

FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. (1997). Fósiles de intervalos sin registro estratigráfico: una paradoja geológica. En: *Registros fósiles e Historia de la Tierra* (Eds. E. AGUIRRE, J. MORALES y D. SORIA). Editorial Complutense, Madrid: 79-105.

Fósiles de intervalos sin registro estratigráfico: una paradoja geológica

SIXTO FERNÁNDEZ-LÓPEZ

Introducción

La idea de que las especies han tenido una duración limitada y que muchas especies del pasado están extinguidas en la actualidad ha sido utilizada en geología desde el comienzo del siglo XIX. Desde el siglo pasado, los fósiles han sido empleados para determinar la antigüedad relativa de las rocas, incluso si dichas rocas tienen caracteres litológicos diferentes y pertenecen a distintas cuencas sedimentarias (Fig. 1). A su vez, en cada cuenca sedimentaria, el orden de sucesión de los fósiles en el registro estratigráfico ha sido uno de los criterios fundamentales para inferir el orden cronológico de las especies extinguidas (Fig. 2). Teniendo en cuenta el orden de superposición de los estratos y su contenido fósil, durante el siglo pasado se logró caracterizar numerosos episodios de la Historia de la Tierra mediante distintas especies que representan diferentes escenarios sucesivos. LYELL (1833) distinguió diecinueve grupos de estratos fosilíferos, observados en Europa occidental y ordenados según su antigüedad relativa. Con criterios paleontológicos, PHILLIPS (1841; cf. CALLOMON, 1995a) propuso una clasificación tripartita de la Historia de la Tierra según la cual el Paleozoico correspondería a la Era de los Invertebrados y Peces, el Mesozoico equivaldría a la Era de los Reptiles, y el Cenozoico a la Era de los Mamíferos. En la sucesión cronológica de rocas sedimentarias estratificadas propuesta por d'ORBIGNY (1852) se distinguen veintiocho pisos sucesivos.

El principio de la superposición de los estratos ha sido utilizado tradicionalmente para averiguar no sólo el orden cronológico del registro estratigrá-

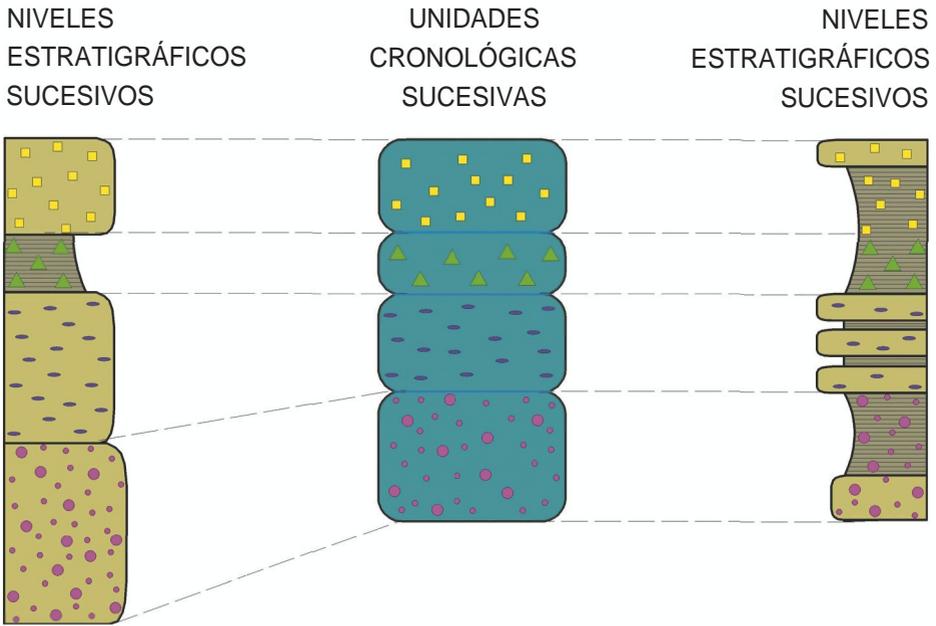


Figura 1. Según el principio de la sucesión faunística de William SMITH (1816-1819), el orden de sucesión de los fósiles de algunas especies en el registro estratigráfico representa el orden cronológico en el que se han formado las rocas. Los fósiles de algunas especies, representados en esta figura por distintos símbolos (círculos, elipses, triángulos, cuadrados), permiten correlacionar cronológicamente los cuerpos rocosos fosilíferos observados en distintas localidades.

