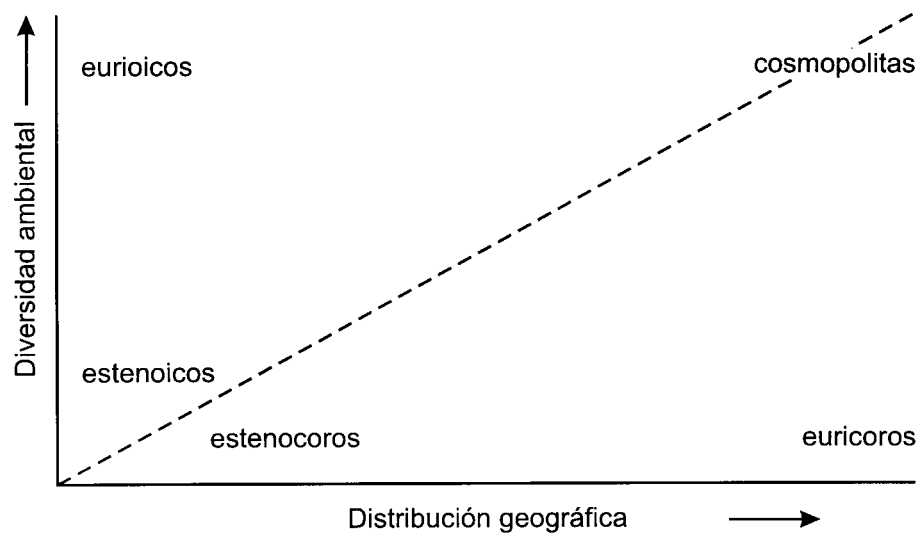


Fig. 41.- Los tafones más cosmopolitas, que tienen una distribución geográfica más amplia y son euricoros, han sido capaces de conservarse en ambientes muy variables y diferentes, son eurioicos y de valencia tafónica alta. Los tafones estenocoros, que tienen una distribución geográfica restringida, pueden ser estenoicos y de baja valencia tafónica cuando sólo han podido afrontar pequeñas variaciones de los factores limitantes, o bien eurioicos y de alta valencia si han sido capaces de conservarse en ambientes muy variables o diferentes. Por tanto, los tafones más cosmopolitas no son necesariamente los de mayor valencia tafónica (Fernández-López, 1991).

En definitiva, la valencia tafónica permite caracterizar a los tafones, pero el concepto de valencia tafónica no sirve para explicar la distribución geográfica de los elementos conservados o del tafón. Los conceptos tafonómicos de eficacia y de valencia 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, y por ello son de particular interés en los análisis de tafosistemas.

Aplicando principios de la teoría de sistemas, cualquier entidad registrada o 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 sirve el carácter conservativo de las poblaciones tafónicas y de los tafones. Cualquier población tafónica tiene conservabilidad, aunque los elementos conservados que la integran sólo tengan capacidad para persistir en unas limitadas condiciones ambientales. Al igual que la durabilidad, la conservabilidad es una propiedad relativa y disposicional; pero la conservabilidad sólo puede ser comparada respecto a un(os) ambiente(s) concreto(s) que temporalmente abarca(n) desde la producción de dicha entidad hasta la obtención actual de evidencias en el registro estratigráfico, en tanto que la durabilidad de un elemento conservado ha de ser comparada respecto a su ambiente externo. Por ello, la durabilidad puede ser interpretada con criterios funcionales, mientras que la conservabilidad debe ser interpretada con criterios evolutivos. Y puede ocurrir que los tafones o los grupos tafonómicos representados por elementos más durables y/o redundantes en un estadio del proceso de fosilización no sean los más conservables. En cualquier asociación conservada 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 estará determinada por factores alterativos (es decir, por factores extrínsecos de regulación), pero también estará influenciada por factores intrínsecos (es decir, por factores históricos, de producción y conservativos que han actuado previamente).

En Tafonomía, el término **conservabilidad** (capacidad de conservación, capacidad de preservación, potencial de conservación, potencial de preservación) debe significar la probabilidad de que una determinada entidad producida sea registrada. La conservabilidad tafonómica no puede ser reducida a un concepto cualitativo, como es el concepto de durable o resistente utilizado por algunos autores para distinguir entre especies, organismos o restos preservables y no-preservables. Se trata de una propiedad relativa y disposicional de cada tafón, 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 registradas. Si la conservabilidad es entendida exclusivamente como una propiedad relativa y disposicional de las poblaciones tafónicas o de los tafones, no de los elementos conservados, 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. Los valores de las propiedades disposicionales y funcionales de los elementos conservados pueden ser estimados en términos probabilitarios teniendo en cuenta sus propiedades estructurales y las condiciones ambientales, pero no ocurre igual con la conservabilidad. Los elementos que alcanzan mayor eficacia tafonómica en unas condiciones ambientales concretas no son necesariamente los representantes de aquellos grupos tafonómicos que logran valores de conservabilidad más altos. 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 de los elementos de un determinado grupo tafonómico no se debe a sus propiedades actuales, ni es el resultado de su durabilidad y su redundancia, sino de las modificaciones ocurridas. Los caracteres primarios, la información taxonómica, y el propio grupo tafonómico han permanecido debido a los procesos de estabilización, transformación y/o replicación experimentados por los elementos conservados, no por la persistencia o el mantenimiento de los elementos biogénicamente producidos. Los sistemas tafonómicos son sistemas físicos que poseen dos

propiedades relevantes para cualquier consideración causal referente a los procesos de fosilización. Estas propiedades son la funcionalidad y la evolución. Con este planteamiento tafonómico no se excluye la posibilidad de que algunos restos y/o señales biogénicamente producidos hayan podido mantener su composición y estructura original, pero se acepta tanto la posibilidad de integración funcional de los elementos conservados como su posible filiación evolutiva.

Un presupuesto de la tafonomía evolutiva es que las entidades tafonómicas están en equilibrio dinámico con su ambiente externo, que ellas son "sistemas dinámicos abiertos" con intercambios continuos; es decir, son sistemas "negentrópicos". Una entidad tafonómica no sólo está determinada por sus propiedades, sino también por su ambiente. El mantenimiento del "equilibrio dinámico" o estado interno relativamente estable no es un logro exclusivo de los mecanismos fisiológicos; también se consigue mediante respuestas adecuadas de comportamiento. Las entidades tafonómicas no son simples conjuntos de componentes o de caracteres que funcionan independientemente. Entre las propiedades de los sistemas tafonómicos también deben ser consideradas las relaciones e interrelaciones entre las entidades y su ambiente externo. Cualquier entidad tafonómica es un conjunto integrado de funciones, resultantes de relaciones e interrelaciones entre los componentes de la entidad y el ambiente externo, que responde a unos requisitos concretos. Cada sistema tafonómico ha de tener una estructura organizada de manera que ejecute funciones particulares que le permitan continuar existiendo frente a los factores potencialmente destructivos. Las entidades tafonómicas persisten o duran si tienen actividades funcionales, aunque dichas actividades no garantizan su persistencia o su conservación. Sólo persisten algunas de las entidades tafonómicas que realizan actividades funcionales.

Desde una perspectiva histórica, cualquier entidad tafonómica y su ambiente externo puede ser tratada como un sistema en desarrollo. Los elementos conservados se transforman, y las poblaciones tafónicas o los tafones se desarrollan, si cambian los valores de sus propiedades actuales. Las tendencias en las transformaciones experimentadas por los representantes de un mismo grupo tafonómico permiten establecer el patrón de desarrollo característico de los representantes de cada tafón. Otro asunto, además de la funcionalidad de cualquier sistema tafonómico, es aceptar que algunas entidades tafonómicas poseen capacidad evolutiva y han experimentado evolución tafonómica.

Cualquier entidad tafonómica que persiste durante un intervalo temporal tiene una historia, si además cambian los valores de sus propiedades se puede decir que se transforma físicamente, se desarrolla, y posee una estructura temporal. Al hablar de evolución tafonómica no queremos referirnos a existencia histórica, transformación, desarrollo, o evolución física. Lo que ha experimentado evolución tafonómica no sólo ha de tener existencia propia, estructura temporal y componentes transformados, sino también descendientes modificados. En consecuencia, los caracteres primarios y secundarios de un elemento, o los elementos conservados, no pueden estar sometidos a evolución tafonómica, pero algunos grupos tafonómicos sí pueden haber experimentado modificaciones evolutivas y haber dado lugar a nuevos grupos tafonómicos, de composición y estructura tafonómica diferente, que poseen distinta conservabilidad. Es durante la actividad replicativa de los elementos conservados cuando surgen las diferencias entre los componentes de las poblaciones tafónicas o de los tafones. Lo que evoluciona son las poblaciones tafónicas o los tafones. La **evolución tafonómica** consiste en la modificación de la composición elemental de las poblaciones tafónicas o los tafones, debido a la intervención de factores intrínsecos y extrínsecos. Estos factores tafonómicos han debido variar durante el Fanerozoico a consecuencia de la evolución orgánica, pero la evolución tafonómica no es una consecuencia de la evolución orgánica, ni es un proceso necesariamente experimentado por cualquier grupo tafonómico o tafón.

De las ideas anteriores se sigue que los caracteres morfológicos de los elementos conservados son insuficientes para explicitar el significado del término tafón; además de los criterios morfológicos, se requieren criterios estructurales y genéticos. 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 o del correspondiente tafón ancestral. La producción de nuevos tafones puede ser biogénica o tafogénica. La producción tafogénica de nuevos tafones, la **tafonización tafogénica**, puede ser por transformación de un tafón en otro o por multiplicación de un tafón, que respectivamente se llevará a cabo por alteración direccional o por alteración disruptiva. En cualquiera de estos dos últimos casos, de producción tafogénica, se requerirá la aparición de nuevos elementos conservados y de nuevos mecanismos de comportamiento elemental en una población tafónica. 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 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 conservado es único y también lo es cada tafón. Los grupos tafonómicos de diferente clase podrán ser considerados como abstracciones pero dichos grupos tafonómicos no son clases de elementos semejantes, convencionales o arbitrarias, si representan un orden natural resultante de procesos tafonómicos funcionales y/o evolutivos. Pero nótese que la validez del concepto de tafón exige aceptar la realidad de las propiedades relacionales y de las interacciones tafonómicas. Cada tafón es una unidad histórica concreta, con límites espacio-temporal distintos a los de las correspondientes entidades paleobiológicas. De acuerdo con un planteamiento estructuralista-histórico, el cambio evolutivo es cambio estructural, con el consiguiente cambio funcional si ocurre. Por tanto, un tafón es un grupo de elementos o de poblaciones tafónicas estructuralmente distinto y, como consecuencia posible pero no necesaria, funcionalmente diferente. Además de la semejanza estructural entre los elementos conservados, el concepto de tafón está basado en la sucesión de dos o más generaciones que producen elementos semejantes. Cada tafón está constituido por una o más poblaciones tafónicas que poseen un papel tafonómico particular, y cuyos elementos se distinguen de los de otros grupos por su composición y estructura.

La composición taxonómica de un elemento conservado no puede estar sometida a evolución tafonómica, aunque las poblaciones tafónicas y los tafones sí pueden experimentar modificaciones evolutivas y dar lugar a tafones distintos (de composición y estructura tafonómica diferente). La variabilidad entre los elementos conservados depende en última instancia de la posesión de caracteres distintos, primarios y secundarios, así como de los distintos modos en que estos caracteres están relacionados. Es lógico suponer que la alteración tafonómica habrá determinado la frecuencia de una serie de caracteres secundarios según los ambientes a que han estado sometidos los distintos elementos conservados. El ambiente ocupado por un tafón nunca es totalmente homogéneo y, teniendo en cuenta las variaciones locales, pueden distinguirse una serie de subambientes. La alteración tafonómica habrá favorecido a unos conjuntos de caracteres más que a otros en cada subambiente, por lo cual los conjuntos de caracteres de las distintas poblaciones diferirán en algún grado e incluso será posible la politipia. Pero los diferentes tipos de elementos conservados que representen esta politipia no serán simplemente fósiles de distinto tipo o distintos **tipos de fósiles** de la misma clase, sino distintos **tipos conservativos** de un tafón. Además, cabe la posibilidad de que hayan ocurrido fenómenos de divergencia entre los diferentes tipos conservativos de un mismo grupo tafonómico y, por las mismas razones, fenómenos de convergencia entre tafones distintos. En tales situaciones, los diferentes miembros de una asociación conservada podrán tener algunos rasgos en común, no porque sean de origen común sino por haber experimentado modificaciones tafonómicas en las mismas condiciones ambientales. En cualquier caso, para llevar a cabo la agrupación de diferentes tafones en un tafón de orden superior es necesario investigar las modificaciones experimentadas por cada uno de ellos. Cada tafón ocupa un área geográfica más o menos extensa de la litosfera, de características físicas, químicas y biológicas concretas, porque posee unos caracteres que le han permitido su conservación en condiciones pasadas y presentes, ante las diversas condiciones a las cuales ha estado y está sometido. En este sentido se puede afirmar que cada tafón ocupa una **zona conservativa**. Y, en general, cuanto mayor sea dicha zona conservativa, cuanto más numerosos sean los componentes y cuanto mayor sea el grado de diversidad de un tafón, más improbable será su destrucción por alteración tafonómica y mayor será su conservabilidad.

Una vez tratado el concepto de conservabilidad de las entidades producidas, podemos hablar de su consecuencia lógicamente inmediata: la **conservación diferencial** (conservación selectiva, preservación diferencial, preservación selectiva, registro diferencial, registro selectivo). DODD y STANTON (1981, pág. 310) dicen, a propósito de la "preservación diferencial", que "todas las partes de un esqueleto tendrán igual probabilidad de ser incorporadas a la asociación fósil, en ausencia de cualquier proceso *post-mortem* que destruya o remueva preferencialmente algunas partes más que otras". Este enunciado está basado en consideraciones probabilísticas, y puede ser admitido (si se elimina la expresión: "de un esqueleto") como el principio básico de la tafonomía de poblaciones y el equivalente, en Tafonomía, de la "ley de Hardy-Weinberg" (lo cual no implica defender las concepciones individualistas); de esta manera, "cualquier proceso *post-mortem* que destruya o remueva preferencialmente algunas partes más que otras" designa al concepto de "alteración tafonómica" y se puede llegar a obtener una formulación cuantitativa, de validez teórica más o menos aproximada, de la fosilización. A este respecto, también hay que tener en cuenta la incidencia en el resultado final y durante el proceso de registro, de las ventajas selectivas de la escasez.

Los cambios en la conservación diferencial de dos o más entidades tafonómicas dependerán de los factores tafonómicos intrínsecos y extrínsecos que intervengan. Cada entidad tafonómica está sometida a la acción de los agentes físicos, químicos y/o biológicos del ambiente externo en que se encuentra. Y cualquier componente del ambiente externo capaz de actuar directamente sobre los elementos conservados es un factor tafonómico extrínseco o ambiental. Pero el ambiente externo no es la única fuente de restricción o selección. Las propiedades actuales de los elementos conservados, y en particular su comportamiento frente a los cambios ambientales, también intervienen durante la alteración tafonómica. En consecuencia, la alteración tafonómica no actúa como un simple tamiz, filtro o criba de los elementos producidos, ni es un agente o una fuerza destructiva.

Por otra parte, desde el punto de vista sistemista y evolucionista que estamos defendiendo, también es posible discernir entre los **factores tafonómicos alterativos** y los **factores tafonómicos conservativos**, teniendo en cuenta sus efectos sobre las entidades tafonómicas. Los factores alterativos influyen en las propiedades funcionales de los elementos conservados, que incluso pueden llegar a desaparecer, así como en la distribución geográfica de los tafones; en tanto que los factores conservativos promueven la aparición de modificaciones conservativas, de modificaciones que favorecen la durabilidad y/o la redundancia de los elementos 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 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 distinguirse entre los cambios de composición y estructura, los cambios de comportamiento o de función, y las modificaciones evolutivas.

Cualquier entidad tafonómica ha experimentado algún grado de alteración tafonómica durante la fosilización. Los restos o señales han experimentado modificaciones sucesivas, y cuanto más reciente es el estadio considerado más diferenciados están respecto a los correspondientes elementos producidos. Ahora bien, el grado de modificación alcanzado durante la fosilización no ha de ser necesariamente proporcional a la antigüedad de dichas entidades. Por ejemplo, se conocen algunos ejemplares paleozoicos que todavía tienen evidencias del color de sus correspondientes elementos producidos, en tanto que muchos restos organógenos cuaternarios ya no poseen evidencias del color original.

Alteración tafonómica no significa destrucción de entidades tafonómicas, sino interacción entre éstas y su ambiente externo que da lugar a conservación diferencial. La alteración tafonómica es un proceso en el que influyen no sólo los agentes físicos, químicos y biológicos del ambiente externo sino también las propiedades actuales de las entidades tafonómicas. Desde este punto de vista, la fosilización no consiste en el aislamiento de los restos o en la inhibición de los factores alterativos. Los resultados de la fosilización no están determinados por el ambiente externo, ni por la naturaleza de los organismos productores o de los elementos producidos. Más bien se podría afirmar que las características estructurales y funcionales, así como el papel de los representantes de cada grupo tafonómico, han variado debido a que la alteración tafonómica ha favorecido la persistencia de los elementos de mayor eficacia.

La conservación diferencial entre tafones, debido a factores tafonómicos, puede ser interpretada teniendo en cuenta los procesos de retención diferencial. Se entiende por **retención tafonómica** la acción y el efecto de conservar o impedir la destrucción de tafones o de grupos tafonómicos llevando a cabo modificaciones evolutivas. La fosilización no es al azar. La diversidad de interacciones entre las entidades tafonómicas y su ambiente externo posibilita que la alteración tafonómica 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 y su medio se mantienen estables, la **fosilización es normalizadora** (fosilización estabilizadora). 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 **fosilización direccional** (fosilización diferencial, preservación diferencial, preservación selectiva, proceso selectivo de registro, registro selectivo) y, como proceso concomitante, la **alteración direccional** (pérdida selectiva de información); esta tendencia evolutiva continua puede ser el resultado de repetidas interacciones retroactivas entre lo conservado y lo alterado. Si se diversifica el ambiente que era homogéneo, puede iniciarse la diversificación de las interacciones entre las poblaciones tafónicas y sus respectivos ambientes, comenzando los procesos de **fosilización disruptiva** (radiación conservativa) y, su concomitante, de **alteración disruptiva** (radiación alterativa). Aunque la producción biogénica de variabilidad tafonómica puede ser injustificada o aleatoria respecto a la alteración tafonómica, esto no implica el carácter injustificado o aleatorio de la producción tafogénica. Es cierto que la producción tafogénica de variabilidad, y en particular la surgida por replicación, no está causada por las necesidades de los elementos conservados o por la naturaleza del ambiente externo. No obstante, la alteración tafonómica puede incrementar la conservabilidad de las poblaciones tafónicas o de los tafones, cuando la producción tafogénica de variabilidad es canalizada en la dirección de la conservabilidad.

La **fosilización** es un proceso natural, un proceso no intencionado, en el que cada vez es menor la probabilidad de recuperar o recobrar el estado inicial. 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. La fosilización puede ser entendida como un proceso capaz de incrementar la información tafonómica, que no implica pérdida o disminución de la información paleobiológica. Durante la fosilización aparecen representantes de nuevos grupos tafonómicos, de composición y de estructura diferentes a la de los elementos biogénicamente producidos. Así aumenta la diversidad del registro fósil. En cada etapa de la fosilización persisten los grupos tafonómicos, los tafones, cuyos elementos se han estabilizado, transformado o replicado con mayor eficacia en las etapas anteriores de alteración tafonómica, y no los elementos producidos inicialmente más resistentes o los elementos conservados que han sido menos afectados por los factores ambientales. La fosilización no es un proceso paleobiológico de destrucción selectiva de los organismos del pasado menos resistentes o más desprotegidos frente a los factores ambientales, que determina una disminución en la diversidad de la biosfera. La fosilización es un proceso tafonómico que genera nuevos elementos conservados y durante el cual aumenta la diversidad del registro fósil. La fosilización es un proceso de modificación tafonómica y retención diferencial. En conclusión, el registro fósil y los fósiles de cualquier yacimiento deben ser interpretados teniendo en cuenta las condiciones en que han sido producidos y las modificaciones que han experimentado en los

sucesivos ambientes geológicos.

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. En particular, la conservabilidad de los diferentes grupos tafonómicos debe ser distinguida del potencial de fosilización de cada tafosistema, de los distintos ambientes externos o de los diferentes ambientes sedimentarios. 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 conservados 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 sólo se realizó en el lugar de producción sino también en otras áreas alejadas y someras a las que llegaron las conchas por deriva necroplanctónica. 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 conservados, es posible utilizar otras características tafonómicas de las asociaciones registradas de ammonites para interpretar los ambientes paleogeográficos en que se han formado y las correspondientes tendencias paleobatimétricas.

En conclusión, teniendo en cuenta algunos presupuestos lógicos y epistemológicos que se utilizan actualmente en Biología y en Paleontología, es necesario desarrollar y emplear una concepción sistemista y evolucionista de los fósiles cuando se desea lograr algunos objetivos cognoscitivos de la Paleontología. Además de aumentar la congruencia entre los diferentes subsistemas conceptuales de la Paleontología, este planteamiento incrementa las posibilidades de análisis y síntesis en las investigaciones tafonómicas, y posibilita una contrastación más variada de las hipótesis paleontológicas de interés cognoscitivo y/o práctico en Ciencias de la Vida y de la Tierra. Por estas razones, la concepción evolucionista de los fósiles puede contribuir al desarrollo de una teoría de la fosilización, que no es incompatible ni contradictoria con la teoría de la evolución orgánica, y que sirve para ampliar los fundamentos de la teoría evolutiva.

5. GRADIENTES Y CLINOS TAFONÓMICOS

Además de las modificaciones funcionales o evolutivas ocurridas durante la fosilización, en las investigaciones tafonómicas básicas se interpreta la distribución y la abundancia de los fósiles. Algunos caracteres secundarios de los fósiles, los gradientes tafonómicos y los clinos tafonómicos son de interés para llevar a cabo interpretaciones paleoambientales teniendo en cuenta los datos del registro geológico.

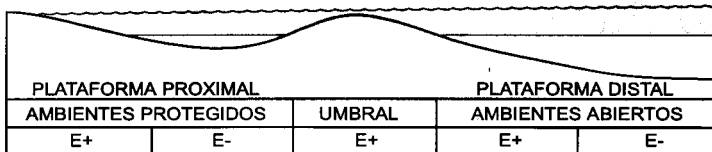
Algunos caracteres secundarios de los elementos conservados indican condiciones paleoambientales y paleogeográficas muy precisas y son datos útiles para otras ciencias. Por ejemplo, las facetas elipsoidales de abrasión en el último tercio de vuelta de espira conservada y los surcos anulares de abrasión de los moldes internos reelaborados de ammonites son típicos de los ambientes intermareales. En cambio, las señales de implosión que presentan algunas conchas de cefalópodos (por ejemplo, la rotura de algunos tabiques de la concha debido a la presión hidrostática) o los hemigrupos de ammonites son elementos tafonómicos característicos de ambientes marinos profundos.

Los **gradientes tafonómicos** son variaciones espaciales en el estado de conservación de los fósiles. Las variaciones geográficas de las condiciones paleoambientales han causado variaciones geográficas en el estado de conservación de los fósiles, y han dado lugar a gradientes tafonómicos. Por ejemplo, la turbulencia de las aguas es un factor tafonómico importante en los ambientes marinos porque reduce la probabilidad de enterramiento de los restos y tiende a aumentar la duración y la intensidad de los procesos de alteración bioestratinómica. Los gradientes positivos en los grados de biodegradación, encostramiento, relleno sedimentario, abrasión, bioerosión, fragmentación, reorientación, desarticulación, dispersión, reagrupamiento y removilización indican el aumento de energía hidrodinámica del ambiente, a menudo asociado al incremento en el grado de oxigenación y a la disminución de la profundidad. Las variaciones en la turbulencia y en la tasa de sedimentación son dos factores principales en los ambientes sedimentarios de las plataformas epicontinentales carbonáticas. Por ejemplo, diferentes procesos de alteración tafonómica de los restos de ammonites se intensificaron desde las áreas profundas a las someras, cuando el incremento en la turbulencia estuvo asociado con una disminución en la tasa de sedimentación (Fig. 42). En consecuencia, más de cuarenta gradientes tafonómicos pueden ser observados en los ammonites del registro fósil para reconocer cambios en las condiciones paleoambientales.

Los gradientes tafonómicos han sido utilizados tradicionalmente como indicadores de variaciones paleoambientales. Sin embargo, los gradientes tafonómicos del registro fósil pueden ser el resultado de variaciones en la composición, la estructura y el comportamiento de los elementos conservados. Los gradientes tafonómicos son el resultado no solo de las variaciones en las condiciones paleoambientales sino también de las diferencias en composición, estructura, función y evolución entre las distintas entidades tafonómicas. Para interpretar gradientes paleoambientales a partir de datos tafonómicos, en vez de gradientes tafonómicos, es preferible tener en cuenta **clinios tafonómicos**, es decir, las variaciones espaciales en el estado de conservación de los fósiles del mismo grupo tafonómico, del mismo tafón, o de grupos tafonómicos filéticamente relacionados. Un ejemplo de clino tafonómico es la variación en el estado de conservación que presentan los restos de ammonites en los sedimentos carbonáticos de las plataformas epicontinentales someras por efecto de los procesos de abrasión (Fig. 43). Los sedimentos de ambientes submareales profundos o de baja energía contienen conchas acumuladas o resedimentadas, sin señales de abrasión, con la cámara de habitación solo parcialmente rellena de sedimentos, y su espesor reducido a algunos milímetros por compactación diagenética gravitacional. Hacia las áreas de ambientes más turbulentos y menos profundos, incluso inter- o supramareales, desaparecen los elementos acumulados y son cada vez más frecuentes los moldes concreciones reelaborados, sin señales de compactación diagenética gravitacional, que han podido adquirir diversas superficies de abrasión según las condiciones batimétricas a las que han estado sometidos: facetas de truncamiento o de rodamiento hasta facetas elipsoidales en el último tercio de vuelta de espira conservada y surcos anulares. Otro ejemplo de clino tafonómico es el clino generado por dispersión tafonómica de las conchas de ammonites

AMBIENTES SEDIMENTARIOS

50 km



MECANISMOS DE ALTERACIÓN TAFONÓMICA y resultados:

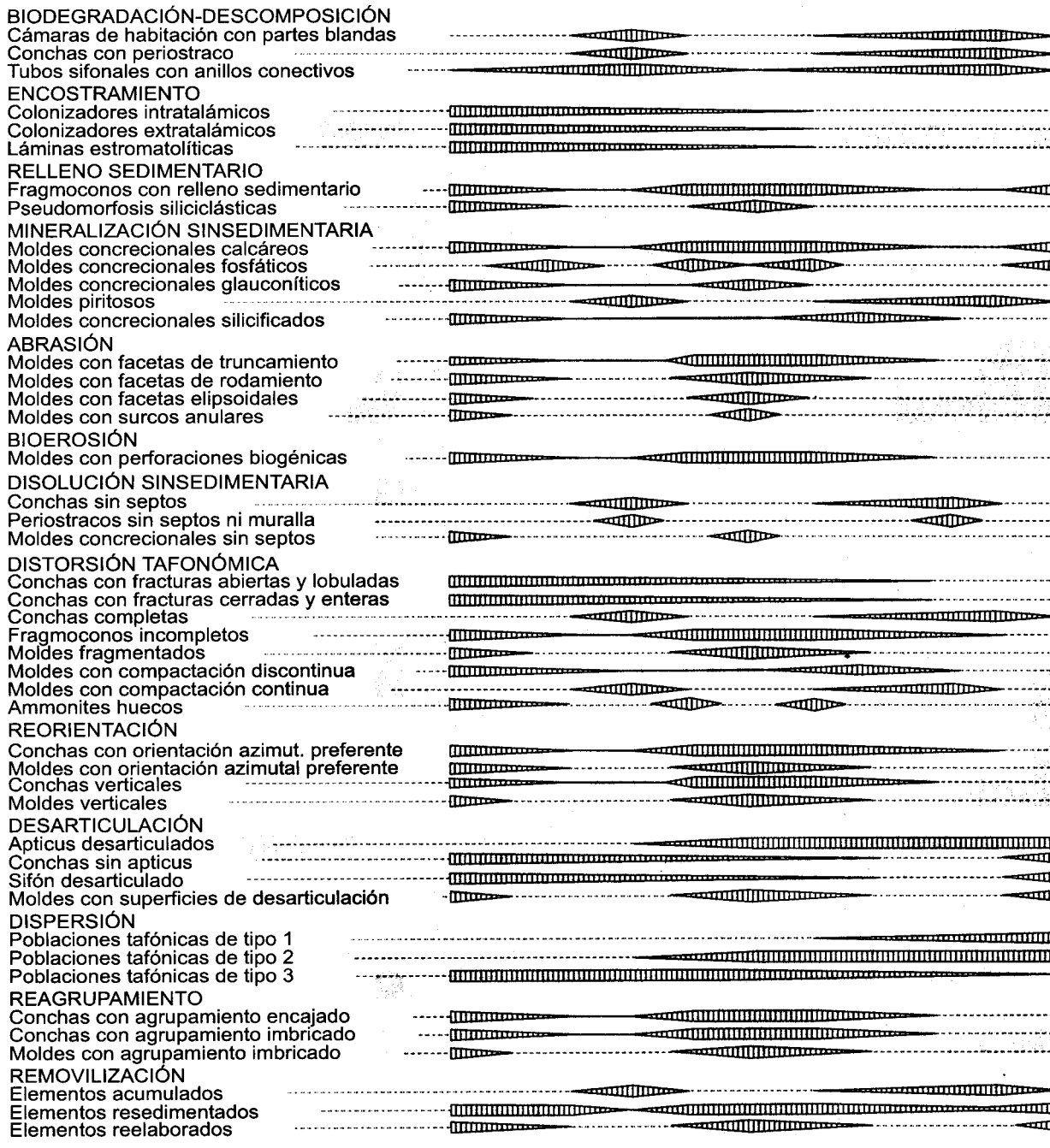


Fig. 42.- Gradientes tafonómicos desarrollados en ambientes marinos de plataforma externa y observados en ammonites jurásicos de la Cordillera Ibérica (Fernández-López, 1997a).

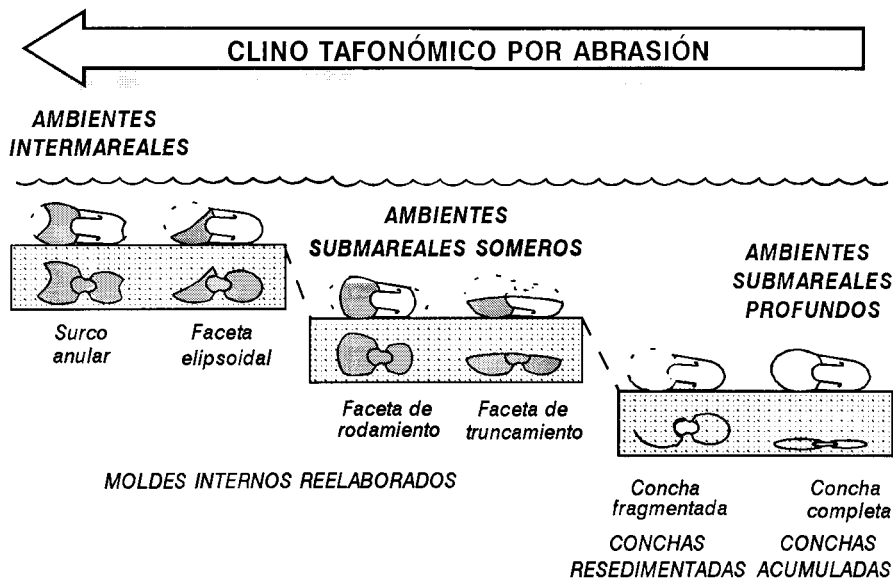


Fig. 43.- Clino tafonómico por abrasión en ammonites jurásicas de la Cuenca Ibérica, desde ambientes submareales profundos hasta ambientes intermareales de plataforma externa. Las conchas completas y acumuladas son características de ambientes de baja energía y profundos. Los moldes reelaborados con surcos anulares de desgaste o con facetas elipsoidales de desgaste son característicos de ambientes intermareales (Fernández-López, 1995).