fíco, sino también el orden cronológico del registro fósil. Sin embargo, este método analítico sólo puede ser aplicado si los fósiles y los estratos en que se encuentran son contemporáneos. Por este motivo, las guías de procedimiento estratigráfico destacan la necesidad de distinguir y excluir los fósiles heredados de materiales más antiguos o los fósiles infiltrados en las rocas, para establecer o identificar algunas unidades estratigráficas (cf. SALVADOR, 1994; COWIE *et al.*, 1986; NORTH AMERICAN COMMISSION ON STRATIGRAPHIC NOMENCLATURE, 1983). Los fósiles que no son contemporáneos con las rocas que los contienen no pueden ser ordenados cronológicamente teniendo en cuenta su posición estratigráfica, no pueden ser utilizados para establecer o identificar unidades bioestratigráficas, ecoestratigráficas o cronoestratigráficas, y no sirven para justificar escalas bioestratigráficas que representen el orden de sucesión del registro geológico ni escalas cronoestratigráficas de tiempo geológico.

Aunque el orden cronológico del registro estratigráfico ha sido uno de los presupuestos fundamentales en las investigaciones paleontológicas de los últimos dos siglos, las interpretaciones estratigráficas más recientes destacan

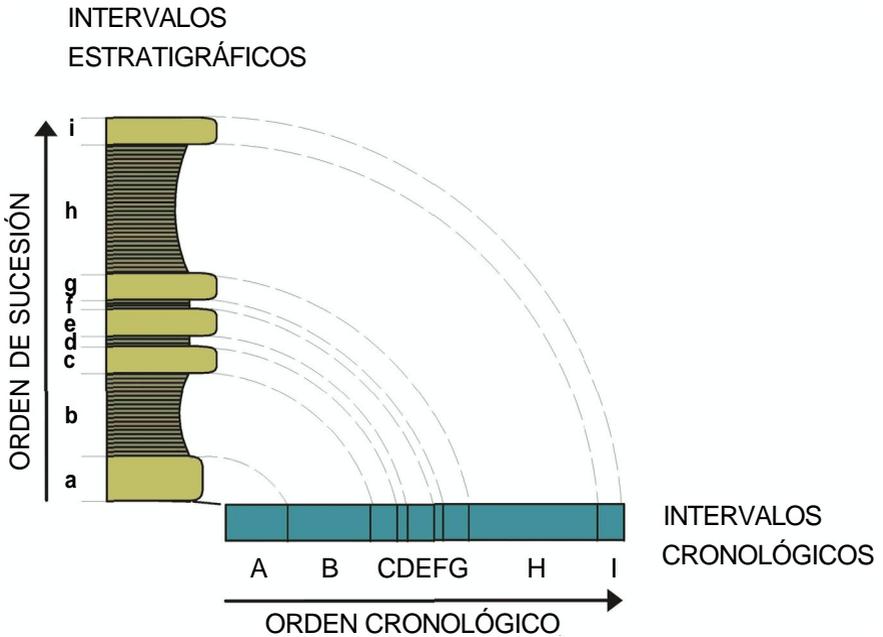


Figura 2. De acuerdo con el principio de la superposición formulado por STENO (1669), los estratos son unidades genéticas de sedimentación que representan un orden cronológico: los más bajos de una sucesión estratigráfica fueron los primeros en depositarse y son los más antiguos. Los intervalos estratigráficamente sucesivos (a, b, ..., i) que comprenden uno o más estratos representan intervalos cronológicos sucesivos (A, B, ..., I).

el carácter discontinuo del registro estratigráfico (cf. WILGUS *et al.*, 1988). Algunos autores hablan de «desorden estratigráfico» porque se ha descubierto con datos geocronométricos que los restos organógenos encontrados a distinta profundidad en sedimentos recientes no representan intervalos temporales sucesivos (CUTLER & FLESSA, 1990; FLESSA *et al.*, 1993). Además, 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. 3).

Lo paradójico respecto a esta metodología tradicionalmente utilizada es que se puedan identificar fósiles de intervalos sin registro estratigráfico cuando se supone que el orden cronológico de los fósiles es averiguado y contrastado teniendo en cuenta su posición estratigráfica, y no sería metodológicamente aceptable presuponer su edad. Para resolver esta paradoja conviene aclarar varias preguntas: ¿Cómo se identifican los fósiles reelaborados?; ¿cómo se averigua el orden de sucesión del registro fósil y de las entidades paleobiológicas?; y, ¿cómo se construyen las escalas de tiempo geológico?