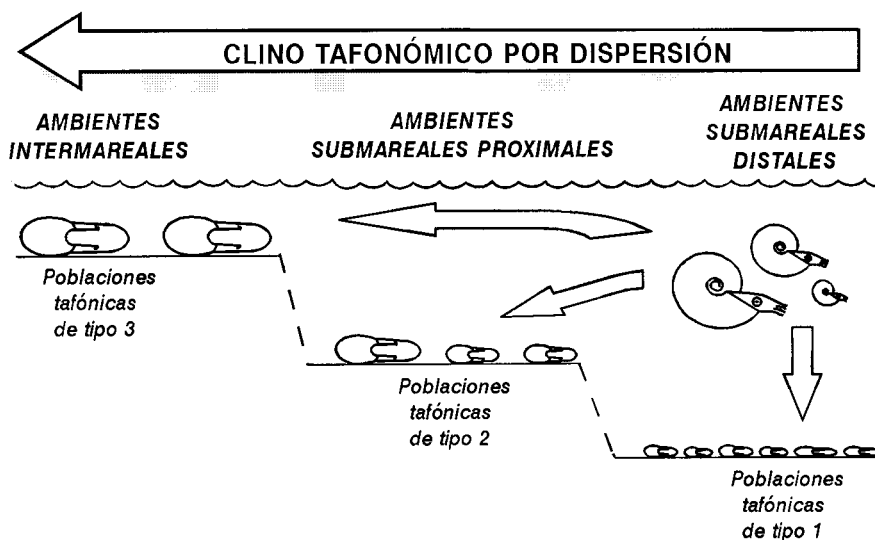


Fig. 44.- Clino tafonómico por dispersión de conchas de ammonites desde ambientes marinos abiertos u oceánicos hasta ambientes proximales, someros e inestables, de plataforma externa. Los restos de taxones eudémicos se caracterizan por el predominio de individuos jóvenes y las asociaciones autóctonas están constituidas por poblaciones tafónicas de tipo 1. Los restos de taxones adémicos se caracterizan por el predominio de individuos adultos y las asociaciones alóctonas están constituidas por poblaciones tafónicas de tipo 3 (Fernández-López, 1997).

desde ambientes marinos abiertos u oceánicos hasta ambientes proximales, someros e inestables, de plataforma externa (Fig. 44). La distribución de frecuencias de tamaño para las conchas de cada género permite distinguir tres tipos de poblaciones tafónicas. En los depósitos de los ambientes proximales, someros e inestables predominan las poblaciones de tipo 3. La mayoría de las conchas de estas asociaciones corresponden a conchas derivadas desde otras áreas marina, de ambientes más abiertos, profundos y estables. Las poblaciones tafónicas de tipo 2 son el resultado de necrocinesis regional y/o inmigración local sin colonización. En los depósitos de los ambientes abiertos, apropiados para el desarrollo ontogénico de los ammonites, dominan las poblaciones tafónicas de tipo 1.

6. REGISTRO FÓSIL, SUCESIONES Y CLASIFICACIONES REGISTRÁTICAS

El registro fósil proporciona información tafonómica, paleobiológica y biocronológica, entre otras. La información tafonómica permite averiguar las modificaciones experimentadas durante la fosilización por los restos y/o señales de entidades paleobiológicas. A partir de los fósiles es posible inferir caracteres paleobiológicos (morfología de los organismos, estructura de las poblaciones, biodiversidad de las comunidades, etc.), entidades paleobiológicas de diferente nivel de organización (organismos, poblaciones, comunidades, por ejemplo) y entidades paleobiológicas de distintos grupos taxonómicos. Además, la información biocronológica contenida en el registro fósil permite averiguar las relaciones espacio-temporales entre los fósiles y/o las entidades biológicas del pasado. Sin embargo, el registro fósil es parcial, está sesgado, y presenta desorden estratigráfico.

El **registro fósil es parcial** porque sólo contiene parte de la información de algunos caracteres de algunas entidades biológicas de muchos de los taxones del pasado (pero no de todos). Por ejemplo, los rangos estratigráficos de los taxones evidenciados en el registro fósil sólo representan una parte y una proporción desconocida de los intervalos de existencia de las correspondientes entidades paleobiológicas. El registro fósil no tiene información referente a todas las entidades paleobiológicas o los grupos taxonómicos del pasado. Incluso en los yacimientos de conservación, que contienen restos con una inusitada calidad de conservación, no hay registro de todas las especies locales. Sin embargo, la parcialidad del registro fósil puede ser estimada teniendo en cuenta varios criterios:

1) La proporción de lagunas de registro de cualquier taxón, a una escala geocronológica particular, disminuye al disminuir la parcialidad del registro fósil. Un taxón presenta una laguna de registro en un intervalo estratigráfico o geocronológico particular cuando el taxón está registrado en intervalos anteriores y posteriores pero no en el intervalo considerado. La proporción de lagunas de registro de cada taxón es inversamente proporcional a la calidad de su registro. La consistencia de la primera y la última presencia de un taxón, así como la constancia de su distribución estratigráfica o geocronológica, son otros tres indicadores directamente proporcionales a la calidad de su registro.

2) Los taxones que presentan laguna de registro en un intervalo geológico se denominan taxones lázaro en dicho intervalo. La proporción de taxones lázaro en cada intervalo geológico aumenta al aumentar la parcialidad del registro fósil. La proporción de taxones lázaro en cada intervalo geológico es inversamente proporcional a la calidad de su registro. La proporción de taxones del mismo grupo en intervalos geocronológicos consecutivos ha sido utilizado para estimar el número de taxones actuales fosilizables o la parcialidad de nuestro conocimiento del registro fósil.

3) La proporción de taxones monotípicos también ha sido utilizada como indicador de la parcialidad del registro fósil. La persistencia estratigráfica y geográfica de los taxones será mayor cuanto más completo sea el registro fósil. Este índice presupone que la proporción de taxones conocidos de un único intervalo geocronológico o de una sólo localidad disminuirá al disminuir la parcialidad del registro fósil. Sin embargo, algunos taxones tuvieron una distribución espacio-temporal originalmente restringida.

4) La proporción de taxones monotípicos tiende a ser menor en los grupos taxonómicos con registro más completo. Cuanto más completo sea el registro menor será la proporción de especies de categorías supraespecíficas más distanciadas entre sí, disminuyendo la proporción de géneros monoespecíficos y de familias monogenéricas.

El **registro fósil**, además de ser parcial, **está sesgado**. Comparando el registro de los yacimientos de conservación con el registro que se encuentra en los depósitos usuales (los que no tienen evidencias de partes blandas o de animales de cuerpo blando) puede estimarse la parcialidad y el sesgo del registro fósil en los distintos intervalos geológicos. Por ejemplo, los yacimientos de conservación son relativamente más frecuentes en los sistemas Cámbrico y Jurásico. La disminución en la proporción de

yacimientos de conservación en intervalos post-cámbricos del registro geológico parece ser debida al aumento en la diversidad y la profundidad de los organismos bioturbadores durante el Fanerozoico. En cambio, la mayor frecuencia de episodios deficitarios en oxígeno debió favorecer el desarrollo de yacimientos de conservación, por ejemplo durante el Jurásico.

Una idea bastante aceptada entre los paleontólogos actuales es que el sesgo del registro fósil suele afectar con menor intensidad a los restos esqueléticos mineralizados, de organismos que poblaron sustratos blandos, que eran más abundantes, de hábitats con más registro estratigráfico, que tuvieron mayor extensión geográfica y mayor duración, entre otros factores favorables. Algunos autores distinguen incluso entre taxones conservables y taxones no-conservables, afirmando que las especies conservables durante el Fanerozoico representan menos del 10% del valor total. Sin embargo, en estas afirmaciones se aceptan, implícita o explícitamente, algunas ideas erróneas.

La conservación diferencial de los fósiles se debe a un conjunto de factores paleobiológicos, de producción y de alteración que varían según la naturaleza de las entidades paleobiológicas productoras y de las entidades tafonómicas producidas, así como en función de las propiedades de los ambientes externos a los que han estado sometidos. Las entidades tafonómicas pudieron ser generadas por entidades paleobiológicas pero las entidades de estos dos tipos poseen propiedades distintivas. Por tanto, la conservabilidad de los restos y señales de cualquier grupo taxonómico no es una propiedad absoluta de cada grupo taxonómico e independiente del ambiente externo. Dicha conservabilidad es una propiedad relativa según los grupos tafonómicos y disposicional respecto a los ambientes externos a los que sean sometidos. Puede hablarse de la conservabilidad de los distintos grupos tafonómicos, y puede hablarse de los taxones productores de elementos tafonómicos (restos y/o señales) con mayor o menor conservabilidad en los ambientes particulares más frecuentes, pero la distinción entre taxones conservables y no-conservables carece de justificación teórica.

La conservabilidad durante la fosilización tampoco es una propiedad absoluta de los restos o señales paleobiológicas, sino una propiedad relativa y disposicional de las entidades tafonómicas supraelementales. Existen entidades tafonómicas de diferente nivel de organización. Las entidades tafonómicas elementales son los elementos conservados. Las entidades tafonómicas supraelementales son las poblaciones tafónicas y las asociaciones conservadas. La conservabilidad de un grupo tafonómico no está determinada, ni puede ser estimada, por la dureza o la estabilidad físico-química de sus elementos conservados más resistentes. Al igual que los organismos poseen distinta capacidad de aclimatación, con independencia de la capacidad de adaptación de las distintas poblaciones biológicas o de las distintas especies a las que corresponden, los elementos tafonómicos tienen diferente durabilidad con independencia de la capacidad de conservación de los distintos grupos tafonómico o de los distintos tafones a los que corresponden. La conservabilidad de un grupo tafonómico no es el resultado de la durabilidad de sus elementos, del mismo modo que la adaptabilidad de un grupo taxonómico no es el resultado de la capacidad de aclimatación de sus organismos constituyentes. Intentar distinguir entre taxones conservables y taxones no-conservables es tan absurdo como pretender distinguir entre taxones adaptables y taxones no-adaptables.

Por otra parte, no es cierto que los yacimientos de conservación (*konservat Lagerstätten*) contienen fundamentalmente restos de taxones endémicos o eudémicos del paleoambiente de sedimentación. Tampoco es cierto que las evidencias de partes blandas que aparecen en los yacimientos de conservación garantizan que los restos mineralizados tengan en dichos yacimientos un sesgo menor que en los yacimientos de concentración. Los valores de durabilidad y conservabilidad de cada grupo tafonómico han sido distintos en los ambientes de formación de yacimientos de conservación, pero dichos valores no han de ser necesariamente mayores que en los yacimientos de concentración. En los ambientes más anaerobios, por ejemplo, los procesos de biodegradación-descomposición de partes blandas suelen retardarse y atenuarse mientras que los procesos de disolución de restos esqueléticos suelen ser más rápidos e intensos que en los ambientes aerobios.

Además de ser parcial y estar sesgado, el **registro fósil presenta desorden estratigráfico y promedio temporal**. Desorden estratigráfico porque el registro de algunos eventos paleontológicos está cronológicamente desordenado en el registro estratigráfico, y promedio temporal porque dos o más eventos diacrónicos pueden aparecer registrados juntos en la misma posición estratigráfica (*time-averaging*). Tampoco se puede presuponer que las asociaciones-registradas estratigráficamente sucesivas representan necesariamente entidades paleobiológicas cronológicamente sucesivas. El registro fósil y el registro estratigráfico de un mismo intervalo geológico pueden representar ambientes diferentes e intervalos temporales distintos. La parcialidad o la continuidad del registro fósil (entendida como la proporción de intervalos geocronológicos representados) no está condicionada ni está limitada por la del registro estratigráfico. La continuidad del registro fósil, al igual que la continuidad del registro estratigráfico, es de naturaleza operatoria y susceptible de contrastación.

Los resultados de la producción y la fosilización de entidades tafonómicas dependen de las condiciones del ambiente externo. El grado de durabilidad y de redundancia de cualquier elemento conservado puede llegar a estar regulado por la disponibilidad de algún factor limitante. Uno de los principales factores limitantes que han influido en la distribución de los fósiles ha sido el suministro de sedimentos, porque éste ha sido muy distinto según los ambientes. La distribución de sedimentos está controlada por la dinámica de sedimentación de las cuencas sedimentarias y en particular por la relación aporte/subsidencia. A su vez, la dinámica de sedimentación de una cuenca ha podido influir significativamente en la conservación diferencial de los elementos producidos. Sin embargo, aunque la energía externa que da lugar a la formación de cuerpos rocosos también influye en la conservación y organización de los sistemas tafonómicos, la dinámica de formación del registro estratigráfico y la del registro fósil han sido distintas. Los cuerpos rocosos del registro estratigráfico pueden ser considerados como transmisores de información referente a entidades paleobiológicas, pero no son agentes determinantes de la información paleobiológica registrada en ellos. Un cuerpo rocoso sin fósiles no es evidencia de un ambiente abiótico del pasado; ni la existencia de un cuerpo rocoso fosilífero implica que en el correspondiente ambiente de sedimentación, o en otros simultáneos, existieran los organismos productores de los restos y/o señales registrados en él. Por ejemplo, se conocen numerosas sucesiones estratigráficas en las que cada capa contiene fósiles de varias cronozonas e incluso fósiles más antiguos que los niveles inferiores (Fig. 45). Los fósiles reelaborados contenidos en un nivel estratigráfico pueden corresponder a un intervalo temporal del cual no hay registro estratigráfico.

Por otra parte, las interpretaciones paleontológicas actuales no pueden presuponer que el orden de sucesión de los fósiles en el registro estratigráfico representa el orden cronológico de los taxones productores. Los fósiles de niveles estratigráficos sucesivos no representan necesariamente entidades paleobiológicas sucesivas. Por ejemplo, los restos de un mismo organismo pueden aparecer en varios niveles estratigráficos sucesivos; y en un mismo nivel estratigráfico pueden estar condensados elementos tafonómicos que representan organismos o especies temporalmente sucesivas. En consecuencia, en las interpretaciones paleontológicas, también es necesario distinguir entre el registro fósil o las entidades tafonómicas y la biosfera o las entidades biológicas del pasado (Fig. 46).

SUCESIONES REGISTRÁTICAS

Los componentes del registro estratigráfico son cuerpos rocosos a los que podemos atribuir relaciones de superposición y de inclusión. Los componentes del registro fósil son entidades registradas (fósiles y asociaciones registradas, por ejemplo) que guardan entre sí otras relaciones topológicas, como la de inclusión, pero no la relación de superposición. El principio utilizado para averiguar el orden de sucesión de los fósiles en cualquier localidad y para establecer las sucesiones registráticas es más general que el de superposición o el de inclusión y lo hemos denominado el **principio de las relaciones topológicas de las entidades registradas**. La relación de superposición entre estratos también puede ser entendida como una relación topológica, pero la afirmación conversada (que las relaciones topológicas son relaciones de superposición estratigráfica) no es cierta. Las relaciones topológicas entre fósiles y

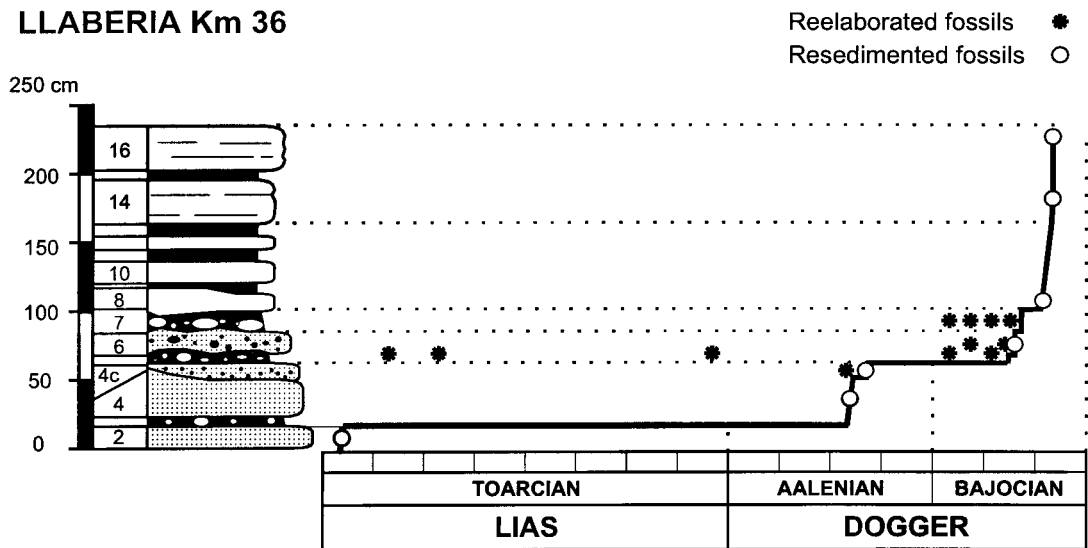


Fig. 45.- Ejemplo de sucesión estratigráfica cuyas capas contienen fósiles característicos (ammonites y braquiópodos) de varias cronozonas e incluso fósiles más antiguos que los niveles inferiores (basado en datos de Fernández-López *et al.*, 1995). El desarrollo vertical de la sucesión estratigráfica respecto a las divisiones geocronológicas está representado por una línea de trazo continuo. Los trazos verticales de dicha línea representan los intervalos temporales de registro estratigráfico, y los trazos horizontales representan los intervalos sin registro estratigráfico. La edad relativa de las capas ha sido determinada teniendo en cuenta exclusivamente la edad relativa de los fósiles resedimentados. En materiales bajocienses (niveles 5 y 6) y sobre materiales aalenianos (nivel 4c) se encuentran fósiles toarcienses reelaborados que son característicos de intervalos temporales de los cuales no hay registro estratigráfico. En secciones análogas a ésta, muchos bioestratígrafos han utilizado la siguiente regla: la antigüedad relativa de las capas que contienen asociaciones condensadas puede ser determinada teniendo en cuenta la edad de la especie más reciente representada en cada una de las asociaciones sucesivas.

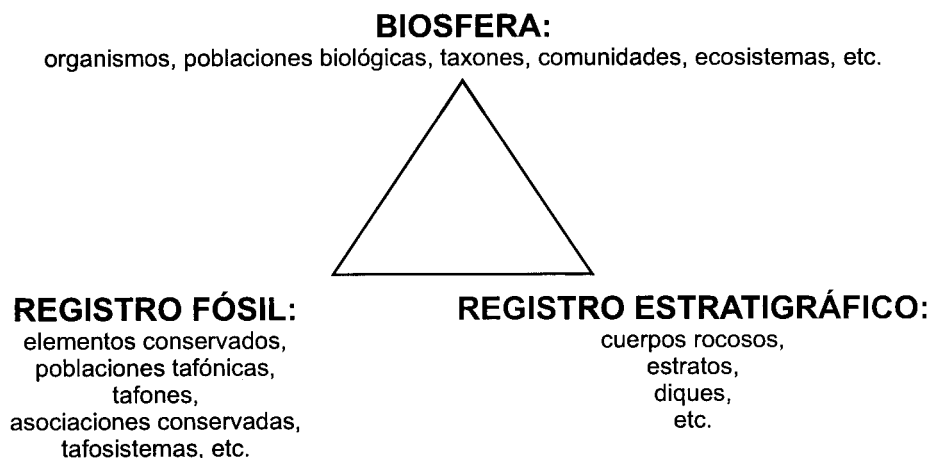


Fig. 46.- Entidades de distinta naturaleza que son reconocidas en las investigaciones paleontológicas. El registro fósil y el registro estratigráfico deberían ser considerados como dos componentes disociables del registro geológico. El registro fósil contiene evidencias observables de entidades biológicas del pasado y de taxones extinguidos. Sin embargo, las entidades tafonómicas de diferente nivel de organización que se encuentran en el registro geológico (elementos conservados, poblaciones tafónicas, tafones, asociaciones conservadas, tafosistemas, etc.), no deben ser confundidas con sus productores paleobiológicos (organismos, poblaciones biológicas, taxones, comunidades, ecosistemas, etc.)(Fernández-López, 2000).

estratos fosilíferos (por ejemplo, arriba, abajo, dentro, fuera, inclusión, exclusión, ...) son el resultado de los procesos de fosilización y están correlacionadas con el orden cronológico en el que fueron producidos los elementos tafonómicos originales; en consecuencia, aunque no sean relaciones cronológicas, dichas relaciones topológicas permiten averiguar el orden de sucesión del registro fósil.

A partir de los fósiles de una misma secuencia sedimentaria, de una misma facies, o de una misma capa, es posible distinguir dos o más asociaciones registradas, sus relaciones espacio-temporales y sus paleoambientes de formación, teniendo en cuenta criterios tafonómicos y paleobiológicos. Por ejemplo, el orden de sucesión de los fósiles de una asociación condensada puede ser averiguado con criterios tafonómicos y paleobiológicos exclusivamente. Así se establecen sucesiones registráticas locales, constituidas por dos o más entidades registradas (elementos o asociaciones registradas, por ejemplo) que son cronológicamente sucesivas (Fig. 47). Cualquier **sucesión registrática** está constituida al menos por dos entidades registradas, topológicamente sucesivas, cada una de las cuales está contenida en un cuerpo rocoso distinto o común al de la(s) restante(s); pero cualquier cuerpo rocoso o sucesión estratigráfica no contiene una entidad registrada o una sucesión registrática. Sin utilizar el criterio de superposición de los estratos ni presupuestos biocronológicos se puede identificar fósiles y asociaciones que son cronológicamente sucesivas. Los fósiles de un nivel estratigráfico pueden representar intervalos temporales diferentes a los del nivel estratigráfico en que se encuentran y condiciones ambientales distintas a las condiciones de formación del sedimento que los contiene (Fig. 48). En consecuencia, las **sucesiones bioestratigráficas** (constituidas por dos o más cuerpos rocosos fosilíferos estratigráficamente sucesivos) y las sucesiones registráticas (constituidas por entidades registradas topológicamente sucesivas) no sólo pueden diferir en el número de componentes y en su orden de sucesión sino también en el orden cronológico que representan. Las sucesiones registráticas pueden ser más resolutivas, y representar distinto orden cronológico, que las sucesiones bioestratigráficas.

El concepto de sucesión estratigráfica es tan necesario para interpretar el registro estratigráfico como el concepto de sucesión registrática lo es para interpretar el registro fósil. Cada sucesión estratigráfica o cada sucesión registrática presenta unos caracteres particulares, pero es posible identificar sucesiones estratigráficas y registráticas de validez regional. Del mismo modo que se establecen sucesiones estratigráficas regionales a partir de sucesiones estratigráficas locales, es posible establecer sucesiones registráticas de validez regional a partir de sucesiones registráticas locales. Por ejemplo, a partir de varias asociaciones condensadas que se encuentran en cuerpos rocosos de distintas localidades, es posible identificar las distintas sucesiones registráticas locales y la correspondiente sucesión registrática regional. La representación gráfica de las sucesivas entidades registradas y de las relaciones topológicas entre ellas que pueden ser identificadas en cada sucesión registrática, local o sintetizada a partir de varias localidades, se denomina **columna registrática**, local o sintética respectivamente. Del mismo modo que las columnas estratigráficas representan sucesiones estratigráficas, las columnas registráticas representan sucesiones registráticas. La superposición de los estratos es una relación asimétrica y transitiva basada en los respectivos tiempos de sedimentación y formación; análogamente, la sucesión de las asociaciones registradas es una relación asimétrica y transitiva basada en sus respectivos tiempos de producción biogénica y fosilización.

CLASIFICACIONES REGISTRÁTICAS : TAXORREGISTROS Y TAFORREGISTROS

Para establecer cualquier clasificación paleontológica hay que discriminar entre las entidades registradas y las entidades paleobiológicas. Además es necesario llevar a cabo una identificación de las entidades registradas de diferente clase, y de las correspondientes entidades paleobiológicas. Las agrupaciones así establecidas constituyen unidades de un sistema de clasificación nominal en el que cada unidad debe tener su propio nombre. Pero las entidades paleobiológicas y las entidades registradas pueden ser clasificadas de otros modos distintos, en función de los objetivos paleontológicos que se pretendan lograr con dichas clasificaciones. Cuando el objetivo general es expresar las relaciones espacio-temporales entre las diferentes entidades registradas y/o entre las correspondientes entidades

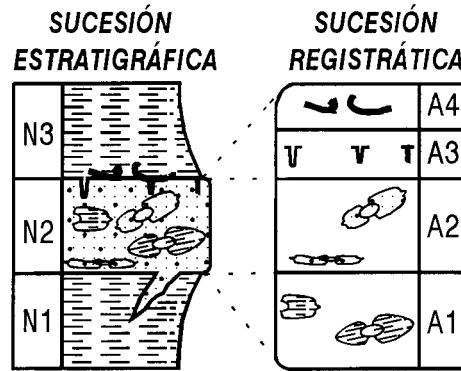


Fig. 47 .- Ejemplo de sucesión registrática. Teniendo en cuenta el estado de conservación de los fósiles del nivel N2, se puede distinguir una sucesión registrática local, constituida por las asociaciones sucesivas A1, A2, A3 y A4. Los fósiles de la asociación A1 están reelaborados y son más antiguos que el episodio de sedimentación que dio lugar al nivel N2. Los fósiles de la asociación A2 están resedimentados y son contemporáneos con el nivel N2. Los fósiles de las asociaciones A3 y A4, que están acumulados en el nivel N2, son más recientes que el episodio de sedimentación (Fernández-López, 1986, 1995; Fernández-López & Gómez, 1990).

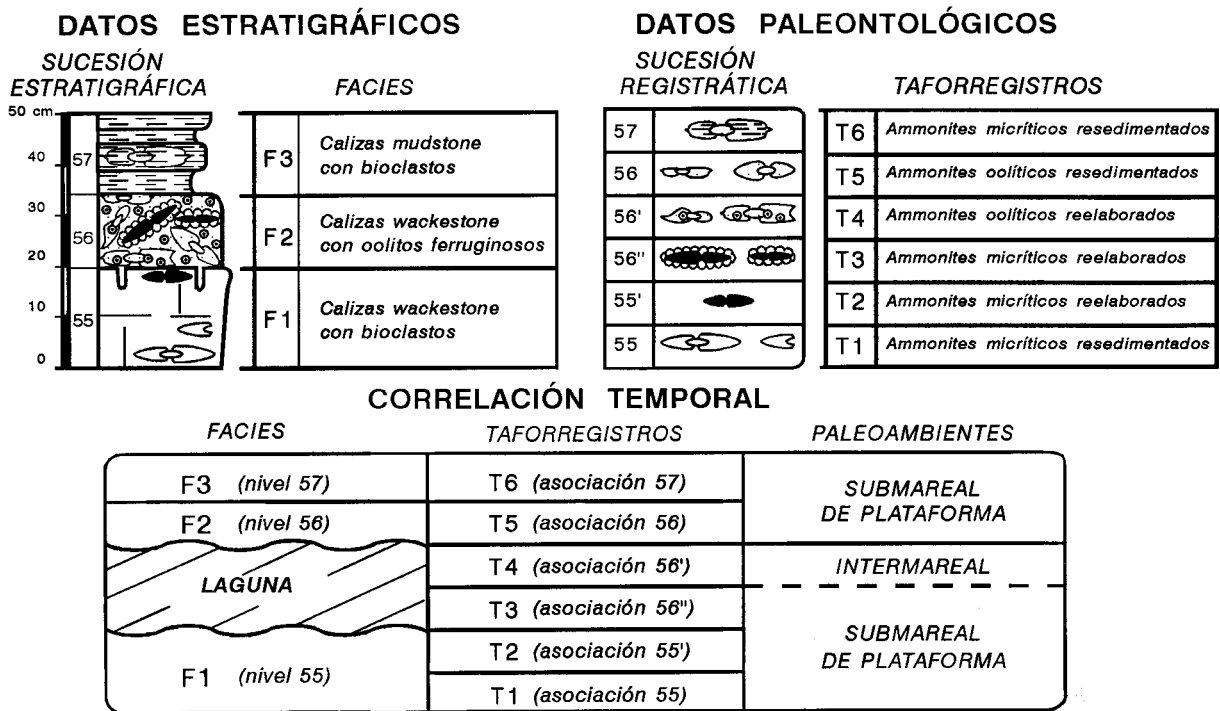


Fig. 48 .- Ejemplo de la diferencia entre facies y taforregistros. Los datos estratigráficos corresponden al límite entre dos secuencias de somerización. El nivel basal de la secuencia superior (nivel 56) es de caliza wackestone con oolitos ferruginosos (facies F2), está superpuesto a calizas wackestone con bioclastos (nivel 55, facies F1) del techo de la secuencia anterior y está seguido por calizas mudstone con bioclastos (nivel 57, facies F3). El nivel 56 contiene numerosos ammonites resedimentados y reelaborados que constituyen una asociación condensada. Teniendo en cuenta el estado de conservación de los fósiles se pueden distinguir 6 asociaciones registradas temporalmente sucesivas, cada una de las cuales representa un taforregistro diferente (T1 a T6). La sucesión estratigráfica representa solamente dos episodios de sedimentación submareal separados por una laguna estratigráfica. La sucesión registrática refleja una disminución de la profundidad (desde T1 a T4) al final de la cual se han formado facetas elipsoidales y surcos anulares de desgaste en los moldes internos de los ammonites sometidos a reelaboración en condiciones intermareales (T4), seguida de un nuevo episodio de ambientes submareales de plataforma (Fernández-López & Gómez, 1990).

paleobiológicas, dichas clasificaciones pueden ser llamadas **clasificaciones biocronológicas**. Las clasificaciones biocronológicas difieren de las clasificaciones bioestratigráficas o de las clasificaciones biocronoestratigráficas, entre otras cosas, porque sirven para tratar objetos de otra naturaleza. Cualquier clasificación biocronológica es un sistema conceptual relativo a entidades paleobiológicas y/o a entidades registradas, no a cuerpos rocosos del registro estratigráfico. Si el objetivo particular de una clasificación biocronológica es discriminar y agrupar entidades registradas, sean tenidas en cuenta o no sus relaciones topológicas, entonces se trata de una **clasificación registrática**. Análogamente se pueden establecer clasificaciones biocronológicas que permitan expresar relaciones espacio-temporales entre las entidades paleobiológicas inferidas a partir del registro fósil, y las diferentes clasificaciones establecidas con este objetivo pueden ser llamadas **clasificaciones paleobiotémicas** (Fig. 49).

Desde el punto de vista metodológico cabe destacar que si dos o más clasificaciones son utilizadas para discriminar y agrupar objetos de distinta naturaleza serán dos o más clasificaciones diferentes, y sus respectivas unidades no pueden ser tratadas como categorías del mismo sistema de clasificación. Por este motivo, las unidades de un sistema de clasificación registrática y las unidades de un sistema de clasificación paleobiotémica forman parte de distintos sistemas de clasificación biocronológica, aunque los elementos constituyentes de las segundas hayan sido inferidos a partir de los elementos constituyentes de las primeras. Las clasificaciones registráticas y las clasificaciones paleobiotémicas son clasificaciones biocronológicas de diferente clase. En general, para que cualquier clasificación biocronológica sea válida ha de cumplir al menos una serie de principios que son exclusivamente de naturaleza lógica. Por ejemplo, las agrupaciones de entidades registradas o de entidades paleobiológicas deben llevarse a cabo con criterios de la misma clase, y las unidades establecidas en cada sistema de clasificación serán disjuntas entre sí y completas o exhaustivas respecto a las entidades clasificadas. Por ello, dos agrupaciones de la misma clasificación no pueden estar basadas en dos clases distintas de criterios, sino en distintos criterios de la misma clase; y cualquiera de las entidades presuntamente clasificadas no pueden pertenecer a dos unidades diferentes del mismo sistema de clasificación o carecer de la correspondiente unidad.

Cualquier clasificación registrática tiene como objetivo discriminar y agrupar entidades registradas, pero si se utilizan diferentes clases de criterios de clasificación podrán establecerse distintos sistemas de clasificación registrática. Los criterios útiles para estos fines suelen ser los tafonómicos, los taxonómicos y los de edad. Con estas tres clases de criterios pueden establecerse tres sistemas de clasificación registrática diferentes que respectivamente llamamos: **clasificaciones taforregistráticas**, **clasificaciones taxorregistráticas** y **clasificaciones cronorregistráticas**. Se podría justificar la utilidad de otros criterios y otros sistemas de clasificación para las entidades registradas; por ejemplo, criterios paleoecológicos y clasificaciones ecorregistráticas. Sin embargo, estos tres son los de uso más frecuente debido a sus analogías con las clasificaciones estratigráficas utilizadas en la actualidad (por ejemplo, con las clasificaciones bioestratigráficas, de tafofacies o cronoestratigráficas, respectivamente) y porque, como veremos más adelante, posibilitan determinadas transformaciones conceptuales de interés geológico y paleontológico.

Las unidades elementales de las clasificaciones taxorregistráticas son los taxorregistros. Un **taxorregistro** es un elemento registrado o un conjunto de elementos registrados que se caracteriza(n) y distingue(n) de otros por uno o varios de sus caracteres primarios u originales (para-) taxonómicamente significativos. Cualquier unidad taxorregistrática está basada en los atributos (para)taxonómicos de los elementos registrados. Un elemento registrado o un conjunto de elementos registrados puede ser el componente de un taxorregistro, aunque no se conozcan sus relaciones topológicas con otros elementos del registro fósil. El establecimiento y la identificación de diferentes taxorregistros de un mismo sistema de clasificación puede realizarse con elementos registrados de distinto grupo (para-)taxonómico, y no se requiere que dichos elementos estén relacionados topológicamente entre sí de una manera concreta. Ningún taxorregistro especifica el tiempo de producción de su(s) elemento(s) constituyente(s), de modo que los elementos registrados de un mismo taxorregistro pueden ser diacrónicos aunque correspondan

a la misma localidad, a distintas localidades de una misma cuenca sedimentaria o a distintas provincias paleobiogeográficas.

Los taforregistros son unidades formales y como tales requieren de un sistema de clasificación con distintos criterios de la misma clase. La distinción tautológica entre elementos determinables y elementos indeterminables a un determinado nivel (para-) taxonómico, aunque no está justificada desde el punto de vista lógico, puede ser útil en algunos casos. Por la misma razón, agrupar los elementos registrados de un solo grupo (para-) taxonómico para establecer un único taxorregistro puede ser útil en ocasiones. Ahora bien, cualquier clasificación taxorregistrática debería reunir los requisitos lógicos y metodológicos propios de los sistemas de clasificación.