Significado y contrastación de los fósiles reelaborados

Los fósiles son restos o señales de organismos del pasado que se han acumulado en la litosfera y se encuentran en los cuerpos rocosos del registro estratigráfico. Sin embargo, no se puede presuponer que los fósiles son contemporáneos con los cuerpos rocosos que los contienen. Algunos de estos restos, y señales biogénicas, fueron desenterrados y desplazados sobre el substrato después de ser acumulados y antes de ser definitivamente enterrados. Éste es el caso de los fósiles reelaborados, que pudieron ser incluidos en sedimentos más recientes o infiltrados en sedimentos más antiguos durante la reelaboración (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1991).

El carácter diferencial de los fósiles reelaborados es que fueron desenterrados y desplazados antes de su enterramiento final. En consecuencia, los fósiles reelaborados estuvieron sometidos a procesos fosildiagenéticos antes de su enterramiento final, y los resultados de estos procesos fosildiagenéticos

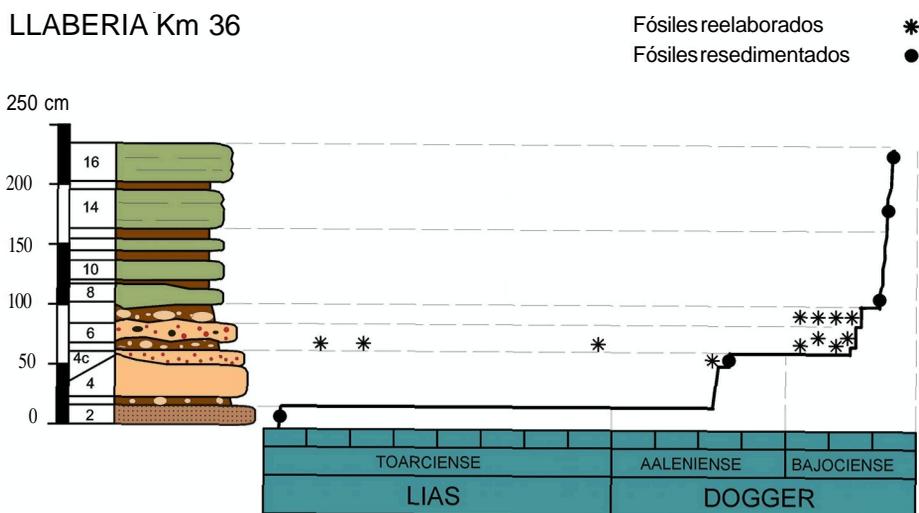


Figura 3. Ejemplo de sucesión estratigráfica cuyas capas contienen fósiles característicos (amonites y braquiópodos) de varias cronozonas e incluso fósiles más antiguos que los niveles inferiores (basado en datos de FERNÁNDEZ-LÓPEZ *et al.*, 1995). El desarrollo vertical de la sucesión estratigráfica 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 aalenenses (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.

pueden ser utilizados para diagnosticar los procesos de reelaboración. Los fósiles no-reelaborados son restos organógenos, o señales biogénicas, que fueron movidos sobre el substrato antes de ser enterrados (en tal caso, se trata de fósiles resedimentados) o que permanecieron en el sedimento sin ser desplazados de su posición original (fósiles acumulados). El interés geológico de este sistema de clasificación que agrupa los fósiles en sólo tres categorías (acumulados, resedimentados y reelaborados) es que permite averiguar el orden de sucesión de los fósiles que están juntos en un mismo estrato y su edad relativa respecto a la roca que los contiene.

Es importante diferenciar los fósiles reelaborados de los resedimentados o acumulados porque, a diferencia de estos dos últimos, son de distinta edad que los intervalos temporales de formación de los cuerpos rocosos que los contienen. Los fósiles reelaborados pueden ser identificados por los caracteres observables que presentan, y sin tener en cuenta su edad o la de los cuerpos rocosos en que se encuentran. Como consecuencia de las modificaciones fosildiagenéticas que experimentaron antes de su enterramiento final, los fósiles reelaborados suelen presentar diferencias de composición (química, mineralógica o petrológica) así como diferencias texturales respecto a la roca que los incluye y respecto a otros fósiles no-reelaborados con los que están asociados. El relleno sedimentario de los moldes internos reelaborados puede mostrar una discontinuidad estructural con el sedimento que los engloba. Los moldes reelaborados también pueden presentar varias generaciones sucesivas de relleno sedimentario separadas por fases de cementación temprana, estructuras geopetales incongruentes entre sí o con respecto a la estratificación, superficies de fractura o desarticulación, así como facetas de desgaste y señales de bioerosión, colonización o encostramiento. En el caso de los ammonites, se puede llegar a disponer de más de una veintena de criterios para diagnosticar que un fósil está reelaborado (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1985, 1995).