Los taxorregistros, así como otras unidades elementales de clasificación registrática que denotan conjuntos de elementos registrados, tienen correlato real. No obstante, aunque cualquier elemento registrado tiene unas propiedades materiales (por ejemplo, un determinado valor de longitud) y pertenece a una localidad concreta, dichas propiedades no han de ser necesariamente resultantes, ni atribuibles a la unidad elemental correspondiente. Por ello, un taxorregistro no tiene longitud, área o volumen concreto, aunque podemos afirmar que sus elementos constituyentes ocupan un área geográfica concreta o un volumen concreto del registro estratigráfico. Además es improbable que a un taxorregistro particular le corresponda un área de distribución de extensión mundial; por razones paleobiológicas es improbable que los elementos conservados fueran producidos en cualquier región del mundo por una(s) entidad(es) paleobiológica(s) concreta(s); y por razones tafonómicas, también es improbable que la producción y fosilización de dichos elementos haya sido tan independiente del ambiente externo como para que fueran conservables en cualquier localidad.

En general, lo más probable es que las unidades elementales de clasificación taxorregistrática sólo sean aplicables a las entidades registradas de un área geográfica más o menos restringida, que en orden creciente según el valor de su extensión geográfica será: una localidad o región, una cuenca sedimentaria o una provincia paleobiogeográfica. Además, a menudo se requerirán diferentes clasificaciones locales, regionales o provinciales para dar cuenta de las diferentes entidades registradas de distintos grupos (para-) taxonómicos. Los taxorregistros son conceptos de aplicación regional, pero incluso en una misma localidad o región cabe la posibilidad de establecer distintas clasificaciones taxorregistráticas, basadas en distintos grupos (para-) taxonómicamente significativos, cuyas unidades no serán identificables en las mismas regiones. De hecho, estas clasificaciones pueden ser útiles para realizar generalizaciones desde el punto de vista (para-) taxonómico respecto a las entidades registradas de una región particular. Pero nótese que en dicho sistema de clasificación sólo se supone que los elementos registrados de cada taxorregistro provienen de localidades conocidas, sin excluir ningún elemento en función de que sean o no elementos producidos en la localidad donde han sido registrados (autóctonos o alóctonos respectivamente), o en función de su estado mecánico de conservación cuando fueron enterrados (elementos acumulados, resedimentados o reelaborados) y correspondan o no a entidades paleobiológicas generadas por otras de la misma región (indígenas o exóticas, respectivamente).

Un **taforregistro** es un elemento registrado o un conjunto de elementos registrados que se caracteriza(n) y distingue(n) de otros por uno o varios de sus caracteres secundarios resultantes de la alteración tafonómica. Las unidades taforregistráticas son unidades distinguidas y caracterizadas por los atributos tafonómicos de sus elementos constituyentes.

Las variaciones graduales en los valores, y los cambios, de los caracteres secundarios resultantes de la alteración tafonómica permiten reconocer secuencias y discontinuidades tafonómicas en las sucesiones registráticas; pero, si se desea establecer unidades taforregistráticas a partir de las sucesiones registráticas o en las asociaciones registradas, también se pueden aplicar conceptos de clase a entidades registradas que están unificadas por sus propiedades tafonómicas. Los taforregistros pueden ser útiles

para realizar generalizaciones sobre los caracteres tafonómicos de las diferentes entidades registradas de una región, sean o no estratigráficamente sucesivas.

Los taxorregistros y los taforregistros son unidades elementales de distinto sistema de clasificación registrática; por tanto, las unidades registráticas de cada una de estas diferentes clasificaciones pueden tener o no límites coincidentes con las de otras clasificaciones biocronológicas que sean aplicadas a las mismas sucesiones registráticas. Los diferentes taxorregistros o taforregistros establecidos en cada región, si bien pueden denotar distintos conjuntos de elementos registrados topológicamente sucesivos en cualquier localidad, no abarcan necesariamente conjuntos de elementos registrados de la misma clase de edad; a este respecto debe tenerse en cuenta que las clasificaciones taxorregistráticas y las clasificaciones taforregistráticas permiten discriminar y clasificar elementos registrados, pero no han de implicar necesariamente ordenación espacial o topológica entre las clases establecidas y menos aún orden temporal entre ellas. Las unidades taxorregistráticas y las unidades taforregistráticas son establecidas sin tener en cuenta como criterio de clasificación los tiempos de producción y fosilización de sus elementos constituyentes. Los elementos registrados que pertenecen a distinto taxorregistro o taforregistro pueden ser o no de distinta clase de edad. Desde el punto de vista espacial también conviene señalar que a los taxorregistros y a los taforregistros les puede corresponder una extensión mundial, pero es improbable que un conjunto de entidades registradas de una determinada clase (para-)taxonómica o tafonómica esté representado en cualquier localidad del mundo. Y, por razones metodológicas, sería útil aplicar a escala regional estos conceptos de unidades taxorregistráticas o unidades taforregistráticas. Este enfoque posibilita la comparación de unidades evidenciadas en distintas regiones de una o más cuencas: sedimentarias; además, es local y regionalmente donde surge la necesidad paleontológica, operativo y cognoscitiva, de utilizar clasificaciones registráticas en vez de clasificaciones estratigráficas.

Tanto los taxorregistros como los taforregistros han de ser al menos localmente identificables para poder ser aceptados, y la distribución de sus elementos constituyentes permite representar en un mapa o en una columna los diferentes taxorregistros o taforregistros establecidos. Un **mapa taxorregistrático** es una representación de las relaciones espaciales entre las entidades registradas pertenecientes a una o más clases de taxorregistros; análogamente, un **mapa taforregistrático** es una representación de las relaciones espaciales entre las entidades registradas pertenecientes a una o más clases de taforregistros. En principio, también es posible representar en columnas las unidades taxorregistráticas y/o las unidades taforregistráticas establecidas a partir de sucesiones registráticas.

Lógicamente los taxorregistros o los taforregistros establecidos para una determinada región pueden ser agrupados en dos o más unidades de nivel superior; y las dos o más unidades así establecidas también son susceptibles de agrupamiento. Ahora bien, aunque los conjuntos de entidades registradas y las correspondientes unidades elementales tienen correlato real, cualquier unidad que designe a su vez unidades de orden inferior sólo tendrá correlato conceptual. Los taxorregistros y los taforregistros son clases de cosas, pero las unidades taxorregistráticas o las unidades taforregistráticas de nivel supraelemental sólo son clases de conceptos. Para denominar a conjuntos de taxorregistros o de taforregistros puede utilizarse, respectivamente, el término **supertaxorregistro** o **supertaforregistro**; a su vez, dos o más supertaxorregistros constituyen un **hipertaxorregistro**, en tanto que dos o más supertaforregistros agrupados constituyen un **hipertaforregistro**.

En los estudios paleoambientales es útil identificar unidades registráticas. Los taxorregistros, los taforregistros, los ecorregistros, las ecozonas, las biofacies o las tafofacies pueden ser recurrentes en una misma localidad, pero estas unidades deben ser distinguidas entre sí. Los taxorregistros, los taforregistros y los ecorregistros comprenden fósiles, entidades registradas, y son unidades biocronológicas. En cambio, las biofacies, las ecozonas, las tafofacies o las unidades bioestratigráficas agrupan cuerpos rocosos del registro estratigráfico y son unidades del subsistema conceptual de la Paleontología Aplicada. Las unidades registráticas pueden ser el único registro geológico de ambientes e intervalos temporales

temporales de los cuales no ha quedado registro estratigráfico.

El registro fósil puede suministrar datos relevantes sobre ambientes y procesos sedimentarios que no han dejado señal alguna en el registro estratigráfico. En una región o en una cuenca sedimentaria puede haber intervalos de registro estratigráfico que no son fosilíferos e intervalos de registro fósil sin registro estratigráfico. Estos y otros datos paleontológicos permiten considerar al registro fósil y al registro estratigráfico como dos componentes disociables del registro geológico, de distinta naturaleza, y cuya continuidad/discontinuidad no ha de ser necesariamente coincidente (Fig. 50).

CLASIFICACIONES BIOCRONOLÓGICAS	
<u>Clasificaciones registráticas</u>	<u>Clasificaciones paleobiotémicas</u>
Clasificaciones taforregistráticas	
Clasificaciones ecorregistráticas	
Clasificaciones taxorregistráticas	Clasificaciones taxobiotémicas
Clasificaciones cronorregistráticas	Clasificaciones cronobiotémicas

Fig. 49.- Clasificaciones biocronológicas de diferentes categorías, útiles para establecer las relaciones espacio-temporales entre entidades registradas (clasificaciones registráticas) y entre entidades paleobiológicas (clasificaciones paleobiotémicas). Cualquier sistema de clasificación biocronológica permite discriminar, ordenar y agrupar las entidades registradas o las entidades paleobiológicas con criterios tafonómicos, paleoecológicos, taxonómicos o cronológicos (Fernández-López, 1986, 1987, 1991).



Fig. 50.- El registro fósil y el registro estratigráfico son dos componentes del registro geológico, de naturaleza diferente y disociables entre sí (Fernández-López, 1997).

7. ORDEN CRONOLÓGICO Y ESCALAS DE TIEMPO GEOLÓGICO

Teniendo en cuenta el orden de sucesión del registro fósil, es posible establecer escalas biocronológicas cuyas divisiones sean más numerosas y resolutivas que las divisiones de las escalas geocronológicas establecidas teniendo en cuenta el orden de sucesión del registro estratigráfico. Las escalas biocronológicas permiten averiguar las relaciones espacio-temporales de los fósiles de una región o de una cuenca sedimentaria, así como de las entidades paleobiológicas productoras, incluso si están basadas en fósiles reelaborados que representan intervalos de los que no ha quedado registro estratigráfico.

ORDEN CRONOLÓGICO DE LAS ENTIDADES PALEOBIOLÓGICAS

En los análisis e interpretaciones de biocronología geológica, las entidades registradas y sus propiedades observables deben ser distinguidas de las correspondientes entidades paleobiológicas productoras y los procesos del pasado.

Los eventos de especiación o extinción no son observables en el registro geológico, y su orden cronológico debe ser inferido a partir del orden cronológico del registro fósil. Sin embargo, las hipótesis referentes al orden cronológico de los eventos de especiación o de extinción de dos o más taxones parcial o totalmente contemporáneos son irrefutables (Fig. 51). La posición relativa de las primeras o las últimas presencias de los fósiles de diferentes taxones parcial o totalmente contemporáneos no justifica la edad relativa o el orden de sucesión de las correspondientes entidades paleobiológicas.

No obstante, a diferencia del orden cronológico de los eventos de especiación o de extinción entre taxones contemporáneos, las relaciones de contemporaneidad o de sucesión entre taxones del pasado son contrastables (confirmables y refutables) con evidencias positivas. Las relaciones de sucesión o de contemporaneidad entre taxones del pasado son confirmables (con sucesiones registráticas) y refutables (con asociaciones registradas no-condensadas que contienen representantes de los taxones presuntamente sucesivos, o con sucesiones registráticas que muestran un orden de sucesión contrario al postulado para las entidades paleobiológicas). El orden cronológico de los taxones extinguidos y el orden de sucesión de sus fósiles es susceptible de contrastación. La biocronología es una disciplina científica, no un procedimiento artístico irreplicable y sin posibilidad de contrastación.

Además del orden cronológico de las entidades paleobiológicas inferido mediante sucesiones registráticas, el orden de sucesión de dos o más yacimientos de fósiles y el orden cronológico de las entidades paleobiológicas productoras pueden ser averiguados teniendo en cuenta datos de otras dos categorías: 1) la polaridad de los caracteres morfológicos que presentan los fósiles o 2) las diferencias en sus desarrollos ontogénicos debidas a periodicidades e irreversibilidades astronómicas.

Teniendo en cuenta la polaridad de los caracteres morfológicos más o menos primitivos o derivados que presentan los fósiles debido a tendencias evolutivas irreversibles de los taxones productores han sido establecidas numerosas "edades de mamíferos" y diversas "zonaciones" a partir de yacimientos de cuencas continentales. Este método sirve para inferir los valores relativos de las relaciones primitivo-derivado entre los distintos taxones o asociaciones comparadas, sin implicar relaciones de descendencia o de parentesco a nivel específico, y posibilita el desarrollo y la contrastación de hipótesis filogenéticas. La gran limitación de este procedimiento es la necesidad de interpretar previamente las homoplasias.

Los distintos desarrollos ontogénicos que muestran los fósiles de un mismo grupo taxonómico debido a periodicidades e irreversibilidades astronómicas durante el desarrollo de sus correspondientes organismos productores también permite averiguar su orden cronológico. Por ejemplo, una disminución en el número de días por año o un incremento en el número de días por mes a lo largo de la Historia de

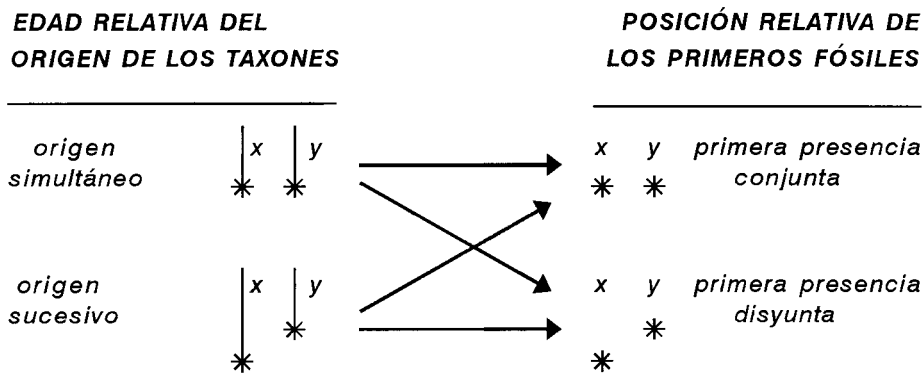


Fig. 51.- El origen de dos taxones parcial o totalmente contemporáneos pudo ser simultáneo o sucesivo y, teniendo en cuenta la posición relativa de los fósiles más antiguos de cada taxón, es posible averiguar si su primera presencia es conjunta o disyunta. Sin embargo, la primera presencia de los fósiles de dos taxones contemporáneos que tuvieron un origen simultáneo puede ser conjunta o disyunta en el registro geológico, y si los taxones tuvieron un origen sucesivo su primera presencia no ha de ser necesariamente disyunta. En consecuencia, la posición relativa de los niveles o asociaciones de primera presencia de dos o más taxones contemporáneos no implica la edad relativa de los correspondientes eventos de especiación (Fernández-López, 1997).

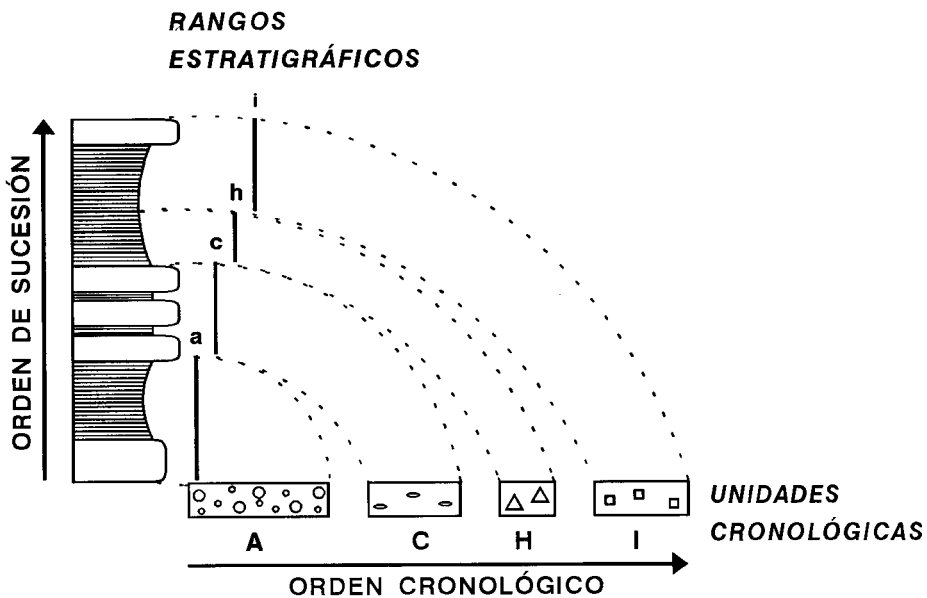


Fig. 52.- La distribución estratigráfica de los fósiles de diferentes taxones extinguidos permitió en el siglo pasado inferir distintos episodios de la Historia de la Tierra, incluso cuando se presuponía que dichos episodios estuvieron separados por intervalos de duración desconocida. Sin embargo, estas seriaciones estratigráficas de cuerpos rocosos fosilíferos y las ordenaciones cronológicas de los distintos escenarios en que se formaron las rocas no son suficientes para averiguar las relaciones espacio-temporales entre las entidades registradas o entre las correspondientes entidades paleobiológicas productoras. Por ejemplo, aunque han llegado a ser representados juntos como actores con un escenario común, los taxones utilizados para caracterizar cada uno de estos episodios no han de ser necesariamente simultáneos o coexistentes sino anteriores o posteriores, respectivamente, a los taxones de las unidades siguientes o anteriores (Fernández-López, 1997).

la Tierra que haya determinado diferencias en el desarrollo ontogénico de las sucesivas especies sirve para averiguar la antigüedad relativa de los fósiles y de los taxones.

El orden de sucesión de las entidades paleobiológicas inferido por cada uno de estos tres procedimientos es independiente de, y puede ser contrastado con, los otros dos procedimientos. Sin embargo, el orden cronológico así obtenido y contrastado tampoco muestra las relaciones espacio-temporales entre las entidades paleobiológicas o los ambientes del pasado. Las unidades estratigráficas o paleontológicas establecidas teniendo en cuenta respectivamente el orden de sucesión del registro estratigráfico o el orden de sucesión del registro fósil no permiten establecer por sí mismas escalas de tiempo ni permiten justificar intervalos temporales consecutivos (Fig. 52).

La semejanza entre sucesiones registráticas, o entre sucesiones bioestratigráficas, de distintas localidades sólo representan la semejanza en el orden de sucesión entre las entidades paleobiológicas productoras de los restos, y no implica que las entidades paleobiológicas representadas en cada asociación registrada o en cada unidad bioestratigráfica fueran simultáneas o coexistentes. El carácter homotaxial de las sucesiones registráticas o de las sucesiones bioestratigráficas (es decir, la similitud en su orden de sucesión) puede servir para descubrir los eventos más diacrónicos por ser los más heterotaxiales, pero no garantiza que las entidades homotaxiales sean sincrónicas o simultáneas en las distintas localidades. Las unidades bioestratigráficas y las unidades taxoregistráticas tampoco permiten discernir si las entidades paleobiológicas productoras de los elementos registrados fueron coexistentes o espacio-temporalmente sucesivas. Por ejemplo, los cuerpos rocosos de unidades bioestratigráficas superpuestas pueden ser contemporáneos, y los taxones contemporáneos pueden tener dominios de existencia espacio-temporalmente sucesivos). La presencia de fósiles no-reelaborados de dos o más taxones en un mismo estrato puede ser utilizada para confirmar la contemporaneidad paleobiológica de dichos taxones, pero no garantiza su coexistencia paleobiológica ni permite excluir que correspondan a taxones espacio-temporalmente sucesivos. Las hipótesis de coexistencia o de sucesión espacio-temporal entre entidades paleobiológicas deben estar basadas y ser contrastadas mediante sucesiones registráticas constituidas por elementos registrados que representen entidades démicas.

Algunas paradojas referentes al orden cronológico del registro estratigráfico o del registro fósil se deben a que los términos "orden cronológico" y "tiempo geológico" han sido empleados con tres significados diferentes durante los últimos dos siglos: orden de sucesión, duración y relación espacio-temporal (Fig. 53). Hasta la segunda mitad del siglo pasado, los conocimientos de Historia Natural fueron desarrollados utilizando el concepto de orden de sucesión del registro fósil. Más tarde, con el desarrollo de la teoría de la evolución orgánica y el descubrimiento de los procesos de descomposición isotópica, fue posible utilizar en las investigaciones paleontológicas una concepción relacional del tiempo geológico. En la actualidad, uno de los objetivos principales de las investigaciones paleontológicas es averiguar las relaciones espacio-temporales entre las entidades paleobiológicas.

En resumen, el orden cronológico de las entidades paleobiológicas o de los ambientes del pasado inferido a partir de sucesiones registráticas o a partir del orden de sucesión de los estratos es necesario para reconstruir la Historia de la Tierra. Sin embargo, dicho orden cronológico es insuficiente para conocer las relaciones espacio-temporales entre las entidades paleobiológicas o los ambientes del pasado. Las relaciones espacio-temporales entre entidades paleobiológicas o entre ambientes geológicos deben ser analizadas y contrastadas respecto a un marco de referencia espacio-temporal o respecto a una escala de tiempo, no respecto al orden de sucesión de unos procesos o de unas entidades utilizadas como referencia.

TEMAS DE TAFONOMÍA

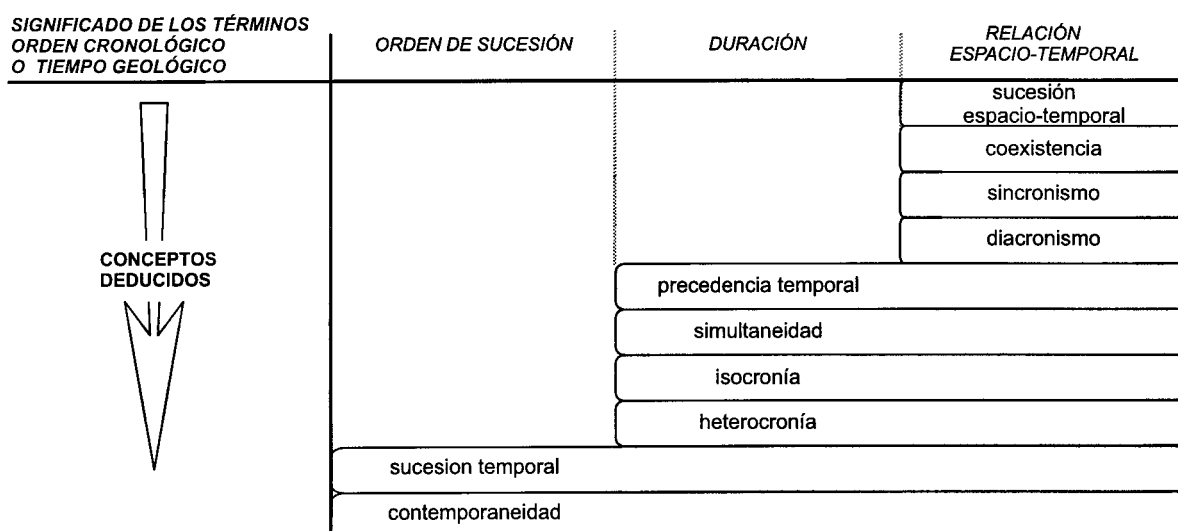


Fig. 53.- Distintos significados de los términos "orden cronológico" o "tiempo geológico". Entendido como orden de sucesión, el orden cronológico permite analizar las relaciones de sucesión temporal (por ejemplo, "anterior a" o "posterior a") y de contemporaneidad. Entendido como duración, el orden cronológico permite analizar las relaciones de sucesión temporal (por ejemplo, la relación de precedencia temporal, "ser de más edad que"), simultaneidad, isocronía (de igual duración), heterocronía (de distinta duración) y contemporaneidad. Entendido como relación espacio-temporal, el orden cronológico permite analizar las relaciones de sucesión espacio-temporal, coexistencia, sincronismo, diacronismo, precedencia temporal, simultaneidad, isocronía, heterocronía, sucesión temporal y contemporaneidad. Por lo tanto, estas tres concepciones del orden cronológico o del tiempo geológico tienen distinta fuerza lógica. Las relaciones espacio-temporales presuponen el concepto de duración y éste a su vez implica el concepto de orden de sucesión, pero la afirmación inversa es falsa. A partir de las relaciones espacio-temporales podemos deducir las duraciones relativas y el orden de sucesión; pero no se pueden inferir duraciones a partir del orden de sucesión, ni se pueden averiguar las relaciones espacio-temporales teniendo en cuenta exclusivamente el orden de sucesión o las duraciones relativas (Fernández López, 1997).

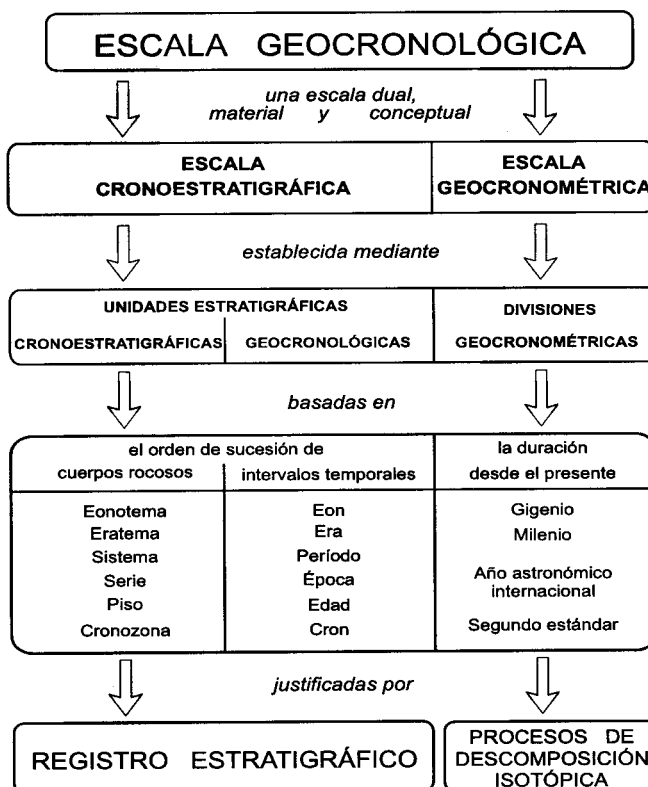


Fig. 54.- La escala geocronológica actual es una escala dual con divisiones cronoestratigráficas y geocronométricas establecidas teniendo en cuenta el orden cronológico del registro estratigráfico y la duración de los procesos de descomposición isotópica (Fernández López, 1987, 1991).

ESCALAS DE TIEMPO GEOLÓGICO

Para elaborar un marco de referencia espacio-temporal con divisiones consecutivas o para elaborar una escala de tiempo es necesario conocer algún proceso continuo e irreversible del que hayan quedado evidencias observables. Un proceso de este tipo ha tenido estadios consecutivos diferentes y estadios sucesivos distintos, aunque su velocidad no haya sido constante. La duración de dicho proceso permite justificar una escala conceptual, en tanto que el orden de sucesión de los resultados observables permite justificar una escala material. De este modo, cualquier referencia espacio-temporal puede ser contrastada con evidencias cronológicas. El desarrollo de la actual escala de tiempo geológico ha requerido el descubrimiento de dos procesos continuos e irreversibles: la evolución orgánica y la descomposición isotópica.

Las escalas geocronométricas se construyen teniendo en cuenta la duración de los procesos de descomposición isotópica y las sucesivas proporciones entre algunos isótopos que componen los minerales. De este modo es posible estimar la antigüedad relativa de algunos minerales y rocas, según el estadio de descomposición isotópica que han alcanzado. Sin embargo, las escalas geocronométricas han de ser contrastadas y calibradas teniendo en cuenta el orden cronológico del registro estratigráfico. Por otra parte, las escalas geocronométricas no permiten averiguar la antigüedad relativa de cualquier cuerpo rocoso del registro geológico; entre otras causas, debido a procesos de retrabajamiento de componentes minerales o de contaminación.

Para construir la actual escala de tiempo geológico, la escala geocronológica, a partir de los datos del registro estratigráfico se utilizan dos escalas: una escala material y otra conceptual (Fig. 54). La escala material es la **escala cronoestratigráfica**, basada en objetos observables y cronológicamente sucesivos agrupados en unidades (las unidades cronoestratigráficas constituidas por cuerpos rocosos temporalmente sucesivos, cuyos límites son definidos mediante estratotipos de límite, los "*golden spikes*"). La escala conceptual es la **escala geocronométrica**, basada en la duración de algunos procesos continuos e irreversibles que permiten distinguir divisiones de tiempo consecutivas (los intervalos temporales de los procesos de descomposición isotópica). Sin embargo, estas escalas geocronológicas no permiten averiguar la edad relativa de los fósiles reelaborados. Las relaciones espacio-temporales entre los fósiles reelaborados o entre las correspondientes entidades paleobiológicas productoras deben ser averiguadas teniendo en cuenta el orden cronológico del registro fósil, no el orden cronológico del registro estratigráfico.

También es importante señalar que la actual escala geocronológica no ha sido establecida mediante unidades o divisiones geocronológicas (cronos, edades, épocas, períodos, eras y eones) sino mediante unidades cronoestratigráficas (cronozonas, pisos, series, sistemas, eratemas y eonotemas) y divisiones geocronométricas (años, milenios o gigenios, por ejemplo). Las llamadas unidades o divisiones geocronológicas, que son los intervalos de tiempo representados por unidades cronoestratigráficas (Fig. 54), no deben ser confundidas con divisiones de escalas conceptuales basadas en la duración de los procesos de descomposición isotópica o de evolución orgánica. Las llamadas unidades y clasificaciones geocronológicas son inferidas a partir de unidades y clasificaciones cronoestratigráficas, y sólo representan el orden cronológico de las sucesivas unidades cronoestratigráficas a partir de las cuales han sido inferidas. En cambio, las divisiones y las escalas de tiempo geológico que se utilizan en la actualidad están basadas en unidades cronoestratigráficas y en divisiones geocronométricas, calibradas entre sí pero justificadas teniendo en cuenta procesos de dos categorías: el desarrollo del registro estratigráfico y los procesos de descomposición isotópica.

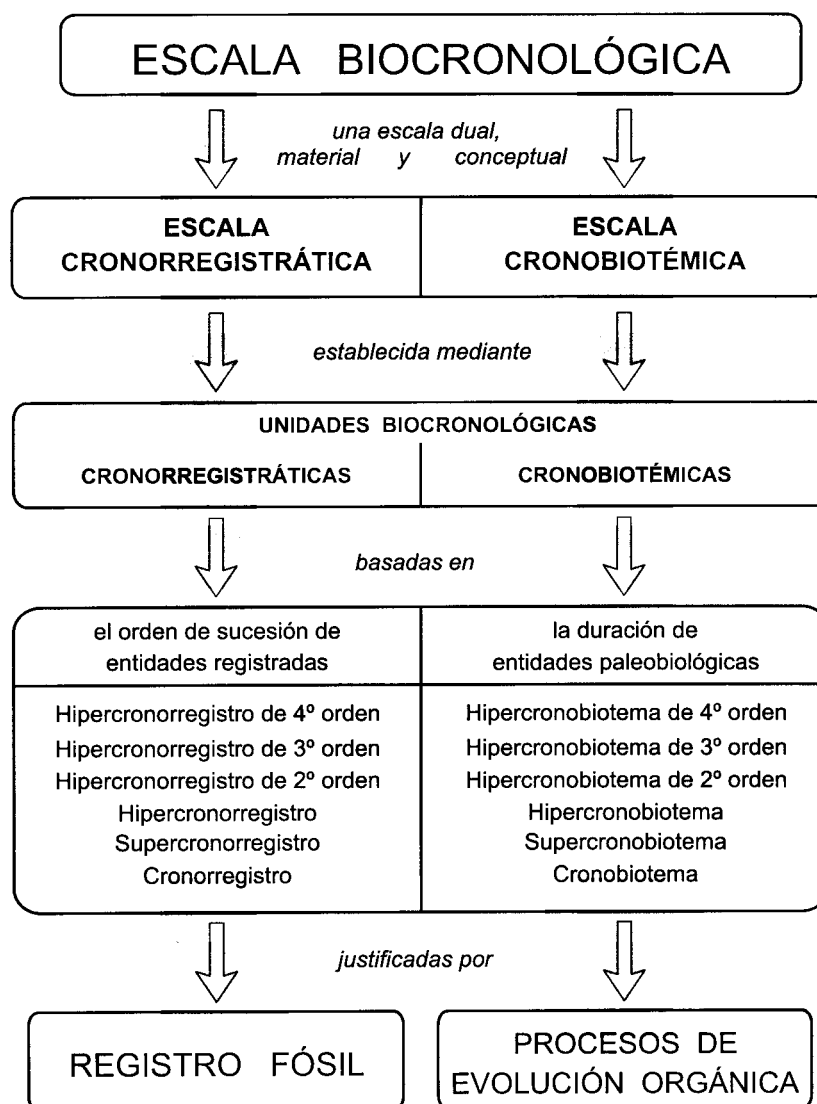


Fig. 55.- Las divisiones de cualquier escala biocronológica han de ser justificadas mediante una escala material o cronorregistrática y una escala conceptual o cronobiotémica. La menor división de la escala cronobiotémica es el intervalo temporal de un cronobiotema: el intervalo temporal de la duración de una o más especies cronológicamente sucesivas. La menor división de la escala cronorregistrática ha de estar justificada por un cronorregistro: un elemento o un conjunto de elementos registrados producidos durante un intervalo temporal concreto. Tanto los cronobiotemas como los cronorregistros pueden ser agrupados para establecer otras unidades paleontológicas, jerarquizadas y más generales (supercronobiotemas, hipercronobiotemas, supercronorregistros e hipercronorregistros) (Fernández López, 1987, 1991, 1997).

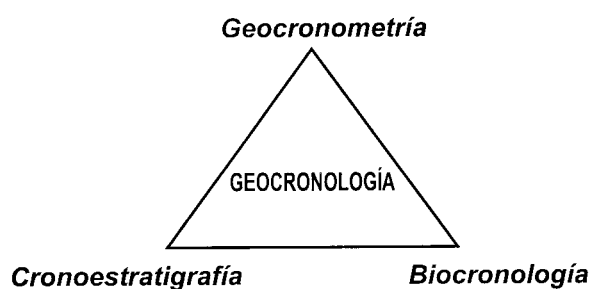


Fig. 56.- La Geocronología integra los datos y las escalas de tiempo desarrolladas por la Geocronometría, la Cronoestratigrafía y la Biocronología (Fernández López, 1997).

ESCALAS DE BIOCRONOLOGÍAS

Una de las tareas necesarias en las investigaciones paleontológicas actuales es inferir las relaciones espacio-temporales entre entidades paleobiológicas, a partir de entidades registradas, para obtener un marco de referencia espacio-temporal en el que puedan ser tratadas las relaciones de parentesco entre las entidades paleobiológicas. Este marco de referencia temporal es una escala biocronológica. Las divisiones de una escala biocronológica, por ser una escala de tiempo, también han de ser establecidas y justificadas mediante dos escalas: una escala material o cronorregistrática y otra conceptual o cronobiotémica (Fig. 55).

En las escalas biocronológicas, la **escala cronorregistrática** ha de estar basada en unidades constituidas por entidades registradas cronológicamente sucesivas, que llamamos cronorregistros. Un **cronorregistro** es un elemento o un conjunto de elementos registrados producidos durante un intervalo temporal concreto. Los cronorregistros comprenden entidades registradas sucesivas, identificadas teniendo en cuenta el orden cronológico de los procesos de fosilización. La **escala cronobiotémica** ha de estar basada en unidades constituidas por entidades paleobiológicas cronológicamente sucesivas, que llamamos cronobiotemas. Un **cronobiotema** es un organismo o un conjunto de organismos que existieron durante un intervalo temporal concreto. La escala cronobiotémica y sus divisiones sólo podrá ser establecida si han ocurrido diferentes acontecimientos evolutivos en un grupo de especies filogenéticamente relacionadas; es decir, cada división de la escala cronobiotémica ha de corresponder al intervalo temporal de la duración de una o más especies temporalmente sucesivas del mismo grupo monofilético. De este modo, el intervalo temporal de un cronobiotema y el del correspondiente cronorregistro es el intervalo de la duración de una especie o de un conjunto de especies del pasado. Las divisiones cronorregistráticas y las divisiones cronobiotémicas de una misma escala biocronológica son calibradas entre sí, pero están justificadas respectivamente por procesos de dos categorías: el desarrollo del registro fósil y los procesos de evolución orgánica.

Siguiendo este procedimiento es posible construir escalas biocronológicas para una cuenca sedimentaria, y averiguar las relaciones espacio-temporales entre las entidades registradas y/o entre las entidades paleobiológicas, incluso a partir de fósiles reelaborados que corresponden a intervalos sin registro estratigráfico. Además, con estas escalas biocronológicas, es posible evaluar el diacronismo de otras unidades paleontológicas (por ejemplo, taxorregistros o taforregistros) o estratigráficas (por ejemplo, biozonas, biohorizontes, ecozonas o tafofacies).

El registro geológico puede ser datado y calibrado mediante escalas geocronométricas, cronoestratigráficas y biocronológicas (Fig. 56). Las escalas geocronométricas tienen valores numéricos estimados teniendo en cuenta los procesos de descomposición isotópica. Las escalas cronoestratigráficas tienen valores nominales determinados teniendo en cuenta el orden de sucesión del registro estratigráfico y otros datos bioestratigráficos, magnetoestratigráficos, quimioestratigráficos, etc. Las escalas biocronológicas tienen valores nominales estimados teniendo en cuenta el orden de sucesión del registro fósil y otros datos tafonómicos y paleobiológicos. Los valores de cada una de estas escalas son establecidos por medio de unidades que pertenecen a diferentes sistemas de clasificación y que agrupan objetos de distinta naturaleza (isótopos, cuerpos rocosos del registro estratigráfico, entidades registradas del registro fósil o entidades paleobiológicas); por tanto, las diferentes escalas obtenidas a partir de cada uno de estos tres campos de investigación contribuyen a desarrollar una escala de tiempo geológico más resolutive y mejor calibrada.

Además del servicio mutuo que se prestan en las calibraciones geocronológicas, también es de señalar la diferente utilidad de la cronoestratigrafía respecto a la biocronología. Las clasificaciones cronoestratigráficas y la escala geocronológica son de máxima importancia para realizar correlaciones temporales entre distintas cuencas sedimentarias o entre distintas áreas biogeográficas; sin embargo, el reconocimiento de cualquier unidad cronoestratigráfica suele plantear muchas dificultades en cualquier

localidad lejana del estratotipo de límite. En cambio, las clasificaciones y las escalas biocronológicas establecidas en cualquier cuenca sedimentaria o área paleobiogeográfica suelen ser más operativas y alcanzan valores mayores de resolución temporal.

En conclusión, las unidades, clasificaciones y escalas desarrolladas por la biocronología deben ser claramente distinguidas de las establecidas en las investigaciones cronoestratigráficas. Estas dos disciplinas científicas deben tener presupuestos lógicos y filosóficos compatibles, pero su cuerpo de conocimientos, su problemática, su metódica, sus objetos de referencia, su dominio de aplicación y sus objetivos son muy distintos.

Para elaborar una escala de tiempo geológico con datos paleontológicos, una escala biocronológica, sólo es necesario disponer de una escala material o cronorregistrática y de una escala conceptual o cronobiotémica. Las unidades de las escalas cronorregistráticas comprenden entidades registradas sucesivas. Las divisiones de las escalas cronobiotémicas corresponden a la duración de una o más especies temporalmente sucesivas del mismo grupo monofilético. Las unidades cronorregistráticas y las divisiones cronobiotémicas de cualquier escala biocronológica son calibradas entre sí, pero están justificadas respectivamente por procesos de dos categorías: el desarrollo del registro fósil y los procesos de evolución orgánica.

8. CICLOS PALEONTOLÓGICOS Y ESTRATIGRAFÍA SECUENCIAL

Los datos estratigráficos y los datos paleontológicos obtenidos del registro geológico, sobre los cambios en la consistencia del sustrato, la tasa de sedimentación, la turbulencia y el grado de oxigenación de las aguas, entre otros, permiten describir e interpretar los cambios paleoambientales que han generado ciclos estratigráficos y ciclos paleontológicos. Los conocimientos paleontológicos proporcionan datos para identificar los ciclos y las discontinuidades del registro estratigráfico. En cambio, los conocimientos estratigráficos proporcionan un sistema conceptual en el que es posible contrastar los ciclos y las discontinuidades del registro fósil. La Estratigrafía Secuencial y la Paleontología Aplicada pueden desarrollar un sistema integrado y predictivo que permita interpretar y contrastar independientemente la continuidad del registro estratigráfico y del registro fósil, así como los efectos de las fluctuaciones paleoambientales.

CICLOS ESTRATIGRÁFICOS Y CICLOS PALEOAMBIENTALES

Los ciclos estratigráficos son el resultado de cambios paleoambientales (por ejemplo, fluctuaciones eustáticas, climáticas y/o tectónicas). Los ciclos estratigráficos y los ciclos paleoambientales son de duración variable (Fig. 57). La Estratigrafía Secuencial reconoce patrones sistemáticos de variaciones relativas del nivel del mar de diferente magnitud, como están representadas por los ciclos estratigráficos de diferente orden. En el registro estratigráfico es posible distinguir secuencias y ciclos estratigráficos de diferente orden, debido a cambios relativos del nivel del mar. Las secuencias estratigráficas elementales, las parasecuencias, los conjuntos de parasecuencias, los sistemas deposicionales, los cortejos sedimentarios, las secuencias deposicionales, los ciclos transgresivos/regresivos y las megasecuencias o los superciclos son términos genéticos de la Estratigrafía, que comprenden cuerpos rocosos del registro estratigráfico.

La continuidad de los ciclos estratigráficos y sus límites puede ser contrastada utilizando criterios bioestratigráficos, biocronológicos, tafonómicos y paleobiológicos. Las discontinuidades del registro estratigráfico pueden imponer truncamientos a los rangos bioestratigráficos de los taxones registrados, y dar lugar al agrupamiento de los datos de primera y última presencia (FAD y LAD, respectivamente). Las lagunas bioestratigráficas y los truncamientos de biozonas (es decir, las lagunas en el registro estratigráfico) pueden ayudar a identificar los límites de las secuencias estratigráficas y permiten estimar su magnitud relativa. Las lagunas registráticas (es decir, las lagunas en el registro fósil) identificadas mediante ammonites tienen por lo general menor amplitud geocronológica que las lagunas estratigráficas contemporáneas, y permiten averiguar con mayor precisión los episodios de emersión regional en las plataformas epicontinentales mesozoicas.

Algunos criterios tafonómicos son útiles para identificar diversos tipos de sustratos sedimentarios y los límites de las secuencias. Por ejemplo, la presencia de restos de organismos neotónicos dispuestos en el sedimento en posición vertical puede implicar la presencia de sustratos blandos o pastosos. En cambio, los restos esqueléticos reorientados en sentido acimutal son comunes en los sustratos firmes y duros. El truncamiento de los fósiles por denudación superficial del sustrato en el que están incluidos proporciona evidencias de discontinuidad estratigráfica.

Los criterios paleobiológicos también son útiles para identificar los cambios en la consistencia de sucesivos sustratos sedimentarios y los límites entre secuencias. Por ejemplo, la presencia de escasos restos de organismos bentónicos dentro de sedimentos laminados puede implicar que dichos sedimentos representan sustratos blandos o pastosos. Las texturas de bioturbación son comunes en los sustratos blandos. Las cavidades de habitación o de morada, tales como *Thalassinoides*, están bien representadas en los sustratos firmes. Las perforaciones y los restos de organismos cementantes son muy útiles para identificar sustratos duros o rocosos. La yuxtaposición de biofacies diferentes proporciona evidencias de discontinuidad estratigráfica.

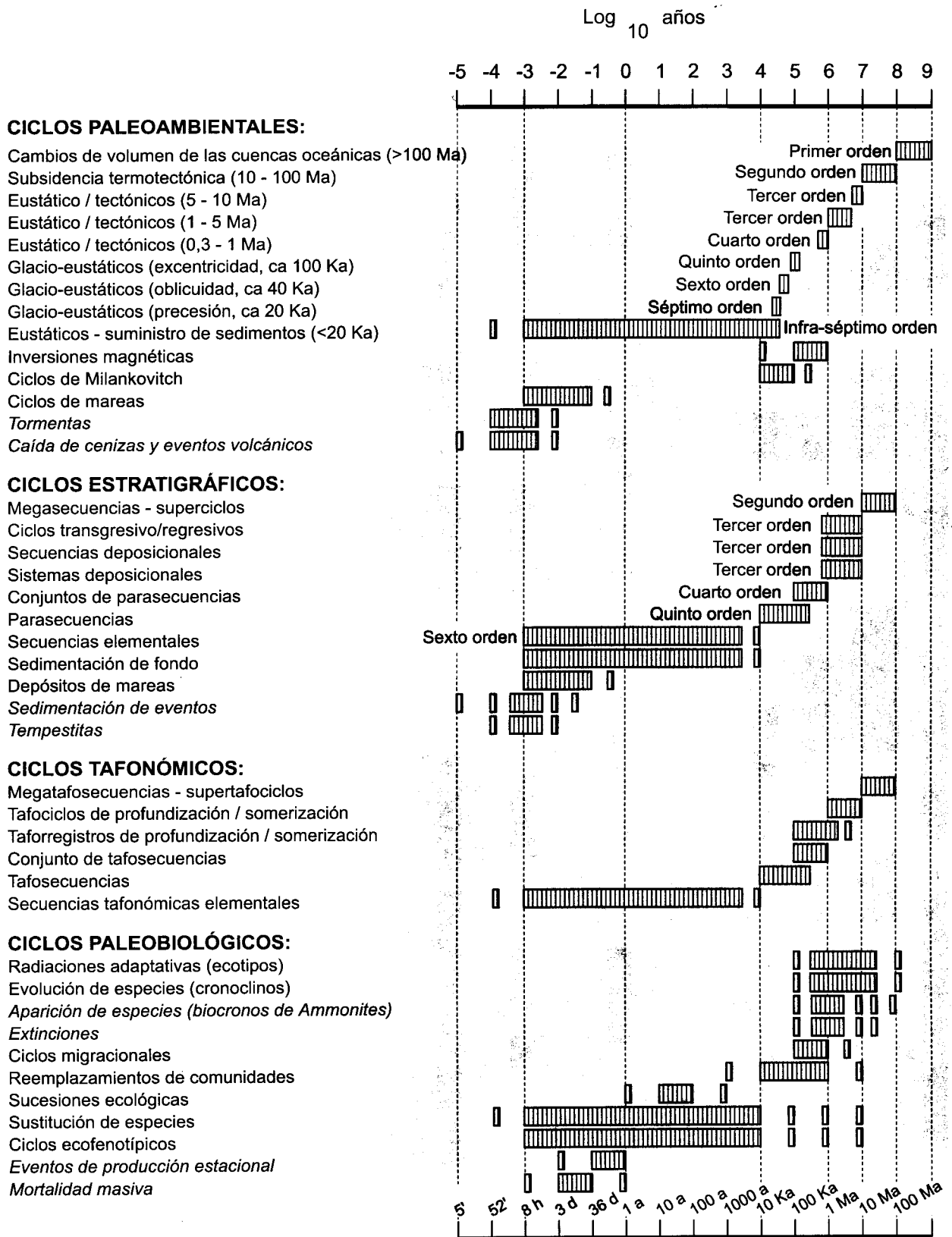


Fig. 57 - Ciclos paleoambientales debidos a cambios relativos del nivel del mar, de diferente orden, en relación con algunos ciclos y procesos distinguidos en Estratigrafía Secuencial y en Paleontología, en las plataformas epicontinentales carbonáticas (Fernández-López, 1999).

CICLOS PALEONTOLÓGICOS

Los ciclos estratigráficos representan fluctuaciones paleoambientales que también ha influido sobre las entidades paleobiológicas y la conservación de sus restos y señales. Por analogía con el modelo desarrollado en Estratigrafía Secuencia, la Paleontología puede proporcionar un modelo que haga referencia a procesos de varias escalas, que corresponden a ciclos paleobiológicos y a ciclos tafonómicos. Los ciclos paleontológicos comprenden ciclos paleobiológicos y ciclos tafonómicos. Los ciclos paleobiológicos comprenden ciclos paleoecológicos, ciclos paleobiogeográficos y ciclos evolutivos.

La identificación de ciclos paleontológicos permite contrastar las diferencias genéticas entre el registro fósil y el registro estratigráfico. El registro estratigráfico y el registro fósil son de diferente naturaleza, y pueden ser estudiados independientemente. El registro fósil puede suministrar datos relevantes sobre paleoambientes y procesos que no han dejado evidencias en el registro estratigráfico. La identificación de ciclos paleontológicos es de máxima importancia para interpretar los ciclos ambientales de las plataformas epicontinentales mesozoicas, porque en dichas áreas son abundantes los fósiles reelaborados que corresponden a intervalos geológicos de los cuales no se ha conservado registro estratigráfico.

Los modelos de tafofacies intentan establecer las relaciones entre las características tafonómicas de los depósitos fosilíferos y los parámetros ambientales. Los diferentes atributos tafonómicos de los fósiles a lo largo de los ciclos estratigráficos son altamente predecibles debido a la dependencia del estado de conservación de los fósiles respecto a la tasa de sedimentación y la turbulencia del ambiente externo.

Como resultado de las fluctuaciones ambientales cíclicas, las sucesivas asociaciones registradas de una región particular o de una cuenca sedimentaria pueden mostrar variaciones cíclicas en sus características tafonómicas. Las condiciones que posibilitan la estabilización, la transformación y la replicación de los restos biogénicos y de las señales de actividad biológica pueden aparecer de manera cíclica. En particular, algunas variaciones en el estado de conservación y la distribución de las asociaciones registradas en las plataformas epicontinentales carbonáticas permiten identificar ciclos tafonómicos que son el resultado de cambios relativos del nivel del mar. Un **ciclo tafonómico** comprende dos o más asociaciones-registradas sucesivas que presentan variaciones cíclicas en sus propiedades tafonómicas, como un resultado de un ciclo paleoambiental. Las secuencias tafonómicas elementales, las tafosecuencias, los conjuntos de tafosecuencias, los taforregistros de profundización/somerización, los tafociclos de profundización/somerización, las megatafosecuencias y los supertafociclos son términos genéticos de Tafonomía que comprenden elementos conservados, poblaciones tafónicas o asociaciones conservadas del registro fósil.

Algunos patrones de cambio paleobiológico están correlacionados con fluctuaciones paleoambientales ocurridas durante el desarrollo de ciclos estratigráficos. Como un resultado de los ciclos paleoambientales, las sucesivas entidades paleobiológicas de una región particular o de una cuenca sedimentaria pueden mostrar variaciones cíclicas en sus propiedades ecológicas, biogeográficas y/o evolutivas. Un **ciclo paleobiológico** comprende dos o más entidades paleobiológicas sucesivas (*i.e.*, organismos, poblaciones o comunidades) que presentan variaciones cíclicas en sus propiedades ecológicas, biogeográficas o evolutivas, como un resultado de un ciclo paleoambiental. Los ciclos paleobiológicos son términos genéticos que comprenden organismos, poblaciones biológicas y comunidades del pasado. Algunas variaciones de las entidades paleobiológicas en las plataformas epicontinentales carbonáticas posibilitan la identificación de ciclos paleobiológicos que son el resultado de cambios relativos del nivel del mar.

Como respuestas paleoecológicas a las fluctuaciones ambientales ocurren, y pueden ser identificados, ciclos ecofenotípicos, sustituciones de especies, sucesiones ecológicas y reemplazamientos

de comunidades. Una serie gradual de variaciones morfológicas entre los organismos de un mismo grupo taxonómico puede ser producida por modificación no-genética del fenotipo debido a cambios ambientales durante el desarrollo de un ciclo sedimentario. Los cambios ecofenotípicos iterativos de este tipo son ciclos ecofenotípicos que constituyen ciclos paleoecológicos sucesivos.

La sustitución de especies en respuesta a los cambios ambientales puede implicar cambios en la composición taxonómica de las asociaciones y en la abundancia relativa de las (icno-)especies.

El reemplazamiento a largo plazo de comunidades (del orden de decenas o centenas de miles de años) y la deriva lateral del gradiente taxonómico (o *community-level tracking* y *lateral shifting of tracking biotas* in BRETT, 1998; no sucesión ecológica) a menudo implica una predecible distribución recurrente de especies que está relacionada con las variaciones espacio-temporales de las facies. La migración de los cinturones de facies en respuesta a las fluctuaciones del nivel del mar puede suministrar un patrón predecible de reemplazamiento a largo plazo de comunidades durante el desarrollo de ciclos ambientales.

Los patrones de biodispersión pueden estar relacionados con fluctuaciones del nivel del mar. Los principales ascensos del nivel del mar pueden conectar áreas biogeográficas previamente aisladas permitiendo la rápida dispersión de las larvas marinas planctónicas a través de distintas cuencas sedimentarias. Por este motivo, la aparición de especies exóticas dentro de una cuenca sedimentaria y el desarrollo de ciclos migracionales puede estar relacionado con ascensos relativos del nivel del mar. Los episódicos eventos de inmigración en las plataformas epicontinentales someras, relacionados con ascensos del nivel del mar, suelen estar caracterizados por la aparición de organismos estenohalinos y formas neotónicas tales como los ammonites así como de formas bentónicas con larvas planctónicas.

Como respuestas evolutivas a las fluctuaciones paleoambientales ocurren, y pueden ser diferenciados, procesos de especiación, extinción, evolución de las especies y radiaciones adaptativas. En las plataformas epicontinentales, las especiaciones, las extinciones, los cronoclinos y los ecotipos están frecuentemente relacionados con factores tales como las fluctuaciones del nivel relativo del mar, del clima, del grado de oxigenación de las aguas y del suministro de sedimentos que producen ciclos estratigráficos. En las plataformas epicontinentales someras, los bioeventos evolutivos suelen estar asociados con los límites de parasecuencias y los ciclos estratigráficos de tercer orden.

La inundación y profundización de las áreas epicontinentales aumenta el ecoespacio habitable y favorece la especiación de las formas marinas someras así como el desarrollo de radiaciones adaptativas entre los taxones estenotópicos. En las plataformas epicontinentales, las extinciones pueden estar asociadas con reducciones de área y hábitat durante los descensos del nivel del mar, o con eventos anóxicos durante ascensos del nivel del mar. Los eventos de extinción, la aceleración de los procesos evolutivos locales y las migraciones en las plataformas epicontinentales someras pueden deberse a la anoxia de las aguas del fondo alcanzada durante los picos transgresivos.

La evolución filética, los cronoclinos o los cambios evolutivos graduales en los sucesivos miembros de un grupo taxonómico, desde las formas primitivas hasta las formas derivadas, puede ser una respuesta a los cambios ambientales que generan los ciclos estratigráficos. Algunos casos estudiados sirven para documentar los cambios anagenéticos a largo plazo que parecen estar relacionados con el desarrollo de parasecuencias y ciclos transgresivos/regresivos.

Los cambios evolutivos en respuesta a las variaciones de los parámetros ambientales pueden implicar el desarrollo de nuevos ecotipos dentro de un mismo grupo taxonómico. La evolución de especies estenohalinas durante las fases de somerización implica r-selección, lo cual favorece la aparición de pedomorfos, en tanto que los procesos k-selectivos operan durante las fases de profundización y dan lugar a representantes peramórficos.

CICLOSTAFONÓMICOS DE AMMONITES EN PLATAFORMAS EPICONTINENTALES CARBONÁTICAS

Los sedimentos carbonáticos de las plataformas epicontinentales someras están organizados en secuencias de somerización y secuencias de relleno, de espesor métrico o decimétrico, que representan cambios en la profundidad relativa desde ambientes submareales hasta ambientes intermareales o supramareales. Estas secuencias representan variaciones cíclicas de 5° orden, para las que se ha estimado un duración del orden de decenas de miles de años (de 20.000 a 100.000 años) e incluso cientos de miles de años (de 10.000 a 200.000 años).

Las secuencias de somerización en las plataformas externas carbonáticas, y las secuencias tafonómicas positivas, se formaron durante fases de aumento de la turbulencia y disminución de la tasa de sedimentación (Fig. 58). En cambio, las secuencias de relleno de 5° orden y las tafosecuencias negativas se formaron durante fases de turbulencia y tasa de sedimentación decrecientes. En ambientes abiertos, cuando el descenso en la tasa de sedimentación está asociado con aumento de la turbulencia, las asociaciones de ammonites muestran un incremento gradual en la concentración y en la herencia tafonómica. En tales condiciones se intensifican algunos procesos tafonómicos tales como los de biodegradación, encostramiento, relleno sedimentario, mineralización sinsedimentaria, abrasión, bioerosión, disolución sinsedimentaria, fragmentación, reorientación, desarticulación, reagrupamiento y remoción. En cambio, cuando el aumento en la tasa de sedimentación está asociado con disminución de la turbulencia, los mismos procesos tafonómicos llevan a la formación de asociaciones de ammonites con bajos valores de concentración y herencia tafonómica.

Las asociaciones conservadas de ammonites generadas en diferentes ambientes constituyen taforregistros distintos. Cada taforregistro comprende una o más asociaciones conservadas que presentan caracteres tafonómicos distintivos. Los taforregistros y las tafofacies tienen diferente significado. Los taforregistros son unidades que agrupan fósiles. Las tafofacies comprenden cuerpos rocosos del registro estratigráfico. Las asociaciones de ammonites generadas en diferentes fases de estos ciclos ambientales muestran caracteres tafonómicos distintivos y corresponden a taforregistros diferentes. Como se indica en la figura 58, las secuencias de somerización en las plataformas externas carbonáticas, que forman una tafosecuencia positiva y diferentes taforregistros, se formaron durante una fase de turbulencia creciente y de tasa de sedimentación decreciente. Las asociaciones conservadas que se encuentran en tafosecuencias positivas pueden ser agrupadas en tres taforregistros sucesivos: un taforregistro de baja turbulencia (TTB), un taforregistro de turbulencia moderada (TTM) y un taforregistro de alta turbulencia (TTA). Los taforregistros de alta turbulencia predominan en las secuencias de somerización desarrolladas en los ambientes someros y proximales de plataforma. En cambio, los taforregistros de baja turbulencia son frecuentes en las secuencias de somerización desarrolladas en los ambientes profundos y distales de plataforma.

En la parte inferior de una secuencia de somerización completa, en las que se pueden encontrar elementos acumulados y ammonites piritosos, son frecuentes las conchas completas. En esta porción de la secuencia, los ammonites huecos (i.e., que no presentan relleno sedimentario en el fragmocono) y los fragmoconos huecos (i.e., que carecen de septos) son los fósiles dominantes, aunque suelen estar comprimidos por compactación diagenética. La presencia de poblaciones tafónicas de tipo 1 (i.e., compuestas por conchas mono-específicas que presentan distribución de frecuencias de tamaño unimodal asimétrica, con sesgo positivo) es indicativa de producción biogénica autóctona sin signos de selección o clasificación de tamaños por deriva necroplañctónica. Los ammonites resedimentados y reelaborados pasan a ser frecuentes en los términos superiores de estas secuencias, al mismo tiempo que las conchas llegan a estar completamente rellenas de sedimento y tienden a adquirir un patrón de agrupamiento encajado.

Hacia el techo de la secuencia, los procesos de mineralización son más intensos y dominan las poblaciones tafónicas de tipo 3 (i.e., poblaciones compuestas por conchas poliespecíficas, que presentan

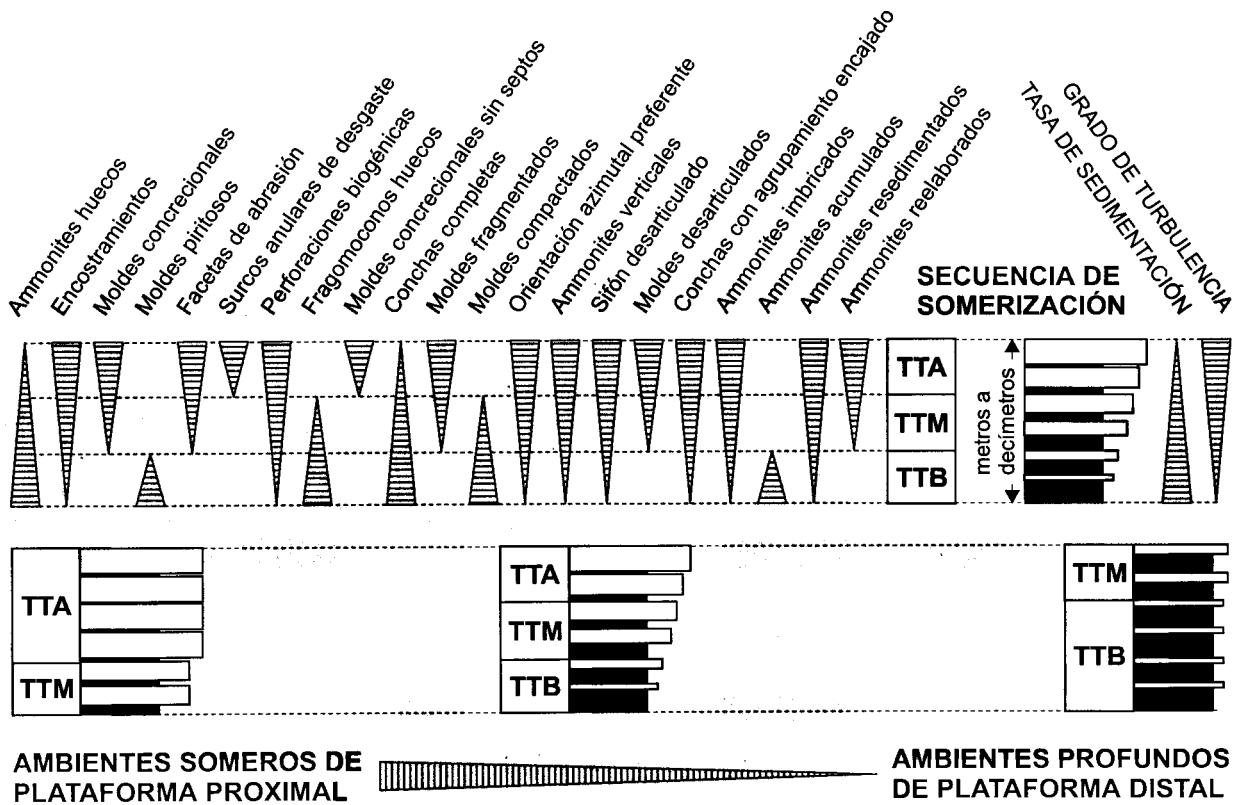


Fig. 58.- Frecuencia de los diferentes caracteres tafonómicos que presentan los ammonites en secuencias de somerización de plataforma carbonática, y que constituyen diferentes taforregistros. TTA= Taforregistro de alta turbulencia. TTM= Taforregistro de moderada turbulencia. TTB= Taforregistro de baja turbulencia (Fernández-López, 1997, 2000)

SECCIONES CONDENSADAS PROXIMALES

- Sedimentos expandidos (e.g., tempestitas)
- Condensación tafonómica alta
- Herencia tafonómica alta
- Grado de empaquetamiento bajo
- Persistencia estratigráfica baja
- Poblaciones tafónicas de tipo 1 ausentes
- Ammonites huecos abundantes
- Relleno sedimentario heterogéneo
- Ammonites reelaborados redondeados
- Perforaciones biogénicas abundantes
- Moldes internos piritosos escasos
- Lagunas bioestratigráficas frecuentes

SECCIONES CONDENSADAS DISTALES

- Sedimentos condensados
- Condensación tafonómica baja o nula
- Herencia tafonómica moderada
- Grado de empaquetamiento alto
- Persistencia estratigráfica alta
- Poblaciones tafónicas de tipo 1 presentes
- Ammonites huecos escasos
- Relleno sedimentario homogéneo
- Ammonites reelaborados angulosos
- Perforaciones biogénicas escasas
- Moldes internos piritosos frecuentes
- Lagunas bioestratigráficas escasas

Fig. 59.- Caracteres diferenciales de las secciones condensadas de áreas proximales y someras respecto a las áreas distales y profundas, en las plataformas carbonáticas, teniendo en cuenta las asociaciones de ammonites (Fernández-López, 1997).

distribuciones de frecuencias de tamaño uni- o polimodales, asimétricas y con sesgo negativo). Los moldes internos concrecionales reelaborados pasan a ser dominantes, y presentan diferentes propiedades distintivas debidas a procesos de abrasión, fragmentación, desarticulación, reorientación y reagrupamiento. Tales elementos reelaborados no presentan señales de deformación por compactación diagenética gravitacional durante la diagénesis temprana. Sin embargo, los elementos reelaborados pueden desarrollar facetas de abrasión formadas antes del enterramiento final. Las conchas de ammonites y los moldes internos concrecionales tienden a producir patrones de agrupamiento imbricado y presentan reorientación acimutal. Pueden estar cubiertos por organismos cementantes y perforaciones biogénicas. Los tubos sifonales suelen estar desarticulados como consecuencia de la intensidad y duración de los procesos bioestratinómicos de biodegradación y disolución. Los molde internos concrecionales estarán también preferencialmente desarticulados a favor de las superficies septales. En el último estadio se forman los moldes internos concrecionales con facetas elipsoidales y surcos anulares de desgaste. Los largos episodios de emersión y erosión favorecen la formación de moldes internos concrecionales sin septos, que resultan de la disolución de los septos y el ulterior relleno de las cavidades con sedimentos.

Las secciones condensadas que se forman en las plataformas carbonáticas muestran diferentes caracteres estratigráficos en los ambientes proximales y someros respecto a los distales y profundos (Fig. 59). Sin embargo, una clara distinción debería hacerse entre la tasa de sedimentación y la tasa de acumulación de sedimentos o velocidad de sedimentación. La **tasa de sedimentación** de un intervalo estratigráfico se calcula dividiendo el espesor de sedimentos por el intervalo temporal total incluyendo las lagunas. Una disminución en la tasa de sedimentación da como resultado una **sección condensada**, en tanto que un aumento en la tasa de sedimentación da como resultado una **sección expandida** o dilatada. En cambio, la **tasa de acumulación de sedimentos** o la velocidad de sedimentación a la que se han formado los materiales de un intervalo estratigráfico puede ser estimada dividiendo el espesor de sedimentos por el intervalo temporal de sedimentación neta positiva. Una disminución en la tasa de acumulación de sedimentos da como resultado un **depósito condensado**, en tanto que un aumento en la tasa de acumulación de sedimentos da como resultado un **depósito expandido**. La distinción entre estos conceptos permite predecir que el grado de condensación sedimentaria y de condensación estratigráfica será mayor hacia las porciones distales de las plataformas, mientras que los procesos de condensación estratigráfica sin condensación sedimentaria presentarán su máxima intensidad y frecuencia en las porciones más someras de las plataformas.