Los procesos de reelaboración favorecen la modificación de la composición y la estructura de los restos organógenos afectados, pero 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 reelabora-

ción. 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.

Respecto a la frecuencia relativa de los fósiles reelaborados, la situación varía según las cuencas sedimentarias. Los fósiles reelaborados son abundantes al menos en algunas cuencas del Paleozoico superior, del Mesozoico y del Cenozoico; y el número de publicaciones sobre este tema ha aumentado exponencialmente en los últimos años (Fig. 4). Los procesos de reelaboración son de máxima importancia biocronológica cuando han afectado a fósiles guía. Por ejemplo, los ammonites reelaborados llegan a ser más frecuentes que los resedimentados o los acumulados en algunas rocas carbonáticas formadas en las plataformas epicontinentales europeas durante el Jurásico (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1985; 1995; FERNÁNDEZ-LÓPEZ & MOUTERDE, 1985; 1994; FERNÁNDEZ-LÓPEZ & GÓMEZ, 1990; MELÉNDEZ *et al.*, 1990; GÓMEZ & FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1994; PAVIA, 1994; FERNÁNDEZ-LÓPEZ & MELÉNDEZ, 1995).

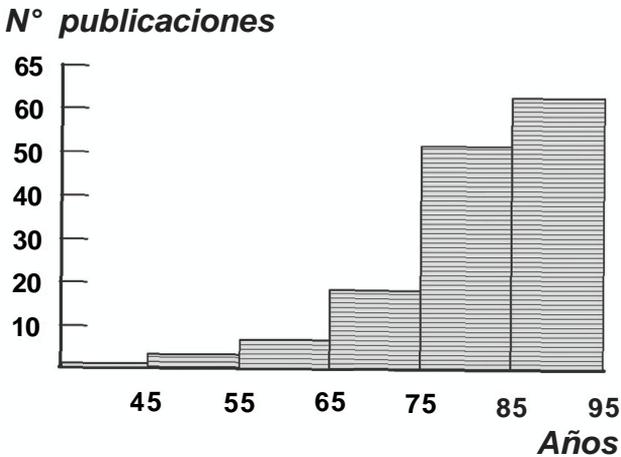


Figura 4. Número de publicaciones mencionadas en la base de datos GeoRef, desde 1935 hasta junio de 1995, realizando la búsqueda mediante el término *reworking* y eliminando aquellos trabajos que se refieren a otros temas de petrología o geotectónica no relacionados con los procesos que afectan al registro fósil. El término inglés *reworking* es utilizado con distintos significados en paleontología, estratigrafía, sedimentología, petrología y geotectónica.

Orden de sucesión del registro fósil

La distinción tafonómica entre fósiles reelaborados, resedimentados y acumulados permite identificar el orden de sucesión de los fósiles de acuerdo con el orden cronológico de los procesos de fosilización que han experimentado. Con criterios tafonómicos y paleoecológicos exclusivamente es po-

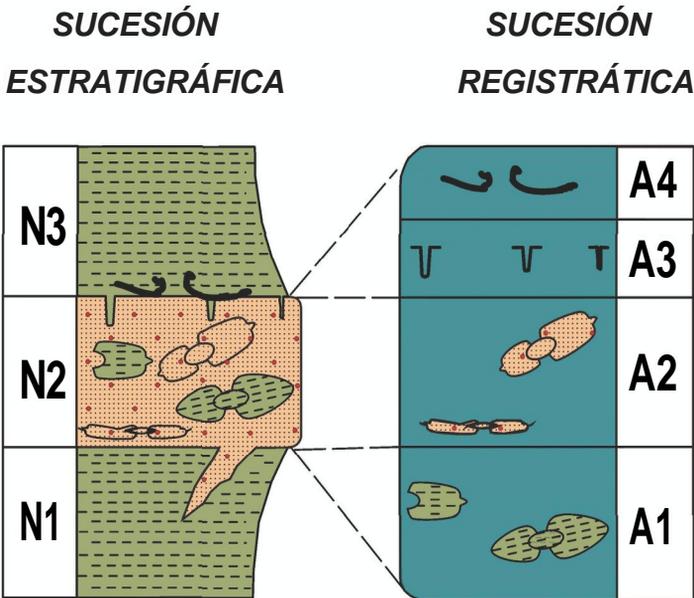


Figura 5. Ejemplo de sucesión registrática. Teniendo en cuenta el estado de conservación de los fósiles del nivel N2, se puede distinguir una sucesión registrática local, constituida por las asociaciones sucesivas A1, A2, A3 y A4. Los fósiles de la asociación A1 están reelaborados y son más antiguos 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 (basado en datos de FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1986; 1995; FERNÁNDEZ-LÓPEZ & GÓMEZ, 1990).