Las asociaciones de ammonites que se forman en las plataformas carbonáticas también muestran diferentes caracteres tafonómicos en los ambientes proximales y someros respecto a los distales y profundos (Fig. 59). Las asociaciones de ammonites de los ambientes proximales y someros alcanzan valores más altos de condensación tafonómica (estimada en unidades cronoestratigráficas o geocronológicas) que las asociaciones de los ambientes distales y profundos. Sin embargo, el grado de herencia tafonómica (estimado por la proporción de elementos reelaborados) puede alcanzar valores del 100% en ambos casos. El grado de empaquetamiento (estimado por la diferencia entre el número de ejemplares y el número de niveles fosilíferos dividido por el número de niveles fosilíferos) y la persistencia estratigráfica (proporción de niveles fosilíferos) presentan valores menores en las áreas proximales que en las distales. Las secciones condensadas de las áreas profundas y distales contienen poblaciones tafónicas de tipo 1. En tales áreas, los fragmoconos suelen estar rellenos de sedimentos homogéneos, y los moldes internos concrecionales presentan superficies de desarticulación y fracturas con márgenes agudos. Los ammonites piritosos son comunes en algunas áreas distales. Por otra parte, en los ambientes proximales son frecuentes las poblaciones tafónicas de tipo 2 o 3, en tanto que las de tipo 1 no están representadas. Los ammonites huecos (*i.e.*, conchas sin relleno sedimentario en el fragmocono) son abundantes, el relleno sedimentario suele ser parcial y heterogéneo, los molde internos reelaborados presentan altos valores de redondez y esfericidad así como frecuentes perforaciones biogénicas, y los ammonites piritosos son escasos. Las sucesiones estratigráficas formadas en las plataformas epicontinentales suelen ser más incompletas que las formadas en las cuencas profundas; sin embargo, a pesar de la abundancia y el amplio rango de las lagunas bioestratigráficas en las secciones condensadas

de las plataformas someras, las lagunas registráticas suelen ser de menor rango que las lagunas estratigráficas.

9. BIBLIOGRAFÍA

- ALCALÁ MARTÍNEZ, L. 1994. *Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses, Teruel: 1-554.
- ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E.G. (eds.) 1991. *Taphonomy. Releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, New York: 560 p.
- ANDREWS, P. 1990. *Owls, caves and fossils*. Natural History Museum, London: 231 p.
- ARRIBAS HERRERA, A. 1999. *Análisis y modelización de la tafonomía del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada) y su estudio comparativo con otras localidades españolas del Plio-Pleistoceno continental*. Tesis Doctoral, Depto. Paleontología, Univ. Complutense de Madrid: 344 p.
- ASSOCIATION PALÉONTOLOGIQUE FRANÇAISE. 1986. Biocoenoses et taphocoenoses. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris*, 8: 149-281.
- BANFIELD, J. B. & NEALSON, K. H. 1997. *Geomicrobiology: interactions between microbes and minerals*. Mineralogical Society of America, Washington D. C.: 448 p.
- BARTELS, C.; BRIGGS, D. E. G. & BRASSEL, G. 1998. *The fossils of the Hunsrück Slate: marine life in the Devonian*. Cambridge University Press, Cambridge: 309 p.
- BARTHEL, K. W. 1994. *Solnhofen: a study in Mesozoic palaeontology*. Cambridge University Press, Cambridge: 236 p.
- BARTHEL, K. W.; SWINBURNE, N. H. M. & CONWAY MORRIS, S. 1990. *Solnhofen: a study in Mesozoic palaeontology*. University Press, Cambridge: 236 p.
- BEHRENSMEYER, A. K. & HILL, A. P. (eds.) 1980. *Fossils in the Making*. Vertebrate Taphonomy and Paleoecology. Univ. Chicago Press, Chicago: 1-338.
- BEHRENSMEYER, A. K. & KIDWELL, S. M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, 11: 105-119.
- BERGER, J.P. & STRASSER, A. (eds.) 1994. Symposium taphonomy: How to be preserved after death? *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 88: 617-720.
- BLASCO SANCHO, F. 1992. *Tafonomía y Prehistoria. Métodos y procedimientos de investigación*. Depto. Ciencias de la Antigüedad (Prehistoria), Univ. Zaragoza: 1-254.
- BLASCO SANCHO, F. 1995. Hombre, fieras y presas. Estudio arqueozoológico y tafonómico del yacimiento del Paleolítico Medio de la Cueva de Gabasa 1 (Huesca). *Monografías Arqueológicas*, 38: 1-205.
- BRAIN, C. K. 1981. *The hunters or the hunted?: an introduction to African cave taphonomy*. University Press, Chicago: 365 p.
- BRETT, C.E. 1995. Sequence stratigraphy, biostratigraphy, and taphonomy in shallow marine environments. *Palaaios*, 10: 597-616.
- BRETT, C.E. 1998. Sequence stratigraphy, paleoecology, and evolution: biotic clues and responses to sea-level fluctuations. *Palaaios*, 13: 241-262.
- BRETT, C.E. & BAIRD, G.C. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaaios*, 1: 207-227.
- BRIGGS, D.E. & CROWTHER, P.R. (eds.) 1990. *Palaeobiology*. A synthesis. 3. Taphonomy. Blackwell Scient. Publ., Oxford: 211-303.
- BRIGGS, D.E.G.; WILBY, P.R.; PÉREZ-MORENO, B.P.; SANZ, J.L. & FREGENAL, M.A. 1997. The mineralization of dinosaur soft tissue in the Lower Cretaceous of Las Hoyas, Spain. *Journal of the Geological Society of London*, 154: 587-588.
- CANFIELD, D.E. & RAISWELL, R. 1991. Pyrite formation and fossil preservation. En: P.A. ALLISON & D.E.G. BRIGGS (eds.). *Taphonomy. Releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, New York: 337-387.
- CARSON, G. A. 1991. Silicification of fossils. En: P.A. ALLISON & D.E.G. BRIGGS (eds.). *Taphonomy. Releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, New York: 455-499.
- DODD, J.R. & STANTON, R.J. 1981. *Paleoecology, Concepts and Applications*. John Wiley & Sons, New York: 1-559.
- DONOVAN, S.K. 1991. *The processes of fossilization*. Belhaven Press, London: 303 p.
- DONOVAN, S. K. & PAUL, C. R. C. 1998. *The adequacy of the fossil record*. John Wiley and Son, Chichester: 312 p.
- EFREMOV, J. A. 1940. Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan-American Geologist*, 74: 81-93.
- EFREMOV, J. A. 1950. Taphonomie et annales géologiques. *Annales du Centre d'Etudes et de Documentation Paléontologiques*, 4 (1953): 1-196.
- FAGERSTROM, J.A. 1964. Fossil communities in paleoecology: their recognition and significance. *Bulletin of the Geological Society of America*, 75: 1197-1216.

- FERNÁNDEZ-JALVO, Y. 1992. *Tafonomía de microvertebrados del complejo cárstico de Atapuerca (Burgos)*. Tesis doctoral Depto. Paleontología, Univ. Complutense Madrid: 1-559.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1982. La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, (Geología), 79 (1981): 243-254.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1984. Nuevas perspectivas de la Tafonomía evolutiva: tafosistemas y asociaciones conservadas. *Estudios Geológicos*, 40 (1983): 215-224.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1985. Criterios elementales de reelaboración tafonómica en ammonites de la Cordillera Ibérica. *Acta Geologica Hispanica*, 19 (1984): 105-116.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1986. Sucesiones paleobiológicas y sucesiones registráticas (nuevos conceptos paleontológicos). *Revista Española de Paleontología*, 1: 29-45.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1987. Unidades registráticas, Biocronología y Geocronología. *Revista Española de Paleontología*, 2: 65-85.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1988a. La Tafonomía: un subsistema conceptual de la Paleontología. *Coloquios de Paleontología*, 41 (1986-1987): 9-34.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1988b. Bioestratigrafía y Biocronología: su desarrollo histórico. *Curso de Conferencias sobre Historia de la Paleontología* (B. MELÉNDEZ, coord., 1987). Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. *Historia de la Ciencia*, Historia de la Paleontología: 185-215.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1989a. La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles. En: *Nuevas tendencias: Paleontología* (Ed. E. AGUIRRE). Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid: 25-45.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1989b. Role of Taphonomy in biostratigraphic and evolutionary interpretations. 28th International Geological Congress, Abstracts:
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1990a. El significado de la autoctonía / aloctonía tafonómica. En: *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización* (Coord. S. FERNÁNDEZ-LÓPEZ). Departamento Paleontología, Univ. Complutense Madrid: 115-124.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. (coord.) 1990b. *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización*. Departamento Paleontología, Universidad Complutense de Madrid: 379 p.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1991a. Taphonomic concepts for a theoretical biochronology. *Revista Española de Paleontología*, 6 (1): 37-49.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1991b. Sistemas tafonómicos: función y evolución. *Revista Española de Paleontología*, n.º Extraordinario: 21-34.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. (coord.) 1992. *Conferencias de la Reunión de Tafonomía y Fosilización*. Editorial Complutense, Madrid: 151 p.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1995. Taphonomie et interprétation des paléoenvironnements. En: *First European Palaeontological Congress, Lyon 1993* M. GAYET & B. COURTINAT, eds.). *Geobios*, M.S. 18: 137-154.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1997a. Ammonites, clinos tafonómicos y ambientes sedimentarios. *Revista Española de Paleontología*, 12: 102-128.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1997b. Fósiles de intervalos sin registro estratigráfico: una paradoja geológica. En: *Registros fósiles e Historia de la Tierra* (E. AGUIRRE, J. MORALES & D. SORIA, eds.). Editorial Complutense, Madrid: 79-105.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1997c. Ammonites, ciclos tafonómicos y ciclos estratigráficos en plataformas epicontinentales carbonáticas. *Revista Española de Paleontología*, 12: 151-174.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1997d. Factores determinantes de la conservación de los ammonites jurásicos. En: *Vida y ambientes del Jurásico* (Eds. J.A. GÁMEZ VINTANED & E. LIÑÁN). Institución "Fernando El Católico", Zaragoza: 137-156.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1997e. Ammonites, taphonomic cycles and stratigraphic cycles in carbonate epicontinental platforms. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 23: 95-136.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1999a. Tafonomía y Fosilización. En: *Tratado de Paleontología* (Ed. B. MELÉNDEZ, 1998). Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid: 51-107.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1999b. Applied palaeontology and sequence stratigraphy in carbonate epicontinental platforms. En: *Links between fossils assemblages and sedimentary cycles and sequences* (Eds. R.B. ROCHA, C.M. SILVA, P.S. CAETANO & J.C. KULLBERG, 1999). Workshop European Palaeontological Association, Lisboa: 9-13.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 2000. Ammonite taphocycles in carbonate epicontinental platforms. En: *Advances in Jurassic Research 2000* (Eds. R.L. HALL & P.L. SMITH). *GeoResearch Forum*, 6: 293-300.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 2000. La naturaleza del registro fósil y el análisis de las extinciones. *Coloquios de Paleontología*, 51: 267-280.

- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & GÓMEZ, J.J. 1990. Utilidad sedimentológica y estratigráfica de los fósiles reelaborados. En: *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización* (S. FERNÁNDEZ-LÓPEZ, coord.). Departamento Paleontología, Univ. Complutense Madrid: 125-144.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & MELÉNDEZ, G. 1994. Abrasion surfaces on inner moulds of ammonites as palaeobathymetric indicators. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 110, 29-42.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & MELÉNDEZ, G. 1995. Taphonomic gradients in Middle Jurassic ammonites of the Iberian Range (Spain). In M. Gayet & B. Courtinat (eds.): *First European Palaeontological Congress, Lyon 1993*. *Geobios*, M.S. 18: 155-165.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & MELÉNDEZ, G. 1996. Phylloceratina ammonoids in the Iberian Basin during the Middle Jurassic: a model of biogeographical and taphonomic dispersal related to relative sea-level changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 120, 291-302.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & MOUTERDE, R. 1997. Observations taphonomiques et paléoécologiques sur l'association d'ammonites de l'Horizon à Gervillii (Bajocien inférieur) de Tendron (Cher, France). *Cahiers de l'Université Catholique de Lyon*, 10: 147-157.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S.; DUARTE, L.V. & HENRIQUES, M.H.P. 1999. Reelaborated ammonites as indicator of condensed deposits from deep marine environments. Case study from Lower Pliensbachian limestones of Portugal. En: *Links between fossils assemblages and sedimentary cycles and sequences* (Eds. R.B. ROCHA, C.M. SILVA, P.S. CAETANO & J.C. KULLBERG, 1999). Workshop European Palaeontological Association, Lisboa: 42-46.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S.; HENRIQUES, M.H.; LINARES, A.; SANDOVAL, J. & URETA, M.S. 1999. Aalenian *Tmetoceras* (Ammonoidea) from Iberia: taphonomy and palaeobiogeography. En: *Cephalopods - Present and past* (Eds. F. OLÓRIZ & F.J. RODRÍGUEZ TOVAR, 1998). Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York: 395-417.
- FISCHER, J.C. & GAYRARD-VALY, Y. 1977. *Faszination in Stein. Die schönsten Fossilien in Farbe*. Herder, Freiburg: 1-200.
- FLESSA, K.W. (ed.) 1987. *Paleoecology and taphonomy of recent to pleistocene intertidal deposits Gulf of California*. Paleontological Society, Washington: 237 p.
- FLESSA, K. W.; CUTLER, A. H. & MELDAHL, K. H. 1993. Time and taphonomy; quantitative estimates of time-averaging and stratigraphic disorder in a shallow marine habitat. *Paleobiology*, 19: 266-286.
- FREGENAL MARTÍNEZ, M.A. 1998. *Análisis de la cubeta sedimentaria de Las Hoyas y su entorno paleogeográfico (Cretácico Inferior, Serranía de Cuenca)*. *Sedimentología y aspectos tafonómicos del yacimiento de Las Hoyas*. Tesis Doctoral. Depto. Estratigrafía, Univ. Complutense de Madrid: 354.
- FÜRSICH F. T. & ABERHAN M. 1990. Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis. *Lethaia*, 23: 143-152.
- FÜRSICH F. T. & OSCHMANN W. 1993. Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic of Kachchh, western India. *Jour. Geol. Soc. London*, 150: 169-185.
- GALL, J. C. & GRAUVOGEL-STAMM, L. (coord.) 1992. *Taphonomy: Processes and products*. EPA Workshop, Strasbourg: 85 p.
- GOLDRING, R. 1991. *Fossils in the field: information potential and analysis*. Longman Scientific & Technical, Harlow: 218 p.
- GÓMEZ, J.J. & FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1994. Condensation processes in shallow platforms. *Sedimentary Geology*, 92, 147-159.
- HAGLUND, W.D. & SORG, M.H. (eds.) 1997. *Forensic taphonomy. The postmortem fate of human remains*. CRC Press, Washington: 636 p.
- JABLONSKI, D.; GOULD, S.J. & RAUP, D.M. 1986. The nature of the fossil record: a biological perspective. In: *Patterns and processes in the history of life*. D.M. RAUP & D. JABLONSKI, Eds. págs. 7-22. Springer Verlag. Berlin.
- JANIN, B. T. 1983. *Osnovy Tafonomii*. Nedra, Moscow, 1-184.
- JOHNSON, R.G. 1960. Models and methods for analysis of the mode of formation of fossil assemblages. *Bulletin of the Geological Society of America*, 71: 1075-1086.
- KIDWELL, S. M. 1986. Models for fossil concentrations: paleobiologic implications. *Paleobiology*, 12: 6-24.
- KIDWELL, S. M. & BEHRENSMEYER, A. K. 1988. Overview: ecological and evolutionary implications of taphonomic processes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63: 1-14.
- KIDWELL, S.M. & BEHRENSMEYER, A.K. (eds.) 1993. *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*. The Paleontological Society, Knoxville, Tennessee: 302 p.
- 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. & JABLONSKI, D. 1983. Taphonomic Feedback. Geological Consequences of Shell Accumulation. En: *Biotic Interactions in recent and fossil benthic communities*. (Eds. M. J. S. Tevesz & P. L. McCall). Plenum Press, New York: 195-248.
- KIDWELL, S.M., FÜRSICH, F.T. & AIGNER, TH. 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, 1: 228-238.
- KOCH, C.P. 1989. *Taphonomy: a bibliographic guide to the literature*. Institute for Quaternary Studies, Maine: 1-67.
- KOWALEWSKI, M. 1996. Time-averaging, overcompleteness, and the geological record. *The Journal of Geology*, 104: 317-326.
- KRASSILOV, V.A. 1975. Paleocology and terrestrial plants: basic principles and techniques. John Wiley & Sons, New York: 1-283.
- LAWRENCE, D. R. 1968. Taphonomy and Information losses in fossil Communities. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 79: 1315-1330.
- LAWRENCE, D. R. 1971. The nature and structure of Paleocology. *J. Paleontology*, 45: 593-607.
- LAWRENCE, D.R. 1979. Taphonomy. Biostratigraphy. Diagenesis of fossils - Fossildiagenese. En: *The Encyclopaedia of Paleontology* (Eds. R. W. Fairbridge & D. Jablonski). Hutchinson & Ross, Stroudsburg: 793-799, 99-102, 245-247.
- LÓPEZ MARTÍNEZ, N. & FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1993. *Geological biochronology and temporal correlations*. GEOPREP, Tremp, Lleida: 69 p.
- LYELL, Ch. 1830-1833. *Principles of Geology*, being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by reference to causes now in operation. 3 vols. Murray, London, vol. 1 (1830) 511 p., vol. 2 (1832) 330 p., vol. 3 (1833) 109 p.
- LYMAN, R. L. 1994. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge Manuals in Archaeology, Cambridge: 524 p.
- MAISEY, J. G. 1991. *Santana fossils: an illustrated atlas*. T. F. H., Neptune City: 459 p.
- MARTILL, D. M. & HUDSON, J. D. 1991. *Fossils of the Oxford Clay*. The Palaeontological Association, London: 286 p.
- MARTILL, D. M.; BRITO, P. M. & WENZ, S. 1993. *Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil*. The Palaeontological Association, London: 159 p.
- MARTIN, R.E. 1999. Taphonomy. A process approach. *Cambridge Paleobiology Series*, 4: 1-508.
- MARTÍNEZ-DELCLÒS, X. (ed.) 1991. *Les calcàries litogràfiques del Cretaci inferior del Montsec: deu anys de campanyes paleontològiques*. Institut d'Estudis Ilerdenses, Lérida: 162 p.
- MELÉNDEZ, M. N. 1995. *Las Hoyas: a lacustrine konservat-Lagerstätte Cuenca, Spain: II International Symposium of Lithographic Limestones. Field trip guide book*. Editorial de la Universidad Complutense, Madrid: 89 p.
- MELÉNDEZ HEVIA, G. (coord.). 1997. Tafonomía y fosilización. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 23: 1-300.
- MELÉNDEZ HEVIA, G.; BLASCO SANCHO, M^a.F. & PÉREZ-URRESTI, I. (eds.) 1996. *II Reunión de Tafonomía y Fosilización*. Institución "Fernando el Católico" (CSIC), Zaragoza: 439 p.
- MÜLLER, A. H. 1951. Grundlagen der Biostratonomie. *Abt. dr. Akad. Wiss. Berlin*, 1950: 1-147.
- MÜLLER, A. H. 1963. *Lehrbuch der Paläozoologie*. 1. Allgemeine Grundlagen. C. Die Fossilisationslehre. Fischer, Jena: 17-134.
- MÜLLER, A. H. 1979. Fossilization (Taphonomy). En: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part A, Introduction (Eds. R. A. Robinson and C. Teichert). Geological Society of America & University of Kansas Press, Boulder, Colorado: A2-A78.
- MUNDLOS, R. 1976. *Wunderwelt im Stein. Fossilfunde - Zeugen der Urzeit*. Bertelsmann, Berlin: 1-280.
- OWEN, E. & SMITH, A. B. 1987. *Fossils of the Chalk*. The Palaeontological Association, London: 306 p.
- PAUL, C. 1980. *The natural history of fossils*. Weidenfeld and Nicolson, London: 292 p.
- PAVIA, G. 1994. Taphonomic remarks on d'Orbigny's type-Bajocian (Bayeux, west France). Proceedings 3rd International Meeting on Aalenian and Bajocian Stratigraphy. *Miscellanea del Servizio Geologico Nazionale*, 5: 93-111.
- PINNA, G. (ed. 1988). La testimonianza dei fossili. *Le Scienze*, 42: 1-96.
- POINAR, J. G. O. 1992. *Life in amber*. University Press, California: 350 p.
- POINAR, JR. G. O. & POINAR, R. 1994. *The quest for life in amber*. Addison-Wesley, Reading: 219 p.
- RESTALLACK, G. 1984. Completeness of the rock and fossil record: some estimates using fossil soils. *Paleobiology*, 10: 59-78.
- RICHTER, R. 1928. Aktuopaläontologie und Paläobiologie, eine Abgrenzung. *Senckenbergiana*, 10, 285-292.
- RICHTER, R. 1929. Gründung und Aufgaben der Forschungsstelle für Meeresgeologie "Senckenber" in Wilhelmshaven. *Natur und Museum*, 59- 1-30.

- ROCHA, R.; SILVA, C.M.; CAETANO, P.S. & KULLBERG, J.C. (eds.) 1999. *Links between fossil assemblages and sedimentary cycles and sequences*. EPA Workshop, Lisboa: 1-152.
- RUDWICK, M.J.S. 1972. The meaning of fossils. Episodes in the History of Palaeontology. Macdonald-Elsevier, New York-Amsterdam: 1-287.
- SCHAAL, S.; ZIEGLER, W. & SHAFFER-FEHRE, M. 1992. *Messel: an insight into the history of life and of the earth*. Clarendon Press, Oxford: 322 p.
- SCHÄFER, W. 1962. *Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee*. W. Kramer, Frankfurt am Mainz: 1-666.
- SCHOPF, J. M. 1975. Modes of fossil preservation. *Review of Paleobotany and Palynology*, 20: 27-53.
- SCHWARCZ, H. P.; HEDGES, R. E. M. & IVANOVICH, M. (eds.) 1989. First International Workshop on fossil bone. *Applied Geochemistry*, 4: 1-343.
- SEILACHER A., 1973 - Biostratigraphy: The sedimentology of biologically standardized particles. In GINSBURG R.N. (ed.): *Evolving concepts in Sedimentology*. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 159-177.
- SEILACHER, A. 1984. Sedimentary structures tentatively attributed to seismic events. *Marine Geology*, 55: 1-12.
- SEILACHER, A. 1995. Black-Shale Models: an observational approach. *Europal*, 8: 23-25.
- 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.
- SHIPMAN, P. 1981. *Life history of a fossil: an introduction to taphonomy and paleoecology*. Harvard University Press, Cambridge: 222 p.
- SIMKISS, K. & WILBUR, K.M. 1989. *Biom mineralization: cell biology and mineral deposition*. Academic Press, San Diego: 337 p.
- SIMPSON, G. G. 1960. The History of Life. En: S. TAX (ed.). *Evolution after Darwin*. 1. The Evolution of life. Univ. Chicago Press, Chicago: 11 7-180.
- SIMPSON, G. G. 1983. *Fósiles e Historia de la Vida*. Labor, Barcelona: 240 p.
- SPEYER, S.E. & BRETT, C.E. 1988. Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63: 225-262.
- WASMUND, E. 1926. Biocoenose und Thanatocoenose. Biosoziologische Studie über Lebensgemeinschaften und Totengesellschaften. *Arch. Hydrobiol.* 17: 1-116.
- WEIGELT, J. 1927. Über Biostratonomie. *Der Geologe*, 42: 1069-1076.
- WHITTINGTON, H.B. 1985. *The Burgess shale*. Yale University Press, New Haven: 151 p.
- WHITTINGTON, H.B. & CONWAY MORRIS, S. (Eds. 1985). Extraordinary Fossil Biotas: their ecological and evolutionary significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B311: 1-192.
- WIGNALL, P. W. 1994. Black shales. *Oxford Monographs on Geology and Geophysics*, 30: 1-127.
- WILSON, M.V.H. 1988. Taphonomic processes: information loss and information gain. *Geoscience Canada*, 15: 131-148.

10. ATRIBUTOS PALEONTOLÓGICOS DE INTERÉS TAFONÓMICO

A modo de clave, para concluir estos temas, enumeramos a continuación algunos atributos de los elementos y de las asociaciones conservadas de interés en las interpretaciones tafonómicas.

1.- Atributos de los elementos conservados.

1.1.- *Ubicación* (situación geográfica y posición estratigráfica):

- * Elemento *in situ* o *ex situ*.

1.2.- *Determinación anatómica*:

- * Componentes anatómicos representados.

1.3.- *Determinación paleoicnológica* (estructura biogénica, coprolito, gastrolito, otros; estructura de bioturbación, perforación; epirrelieves, endorrelieves, hiporrelieves; huella de reptación o de arrastre, de apoyo, de nutrición, de habitación, señal de fuga, otros).

1.4.- *Determinación taxonómica*:

- * Señales de otros grupos (para)taxonómicos que porta cada elemento conservado (cementantes, perforantes, bioturbadores, descomponedores, otros).

1.5.- *Determinación tafonómica* (resto transformado, molde interno, molde externo, impronta, señal, otros).

1.6.- *Determinación paleoecológica*:

- * Estadio de desarrollo y edad del organismo (individuo) productor.
- * Modo de vida y hábitos del organismo (individuo) productor (marino, no-marino; nectónico, planctónico, pseudoplanctónico, bentónico; epibentónico (sésil o vágil), endobentónico; autótrofo, consumidor; descomponedor, saprófago, carroñero, parásito, limívoro, suspensívoro, detritívoro, herbívoro, carnívoro, otros).

1.7.- *Composición química, mineralógica y petrológica actual*:

- * Componentes químicos (orgánicos, inorgánicos; carbonáticos, silíceos, fosfáticos, otros).
- * Componentes minerales (calcita, dolomita, cuarzo, pirita, marcasita, "limonita", hematites, ópalo, yeso, glauconita, apatito, siderita, otros).
- * Componentes petrológicos (carbonosos, precipitados, clásticos, otros).

1.8.- *Composición química y mineralógica original*:

- * Componentes químicos (orgánicos, inorgánicos; carbonáticos, silíceos, fosfáticos, otros).
- * Componentes minerales (aragonito, calcita magnesiana, calcita, ópalo, apatito, otros).

1.9.- *Morfología actual*:

- * Tamaño.
- * Forma (esfericidad, redondez, ornamentación, otros).
- * Estructura (tipo de componentes, porosidad, otros) y distribución de las diferentes partes.
- * Microestructura (tipos de componentes microestructurales y su distribución, otros).
- * Semejanzas y diferencias respecto a la morfología original.

1.10.- *Grado de biodegradación-descomposición*:

- * Presencia de fósiles químicos (prótidos, lípidos, glúcidos, otros).
- * Evidencias de partes blandas, órganos o estructuras histológicas.
- * Evidencias del color original.
- * Señales de desgasificación.
- * Evidencias de momificación (por congelación, desecación, curtido, saponificación, otros).

1.11.- *Grado de carbonificación*:

- * Composición, textura y distribución de la materia carbonosa.
- * Concentración de carbono orgánico.
- * Color de la luz transmitida, reflectancia y fluorescencia.
- * Presencia de pirofusinita.
- * Presencia de grafito.

1.12.- *Grado de encostramiento o inclusión*:

- * Composición, textura y distribución del encostramiento.
- * Ambiente y tiempo necesarios para la formación del encostramiento o inclusión.

1.13.- *Grado de relleno sedimentario*:

- * Composición, textura y distribución del relleno sedimentario.
- * Forma y distribución de las cavidades sin relleno sedimentario.
- * Relaciones entre relleno y matriz sedimentaria.

TEMAS DE TAFONOMÍA

1.14.- *Grado de mineralización:*

- * Composición, textura y distribución de los componentes minerales.
- * Evidencias de cementación (permineralización, persistencia de estructuras histológicas, formación de concreciones o cavidades cementadas).
- * Evidencias de neomorfismo (recristalización o inversión).
- * Evidencias de reemplazamiento (anillos de beekita, minerales de neoformación, otras).
- * Forma y distribución de las cavidades actuales.
- * Ambiente, tiempo de formación y edad relativa de las distintas fases de mineralización (bioestratinómicas, fosildiagenéticas, recientes, otras).

1.15.- *Grado de abrasión:*

- * Forma y distribución de las facetas de desgaste.
- * Señales de rodamiento o pulido (cambios en esfericidad y redondez).

1.16.- *Grado de bioerosión:*

- * Tipo y distribución de las señales de bioerosión (arañazos, estrías, rasguños, muescas, cortaduras, perforaciones, otras; determinación paleoicnológica).
- * Determinación paleoecológica de los agentes bioerosivos.
- * Ambiente, tiempo de formación y edad relativa de las señales de bioerosión (bioestratinómicas, fosildiagenéticas, recientes, otras).

1.17.- *Grado de disolución:*

- * Superficies corroídas y porciones disueltas.
- * Componentes estructurales disueltos.
- * Señales de disolución bajo presión (estilolitos, partículas con contactos suturados, duplicación de suturas, otras).
- * Ambiente y edad relativa de las distintas fases de disolución (bioestratinómicas, fosildiagenéticas, recientes, otras).

1.18.- *Grado de maceración:*

- * Forma y distribución original de los componentes microestructurales disgregados.

1.19.- *Grado de distorsión mecánica:*

- * Tipo, orientación y distribución de las deformaciones discontinuas (grietas, escamas, fisuras y fracturas).
- * Tipo, orientación y distribución de las deformaciones continuas (superficies corrugadas, arrugas, pliegues, encorvamientos, torsiones, compresiones, acortamientos y estiramientos).
- * Evidencias de colapso gravitatorio.
- * Evidencias de compresión litostática (homogénea, heterogénea; orientación y número de componentes del esfuerzo mecánico).
- * Moldes compuestos.
- * Evidencias de deformación tectónica (homogénea, heterogénea; orientación y número de componentes del esfuerzo mecánico).
- * Evidencias de descompresión litostática (homogénea, heterogénea; orientación y número de componentes del esfuerzo mecánico).
- * Evidencias de deformación sinsedimentaria o de deslizamiento lateral de la matriz sedimentaria (homogénea, heterogénea; orientación y número de componentes del esfuerzo mecánico).
- * Ambiente, tiempo de formación y edad relativa de las deformaciones (bioestratinómicas, fosildiagenéticas, recientes, otras).

1.20.- *Orientación:*

- * Posición respecto al sustrato (original, modificada; de equilibrio mecánico, forzada; orientación de la superficie convexa).
- * Orientación azimutal.
- * Inclinación.
- * Disposición relativa de las partes.

1.21.- *Grado de desarticulación* (desconexión y separación de componentes):

- * Estado de desarticulación (porcentaje de componentes desarticulados, grado de separación entre componentes, otros).
- * Patrón de desarticulación (orden temporal de desarticulación).
- * Ambiente y edad relativa de las distintas fases de desarticulación (bioestratinómicas, fosildiagenéticas, recientes, otras).

1.22.- *Grado de dispersión* (separación y diseminación de componentes):

- * Integridad esquelética (porcentaje de componentes representados).
- * Proporción entre componentes pares (valvas, huesos, otros).

- * Estado de desintegración (porcentaje de componentes en posición modificada o ausentes).
 - * Patrón de desintegración (orden temporal de dispersión o destrucción de componentes).
- 1.23.- *Grado de reagrupamiento*
- * Patrón de distribución de los componentes esqueléticos (original, modificado; agrupado, uniforme, al azar; explicitar la escala de análisis).
 - * Patrón de agrupamiento de los componentes (original, modificado; imbricado, en cadena, en punta de flecha, en forma de "T", encajado, otros).
 - * Geometría del agrupamiento (pavimento, cordón, lenticular, otros).
- 1.24.- *Grado de remoción* (resedimentación y/o reelaboración):
- * Estado mecánico de conservación (acumulado, resedimentado, reelaborado).
 - * Grado de autoctonía/aloctonía.
- 1.25.- *Estructura temporal:*
- * Orden de sucesión de las transformaciones experimentadas (bioestratinómicas, fosildiagnéticas).
 - * Carácter démico o adémico del organismo (individuo) productor.
 - * Tendencias en las transformaciones experimentadas por los representantes del mismo grupo taxonómico.
 - * Patrón de desarrollo de cada grupo tafonómico.
- 2.- Atributos de las asociaciones conservadas.**
- 2.1.- *Situación geográfica del área de estudio y contexto estratigráfico.*
- 2.2.- *Número de elementos identificados.*
- 2.3.- *Tamaño de la asociación* (número de elementos registrados que componen la asociación).
- 2.4.- *Diversidad anatómica:*
- * Diversidad y frecuencia relativa de los componentes anatómicos representados en la asociación.
 - * Diversidad y frecuencia relativa de los componentes anatómicos representados de cada taxón.
 - * Diversidad y frecuencia relativa de los componentes anatómicos originales de cada taxón.
 - * Semejanzas y diferencias entre la diversidad anatómica actual y la posible diversidad anatómica original de cada taxón.
- 2.5.- *Diversidad taxonómica:*
- * Número de elementos registrados de cada taxón.
 - * Número mínimo de organismos (individuos) representados de cada taxón (estimado por el número de elementos de la porción anatómica más frecuente).
 - * Diversidad y frecuencia relativa de los taxones representados, estimada por el número de elementos registrados (asociación monotípica, politípica).
 - * Diversidad y frecuencia relativa de los taxones representados, estimada por el número mínimo de organismos (individuos) representados (asociación monotípica, politípica).
 - * Grupos taxonómicos dominantes.
 - * Proporción entre el número de elementos registrados y el de taxones representados.
 - * Proporción entre el número de individuos (organismos) y el de taxones representados.
- 2.6.- *Diversidad tafonómica:*
- * Diversidad y frecuencia relativa de los distintos tipos de fósiles (restos transformados, moldes internos, moldes externos, impresiones, señales, otros).
 - * Diversidad y frecuencia relativa de estados mecánicos de conservación (elementos acumulados, resedimentados, reelaborados).
 - * Grado de remoción (porcentaje de elementos reelaborados o resedimentados).
 - * Grado de herencia tafonómica (porcentaje de elementos reelaborados).
 - * Grado de condensación tafonómica (en unidades cronológicas).
 - * Grado de autoctonía (porcentaje de elementos autóctonos).
- 2.7.- *Diversidad morfológica:*
- * Diversidad morfológica (en tamaño y forma) y frecuencia relativa de las distintas clases de elementos registrados (asociación heteromérica, isomérica).
 - * Semejanzas y diferencias respecto a la posible diversidad morfológica original.
 - * Evidencias de selección y clasificación de elementos en función de su tamaño, forma y/o peso específico.
- 2.8.- *Diversidad y equitabilidad paleoecológica:*
- * Estadios de desarrollo representados de cada taxón.
 - * Espectro de edad de los elementos registrados de cada taxón.
 - * Proporción entre individuos jóvenes y adultos representados de cada taxón.
 - * Proporción entre dimorfos sexuales representados de cada taxón.