sible averiguar el orden de sucesión de los fósiles de una asociación condensada, aunque estén juntos en un mismo nivel estratigráfico. Así se establecen sucesiones registráticas locales, constituidas por dos o más entidades registradas (elementos o asociaciones registradas, por ejemplo) que son cronológicamente sucesivas (Fig. 5). Sin utilizar el criterio de superposición de los estratos ni presupuestos biocronológicos se puede identificar fósiles y asociaciones que son cronológicamente sucesivas.

Algunos factores ambientales, como el aporte de sedimentos y la turbulencia, han influido tanto en la dinámica de sedimentación como en la distribución, la abundancia y el estado de conservación de los fósiles. Sin embargo, la dinámica de formación y la continuidad/discontinuidad del registro estratigráfico y del registro fósil son distintas (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1987, 1991). Las asociaciones registradas 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 (cf. MARTILL, 1987; SPICER, 1991) y en un mismo nivel es-

tratigráfico pueden estar condensados elementos tafonómicos que representan organismos o especies temporalmente sucesivas. 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.

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. 6). En los estudios paleoambientales es útil identificar **taforregistros** (conjuntos de fósiles que se caracterizan y se distinguen de otros por sus caracteres secundarios resultantes de la alteración tafonómica). Los taforregistros, las ecozonas, las biofacies o las tafofacies pueden ser recurrentes en una misma localidad, pero estas unidades deben ser distinguidas

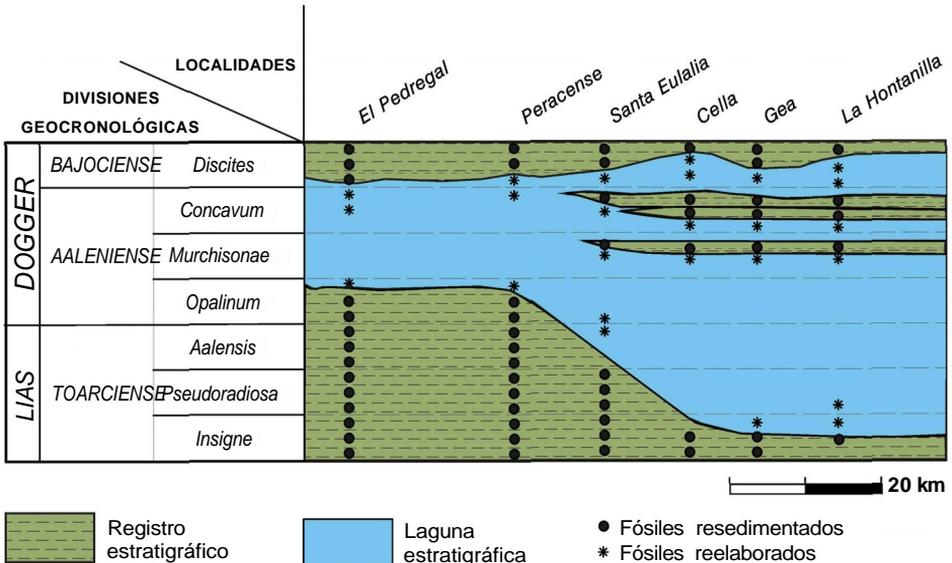


Figura 6. Distribución geocronológica del registro estratigráfico y del registro fósil en los sectores de Sierra Menera y Sierra de Albarracín de la Plataforma Castellana de la Cuenca Ibérica durante el tránsito Lías/Dogger. En esta región, los fósiles reelaborados (ammonites) permiten identificar intervalos de tiempo y ambientes geológicos de los cuales no ha quedado registro estratigráfico (según FERNÁNDEZ-LÓPEZ & GÓMEZ, 1990). Las rocas carbonáticas de esta región corresponden a sedimentos formados en ambientes marinos de plataforma externa; sin embargo, algunos de estos fósiles reelaborados experimentaron diversas modificaciones en ambientes inter- y supramareales antes de ser enterrados en depósitos submareales.

entre sí. Los taforregistros comprenden fósiles, entidades registradas, y son unidades paleontológicas; en cambio, las biofacies, las ecozonas, las tafofacies o las unidades bioestratigráficas agrupan cuerpos rocosos y son unidades estratigráficas. Los taforregistros pueden ser el único registro geológico de ambientes e intervalos temporales de los cuales no ha quedado registro estratigráfico (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1987; 1995; FERNÁNDEZ-LÓPEZ & GÓMEZ, 1990; MELÉNDEZ *et al.*, 1990; PAVIA, 1994; FERNÁNDEZ-LÓPEZ & MELÉNDEZ, 1995). 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.