TEMAS DE TAFONOMÍA

- * Homogeneidad paleoecológica de los organismos (individuos) productores (marinos, no-marinos; nectónicos, planctónicos, pseudoplanctónicos, bentónicos; epibentónicos (sésiles o vágiles), endobentónicos; autótrofos, consumidores; descomponedores, saprófagos, carroñeros, parásitos, limívoros, suspensívoros, detritívoros, herbívoros, carnívoros, otros).
 - * Coherencia paleoecológica de la asociación (explicitar las incoherencias).
 - * Grado de ademia (porcentaje de individuos académicos representados en la asociación).
- 2.9.- *Diversidad química, mineralógica y petrológica actual:*
- * Diversidad química y frecuencia relativa de los elementos registrados (orgánicos, inorgánicos; carbonáticos, silíceos, fosfáticos, otros).
 - * Diversidad mineralógica y frecuencia relativa de los elementos registrados (calcíticos, dolomíticos, de cuarzo, piritita, marcasita, "limonita", hematites, ópalo, yeso, glauconita, apatito, siderita, otros)
 - * Diversidad petrológica y frecuencia relativa de los elementos registrados (carbonosos, precipitados, clásticos, otros).
- 2.10.- *Diversidad mineralógica y química original:*
- * Diversidad mineralógica o química y frecuencia relativa de los grupos taxonómicos productores (con esqueleto de aragonito, calcita magnesiana, calcita, ópalo, apatito, otros).
- 2.11.- *Distribución espacial:*
- * Distribución geográfica de los elementos identificados.
 - * Ámbito de, o área ocupada por, la asociación (ubicación, extensión y geometría).
 - * Patrón de distribución de los elementos (agrupado, uniforme, al azar; explicitar la escala de análisis).
 - * Abundancia, densidad regional o coeficiente de saturación, de la asociación (número de elementos registrados por unidad de superficie o de volumen del área de estudio, ocupada o no por la asociación).
 - * Densidad de la asociación (número de elementos registrados por unidad de superficie o de volumen en el área ocupada por la asociación).
 - * Concentración de elementos (volumen de los elementos registrados por unidad de volumen de los cuerpos rocosos).
 - * Proximidad de empaquetamiento (número de elementos registrados que están en contacto con otros por unidad de superficie o de volumen).
 - * Densidad de empaquetamiento (volumen ocupado por los elementos registrados respecto al volumen total del cuerpo rocoso).
 - * Ámbito específico o área ocupada por los representantes de cada grupo taxonómico (ubicación, extensión y geometría).
 - * Extensión relativa de los ámbitos específicos (grupos tafonómicos eurícoros, estenocoros).
 - * Abundancia específica (número de elementos registrados de un determinado taxón por unidad de superficie o de volumen del área de estudio, ocupada o no por el taxón).
 - * Densidad específica (número de elementos registrados de un determinado taxón por unidad de superficie o de volumen en el área ocupada por ellos).
 - * Estado de agregación relativo de cada grupo tafonómico (subagrupados, hiperagrupados).
- 2.12.- *Gradientes tafonómicos* (variaciones laterales y/o verticales de los atributos tafonómicos de los elementos registrados): variaciones morfológicas, por biodegradación-descomposición, carbonificación, encostramiento o inclusión, relleno sedimentario, mineralización, abrasión, bioerosión, disolución, maceración, distorsión mecánica, reorientación, desarticulación, dispersión, reagrupamiento o remoción.
- 2.13.- *Clinos tafonómicos* (variaciones espaciales de los atributos tafonómicos de los elementos conservados del mismo grupo tafonómico): morfológicas, por biodegradación-descomposición, carbonificación, encostramiento o inclusión, relleno sedimentario, mineralización, abrasión, bioerosión, disolución, maceración, distorsión mecánica, reorientación, desarticulación, dispersión, reagrupamiento o remoción.
- 2.14.- *Estructura temporal de la asociación:*
- * Similitud entre los ámbitos específicos, el ámbito de la asociación registrada y el biotopo de los grupos taxonómicos productores.
 - * Orden de sucesión de las modificaciones experimentadas por la asociación (bioestratinómicas, fosildiagenéticas).
- 2.15.- *Ciclos tafonómicos* (variaciones cíclicas en las propiedades tafonómicas de las sucesivas asociaciones registradas, como resultado de ciclos paleoambientales).

11. GLOSARIO

- abrasión.** Acción y efecto de desgastar por fricción, que resulta en la pérdida de materiales superficiales. [*abrasion*].
- abundancia específica.** Número de elementos registrados de un determinado taxón por unidad de superficie o de volumen en el área de estudio, ocupada o no por ellos. [*abundance*].
- abundancia estratigráfica** de un taxón. Número de elementos registrados del taxón, por unidad de superficie o de volumen, en un intervalo estratigráfico. [*stratigraphic abundance*].
- actitud.** Posición de un elemento conservado respecto al sustrato. [*attitude*].
- abundancia tafonómica.** Número de elementos conservados por unidad de superficie o de volumen en el área de estudio, ocupada o no por los elementos conservados. [*taphonomic abundance*].
- actuopaleontología.** Estudio de la conservación de los restos y de las señales de organismos actuales, como fundamento para la interpretación paleontológica. Cf.: tafonomía funcional. [*actuopalaeontology*].
- acumulación tafonómica.** Proceso de incorporación a la litosfera de nuevos elementos tafonómicos biogénicamente producidos. [*taphonomic accumulation*].
- ademia.** Atributo de las entidades paleobiológicas inferidas a partir de elementos registrados que se encuentran fuera del lugar o área de vida. [*ademy*].
- agregación tafonómica.** Proceso de formación de nuevas entidades tafonómicas por agrupamiento de entidades preexistentes; desde la agregación de elementos que genera una asociación hasta la agregación de asociaciones que genera una nueva asociación. [*taphonomic aggregation*].
- agregado de pirita.** Agregado irregular, que puede sobrepasar 500 μm de diámetro, constituido por cristales pequeños en el núcleo y más grandes en la periferia. [*aggregated pyrite*].
- agrupamiento encajado.** Patrón de agrupamiento tafonómico en el que los elementos conservados de distinto tamaño están metidos unos dentro de otros. [*encased clustering, telescoping*].
- agrupamiento irregular de pirita.** Agregado irregular, que puede alcanzar 500 μm de diámetro, constituido por cristales de tamaño variable. [*clustered pyrite*].
- alóctona.** Condición de una entidad tafonómica que ha sido transportada desde el sitio (lugar o área) donde fue producida. [*allochthonous*].
- alogénico.** Debido a la energía externa. [*allogenic*].
- alteración direccional.** Alteración que tiende a favorecer la conservación diferencial de los elementos tafonómicos de algún tipo o de un tipo conservativo, y que puede dar lugar a la formación de un nuevo tafón a partir de otro tafón preexistente. [*directional alteration*].
- alteración disruptiva.** Alteración que tiende a favorecer la conservación diferencial de los elementos tafonómicos de varios tipos conservativos, y que puede dar lugar a la formación de nuevos tafones por multiplicación de otro tafón preexistente. [*disruptive alteration*].
- alteración tafonómica.** Interacción entre las entidades tafonómicas y el ambiente externo, que da lugar a su conservación diferencial. El resultado de la alteración tafonómica es el cambio o la modificación, no la destrucción o el desorden, de las entidades tafonómicas. [*taphonomic alteration*].
- alterativo.** Perteneciente o relativo a la alteración tafonómica. Perteneciente o relativo a las modificaciones funcionales de las entidades tafonómicas. [*alterative*].
- ámbar.** Resina fósil producida por coníferas, que contiene abundante ácido succínico. [*amber*].
- ambiente externo.** Condiciones, factores o elementos que están influenciados por la información, materia o energía exportada por cualquier entidad tafonómica. [*outer environment*].
- ámbito.** Área de distribución. [*ambit*].
- ámbito bioestratigráfico** de un taxón. Área ocupada por los cuerpos rocosos que contienen elementos registrados (no-reelaborados) del taxón. [*biostratigraphical ambit*].
- anastrófico.** Local o de escasa extensión geográfica. [*anastrophic*].
- anatáxico.** Perteneciente o relativo a la destrucción y selección de fósiles por meteorización y erosión. [*anataxic*].
- anemocoro.** Dispersado por el viento. [*anemochorous*].

- asociación condensada.** Asociación de fósiles o asociación conservada cuyos elementos corresponden a entidades biológicas cronológicamente sucesivas. [*condensed assemblage, condensed association*].
- asociación conservada.** Grupo de elementos tafonómicos, de dos o más tafones, que interactúan entre sí e influyen o están influenciados por su ambiente externo. Puede ser descrita teniendo en cuenta criterios texturales tan diferentes como los utilizados para describir las asociaciones de fósiles (composición taxonómica, caracteres texturales, distribución espacial o ubicación) pero posee además una composición tafónica (susceptible de estimación en términos de riqueza y/o equitabilidad) que puede haber variado durante su desarrollo y una estructura temporal. [*preserved association*].
- asociación de fósiles.** Asociación fósil.
- asociación fósil.** Conjunto de fósiles que están juntos en el registro geológico. Puede ser descrita teniendo en cuenta criterios tan diferentes como la composición taxonómica (monotípica/politípica), los caracteres texturales (grado de empaquetamiento, selección y clasificación de los elementos, entre otros), la distribución espacial o la ubicación. [*fossil assemblage*].
- asociación mezclada.** Asociación de fósiles o asociación conservada cuyos elementos corresponden a entidades biológicas de ambientes diferentes. [*mixed assemblage, mixed association*].
- asociación producida.** Asociación conservada, que se encuentra en la fase inicial del proceso de fosilización. [*produced association*].
- asociación registrada.** Asociación conservada observable en el registro geológico. [*recorded association*].
- asociación tafonómica.** Entidad tafonómica supraelemental. Asociación conservada.
- asociaciones expandidas.** Asociaciones de fósiles o asociaciones registradas de niveles estratigráficos sucesivos cuyos elementos corresponden a entidades biológicas cronológicamente simultáneas. Se opone a asociación condensada. [*expanded assemblage, expanded association*].
- atrición.** Desgaste de los materiales arrastrados por el agua o el viento como consecuencia del frotamiento, que da lugar a formas cada vez más redondeadas y pulidas. [*attrition*].
- autóctona.** Condición de una entidad tafonómica que se encuentra en el sitio (lugar o área) donde fue producida. [*autochthonous*].
- autogénico.** Debido a la energía interna. [*autogenic*].
- biocenosis.** Conjunto de organismos que viven juntos en una localidad o región. [*biocoenosis*].
- bioclasto.** Clasto organógeno. [*bioclast*].
- biocrón.** Intervalo temporal representado por una biozona. [*biochron*].
- biocronología.** Parte de la paleontología básica. Disciplina paleontológica que estudia las relaciones espacio-temporales entre los fósiles y entre las correspondientes entidades paleobiológicas productoras. [*biochronology*].
- biocronozona.** Cronozona establecida con criterios paleontológicos. [*biochronozone*].
- biodegradación.** Degradación de una sustancia orgánica por la acción de organismos vivos. [*biodegradation*].
- bioerosión.** Acción erosiva o eliminación de materiales de un sustrato duro por la acción directa de los organismos. [*bioerosion*].
- bioestratigrafía.** Parte de la paleontología aplicada. Disciplina paleontológica que estudia la distribución de los fósiles en el registro estratigráfico, para discriminar, ordenar y agrupar los cuerpos rocosos del registro geológico de acuerdo con las características taxonómicas de su contenido fósil. [*biostratigraphy*].
- bioestratinomía.** Parte de la tafonomía que estudia las modificaciones ocurridas antes del enterramiento. [*biostratinomy*].
- biofábrica.** Rasgos texturales que caracterizan a un sedimento o a una roca fosilífera, como resultado de sus condiciones de formación. Se refiere a la ordenación espacial de los fósiles en la matriz sedimentaria, e incluye la orientación, el empaquetamiento, la selección y la clasificación de los bioclastos en función de su tamaño y forma. [*biofabric*].

- biogénico.** Producido por la acción de organismos vivos. [*biogenic*].
bioimmuration. Encostramiento.
- biotextura.** Características de los fósiles que contiene un sedimento o una roca, referentes al tamaño, forma, grado de angulosidad y empaquetamiento de los bioclastos. [*biotexture*].
- biotopo.** Área geográfica ocupada por una biocenosis. [*biotope*].
- bioturbación.** Alteración de un sedimento blando o firme debido a la remoción provocada por organismos. [*bioturbation*].
- biozona.** Unidad bioestratigráfica que comprende cuerpos rocosos del registro geológico caracterizados por su contenido fósil. [*biozone*].
- bucle tafonómico.** Realimentación tafonómica.
- calcinación.** Calentamiento de una sustancia hasta su temperatura de disociación; por ejemplo, de caliza hasta su disociación en CaO y CO₂, o de yeso hasta perder el agua de cristalización. [*calcination*].
- capacidad de conservación.** Conservabilidad.
- capacidad de preservación.** Conservabilidad.
- carácter.** Propiedad distintiva o atributo. [*character*].
- carácter estructural.** Rasgo que caracteriza a cada entidad tafonómica, elemental o supraelemental, y es el resultado tanto de las influencias a las que ha estado sometida como de las interacciones entre sus componentes. Cualquier entidad tafonómica supraelemental tiene un tamaño (número de elementos que la componen), una densidad y una diversidad (poblacional o tafónica), una distribución geográfica y una estructura temporal, entre otros caracteres estructurales. [*structural character*].
- carácter primario.** Carácter original de una entidad tafonómica. [*primary character*].
- carácter secundario.** Carácter resultante de la alteración tafonómica. [*secondary character*].
- carácter textural.** Rasgo que caracteriza a una asociación de fósiles o a una entidad tafonómica supraelemental, como resultado de sus condiciones de formación. Se refiere a la ordenación tridimensional o a la disposición que tienen entre sí los elementos conservados, e incluye la orientación, el empaquetamiento, la selección y la clasificación de los fósiles en función de su tamaño y forma. [*textural character*].
- carbonificación.** Proceso de alteración tafonómica de los elementos conservados por enriquecimiento en carbono. [*carbonification*].
- cast.* Resto transformado.
- celulosa.** Polisacárido que compone las paredes celulares de las plantas verdes, de la mayoría de las algas y de algunas especies de hongos. [*cellulose*].
- cementación.** Mecanismo de alteración tafonómica por adición de componentes minerales. Este mecanismo comprende procesos como la permineralización de tejidos, la formación de concreciones fosilíferas o el relleno de cavidades de los elementos tafonómicos por sustancias minerales [*cementation*].
- charcoal.* Pirofusinita. Carbón de leña.
- ciclo paleoambiental.** Sucesión recurrente de paleoambientes diferentes, de manera que el primero y el último son de la misma clase o tipo. [*palaeoenvironmental cycle*].
- ciclo paleobiológico.** Dos o más entidades paleobiológicas sucesivas (por ejemplo, organismos, poblaciones o comunidades) que presentan variaciones cíclicas en sus propiedades ecológicas, biogeográficas o evolutivas, como resultado de un ciclo paleoambiental. [*palaeobiological cycle*].
- ciclo tafonómico.** Dos o más asociaciones registradas sucesivas que presentan variaciones cíclicas en sus propiedades tafonómicas, como resultado de un ciclo paleoambiental. Se distinguen ciclos tafonómicos de distinto orden; por ejemplo, secuencias tafonómicas elementales, tafosecuencias, conjuntos de tafosecuencias, tafociclos de profundización/somerización, megatafosecuencias y supertafociclos. [*taphonomic cycle*].
- clasificación biocronológica.** Clasificación paleontológica que sirve para discriminar, ordenar y agrupar entidades tafonómicas o entidades paleobiológicas, teniendo en cuenta sus relaciones espacio-

temporales. Las clasificaciones biocronológicas pueden ser clasificaciones registráticas o clasificaciones paleobiotémicas. [*biochronological classification*].

clasificación cronobiotémica. Clasificación biocronológica que sirve para discriminar, ordenar y agrupar entidades paleobiológicas, que fueron productoras de restos o señales durante intervalos temporales sucesivos. [*chronobiothemic classification*].

clasificación cronorregistrática. Clasificación biocronológica que sirve para discriminar, ordenar y agrupar fósiles del registro geológico que corresponden a intervalos temporales sucesivos. [*chronoregistratic classification*].

clasificación de tamaño de los elementos conservados. Cardinalidad o numerosidad de clases de tamaño de los elementos conservados. [*sorting*].

clasificación por tamaño de los elementos conservados. Acción y efecto de discriminar, ordenar y agrupar elementos conservados en función de su tamaño. [*classification, determination*].

clasificación ecorregistrática. Clasificación registrática que sirve para discriminar, ordenar y agrupar fósiles del registro geológico teniendo en cuenta criterios paleoecológicos. [*ecoregistratic classification*].

clasificación paleobiotémica. Clasificación biocronológica que sirve para discriminar, ordenar y agrupar entidades paleobiológicas. Las clasificaciones paleobiotémicas pueden ser taxobiotémicas o cronobiotémicas. [*palaleobiothemic classification*].

clasificación registrática. Clasificación biocronológica que sirve para discriminar, ordenar y agrupar entidades tafonómicas, teniendo en cuenta sus relaciones espacio-temporales. Se distinguen clasificaciones registráticas de distintos tipos: taforregistráticas, taxorregistráticas, ecorregistráticas y cronorregistráticas. [*registratic classification*].

clasificación taforregistrática. Clasificación registrática que sirve para discriminar, ordenar y agrupar fósiles del registro geológico teniendo en cuenta criterios tafonómicos. [*taforegistratic classification*].

clasificación taxobiotémica. Clasificación biocronológica que sirve para discriminar, ordenar y agrupar entidades paleobiológicas teniendo en cuenta criterios (para-)taxonómicos. [*taxobiothemic classification*].

clasificación taxorregistrática. Clasificación registrática que sirve para discriminar, ordenar y agrupar fósiles del registro geológico teniendo en cuenta criterios (para-)taxonómicos. [*taxoregistratic classification*].

clino tafonómico. Conjunto de poblaciones tafónicas, del mismo grupo tafonómico, cuyos caracteres secundarios presentan una gradación geográfica debido a cambios en las condiciones ambientales de alteración. [*taphonomic cline*].

clustering. Reagrupamiento.

coal ball. Tacaña.

columna registrática. Diagrama que representa las diferentes entidades registradas de una sucesión registrática, local o sintética. [*registratic column*].

coeficiente de saturación. Abundancia.

completitud bioestratigráfica. Proporción de unidades bioestratigráficas representadas en una sucesión estratigráfica. [*biostratigraphic completeness*].

completitud registrática. Proporción de unidades registráticas representadas en una sucesión registrática. [*registratic completeness*].

comunidad. Poblaciones biológicas que interactúan entre sí y con su ambiente externo, permitiendo el flujo de materia y energía. [*community*].

concentración tafonómica. Volumen de los elementos conservados por unidad de volumen de los cuerpos rocosos. Propiedad actual de las asociaciones conservadas o de los cuerpos rocosos fosilíferos. [*concentration*].

conchiolina. Escleroproteína que, asociada al carbonato cálcico, forma parte de la concha de los moluscos. [*conchiolin*].

concreción. Alteración tafonómica debida a la formación de nuevas sustancias minerales en los sedimentos que rellenan, engloban o rodean a los elementos tafonómicos. Estructura diagenética

- formada por adición de sustancias minerales alrededor de un núcleo. [*formation of concretions*].
- condensación estratigráfica.** Proceso de formación de cuerpos rocosos del registro geológico, de menor espesor que otros de intervalo temporal equivalente, como consecuencia de una menor tasa de sedimentación. El resultado de la condensación estratigráfica son secciones condensadas. El resultado contrario son secciones expandidas. [*stratigraphic condensation*].
- condensación sedimentaria.** Proceso de formación de cuerpos rocosos del registro geológico, de menor espesor que otros de intervalo temporal equivalente, como consecuencia de una menor tasa de acumulación de sedimentos. El resultado de la condensación sedimentaria son depósitos condensados. [*sedimentary condensation*].
- condensación tafonómica.** Proceso de mezcla de elementos conservados que representan entidades biológicas cronológicamente sucesivas. El resultado de la condensación tafonómica es una o más asociaciones condensadas. El resultado contrario es la formación de asociaciones expandidas. [*taphonomic condensation*].
- conservabilidad tafonómica.** Propiedad relativa y disposicional de los tafones. Probabilidad de que cada tafón o grupo tafonómico sea registrado en un ambiente o conjunto de ambientes. [*conservability*].
- conservación.** Resultado alcanzado por las entidades tafonómicas durante la fosilización. [*preservation, conservation*].
- conservación diferencial.** Diferencias en la conservación de dos o más entidades tafonómicas debido a factores paleobiológicos, de producción o tafonómicos. [*differential preservation*].
- conservación selectiva.** Resultado alcanzado por destrucción diferencial. Conservación diferencial. [*selective preservation*].
- conservativo.** Perteneciente o relativo a la conservación tafonómica. Perteneciente o relativo a las modificaciones evolutivas de las entidades tafonómicas. [*conservative*].
- constancia bioestratigráfica de un taxón.** Proporción de intervalos de la unidad bioestratigráfica que contienen representantes del taxón [*biostratigraphic constancy*].
- constancia estratigráfica de un taxón.** Proporción de intervalos estratigráficos entre los de primera y última presencia que contienen representantes del taxón [*stratigraphic constancy*].
- copal.** Resina producida por algunos árboles tropicales (tales como los del género *Copaifera*). [*copal*].
- coprocenosis.** Asociación de fósiles formada por reagrupamiento de restos defecados. [*coprocoenosis*].
- coprolito.** Excremento fósil. [*coprolite*].
- coquina.** Lumaquela.
- corrasión.** Acción erosiva ejercida sobre la superficie terrestre por la acción mecánica de materiales sólidos, abrasivos, transportados por agua, viento, hielo u otros agentes en movimiento. [*corrasion*].
- corrosión.** Destrucción gradual de un material por agentes químicos. [*corrosion*].
- cronobiotema.** Unidad paleobiotémica que comprende un organismo o un conjunto de organismos, inferidos e inferibles a partir del registro fósil, que se caracteriza y distingue de otros topológicamente sucesivos por haber producido restos y/o señales durante un intervalo temporal concreto. [*chronobiothem*].
- cronorregistro.** Unidad registrática que comprende un elemento registrado o un conjunto de elementos registrados que se caracteriza(n) y distingue(n) de otros topológicamente sucesivos por haber sido producido(s) durante un intervalo temporal concreto. [*chronorecord*].
- cronozona.** Unidad cronoestratigráfica que comprende cuerpos rocosos del registro geológico de un intervalo temporal concreto. [*chronozone*].
- cutina.** Cubierta de la pared celular en la parte aérea de las plantas superiores. Se trata de polímeros insolubles constituidos por poliésteres de hidroxilácidos. [*cutine*].
- demia.** Atributo de las entidades paleobiológicas inferidas a partir de elementos registrados que se encuentran en el lugar o área de vida. [*demy*].
- densidad de empaquetamiento.** Volumen ocupado por los elementos registrados respecto al volumen total de los cuerpos rocosos que los contienen. [*packing density*].
- densidad de la asociación.** Número de elementos registrados por unidad de superficie o de volumen en

el área ocupada por ellos. [*association density*].

densidad elemental. Promedio de elementos conservados de un tafón o grupo tafonómico por unidad de superficie o de volumen, en el área ocupada por una población tafónica. [*elementary density*].

densidad específica. Número de elementos registrados de un determinado taxón por unidad de superficie o de volumen en el área ocupada por ellos. [*density*].

densidad poblacional. Promedio de elementos conservados de un tafón o grupo tafonómico por unidad de superficie o de volumen, en el área ocupada por ellos. [*population density*].

densidad tafónica. Promedio de tafones por unidad de superficie o de volumen, en el área ocupada por una asociación conservada. [*taphonic density*].

densidad regional. Abundancia tafonómica.

densidad relativa. Cantidad relativa de componentes de una entidad tafonómica supraelemental.

depósito condensado. Depósito del registro estratigráfico de menor espesor que otro de intervalo temporal equivalente, como consecuencia de una menor tasa de acumulación de sedimentos. Depósito formado por condensación sedimentaria. [*condensed deposit*].

depósito expandido. Depósito del registro estratigráfico de mayor espesor que otro de intervalo temporal equivalente, como consecuencia de una mayor tasa de acumulación de sedimentos. Por ejemplo, una tempestita o una turbidita. [*expanded deposit*].

derivado. Sometido a transporte en suspensión por corrientes. [*drifted*]. Procedente de materiales geológicos más antiguos. [*derived*].

desarrollo tafonómico. Cualquier entidad tafonómica puede ser tratada como un sistema en desarrollo. Los elementos conservados se transforman. Las poblaciones tafónicas y las asociaciones conservadas se desarrollan, si cambian los valores de sus propiedades actuales. Las tendencias en las transformaciones experimentadas por los representantes de un mismo grupo tafonómico permiten establecer el patrón de desarrollo característico de los representantes de cada tafón. [*taphonomic development*].

desarticulación. Acción y efecto de desconectar y separar dos o más elementos articulados entre sí. [*disarticulation*].

desintegración tafonómica. Pérdida de identidad de una entidad tafonómica con disminución de su masa o de sus componentes. [*taphonomic disintegration*].

destrucción diferencial. Diferencias en la destrucción de los elementos conservados de distinto morfotipo, del mismo o de distinto grupo tafonómico [*differential destruction*].

destrucción selectiva. Destrucción diferencial. [*selective destruction*].

diacrónico. Que ocurre a distinto tiempo. Se opone a sincrónico. [*diachronous*].

disgregación tafonómica. Proceso de formación de nuevas entidades tafonómicas por separación de componentes de entidades tafonómicas preexistentes. [*taphonomic disgregation*].

disolución. Acción y efecto de separar o eliminar componentes químicos de un elemento tafonómico [*dissolution*].

dispersión. Acción y efecto de separar y diseminar elementos. [*dispersal, dispersion*].

distorsión tafonómica. Cambio de tamaño, forma, estructura o textura de un elemento tafonómico, debido a algún esfuerzo mecánico. [*taphonomic distortion*].

distribución agrupada. Patrón de distribución de los elementos conservados. [*clumped dispersión*].

distribución al azar. Patrón de distribución de los elementos conservados. [*random dispersión*].

distribución uniforme. Patrón de distribución de los elementos conservados. [*regular dispersión*].

diversidad elemental. Variedad o desemejanza de morfotipos en una población tafónica. Puede ser estimada en función de la riqueza elemental y/o la equitabilidad elemental. [*elementary diversity*].

diversidad poblacional. Variedad o desemejanza de morfotipos o de tipos conservativos en un tafón. Puede ser estimada en función de la riqueza poblacional y/o la equitabilidad poblacional. [*population diversity*].

diversidad tafónica. Variedad o desemejanza de tafones en una asociación conservada. Puede ser estimada en función de la riqueza tafónica y/o la equitabilidad tafónica. [*taphonic diversity*].

diversidad taxonómica. Variedad o desemejanza de taxones. Puede ser estimada en función de la

- riqueza taxonómica y/o la equitabilidad taxonómica. [*taxonomic diversity*].
- durabilidad.** Capacidad de los elementos tafonómicos para persistir en un ambiente, sin transformarse en elementos de otra clase o desaparecer, cuando cambian los valores de uno o más parámetros ambientales. [*durability*].
- eficacia tafonómica.** Uso realizado por los elementos tafonómicos de un determinado grupo de su capacidad para persistir en un ambiente y para dar lugar a evidencias múltiples de su existencia. El grado de eficacia tafonómica puede ser estimado por la proporción de elementos conservados tras un cambio ambiental, respecto al número total de elementos antes del cambio. [*taphonomic efficacy*].
- ejemplar fósil.** Cualquier elemento conservado que procede de un único organismo del pasado. [*fossil specimen*].
- elemento conservado.** Cualquier resto o señal de un organismo del pasado. [*preserved element*].
- elemento producido.** Elemento conservado que se encuentra en el estado inicial del proceso de fosilización. [*produced element*].
- elemento registrado.** Elemento conservado observable en el registro geológico. [*recorded element*].
- elemento tafonómico.** Elemento conservado.
- empaquetamiento.** Modo o manera en que los elementos conservados están ordenados o distribuidos. El grado de empaquetamiento de los elementos conservados puede expresarse teniendo en cuenta la abundancia, la proximidad de empaquetamiento, la concentración o la densidad de empaquetamiento. [*packing*].
- encostramiento.** Revestimiento de los elementos tafonómicos, con sustancias orgánicas o inorgánicas, antes de ser enterrados en los sedimentos, lo cual contribuye a su alteración tafonómica. [*immuration, encrustation*].
- encrustation.* Encostramiento.
- endémico.** Geográficamente restringido. [*endemic*].
- enterramiento.** Acción y efecto de poner debajo de tierra, e incorporar a la litosfera, entidades tafonómicas. [*burial*].
- entidad conservada.** Entidad tafonómica.
- entidad obtenida.** Entidad registrada que ha sido evidenciada u observada [*obtained entity*].
- entidad producida.** Entidad tafonómica que se encuentra en la fase inicial del proceso de fosilización. El resultado del proceso de producción de una entidad tafonómica. [*produced entity*].
- entidad registrada.** Cualquier evidencia de una entidad biológica del pasado observable en el registro geológico. Entidad tafonómica observable (observada o no). El resultado de la fosilización de una entidad tafonómica. [*recorded entity*].
- entidad tafonómica.** Cualquier evidencia de una entidad biológica del pasado. [*taphonomic entity*].
- entidad tafonómica elemental.** Entidad de mínima complejidad o categoría en la jerarquía tafonómica. Elemento conservado. Elemento tafonómico. [*elementary taphonomic entity*].
- entidad tafonómica supraelemental.** Entidad de mayor complejidad o categoría que los elementos tafonómicos. Puede ser una población tafónica o una asociación conservada. [*supra-elementary taphonomic entity*].
- equitabilidad elemental.** Grado de semejanza entre las frecuencias de los distintos morfotipos de una población tafónica. [*elementary equitability*].
- equitabilidad taxonómica.** Grado de semejanza entre las frecuencias de los distintos taxones [*taxonomic evenness, taxonomic equitability*].
- equitabilidad poblacional.** Grado de semejanza entre las frecuencias de los distintos morfotipos o tipos conservativos de un tafón. [*population equitability*].
- equitabilidad tafónica.** Grado de semejanza entre las frecuencias de los distintos tafones de una asociación conservada. [*taphonic equitability*].
- esfericidad.** Grado de proximidad a la forma esférica. [*sphericity*].
- esporopolenina.** Componente de la pared de las esporas. [*sporopollenin*].
- estabilización tafonómica.** Procesos por los cuales se logra el mantenimiento de la composición y estructura de los elementos conservados, en ambientes que son incluso ampliamente variables.

Puede lograrse por medio de dos estrategias diferentes y combinables: 1) mediante el desarrollo de caracteres secundarios que protejan al elemento de la acción ejercida por los factores alterativos; 2) mediante la realización de funciones o actividades que amortigüen o contrarresten la acción del ambiente externo. [*taphonomic stabilization*].

- estado de agregación relativa.** Densidad relativa de componentes de una entidad tafonómica supraelemental.
- estado de desarticulación.** Proporción de componentes desarticulados o grado de separación entre componentes de una entidad tafonómica.
- estado de desintegración.** Proporción de componentes de una entidad tafonómica en posición modificada o ausentes.
- estenocoro.** De distribución geográfica restringida. [*stenocore*].
- estenoico.** De valencia tafónica débil, que sólo ha podido afrontar pequeñas variaciones de los factores limitantes. [*stenoic*].
- estenotópico.** Con rangos de tolerancia estrechos frente a los factores limitantes. [*stenotopic*].
- estructura.** Ordenación espacial de los componentes. [*structure*].
- estructura de una entidad tafonómica.** Propiedad estructural. [*structure*].
- estructura de bioturbación.** Estructura sedimentaria biogénica formada en sustratos blandos o firmes. [*bioturbation structure, burrow*].
- eudémica.** Condición de una entidad paleobiológica inferida a partir de un elemento registrado que se encuentra en un lugar o área de vida con reproducción. [*eudemic*].
- euricoro.** De distribución geográfica amplia. [*euricore*].
- eurioico.** De valencia tafónica alta, que ha sido capaz de conservarse en ambientes muy variables o diferentes. [*eurioic*].
- euritópico.** Con rangos de tolerancia amplios frente a los factores limitantes. [*euritopic*].
- evolución tafonómica.** Modificación de las entidades tafonómicas supraelementales y génesis de nuevos tafones durante la fosilización. Propiedad o modificación tafonómica evolutiva. [*taphonomic evolution*].
- ex situ.** Fuera de su posición estratigráfica. Rodado. [*ex situ*].
- exuvio.** Resto de exoesqueleto liberado durante la muda en los artrópodos. [*exuvium*].
- faceta de desgaste.** Superficie de abrasión. [*abrasion facet*].
- factor anatáxico.** Factor de destrucción y selección de fósiles, principalmente por meteorización y erosión. [*anataxic factor*].
- factor pertotáxico.** Factor de destrucción y selección de elementos conservados antes del enterramiento. [*perthotaxic factor*].
- factor sulégico.** Factor de destrucción o selección de fósiles durante el muestreo. [*sullegic factor*].
- factor táfico.** Factor de destrucción y selección de elementos conservados durante el enterramiento. [*taphic factor*].
- factor tafonómico alterativo.** Factor que influye en las propiedades funcionales de los elementos conservados, así como en la distribución geográfica de los tafones. [*alterative taphonomic factor*].
- factor tafonómico conservativo.** Factor que promueve la aparición de modificaciones conservativas, de modificaciones que favorecen la durabilidad y la redundancia de los elementos conservados. [*conservative taphonomic factor*].
- factor tanático.** Factor de producción y selección de elementos conservados, principalmente por muerte de los organismos productores. Perteneciente o relativo a los cadáveres. [*thanatic factor*].
- feedback.** Realimentación.
- fidelidad bioestratigráfica** de un taxón. Proporción de intervalos estratigráficos con representantes del taxón que pertenecen a la unidad bioestratigráfica. [*biostratigraphic fidelity*].
- fidelidad taxonómica** de una asociación. El grado en el que la diversidad taxonómica de una asociación de fósiles refleja la diversidad paleobiológica [*taxonomic fidelity*].
- fósil.** Elemento tafonómico. Entidad tafonómica. Modificado y conservado. Condición de una entidad, de una sustancia o de una estructura que se ha conservado en el transcurso del tiempo. [*fossil*].

- fósil derivado.** Fósil procedente de materiales geológicos más antiguos. [*derived fossil*].
- fósil infiltrado.** Fósil introducido en materiales geológicos más antiguos a favor de poros o fisuras. [*leaked fossil*].
- fósil químico.** Compuesto químico orgánico de origen biológico, que se ha conservado en las rocas del registro geológico. [*chemical fossil*].
- fósil retrabajado.** Fósil procedente de niveles estratigráficos más antiguos. [*remanié fossil*].
- fosildiagénesis.** Parte de la tafonomía que estudia las modificaciones ocurridas después del enterramiento. [*fossildiagenesis*].
- fosilización.** Proceso de alteración tafonómica de restos o de señales de entidades biológicas del pasado. Proceso natural, no intencionado, de alteración y conservación de entidades tafonómicas, en cuyo mecanismo intervienen dos componentes interrelacionados: la producción biogénica y tafogénica de variabilidad y la regulación de dicha variabilidad por alteración tafonómica. [*fossilization*].
- fosilización diferencial.** Fosilización direccional. [*differential fossilization*].
- fosilización direccional.** Fosilización que tiende a favorecer la persistencia de un morfotipo particular, al eliminar los otros morfotipos del mismo o de otros grupos tafonómicos [*directional fossilization*].
- fosilización disruptiva.** Fosilización que tiende a favorecer la persistencia de los morfotipos extremos, al eliminar los otros morfotipos intermedios del mismo o de otros grupos tafonómicos [*disruptive fossilization*].
- fosilización estabilizadora.** Fosilización que tiende a favorecer la persistencia de los morfotipos más frecuentes de un grupo tafonómico, al eliminar los morfotipos extremos del mismo grupo tafonómico [*stabilizing fossilization*].
- fosilización normalizadora.** Fosilización estabilizadora.
- fosilizado.** Modificado y conservado. [*fossilized, fossil*].
- fossil-ore.** Yacimiento de fósiles.
- fossil-Lagerstätte.** Yacimiento de fósiles.
- frecuencia de fosilización.** Proporción de entidades o información biológica registrada. Una propiedad relativa de las entidades registradas respecto a las correspondientes entidades paleobiológicas productoras. Cf.: fidelidad taxonómica de una asociación.
- frecuencia de registro.** Concentración. Una propiedad absoluta de las entidades registradas.
- frecuencia estratigráfica de un taxón.** Abundancia relativa del taxón en cada intervalo estratigráfico. [*stratigraphic frequency*].
- función tafonómica.** Actividad, acción con prontitud o modificación a corto plazo. Propiedad o modificación tafonómica funcional. [*function*]
- gap.** Laguna.
- gastrolito.** Pequeño fragmento de roca contenido en el estómago de muchos reptiles y aves para ayudar a triturar el alimento, que suele estar muy pulido y redondeado por corrosión. [*gastrolith*].
- geopetal.** Geotrópico. [*geopetal*].
- geotrópico.** Movimiento influenciado por la fuerza de gravedad. [*geopetal*].
- gradiente tafonómico.** Variación del estado de conservación, o la abundancia de los elementos conservados, con la distancia. [*taphonomic gradient*].
- grado de clasificación de los elementos conservados.** Inversamente proporcional a la numerosidad de clases de tamaño de los elementos conservados. [*sorting*].
- grado de condensación tafonómica.** Unidades cronológicas representadas por una asociación condensada. [*degree of taphonomic condensation*].
- grado de empaquetamiento.** Diferencia entre el número de ejemplares y el número de niveles fosilíferos de donde han sido obtenidos, respecto al número de ejemplares. [*degree of packing*].
- grado de herencia tafonómica.** Proporción de elementos reelaborados. [*degree of taphonomic heritage*].
- grado de remoción tafonómica.** Proporción de elementos resedimentados y reelaborados. Proporción de elementos no-acumulados. [*degree of taphonomic remotion*].
- grado de selección de los elementos conservados.** Inversamente proporcional a la cantidad de clases de

- tamaño que predominan. [*sorting*].
- herencia tafonómica.** Mezcla de elementos conservados debido a procesos de reelaboración. [*taphonomic heritage*].
- heterócrono.** De distinta duración. Se opone a isócrono. [*heterochronous*].
- hiato alterativo.** Intervalo temporal que no está representado en la sucesión registrática por alteración de las correspondientes entidades tafonómicas. [*alterative hiatus*].
- hiato productivo.** Intervalo temporal que no está representado en una sucesión registrática por no haber sido producidas las correspondientes entidades tafonómicas. [*productive hiatus*].
- hipertaforregistro.** Unidad registrática que comprende dos o más supertaforregistros. [*hipertaphorecord*].
- homotaxialidad.** Similitud en el orden de sucesión entre entidades tafonómicas o entre entidades paleobiológicas de la misma clase en localidades diferentes, sin implicar sincronismo entre ellas. [*homotaxy*].
- icnita.** Huella o señal de actividad dejada en los sedimentos o las rocas por un organismo. [*ichnite*].
- icnocenosis.** Conjunto de icnitas o de icnofósiles que están juntos en una localidad o región. [*ichnocoenosis*].
- icnofacies.** Cuerpos rocosos del registro geológico caracterizados con criterios paleoicnológicos. [*ichnofacies*].
- icnofósil.** Icnita fósil. [*ichnofossil, trace fossil*].
- immuration.* Encostramiento.
- implosión.** Reducción brusca del volumen de un objeto, debido a la presión del fluido exterior. [*implosion*].
- in situ.* En su posición estratigráfica. [*in situ*].
- integridad esquelética.** Proporción de componentes esquelético representados.
- inversión tafonómica.** Alteración tafonómica debido a la sustitución de algún componente mineral por otro de igual composición química pero de distinta estructura cristalina. Cambio polimórfico de componentes minerales. [*taphonomic inversion*].
- isócrono.** De igual duración. Se opone a heterócrono. [*isochronous*].
- kerogeno.** Material orgánico que se encuentra en las rocas, constituido por geopolímeros complejos, del que se pueden obtener compuestos derivados del petróleo. [*kerogen*].
- laguna de registro** de un taxón. Ausencia de registro en un intervalo estratigráfico de un taxón que está representado en intervalos estratigráficos inferiores y superiores respecto al intervalo considerado. [*gap*].
- laguna registrática.** Vacío alterativo y/o productivo entre dos entidades registradas topológicamente sucesivas. Hiato alterativo y/o productivo. Laguna en el registro fósil. [*registratic lacuna*].
- leaked fossil.* Fósil infiltrado.
- lignina.** Polímero coloidal constituyente del material leñoso secundario en los vasos del xilema, traqueidas y fibras de esclerénquima. [*lignin*].
- liptocenosis.** Conjunto de restos y señales de organismos del pasado que están juntos en una localidad o región. [*liptocenosis*].
- lisoclina.** Profundidad de las aguas marinas y oceánicas a partir de la cual son disueltos los restos esqueléticos carbonáticos. [*lysocline*].
- lithoimmuration.* encostramiento.
- lumaquela.** Roca formada por aglomeración de conchas de moluscos o braquiópodos, o por fragmentos de las mismas, de tamaño superior a 2 mm. [*coquina*].
- maceración natural.** Degradación de los restos esqueléticos y disgregación en sus componentes microestructurales debido a disolución de algunos componentes minerales. [*natural maceration*].
- maceral.** Componente orgánico microscópico de las rocas carbonosas. [*maceral*].
- mapa taforregistrático.** Representación de las relaciones espaciales entre las entidades tafonómicas que pertenecen a uno o más taforregistros. [*taphoregistratic map*].
- mapa taxorregistrático.** Representación de las relaciones espaciales entre las entidades tafonómicas que pertenecen a uno o más taxorregistros. [*taxoregistratic map*].

- mecanismo de alteración tafonómica.** Conjunto de procesos que da lugar a estados de conservación de una clase particular o a fósiles de un determinado tipo, por modificación de la composición, estructura y/o ubicación espacio-temporal de elementos conservados. [*mechanism of taphonomic alteration*].
- mineralización.** Alteración tafonómica por adición o sustitución de componentes minerales. [*mineralization*].
- miodémica.** Condición de una entidad paleobiológica inferida a partir de un elemento registrado que se encuentra en un lugar o área de vida sin reproducción debido a biodispersión activa. [*miodemic*].
- modificación tafonómica conservativa.** Modificación que favorece la durabilidad y/o la redundancia de los elementos conservados. [*conservative modification*].
- modificación tafonómica evolutiva.** Modificación por retención tafonómica y/o tafonización tafogénica de elementos conservados. Propiedad tafonómica evolutiva. [*functional modification*].
- modificación tafonómica funcional.** Modificación por estabilización, transformación y/o replicación de los elementos conservados, así como por desarrollo, agregación o disgregación de entidades tafonómicas. Propiedad tafonómica funcional. [*functional modification*].
- molde compuesto.** Molde ornamentado formado por interacción entre el molde interno y el molde externo durante la fosildiagénesis. [*composite mould*].
- momificación.** Proceso de conservación de tejidos blandos por métodos naturales o artificiales. [*mummification*].
- morfotipo de fósil.** Conjunto de caracteres morfológicos secundarios, resultantes de la alteración tafonómica, comunes de un grupo de elementos conservados. [*morphotype*].
- mortalidad catastrófica.** Mortalidad sincrónica que afecta a una proporción de individuos mayor de lo normal. [*catastrophic mortality*].
- mortalidad no-catastrófica.** Mortalidad diacrónica. [*attritional mortality*].
- necrocinesis.** Mecanismo de alteración tafonómica que consiste en el desplazamiento ascendente, descendente o lateral de los elementos tafonómicos antes de ser enterrados. [*necrokynesis*].
- necrología.** Estudio de las causas y las consecuencias de la muerte de los organismos. [*necrology*].
- necrótico.** Perteneciente o relativo a la muerte. [*necrotic*].
- neomorfismo.** Alteración tafonómica debido a la sustitución de algún componente mineral por otro de igual composición química, que comprende los procesos de recristalización e inversión. [*neomorphism*].
- obrupción.** Enterramiento rápido. [*obruption*].
- orictocenosia.** Conjunto de fósiles que están juntos en los cuerpos rocosos de un afloramiento geológico. [*oryctocoenosis*].
- orientación acimutal.** La orientación de un elemento conservado respecto a un plano horizontal, utilizando como referencia los puntos cardinales u otra referencia geográfica convencional. [*azimuthal orientation*].
- packing.* Empaquetamiento.
- paleobiocenosia.** Biocenosia del pasado [*palaebiocoenosis*].
- paleoicnocenosia.** Conjunto de icnofósiles que están juntos en una localidad o región. [*palaeoichnocoenosis*].
- paleoicnología.** Parte de la paleontología que se ocupa del estudio de señales de actividad biológica que se encuentran en el registro geológico [*palaeoichnology*].
- paradémica.** Condición de una entidad paleobiológica inferida a partir de un elemento registrado que se encuentra en un lugar o área de vida sin reproducción debido a biodispersión pasiva. [*parademic*].
- patrón de desarticulación.** Orden temporal de desarticulación de componentes. [*disarticulation pattern*].
- patrón de desintegración.** Orden temporal de dispersión o destrucción de componentes. [*disintegration pattern*].
- pelet.** Cuerpo cilíndrico o esférico, de tamaño milimétrico, formado por agregación de partículas de

- menor tamaño. [*pellet*].
- pelomorfismo.** Pelomorfosis. [*pelomorphism*].
- pelomorfosis.** Deformación continua y reducción del tamaño de un elemento conservado, por compresión isométrica debida a carga litostática durante la diagénesis avanzada. [*pelomorphism*].
- pérdida selectiva de información.** Destrucción selectiva.
- perfección bioestratigráfica.** Completitud bioestratigráfica.
- perforación biogénica.** Estructura biogénica formada por eliminación de materiales en un sustrato duro o rocoso. [*boring*].
- permineralización.** Alteración tafonómica por relleno de las cavidades intra- e intercelulares, o de las estructuras histológicas, mediante sustancias minerales. [*permineralization*].
- persistencia estratigráfica** de un taxón. Proporción de intervalos estratigráficos que contienen representantes del taxón [*stratigraphic persistence*].
- pertotáxico.** Perteneciente o relativo a la destrucción y selección de elementos conservados antes del enterramiento. [*perthotaxic*].
- pirita framboidal.** Agregado esferoidal, que puede alcanzar 500 μm de diámetro, constituido por cristales equidimensionales de tamaño inferior a 5 μm . [*framboidal pyrite*].
- pirita isométrica.** Cristales individuales, con caras bien desarrolladas, por lo general cubos, octaedros o pentadodecaedros. [*equant pyrite*].
- pirita laminar.** Cristales aciculares al microscopio óptico, pero laminares al microscopio óptico de barrido. [*bladed pyrite*].
- pirofusinita.** Carbón vegetal formado por combustión incompleta, en condiciones naturales, de restos vegetales. [*charcoal*].
- pirólisis.** Descomposición de un compuesto químico por la acción del calor. [*pyrolysis*].
- población tafónica.** Conjunto de elementos tafonómicos que representan a un mismo tafón y que están espacialmente separados. [*taphonic population*].
- posición** respecto al sustrato. Actitud.
- posición de producción.** Posición en la que ha sido producido un elementos conservado. [*production attitude*].
- posición de vida.** Posición de producción.
- postulado tafonómico de emergencia.** Afirma que los sistemas tafonómicos están constituidos por entidades conservadas elementales (es decir, elementos conservados) o supraelementales (como son las poblaciones tafónicas y las asociaciones conservadas). [*taphonomic postulate of emergence*].
- postulado tafonómico de modificación.** Afirma que las entidades tafonómicas no son inertes o pasivas, y que cualquier entidad tafonómica está involucrada en algún proceso. [*taphonomic postulate of modification*].
- postulado tafonómico de producción.** Afirma que las entidades tafonómicas han sido generadas directa o indirectamente por entidades paleobiológicas. [*taphonomic postulate of production*].
- potencial de conservación.** Conservabilidad. [*preservation potential*].
- potencial de fosilización.** Capacidad relativa de un ambiente particular para conservar evidencias de 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 conservados de dicho grupo taxonómico. [*fossilization potential*].
- potencial de preservación.** Conservabilidad. [*preservation potential*].
- prefosilización.** Modificación de los elementos conservados por mineralización antes de su enterramiento final. [*prefossilization*].
- presente.** Posterior al año 1950. [*Present*].
- preservación.** Conservación.
- preservación selectiva.** Conservación selectiva. [*selective preservation*].
- probabilidad de supervivencia tafonómica.** Durabilidad tafonómica. [*likelihood of taphonomic survival, probability of taphonomic survivorship*].
- proceso de registro.** Fosilización.

- producción.** Procesos por los cuales han sido generadas las entidades tafonómicas. Comprende los procesos de producción biogénica y de producción tafogénica. [*production*].
- producción allogénica.** Producción biogénica debida a la energía gastada del ambiente externo respecto a los organismos productores. [*allogenic production*].
- producción autogénica.** Producción biogénica debida a factores internos o a la energía gastada por los propios organismos productores. [*autogenic production*].
- producción biogénica.** Proceso de formación de entidades tafonómicas por intervención de entidades biológicas preexistentes. [*biogenic production*].
- producción tafogénica.** Procesos de formación de entidades tafonómicas a partir de entidades tafonómicas preexistentes, debido a modificaciones funcionales (por replicación, agregación o disgregación) o evolutivas (tafonización tafogénica). [*taphogenic production*].
- promedio temporal.** Condensación tafonómica. [*time-averaging*].
- propiedad tafonómica actual.** Una propiedad susceptible de medición, como la composición, la textura o la estructura de una entidad tafonómica. Se opone a propiedad disposicional o a capacidad. [*actual feature*].
- propiedad tafonómica disposicional.** Capacidad o facultad de realizar cierta actividad. Se opone a propiedad tafonómica actual. [*dispositional feature*].
- propiedad tafonómica estructural.** Distribución y orden que tienen entre sí los componentes de una entidad tafonómica. [*structural feature, structure*].
- propiedad tafonómica evolutiva.** Acción o modificación a largo plazo. Las acciones o modificaciones tafonómicas evolutivas que realizan las poblaciones tafónicas son de dos tipos: retención tafonómica y tafonización tafogénica. Las acciones de retención tafonómica pueden ser de tres tipos: fosilización normalizadora, fosilización direccional y fosilización disruptiva. [*evolutionary feature*].
- propiedad tafonómica funcional.** Actividad, acción con prontitud o modificación a corto plazo. Las actividades de los elementos conservados pueden ser de los siguientes tipos: estabilización, transformación, replicación y agregación. Las actividades o funciones que realizan las poblaciones tafónicas y las asociaciones conservadas comprenden las actividades de desarrollo, de agregación y de disgregación. [*function*].
- propiedad tafonómica textural.** Se refiere a la ordenación espacial de los elementos conservados, e incluye la orientación, el empaquetamiento, la selección y la clasificación en función de su tamaño y forma. [*texture*].
- proximidad de empaquetamiento.** Número de elementos registrados que están en contacto con otros por unidad de superficie o de volumen. [*packing proximity*].
- pseudocenosís.** Conjunto de restos y señales de ciclos vitales, tales como exuvios, hojas y esporomorfos. [*pseudocoenosis*].
- pseudomorfosis.** Relleno por minerales o sedimentos de la cavidad dejada por un elemento tafonómico que fue destruido después de ser enterrado o encostrado. Por este mecanismo de alteración resultan fósiles que tienen la ornamentación del resto organógeno previamente destruido, pero carecen de la composición y estructura de aquél. [*pseudomorphism*].
- radiación alterativa.** Alteración disruptiva.
- radiación conservativa.** Diversificación de las interacciones entre las poblaciones tafónicas del mismo grupo tafonómico y sus respectivos ambientes que favorece la persistencia de morfotipos extremos y puede dar lugar a la formación de nuevos tafones. Fosilización disruptiva. [*conservative radiation*].
- reagrupamiento tafonómico.** Proceso de alteración tafonómica de los elementos conservados por desplazamiento y agrupamiento de nuevo o de modo diferente a como fueron producidos. [*taphonomic clustering*].
- realimentación tafonómica.** Cambio en la estructura de una comunidad inducido por variación en las propiedades de las entidades tafonómicas. Por ejemplo, cambio en la estructura de una comunidad debido a cambios en la naturaleza del sustrato, inducidos por variaciones en la concentración de restos esqueléticos. [*taphonomic feedback*].

- realización.** Producción de restos y/o señales durante la actividad biológica. A diferencia de la muerte, la realización no es un acontecimiento individual o irreplicable para un mismo organismo. [*realization*].
- reciente.** De antigüedad inferior a 10.000 años. Del Holoceno o posterior. [*Recent*].
- recristalización.** Alteración tafonómica por cambio de la forma, el tamaño o la orientación de los componentes minerales. Cambio textural de componentes minerales. [*recrystallization*].
- redepositación.** Retrabajamiento.
- redondez.** Se opone a angulosidad. [*roundness*].
- redundancia biológica.** Capacidad que tienen los organismos para dar lugar a evidencias múltiples de su existencia durante la producción biogénica. [*biologic redundancy*].
- redundancia tafonómica.** Capacidad que tienen los elementos tafonómicos para dar lugar a evidencias múltiples de su existencia durante la producción tafogénica. [*taphonomic redundancy*].
- reelaboración.** Proceso de alteración tafonómica que consiste en el desenterramiento, desplazamiento y, en su caso, deterioro, de restos y señales de entidades biológicas pretéritas. [*reelaboration*].
- reemplazamiento.** Alteración tafonómica debido a la sustitución de alguno de los componentes minerales por otro de distinta composición química. [*replacement*].
- registrático.** Perteneciente o relativo al registro fósil. [*registratic*].
- registro fósil.** El conjunto de todos los restos y señales de entidades biológicas del pasado que está en la litosfera. La entidad tafonómica de mayor nivel de organización. Un componente del registro geológico, que es disociable del registro estratigráfico. [*fossil record*].
- registro paleontológico.** Registro fósil. [*palaeontological record*].
- registro sedimentario.** Registro estratigráfico. [*sedimentary record*].
- registro selectivo.** Conservación selectiva. [*selective conservation, selective preservation*].
- relleno geopetal.** Relleno geotrópico. [*geopetal infilling*].
- relleno geotrópico.** Acción y efecto de llenado que se tiene lugar en los espacios vacíos de los elementos conservados, generalmente con partículas sedimentarias influenciadas por la fuerza de la gravedad. [*geopetal infilling*].
- remanié.** Retrabajado.
- remoción tafonómica.** Resedimentación y/o reelaboración. [*removal, reworking*].
- removilización tafonómica.** Remoción tafonómica.
- replicación tafonómica.** Producción tafogénica de nuevos elementos conservados. Puede ser simple o múltiple según se generen respectivamente uno o más elementos conservados. [*taphonomic replication*].
- resedimentación tafonómica.** Proceso de alteración tafonómica que consiste en el desplazamiento, antes de ser enterrados y, en su caso, deterioro, de restos y señales de entidades biológicas previamente acumulados. [*taphonomic resedimentation*].
- resto transformado.** Resto de un organismo o señal de su actividad que se encuentra en el registro geológico más o menos transformado [*cast*].
- retención diferencial.** Diferencias en la conservación o en la retención de dos o más tafones o grupos tafonómicos debido a factores tafonómicos. [*differential retention*].
- retención tafonómica.** Acción y efecto de conservar, mantener o impedir la destrucción de tafones o grupos tafonómicos mediante modificaciones evolutivas (por fosilización normalizadora, direccional o disruptiva). [*taphonomic retention*].
- retrabajado.** Procedente de niveles estratigráficos más antiguos. [*remanié, redeposited*].
- retrabajamiento.** Incorporación a materiales del registro geológico de fragmentos procedentes de niveles estratigráficos más antiguos. [*remanié, redeposited*].
- riqueza elemental.** Número de tipos morfológicos de una población tafónica. [*elementary richness*].
- riqueza poblacional.** Número de tipos morfológicos o de tipos conservativos de un tafón [*population richness*].
- riqueza tafónica.** Número de tafones que componen una asociación conservada. [*taphonic richness*].
- riqueza taxonómica.** Número de taxones [*taxonomic richness*].
- sapropel.** Material orgánico, compuesto principalmente por restos de vegetales y algas que se han

- descompuesto en condiciones anaerobias, como producción de metano, sulfhídrico, etc. [*sapropel*].
- sección condensada.** Sucesión estratigráfica de menor espesor que otra de intervalo temporal equivalente, como consecuencia de una menor tasa de sedimentación. Sucesión estratigráfica formada por condensación estratigráfica. Puede estar o no constituida por depósitos condensados. [*condensed section*].
- sección expandida.** Sucesión estratigráfica de mayor espesor que otra de intervalo temporal equivalente, como consecuencia de una mayor tasa de sedimentación. [*expanded section*].
- secuencia aloctotanática.** Sucesión aloctotanática que tiene carácter secuencial. [*allocthothanatic sequence*].
- secuencia autoctotanática.** Sucesión autoctotanática que tiene carácter secuencial. [*autocthothanatic sequence*].
- secuencia registrática.** Sucesión registrática que tiene carácter secuencial. [*registratic sequence*].
- secuencia tafonómica.** Sucesión registrática constituida por entidades registradas que difieren en sus caracteres tafonómicos, debido a variaciones en las condiciones de alteración tafonómica ligadas entre sí por una polaridad. [*taphonomic sequence*].
- secuencia tanática.** Sucesión tanática que tiene carácter secuencial. [*thanatic sequence*].
- selección de tamaño** de los elementos conservados. Predominio de una entre las distintas clases de tamaño de los elementos conservados. [*sorting*].
- sincrónico.** Que ocurre al mismo tiempo. Se opone a diacrónico. [*synchronous*].
- sistema tafonómico.** Sistema constituido por una entidad tafonómica y su ambiente externo. [*taphonomic system*].
- sistema tafonómico elemental.** Sistema tafonómico constituido por un elemento conservado y su ambiente externo. [*elementary taphonomic system*].
- sistema tafonómico poblacional.** Sistema tafonómico constituido por una población tafónica y su ambiente externo. [*population taphonomic system*].
- sorting.* Similitud en el tamaño de las partículas, en términos de selección y clasificación de tamaños.
- specimen.* Espécimen. Ejemplar fósil.
- sucesión aloctotanática.** Sucesión tanática constituida por entidades conservadas, con elementos alóctonos antes de su enterramiento, que son topológicamente sucesivas en una localidad o región concreta. Las sucesiones aloctotanáticas no son evidencia de, ni representan, sucesiones paleobiológicas de la misma localidad o región que la sucesión registrática a partir de la cual han sido inferidas. [*allocthothanatic succession*].
- sucesión autoctotanática.** Sucesión tanática constituida por entidades conservadas, con elementos autóctonos antes de su enterramiento, que son topológicamente sucesivas en una localidad o región concreta. Las sucesiones autoctotanáticas pueden representar o no sucesiones paleobiológicas de la misma localidad o región que la sucesión registrática a partir de la cual han sido inferidas. [*autocthothanatic succession*].
- sucesión bioestratigráfica.** Sucesión estratigráfica constituida por dos o más niveles fosilíferos, estratigráficamente sucesivos, consecutivos o no, que contienen fósiles no-reelaborados. [*biostratigraphic succession*].
- sucesión condensada.** Sección condensada.
- sucesión expandida.** Sección expandida.
- sucesión faunística.** Sucesión paleobiológica. [*faunal succession*].
- sucesión florística.** Sucesión paleobiológica. [*floral succession*].
- sucesión paleobiológica.** Sucesión constituida por dos o más entidades paleobiológicas, topológicamente sucesivas en una localidad o región concreta, de las cuales solo una es actual. [*palaeobiological succession*].
- sucesión registrática.** Sucesión constituida por dos o más entidades registradas, topológicamente sucesivas, cada una de las cuales está contenida en un cuerpo rocoso distinto o común al de la(s) restante(s). [*registratic succession*].
- sucesión tanática.** Sucesión constituida por dos o más entidades conservadas, con elementos autóctonos

- y/o alóctonos antes de su enterramiento, que son topológicamente sucesivas en una localidad o región concreta. [*thanatic succession*].
- sulégico.** Perteneciente o relativo a la destrucción o selección de fósiles durante el muestreo. [*sullegic*].
- supertaforregistro.** Unidad registrática que comprende dos o más taforregistros. [*supertaphorecord*].
- supervivencia tafonómica.** Proporción de elementos conservados que persisten tras un cambio ambiental. Sirve como indicador del grado de durabilidad de los elementos de un determinado grupo tafonómico. [*taphonomic survivorship*].
- tacaña.** Concreción calcárea que contiene restos permineralizados y se encuentra en algunas rocas carbonosas. [*coal ball*].
- táfico.** Perteneciente o relativo a la destrucción y selección de elementos conservados durante el enterramiento. [*taphic*].
- tafocenosis.** Conjunto de restos organógenos que han sido enterrados juntos. [*taphocoenosis*].
- tafofacies.** Cuerpos rocosos del registro geológico caracterizados con criterios tafonómicos. [*taphofacies*].
- tafogénico.** Producido por la acción de entidades tafonómicas. [*taphogenic*].
- tafogeografía.** Estudio de la distribución geográfica de las entidades tafonómicas. [*taphogeography*].
- tafón.** Grupo de elementos tafonómicos que se caracterizan por tener una composición química o mineralógica definida y una estructura específica. Elementos conservados con una composición y estructura que les hacen ser funcionalmente distintos, que son capaces de producir nuevos elementos de su misma clase, y que constituyen entidades históricas limitadas espacio-temporalmente. [*taphon*].
- tafónico.** Perteneciente o relativo a los tafones. [*taphonic*].
- tafonización.** Producción de nuevos tafones. Formación de un nuevo tafón por entidades paleobiológicas o por modificaciones evolutivas durante la fosilización. [*taphonization*].
- tafonización biogénica.** Formación de nuevos tafones por la intervención de entidades paleobiológicas. [*biogenic taphonization*].
- tafonización tafogénica.** Formación de nuevos tafones a partir de entidades tafonómicas preexistentes. [*taphogenic taphonization*].
- tafonomía.** Disciplina científica que estudia los procesos de fosilización y la formación de los yacimientos de fósiles [*taphonomy*].
- tafonomía aplicada.** Parte de la tafonomía que estudia problemas científicos de interés para otros campos distintos a los de la paleontología. [*applied taphonomy*].
- tafonomía básica.** Parte de la tafonomía que estudia problemas científicos de interés paleobiológico o biocronológico [*basic taphonomy*].
- tafonomía evolutiva.** Estudio de los procesos evolutivos experimentados por las entidades tafonómicas. [*evolutionary taphonomy*].
- tafonomía experimental.** Estudio de los procesos de alteración experimentados por los restos o señales de organismos, como fundamento para la interpretación paleontológica. Cf.: tafonomía funcional. [*experimental taphonomy*].
- tafonomía funcional.** Estudio de las actividades o procesos a corto plazo de las entidades tafonómicas. [*functional taphonomy*].
- tafonomico.** Perteneciente o relativo a la tafonomía. [*taphonomic*].
- taforregistro.** Unidad registrática. Comprende un elemento registrado o un conjunto de elementos registrados que se caracteriza(n) y distingue(n) de otros por uno o varios de sus caracteres secundarios resultantes de la alteración tafonómica. [*taphorecord*].
- tafosistema.** Sistema tafonómico constituido por una asociación conservada y su ambiente externo. [*taphosystem*].
- tafotopo.** Área geográfica donde está enterrado un conjunto de restos organógenos de una determinada clase. [*taphotope*].
- tamaño** de una asociación. Número de elementos conservados que componen una asociación de fósiles o una asociación conservada. [*size*].
- tamaño poblacional.** Número de elementos conservados que componen una población tafónica.