En conclusión, el registro fósil y el registro estratigráfico deben ser considerados como dos componentes disociables del registro geológico (Fig. 7). El orden cronológico de las entidades paleobiológicas debe ser interpretado teniendo en cuenta sucesiones registráticas, o al menos sucesiones bioestratigráficas que representen el mismo orden cronológico que las sucesiones registráticas.



Figura 7. El registro fósil y el registro estratigráfico son dos componentes del registro geológico, de naturaleza diferente y disociables entre sí.

Para averiguar la edad relativa de algunas rocas fosilíferas, además de la superposición y el contenido fósil, LYELL (1830-1833) mencionó otro criterio: por los fragmentos procedentes de otra roca preexistente. Podemos encontrar calizas con nódulos de sílex en una localidad, y una alternancia de arcillas y areniscas con clastos de sílex en otra localidad. Si estos clastos de sílex contienen fósiles de las mismas especies que los fósiles que se encuentran en las calizas, las calizas con nódulos de sílex son más antiguas que las arcillas y areniscas con clastos. Este es el principio de inclusión, que sirve para averiguar el orden cronológico de algunas rocas y ha sido enunciado por estratígrafos recientes diciendo: si un fragmento de A está incluido en B, A es anterior a B. Este principio también fue utilizado en el siglo pasado para identificar los llamados «fósiles remaniés» (d'ORBIGNY, 1849, p. 142). Sin embargo, 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 remanié» 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*).

El principio de inclusión utilizado en estratigrafía permite averiguar el orden de sucesión de los cuerpos rocosos del registro estratigráfico. La relación de inclusión entre algunos restos organógenos y las rocas en que se encuentran también implica la preexistencia de dichos restos antes de ser enterrados en los sedimentos, y fue utilizada por Steno para desarrollar su teoría del origen orgánico de los fósiles (cf. GARBOE, 1958). Sin embargo, estas relaciones de inclusión entre fósiles y cuerpos rocosos estratificados no permiten establecer sucesiones registráticas.

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 (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1986; 1987). La relación de superposición entre estratos también puede ser entendida como una relación topológica, pero la afirmación inversa (que las relaciones topológicas son relaciones de superposición estratigráfica) no es cierta. Las relaciones topológicas entre fósiles y entre estratos fosilíferos (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 restos originales; en consecuencia, aunque no sean relaciones cronológicas, dichas relaciones topológicas permiten averiguar el orden de sucesión del registro fósil.

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.

Por otra parte, del mismo modo que se utilizan los diferentes rangos estratigráficos locales de los taxones para establecer los rangos bioestratigráficos y las unidades bioestratigráficas de validez regional (cf. TIPPER, 1988; GUEX, 1987; GRADSTEIN *et al.*, 1985; KAUFFMAN & HAZEL, 1977), las distintas amplitudes registráticas locales de los taxones pueden ser utilizadas para establecer las amplitudes registráticas regionales, así como para discriminar y

agrupar las entidades registradas en unidades paleontológicas (unidades taxorregistráticas, FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1986; 1987; 1991).

Sin embargo, el orden de sucesión de las unidades bioestratigráficas, cualquier escala bioestratigráfica o el orden de sucesión de las unidades taxorregistráticas no representan necesariamente una relación de precedencia temporal. Por ejemplo, los cuerpos rocosos de dos unidades bioestratigráficas consecutivas, o las asociaciones registradas que contienen, pueden ser parcial o totalmente contemporáneas (Fig. 8).

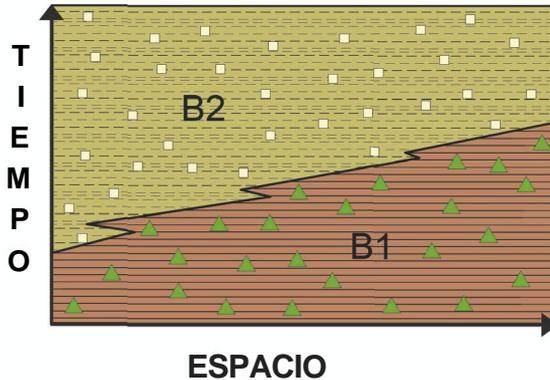


Figura 8. Los cuerpos rocosos de dos unidades bioestratigráficas consecutivas (B1 y B2) así como los fósiles que contienen pueden ser parcial o totalmente contemporáneos. La relación de superposición o el orden de sucesión entre unidades bioestratigráficas no implica la relación de precedencia temporal entre ellas. Las biozonas de un mismo sistema de clasificación no pueden ser recurrentes en una localidad, pero pueden ser diacrónicas y contemporáneas.