[*population size*].

tanático. Factor de producción y selección de elementos conservados, principalmente por muerte de los organismos productores. Perteneciente o relativo a los cadáveres. [*thanatic*].

tanatocenosis. Conjunto de restos de organismos que murieron juntos. [*thanatocoenosis*].

tanatología. Necrología. [*thanatology*].

tanatotopo. Área geográfica ocupada por un conjunto de cadáveres de una determinada clase. [*thanatotope*].

tasa de acumulación de sedimentos de un intervalo estratigráfico. Valor del espesor de la sección estratigráfica respecto el intervalo temporal de sedimentación neta (excluidos los intervalos de laguna estratigráfica). [*rate of sediment accumulation*].

tasa de sedimentación de un intervalo estratigráfico. Valor del espesor de la sección estratigráfica respecto el intervalo temporal total (incluidos los intervalos de laguna estratigráfica). [*rate of sedimentation*].

taxobiotema. Unidad paleobiotémica. Comprende un organismo o un conjunto de organismos, inferidos e inferibles a partir del registro fósil, que se caracteriza y distingue de otros por uno o varios de sus caracteres taxonómicamente significativos. [*taxobiothem*].

taxón actual. Taxón que tiene representantes vivos. [*extant taxon*].

taxón extinguido. Taxón que no tiene representantes vivos. [*extinct taxon*].

taxorregistro. Unidad registrática. Comprende un elemento registrado o un conjunto de elementos registrados que se caracteriza(n) y distingue(n) de otros por uno o varios de sus caracteres primarios (para-) taxonómicamente significativos. [*taxorecord*].

telescopic. Agrupamiento encajado.

textura. Ordenación espacial de los elementos conservados. [*texture*].

textura de bioturbación. Textura sedimentaria biogénica formada en sustratos blandos o pastosos. [*bioturbation texture*].

textura de una asociación. Propiedad textural. [*association texture*].

textura de una población tafónica. Propiedad textural. [*association texture*].

textura sedimentaria. Caracteres físicos de un sedimento, incluyendo las relaciones espaciales y la geometría de las partículas que lo componen; por ejemplo, el tamaño, la forma y la distribución de los componentes de un sedimento. Proporción relativa de partículas de distinto tamaño. [*sedimentary texture*].

time-averaging. Promedio temporal.

tipo conservativo. Morfotipo que presentan los elementos conservados del mismo tafón o del mismo grupo tafonómico por haber sido alterados en un ambiente particular. [*conservative type*].

tipo de fósil. Conjunto de propiedades secundarias, resultantes de la alteración tafonómica, que caracterizan a un fósil. Clase de estado de conservación de un fósil, teniendo en cuenta el conjunto de caracteres primarios y secundarios que presenta. [*type of fossil*].

tipo morfológico. Morfotipo que presentan los elementos conservados de uno o más tafones o grupos tafonómicos. [*morphological type*].

trace fossil. Icnofósil.

transformación tafonómica. Cambio en los valores de las propiedades estructurales de los elementos conservados. [*taphonomic transformation*].

tréfico. Factor de destrucción y selección de datos o de fósiles durante la preparación y conservación de materiales paleontológicos. [*trepheic*].

vacío alterativo. Entidades producidas que han sido destruidas durante la alteración tafonómica y no están representadas en la sucesión registrática. [*alterative vacuity*].

vacío productivo. Entidades tafonómicas que no fueron producidas y no están representadas en la sucesión registrática. [*productive vacuity*].

valencia tafónica. Uso realizado por un tafón o un grupo tafonómico de su conservabilidad. Los tafones de mayor valencia son los que han tenido capacidad para conservarse en ambientes más variables o diferentes, simultáneos o sucesivos. El valor de la valencia tafónica puede no ser proporcional al valor de la extensión geográfica ocupada por los elementos conservados de cada

tafón. [*taphonic valence*].

velocidad de sedimentación. Tasa de acumulación de sedimentos.

vida media tafonómica. Valor medio del tiempo en que los elementos conservados de un determinado grupo tafonómico permanecen como elementos reconocibles. Sirve como indicador del grado de durabilidad de los elementos de un determinado grupo tafonómico. [*taphonic half-life*].

yacimiento de fósiles. Cuerpos rocosos del registro geológico con una inusitada cantidad y/o calidad de fósiles. [*fossil-Lagerstätte, fossil-ore*].

yacimiento de concentración. Cuerpos rocosos fosilíferos del registro geológico con una inusitada cantidad de fósiles. [*concentration fossil-Lagerstätte*].

yacimiento de conservación. Cuerpos rocosos fosilíferos del registro geológico con una inusitada calidad de fósiles. [*conservation fossil-Lagerstätte*].

zona conservativa. Área geográfica de la litosfera, de características físicas, químicas y biológicas concretas ocupada por cada tafón. Unidad del ambiente definida en términos de su ocupación por un tipo conservativo particular. [*conservative zone*].

12. ÍNDICE

- abrasión 59, 138, 141.
 abrasión, clino tafonómico por 103.
 abundancia específica 79, 140, 141.
 abundancia estratigráfica 141.
 abundancia tafonómica 79, 140, 141.
 ácido sulfhídrico 39, 40, 41.
 aclimatación 106.
 actitud 141.
 actividad 87.
 actuopaleontología 13, 15, 141.
 acumulación tafonómica 16, 19, 75, 81, 141.
 adaptabilidad 106.
 adaptación 85.
 ademia 141.
 ademia, grado de 123.
 académico 75.
 adquisición de caracteres 87.
 agente biológico 28, 30.
 agente tafonómico 28, 30.
 agregación tafonómica 31, 141.
 agregación, estado de 140.
 agregado de piritita 141.
 agrietamiento 66.
 agrupamiento, patrón de 79, 139.
 agrupamiento, geometría del 79, 139.
 agrupamiento encajado 141.
 agrupamiento irregular de piritita 141.
 alóctona 141.
 aloctonía, grado de 139.
 alóctono, elemento 75.
 alogénico 141.
 alteración direccional 99, 141.
 alteración disruptiva 99, 141.
 alteración tafonómica 37, 99, 141.
 alteración térmica 43.
 alterativo 141.
 ámbar 40, 141.
 ambiente externo 9, 141.
 ambiente sedimentario 102.
 ámbito 139, 140, 141.
 ámbito bioestratigráfico 141.
 ámbito específico 79, 140.
 ammonites hueco 127.
 anastrófico 141.
 anatóxico, factor 35, 141.
 anclaje, facetas de 59.
 anemocoro 141.
 anillos de beekita 58.
 antibióticos 41.
 anti-enzimas 41.
 antigüedad 98.
 anular, surco 61, 103.
 apatito 49, 58, 63.
 aplicaciones técnicas de la Paleontología 24.
 aplicaciones técnicas de la Tafonomía 25.
 aragonito 56, 63.
 arcillas 41.
 arqueología 13.
 asfalto 41.
 asociación condensada 80, 142.
 asociación condensada distal 120.
 asociación condensada proximal 129.
 asociación conservada 33, 142.
 asociación de fósiles 33, 34, 36, 142.
 asociación de muerte 34.
 asociación de vida 34.
 asociación enterrada 35.
 asociación expandida 142.
 asociación fósil 33, 34, 142.
 asociación mezclada 30, 80, 142.
 asociación producida 142.
 asociación registrada 18, 142.
 asociación tafonómica 142.
 atributos de las asociaciones 139.
 atributos de los elementos conservados 137.
 atrición 142.
 autóctona 142.
 autoctonía, grado de 139.
 autóctono, elemento 75.
 autogénico 142.
 autolisina 39, 41.
 bacteria 41, 45.
 beekita 58.
 biocenosis 7, 34, 142.
 bioclasto 32, 142.
 biocrón 142.
 biocronoestratigrafía 23.
 biocronología 23, 142.
 biocronozona 142.
 biodegradación 39, 73, 142.
 biodegradación, grado de 137.
 bioerosión 61, 138, 142.
 bioestratigrafía 23, 142.
 bioestratinomía 15, 17, 142.
 biofábrica 142.
 biofacies 113.
 biogénico 143.
bioimmuration 143.
 biosfera 36.
 biotextura 34, 143.
 biótico, factor 35.
 biotopo 143.
 bioturbación 41, 48, 66, 71, 73, 143.
 biozona 143.
 brusita 59.
 bucle tafonómico 143.

- cadáver 32.
 cadaverina 41.
 calcárea, cementación 49.
 calcárea, concreción 51.
 calcedonia 56.
 calcedonita 56.
 calcinación 143.
 calcita 40, 49, 63.
 calcítica, concreción 51.
 capacidad de conservación 95, 143.
 capacidad de memoria 87.
 capacidad de preservación 95, 143.
 capacidad de supervivencia 87.
 carácter 143.
 carácter estructural 33, 143.
 carácter morfológico 32.
 carácter original 32, 85.
 carácter primario 32, 85, 143.
 carácter secundario 32, 85, 101, 143.
 carácter textural 33, 143.
 carbonificación 42, 137, 143.
 carroñero 41, 66.
cast 143.
 catástrofe 30.
 celulosa 40, 43, 143.
 cementación 138, 143.
 cementación de cavidades 53.
 cera 40.
 cerina 40.
 chamosita 52.
charcoal 143.
 ciclo ecofenotípico 125.
 ciclo estratigráfico 123.
 ciclo migracional 126.
 ciclo paleoambiental 123, 143.
 ciclo paleobiológico 125, 143.
 ciclo paleontológico 123.
 ciclo tafonómico 125, 143.
 clasificación, evidencias de 139.
 clasificación biocronológica 111, 143.
 clasificación cronobiotémica 144.
 clasificación cronoregistrática 111, 144.
 clasificación de tamaño 144.
 clasificación ecorregistrática 111, 144.
 clasificación paleobiotémica 111, 144.
 clasificación por tamaño 144.
 clasificación registrática 109, 144.
 clasificación taforregistrática 111, 144.
 clasificación taxobiotémica 144.
 clasificación taxoregistrática 111, 144.
 clino paleoecológico 140.
 clino tafonómico 101, 140, 144.
clustering 144.
coal ball 144.
 coeficiente de saturación 140, 144.
 coherencia paleoecológica 123.
 colágeno 40.
 colapso gravitatorio 69, 138.
 colección 35.
 coloides 41.
 color original 137.
 columna registrática 109, 144.
 comidología 12.
 compactación 69, 80.
 completitud registrática 144.
 comportamiento, cambio de 98.
 comportamiento de las entidades tafonómicas 85.
 composición de las entidades tafonómicas 32.
 composición mineralógica 32, 137.
 composición petrológica 32, 137.
 composición química 32, 137.
 composición tafónica 32.
 compresión 32, 138.
 compresión litostática 69.
 comunidad 7, 35, 144.
 concentración 19, 79, 91, 140.
 concentración de fósiles 33.
 concentración tafonómica 144.
 concepción transformista 9.
 concepción evolucionista 9.
 conceptos filosóficos 7.
 conchiolina 40, 63, 144.
 concreción 51, 144.
 condensación estratigráfica 145.
 condensación sedimentaria 145.
 condensación tafonómica 129, 145.
 condrina 40.
 congelación 41.
 conservabilidad 27, 85, 95, 106, 145.
 conservable, taxón 106.
 conservación 85, 87, 145.
 conservación, estado mecánico de 139.
 conservación diferencial 42, 85, 98, 106, 145.
 conservación selectiva 85, 98, 145.
 conservación tafonómica 34.
 conservativo 145.
 constancia bioestratigráfica 145.
 constancia estratigráfica 145.
 contactos suturados 66.
 convergencia entre tafones 97.
 copal 145.
 coprocenosis 31, 145.
 coprolito 66, 145.
 coquina 145.
 corrosión 145.
 corriente hidráulica aspirada 47.
 corrosión 145.
 cosmopolita, tafón 93.
 cronobiotema 121, 145.
 cronoclimo 126.
 cronorregistro 121, 145.
 cronozona 145.
 cuarcina 56.
 cuarzo, 49, 57.

- cuerpo de conocimientos 11.
 cuerpo fósil 32.
 curtiente, sustancia 41.
 curtido 42.
 cutina 40, 43, 44, 145.
- deformación continua 138.
 deformación discontinua 138.
 deformación sinsedimentaria 138.
 deformación tectónica 138.
 demia 76, 145.
 démico 75.
 densidad 79, 140.
 densidad de empaquetamiento 130.
 densidad de la asociación 145.
 densidad elemental 146.
 densidad específica 79, 146.
 densidad poblacional 146.
 densidad regional 91, 146.
 densidad relativa 146.
 densidad tafonómica 146.
 depósito condensado 129, 146.
 depósito expandido 129, 146.
 depredadores 41.
 derivado 146.
 desarrollo tafonómico 86, 96, 146.
 desarrollo, patrón de 138.
 desarrollo histórico 86.
 desarticulación 74, 146.
 desarticulación, estado de 138.
 desarticulación, patrón de 138.
 descamación 66.
 descomposición aerobia 39.
 descomposición anaerobia 39.
 descompresión litostática 70, 138.
 descripción de estado 85.
 descripción de proceso 85.
 descubrimiento 16.
 desecación 41, 66.
 desintegración tafonómica 146.
 desintegración, estado de 138.
 desintegración, patrón de 138.
 desgasificación 67, 137.
 deshidratación 41, 66.
 deslizamiento, facetas de 61.
 deslizamiento sinsedimentario 70.
 desorden estratigráfico 107.
 desplazamiento 71.
 destrucción 99.
 destrucción, tasa de 100.
 destrucción diferencial 146.
 destrucción selectiva 34, 146.
 determinación anatómica 137.
 determinación paleoecológica 137.
 determinación paleoicnológica 137.
 determinación tafonómica 137.
- determinación taxonómica 137.
 diacrónico 146.
 diagénesis 16.
 dinamicista, planteamiento 9.
 discontinuidad estratigráfica 123.
 disgregación tafonómica 31, 146.
 disolución 63, 138, 146.
 disolución bajo presión 66.
 dispersión 34, 75, 146.
 dispersión, clino tafonómico por 103.
 dispersión, grado de 138.
 disposición relativa 74.
 distorsión tafonómica 67, 138, 146.
 distribución 77.
 distribución, patrón de 139.
 distribución agrupada 146.
 distribución al azar 146.
 distribución geográfica 140.
 distribución uniforme 146.
 divergencia entre tafones 97.
 diversidad anatómica 139.
 diversidad mineralógica 140.
 diversidad morfológica 139.
 diversidad paleoecológica 139.
 diversidad petrológica 140.
 diversidad poblacional 146.
 diversidad química 140.
 diversidad tafónica 146.
 diversidad tafonómica 139.
 diversidad taxonómica 139, 146.
 dolomita 49.
 dominio de aplicabilidad 17.
 duplicación de suturas 66.
 durabilidad 87, 90, 106, 147.
 durabilidad, grado de 91.
- ecoestratigrafía 23.
 ecorregistro 111.
 ecotipo 126.
 ecozona 113.
 eficacia tafonómica 92, 147.
 Eh 40, 41.
 ejemplar fósil 32, 147.
 ejemplar registrado 19, 147.
 elemento conservado 32, 147.
 elemento producido 147.
 elemento registrado 18, 147.
 elemento tafonómico 147.
 elipsoidal, faceta 61, 103.
 emergencia 31, 32, 152.
 empaquetamiento 147.
 empaquetamiento, densidad de 79, 140.
 empaquetamiento, proximidad de 79, 140.
 encorvamiento dorsal 66.
 encostramiento 45, 137, 147.
encrustation 147.

- endémico 147.
 enterramiento 16, 147.
 entidad conservada 15, 35, 147.
 entidad obtenida 15, 35, 147.
 entidad paleobiológica 35.
 entidad producida 15, 35, 147.
 entidad registrada 15, 35, 147.
 entidad tafonómica 15, 17, 29, 35, 147.
 entidad tafonómica elemental 147.
 entidad tafonómica supraelemental 147.
 entomolina 40.
 equitabilidad elemental 147.
 equitabilidad poblacional 147.
 equitabilidad tafónica 147.
 equitabilidad taxonómica 147.
 escala biocronológica 115, 121.
 escala cronobiotémica 121.
 escala cronoestratigráfica 119.
 escala cronorregistraica 121.
 escala de tiempo geológico 119, 119.
 escala geocronológica 119.
 escala geocronométrica 119.
 escatol 41.
 esfericidad 59, 147.
 especiación 115, 126.
 espécimen 32.
 espongina 40.
 esporopolenina 43, 44, 147.
 estabilización 42.
 estabilización tafonómica 87, 147.
 estado de agregación relativa 148.
 estado de conservación 85.
 estado de desarticulación 148.
 estado de desintegración 148.
 estenocoro 79, 93, 148.
 estenoico 79, 93, 148.
 estenotópico 90, 148.
 estilolito 66.
 estratigrafía secuencial 24, 123.
 estructura 148.
 estructura de bioturbación 148.
 estructura de las entidades tafonómicas 32.
 estructura de los elementos 137.
 estructura temporal 86, 139, 140.
 eudémico 75, 106, 148.
 eurico 79, 93, 148.
 eurioico 79, 93, 148.
 euritópico 90, 148.
 evidencias paleontológicas 19.
 evolución de las entidades tafonómicas 85.
 evolución filética 126.
 evolución tafonómica 96, 148.
 evolucionista, concepción 9.
 evolutivo, cambio 98.
 ex situ 75, 148.
 exportación, tasa de 100.
 extinción 115, 126.
 existencia histórica 86.
 exuvio 32, 148.
 faceta 59, 103.
 faceta de desgaste 148.
 facies 34.
 factor alterativo 41, 98.
 factor anatáxico 148.
 factor conservativo 98.
 factor de alteración 91.
 factor de observación 35.
 factor de producción 35.
 factor extrínseco 87, 95.
 factor intrínseco 87, 95.
 factor limitante 91.
 factor pertotáxico 148.
 factor sulégico 148.
 factor táfico 148.
 factor tafonómico 35.
 factor tafonómico alterativo 98, 148.
 factor tafonómico conservativo 98, 148.
 factor tafonómico limitante 91.
 factor tanático 148.
feedback 148.
 fermentación 39.
 fidelidad bioestratigráfica 148.
 fidelidad taxonómica 148.
 filiación evolutiva 96.
 fitotafonomía 12.
 flotabilidad 71.
 fosfática, permineralización 51.
 fosfático, resto 59.
 fosfático, molde concrecional 51.
 fósil 149.
 fósil derivado 149.
 fósil infiltrado 149.
 fósil químico 44, 137, 149.
 fósil retrabajado 149.
 fosildiagénesis 12, 17, 149.
 fosilización 16, 34, 36, 87, 99, 149.
 fosilización diferencial 87, 99, 149.
 fosilización direccional 99, 149.
 fosilización disruptiva 99, 149.
 fosilización estabilizadora, 149.
 fosilización normalizadora 99, 149.
 fosilizado 32, 36, 149.
fossil-ore 149.
fossil-Lagerstätte 149.
 fracturación 67.
 fragmocono hueco 127.
 frecuencia de fosilización 149.
 frecuencia de registro 149.
 frecuencia estratigráfica 149.
 función 87.
 función tafonómica 149.
 función, cambio de 98.

- gap* 149.
 gastrolito 149.
 geopetal 149.
 geotrópico 149.
 glauconita 49, 52.
 globalista, planteamiento 7, 10.
 gradiente tafonómico 101, 149.
 grado de clasificación 149.
 grado de condensación tafonómica 149.
 grado de empaquetamiento 149.
 grado de herencia tafonómica 149.
 grado de remoción tafonómica 149.
 grado de selección 149.
 grafito 43.
 gravedad 48, 69.
- hematites 49.
 hemiammonites 65.
 hemiconcreción 65.
 hemigrumo 45.
 herencia tafonómica 83, 140, 150
 heterócrono 150.
 heteromérica, asociación 139.
 hiato alterativo 150.
 hiato productivo 150.
 hidroxapatito 58.
 hierro 41.
 higroscópica, sustancia 41.
 hiperagrupado, tafón 79.
 hipertaxorregistro 113, 150.
 hipertaxorregistro 113.
 holista, planteamiento 7, 10.
 homogeneidad paleoecológica 140.
 homoplasia 115.
 homotaxialidad 150.
 huella 32.
- icnita 32, 150.
 icnocenosis 36, 150.
 icnofacies 150.
 icnofósil 32, 150.
immuration 150.
 implosión 69, 70, 150.
 importación, tasa de 100.
 impresión 32, 47.
 impronta 32, 47.
 inclinación 73, 138.
 inclusión 45, 137.
 incompatibilidad ecológica 79.
 incompatibilidad paleoambiental 79.
 individualista, planteamiento 7, 10, 14.
 indol 41.
 infiltración gravitatoria 48.
 información paleobiológica 35, 37.
 información taxonómica 32.
- información tafonómica 32, 35.
 in situ 75, 150.
 integridad esquelética 138, 150.
 inversión 56.
 inversión tafonómica 150.
 isócrono 150.
 isomérica, asociación 139.
- jerarquía tafonómica 19, 32.
- kerógeno 43, 50.
- laguna de registro de un taxón 105, 150.
 laguna registrática 150.
leaked fossil 150.
 lepisfera 58.
 ley 26, 27.
 liberina 40.
 lignina 40, 43, 150.
 limonita 49.
 liptocenosis 36, 150.
 lisoclina 150.
lithoimmuration 150.
 litoleimonomía 12.
 lutecita 56.
 lumaquela 150.
- maceración natural 66, 138, 150.
 maceral 150.
 mapa taforregistrático 113, 150.
 mapa taxorregistrático 113, 150.
 marca 32.
 marcasita 49.
 materia fósil 17.
 materia inorgánica 17
 materia orgánica 17, 41.
 mecanismos de alteración tafonómica 39, 151.
 megatafonomía 12.
 metamorfismo 66, 69.
 metanogénesis 40.
 meteorización 16, 65, 67.
 metódica 26.
 micritización 56.
 microestructura 32, 137.
 microtafonomía 12.
 mineralización 48, 138, 151.
 miodémico 75, 151.
 modelo evolucionista de la fosilización 36.
 modelo individualista de la fosilización 34.
 modelo globalista de la fosilización 34.
 modelo transformista de la fosilización 34.
 modelo sistemista de la fosilización 36.
 modificación compensatoria 87.

- modificación evolutiva 31.
 modificación funcional 31.
 modificación paleobiológica 34.
 modificación tafonómica 34.
 modificación tafonómica conservativa 151.
 modificación tafonómica evolutiva 151.
 modificación tafonómica funcional 151.
 molde 32.
 molde compuesto 70, 151.
 molde concrecional 51.
 molde concrecional sin septos 56.
 molde externo 47.
 molde interno 47.
 molde interno concrecional 52, 69.
 momias 45.
 momias calcáreas 45.
 momificación 42, 137, 151.
 mordedura 66.
 morfología 88.
 morfología actual 137.
 morfotipo 151.
 mortalidad 30.
 mortalidad catastrófica 30, 151.
 mortalidad masiva 30.
 mortalidad no-catastrófica 151.
 mucina 40.
 muerte 7, 13, 29.
 muestra 35.
- necrófago 41.
 necrocenosis 36.
 necrocinesis 71, 151.
 necrolisis 16.
 necrología 151.
 necrótico 151.
 negentrópico 27, 37, 96.
 neodarwinismo 27.
 neomorfismo 56, 151.
 neotafonomía 13.
 no-conservable, taxón 106.
 nódulo de arcilla 45.
 nódulo fosilífero 51.
 número mínimo de individuos 19.
- obrupción 151.
 ópalo 49, 57, 58, 63.
 orden cronológico 115.
 orden de sucesión 117.
 organización del registro fósil 31.
 orictocenosis 34, 151.
 orientación acimutal 73, 138, 151.
 origen de los fósiles 29.
 osmótico, estrés 41.
 oxígeno 41.
- packing* 151.
 paradémico 75.
 paleoambiental, variación 101.
 paleobiocenosis 37, 151.
 paleocomunidad 35.
 paleogeografía 23, 24.
 paleoicnocenosis 151.
 paleoicnología 151.
 paleontología aplicada 23.
 paleontología básica 21, 24.
 paleontología estratigráfica 23.
 paleotafonomía 13.
 paleotanatología 12.
 palinomorfo 32.
 papel tafonómico 88.
 paradémica 151.
 parcialidad del registro fósil 27, 36.
 partes blandas 137.
 patrimonio paleontológico 24.
 patrón de desarticulación 151.
 patrón de desintegración 151.
 patrón de mortalidad 30.
 pelet 151.
 pelomorfismo 70, 152.
 pelomorfosis 70, 152.
 pérdida selectiva de información 87, 99, 152.
 perfección bioestratigráfica 152.
 perforación biogénica 152.
 periodicidades 115.
 permeabilidad 41.
 permineralización 49, 152.
 persistencia estratigráfica 152.
 pertotáxico, factor 35, 152.
 petróleo 41.
 pH 40, 41, 63.
 pirita 40, 49, 51, 54, 59.
 pirita framboidal 152.
 pirita isométrica 152.
 pirita laminar 152.
 pirofilita 49.
 pirofusinita 43, 152.
 pirolisis 152.
 pisoteo 66, 71, 80.
 planteamiento dinamicista 9.
 planteamiento globalista 7, 10.
 planteamiento holista 7, 10.
 planteamiento individualista 7, 10, 14.
 planteamiento sistemista 9, 10.
 población tafónica 18, 33, 152.
 población tafónica tipo 1 76, 104, 127.
 población tafónica tipo 3 76, 104, 127.
 porosidad 41.
 posición 72, 138, 152.
 posición de producción 74, 79, 83, 152.
 posición de vida 79, 83, 152.
 postulado tafonómico de emergencia 31, 32, 152.
 postulado tafonómico de modificación 31, 34.

- postulado tafonómico de producción 29, 152.
 potencial de conservación 85, 95, 152.
 potencial de fosilización 85, 87, 100, 152.
 potencial de preservación 86, 95, 152.
 potencial de registro 87.
 prefosilización 16, 152.
 presente 152.
 preservabilidad 85.
 preservación 85, 87, 152.
 preservación diferencial 87, 98.
 preservación selectiva 87, 98, 99, 152.
 presión hidrostática 69, 70.
 presupuesto lógico 10.
 presupuesto matemático 10.
 principio de la superposición 109.
 principio de las relaciones topológicas 107.
 probabilidad de supervivencia 87, 152.
 problemática 21.
 proceso de registro 87, 152.
 proceso negentrópico 37.
 proceso selectivo de registro 87, 99.
 producción 14, 153.
 producción, tasa de 100.
 producción alogénica 29, 153.
 producción autogénica 29, 153.
 producción biogénica 14, 29, 153.
 producción biogénica, tasa de 41.
 producción tafogénica 14, 31, 153.
 promedio temporal 107, 153.
 propiedad actual 88, 153.
 propiedad disposicional 88, 153.
 propiedad emergente 95.
 propiedad estructural 88, 153.
 propiedad evolutiva 153.
 propiedad funcional 88, 153.
 propiedad original 85.
 propiedad secundaria 85.
 propiedad textural 33, 153.
 proximidad de empaquetamiento 153.
 pseudocenosis 36.
 pseudomomia 45.
 pseudomorfosis 48, 53, 153.
 pseudomorfosis siliciclástica 48.
 pulido 59.
 putrefacción 39.
 putrescina 41.
- queratina 40.
 quitina 40, 43.
- radiación alterativa 99, 153.
 radiación conservativa 99, 153.
 reagrupamiento tafonómico 79, 153.
 reagrupamiento, grado de 139.
 realimentación tafonómica 31, 153.
- realización 14, 29, 154.
 realización de actividades 87.
 reciente 154.
 recristalización 56, 154.
redposition 154.
 redondez 59, 154.
 reduccionismo 9.
 redundancia biológica 154.
 redundancia tafonómica 87, 92, 154.
 reelaboración 17, 21, 81, 154.
 reemplazamiento 58, 154.
 reemplazamiento de comunidades 126.
 referencia paleontológica 19.
 registrático 154.
 registro 87.
 registro estratigráfico 107, 109.
 registro estratigráfico, continuidad del 123.
 registro diferencial 87, 98.
 registro fósil 18, 27, 36, 154.
 registro fósil, continuidad del 107.
 registro fósil, desorden estratigráfico del 107.
 registro fósil, parcialidad del 105.
 registro fósil, sesgo del 105.
 registro paleontológico 154.
 registro sedimentario 154.
 registro selectivo 87, 98, 99, 154.
 relleno geopetal 48, 154.
 relleno geotrópico 48, 154.
 relleno sedimentario 47, 137.
remanié 154.
 remoción 81, 154.
 remoción, grado de 139.
 removilización tafonómica 83, 154.
 reorientación 72.
 réplica 32, 46.
 replicación múltiple 89.
 replicación simple 89.
 replicación tafonómica 31, 49, 89, 154.
 resedimentación tafonómica 21, 81, 154.
 resina 40, 41.
 resto de un organismo 32.
 resto orgánico 32.
 resto organógeno 32.
 resto transformado 32, 47, 154.
 retención diferencial 35, 37, 99, 154.
 retención tafonómica 96, 99, 154.
 retrabajado 81, 154.
 retrabajamiento 154.
 riqueza elemental 154.
 riqueza poblacional 154.
 riqueza tafónica 154.
 riqueza taxonómica 154.
 rodado 75.
 rodamiento, facetas de 59.
- salina, concentración 41.

- saponificación 42.
 sapropel 154.
 sección condensada 129, 155.
 sección expandida 129, 155.
 secuencia aloctotanática 155.
 secuencia autoctotanática 155.
 secuencia paleoecológica 30.
 secuencia registrática 155.
 secuencia tafonómica 155.
 secuencia tanática 155.
 sedimentación 16.
 sedimentación, tasa de 41.
 sedimentología 21, 23.
 selección 79, 139.
 selección de tamaño 155.
 señal de actividad biológica 32.
 siderita 40.
 siderítica, concreción 51.
 sílex 49.
 sílex, nódulo de 51.
 sílice 41.
 sílicea, permineralización 51.
 sílceo, fósil 57.
 sílceo, molde 51.
 sincrónico 155.
 sintafonomía 12.
 sistema negentrópico 27.
 sistema tafonómico 32, 33, 34, 155.
 sistema tafonómico elemental 155.
 sistema tafonómico poblacional 155.
 sistemista, planteamiento 9, 10.
 somatofósil 32.
 sombra de presión 52.
sorting 155.
specimen 155.
 subagrupado, tafón 79.
 suberina 40, 43.
 subsolución 63.
 sucesión aloctotanática 155.
 sucesión autoctotanática 155.
 sucesión bioestratigráfica 109, 155.
 sucesión condensada 155.
 sucesión ecológica 126.
 sucesión espacio-temporal 117.
 sucesión expandida 155.
 sucesión faunística 155.
 sucesión florística 155.
 sucesión paleobiológica 155.
 sucesión registrática 107, 155.
 sucesión tanática 155.
 sulégico, factor 35, 156.
 supertaforregistro 156.
 supervivencia tafonómica 87, 93, 156.
 supertaforregistro 113.
 supertaxorregistro 113.
 suspensibilidad 72.
 sustitución de especies 126.
 tacaña 49, 156.
 táfico, factor 35, 156.
 tafocenosis 34, 156.
 tafofacies 113, 125, 127, 156.
 tafogénico 156.
 tafogeografía 25, 156.
 tafología 13.
 tafón 18, 33, 97, 156.
 tafónico 156.
 tafonización 31, 97, 156.
 tafonización biogénica 31, 97, 156.
 tafonización tafogénica 31, 97, 156.
 tafonomía 156.
 tafonomía aplicada 25, 156.
 tafonomía básica 156.
 tafonomía biogeográfica 12.
 tafonomía comparada 12.
 tafonomía dinámica 12.
 tafonomía estratigráfica 12.
 tafonomía evolutiva 25, 156.
 tafonomía experimental 12, 25, 156.
 tafonomía funcional 25, 156.
 tafonomía molecular 12.
 tafonómico 156.
 taforregistro 109, 112, 156.
 taforregistro de alta turbulencia 127.
 taforregistro de baja turbulencia 127.
 tafosistema 21, 156.
 tafotopo 7, 36, 156.
 tamaño de la asociación 139, 156.
 tamaño poblacional 156.
 tanático, factor 35, 157.
 tanatocenosis 34, 157.
 tanatología 157.
 tanatotopo 7, 36, 157.
 taninos 41, 42.
 tasa de acumulación de sedimentos 129, 157.
 tasa de sedimentación 129, 157.
 taxobiotema 157.
 taxón actual 157.
 taxón extinguido 157.
 taxón lázaro 105.
 taxón monotípico 105.
 taxón monotópico 105.
 taxorregistro 109, 157.
 tectina 40.
 tectónico, proceso 70.
telescoping 157.
 teoría de la fosilización 100.
 teoría del origen orgánico de los fósiles 29.
 teoría evolutiva 100.
 térmico, estrés 41.
 textura 157.
 textura de bioturbación 157.
 textura de una asociación 157.
 textura de una población tafónica 157.
 textura sedimentaria 157.

- textura vesicular 41.
tiempo geológico 118.
time-averaging 157.
tipo conservativo 97, 157.
tipo de fósil 97, 139, 157.
tipo morfológico 157.
tolerancia 90.
torsión esquelética 67.
tóxica, sustancia 41.
trace fossil 157
trasfondo específico 11.
trasfondo filosófico 7.
trasfondo formal 10.
transformación tafonómica 89, 157.
transformista, concepción 9.
transmisión de información 21.
transporte 71.
tráfico, factor 35, 157.
truncamiento, faceta de 59, 103.
- ubicación 137.
unidad bioestratigráfica 117.
unidad cronoestratigráfica 119.
unidad geocronológica 119.
- vacío alterativo 157.
vacío productivo 157.
valencia tafónica 93, 157.
velocidad de sedimentación 129, 157.
vida 7, 13.
vida media tafonómica 92, 158.
vivianita 59.
- yacimiento de concentración 158.
yacimiento de conservación 42, 105, 106.
yacimiento de fósiles 34, 36, 158.
yeso 49.
- zona conservativa 98, 158.