Orden cronológico de las entidades paleobiológicas

En los análisis e interpretaciones de biocronología geológica (LÓPEZ MARTÍNEZ & FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1993), 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. 9). 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 con-

EDAD RELATIVA DEL
ORIGEN DE LOS TAXONES

POSICIÓN RELATIVA DE
LOS PRIMEROS FÓSILES

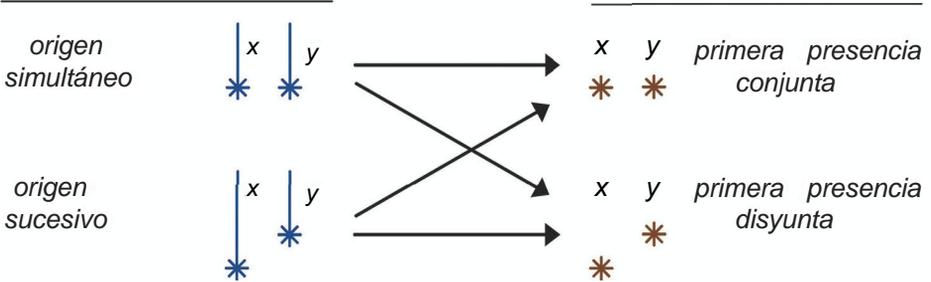


Figura 9. El origen de dos taxones parcial o totalmente contemporáneos pudo ser simultáneo o sucesivo y, teniendo en cuenta la posición relativa de los fósiles más antiguos de cada taxón, es posible averiguar si su primera presencia es conjunta o disyunta. Sin embargo, la primera presencia de los fósiles 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.

temporaneidad o de sucesión entre taxones del pasado son contrastables (confirmables y refutables) con evidencias positivas (Fig. 10). 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 ontogenéticos 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 (cf. GUERIN, 1994; GERRIENNE & STREEL, 1994; HAQ & WORSLEY, 1982; REYMENT, 1980). 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 (cf. DOGUZHAIEVA, 1982;

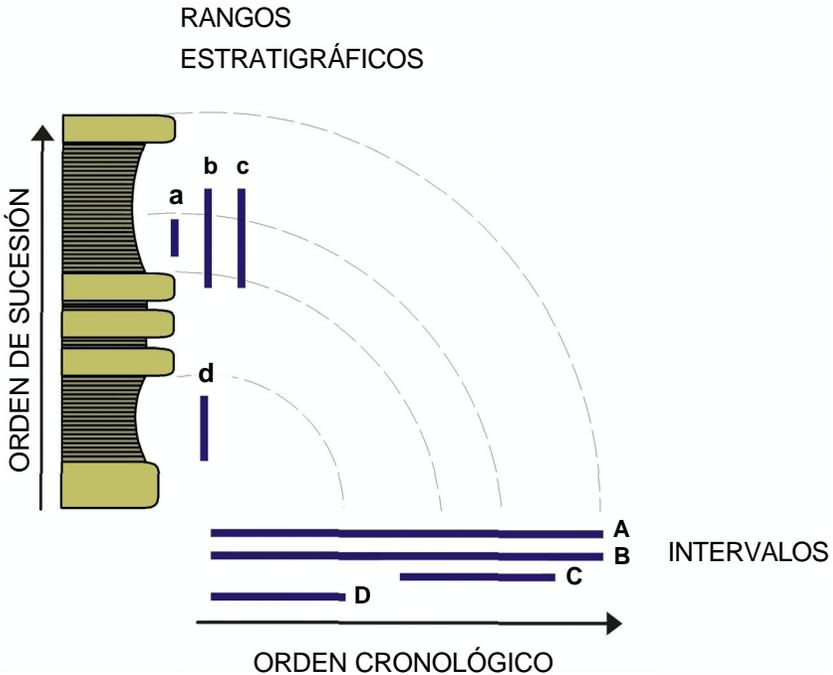


Figura 10. Los rangos estratigráficos de los taxones evidenciados a partir de sucesiones bioestratigráficas (así como las amplitudes registráticas estimadas a partir de sucesiones registráticas) sólo representan una parte y una proporción desconocida de los intervalos de existencia de las correspondientes entidades paleobiológicas. Las posiciones relativas de los niveles o unidades estratigráficas de primera presencia de dos taxones y las edades relativas de los correspondientes eventos de especiación pueden tener un orden contrario (por ejemplo, el nivel de primera presencia del taxón A tiene una posición superior al del taxón C, aunque la aparición del taxón A fue anterior a la del taxón C). Los niveles de primera presencia de dos taxones pueden ser sucesivos aunque sus eventos de especiación fueran simultáneos (los niveles de primera presencia de los taxones A, B y D son sucesivos, aunque estos tres taxones aparecieron simultáneamente). Y los niveles de primera presencia de dos o más taxones pueden tener la misma posición estratigráfica aunque sus eventos de especiación fueran sucesivos (taxones B y C). No obstante, la contemporaneidad entre dos o más taxones es confirmable encontrando fósiles de dichos taxones en una misma asociación registrada, y el orden de sucesión de las entidades paleobiológicas es confirmable y refutable con los datos del registro fósil.

SAUNDERS & WARD, 1979; KAHN & POMPEA, 1978; CLARK II, G.R. 1974; HAZEL & WALLER, 1969; PANNELLA *et al.*, 1968; SRUTTON, 1965; WELLS, 1963). 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 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 ni siquiera justifican intervalos temporales consecutivos (Fig. 11).

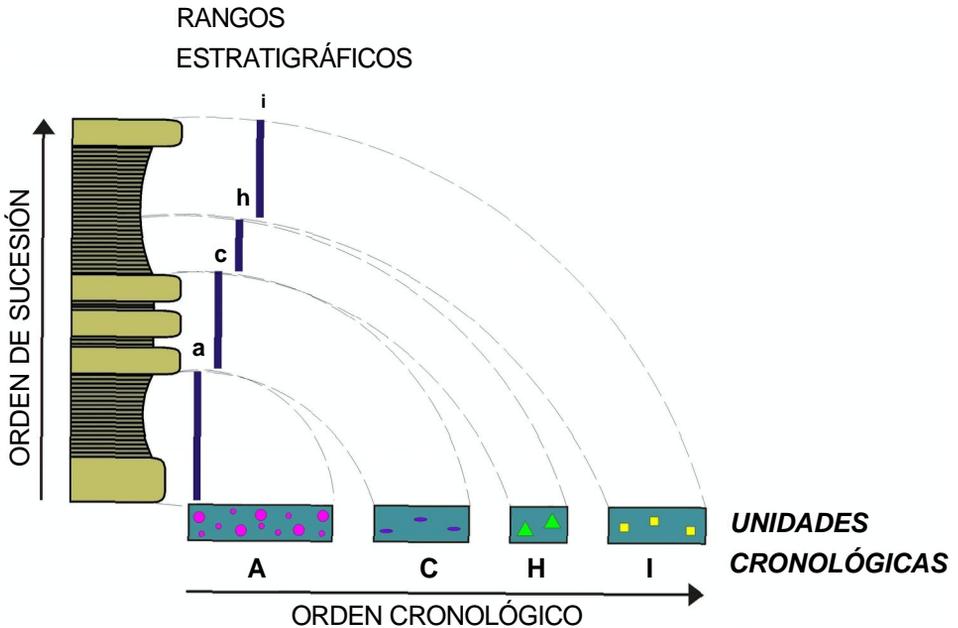


Figura 11. La distribución estratigráfica de los fósiles de diferentes taxones extinguidos permitió en el siglo pasado inferir distintos episodios de la Historia de la Tierra, incluso cuando se presuponía que dichos episodios estuvieron separados por intervalos de duración desconocida. Sin embargo, estas 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.

Durante el siglo pasado, los partidarios de las ideas creacionistas y catastrofistas consideraban las rocas fosilíferas agrupadas en unidades como evidencias de períodos sucesivos de creación separados entre sí por grandes cataclismos terrestres; por tanto, los distintos escenarios inferidos a partir de unidades estratigráficas sucesivas eran interpretados como intervalos de tiempo geológico separados por intervalos de duración desconocida. Los «fósiles *remaniés*» eran considerados como evidencias de intervalos estratigráficos destruidos durante las etapas de crisis geológicas: «Cuando en dos pisos geológicos distintos y en contacto, se encuentra la misma especie se puede decir que es idéntica [...] pero las especies idénticas de este género son excepciones y obedecen, generalmente, a removilizaciones posteriores a su primer depósito» (d'ORBIGNY, 1849, p. 14). Algunos paleontólogos evolucionistas, incluido DARWIN (1859), también utilizaron el carácter discontinuo del registro geológico para intentar explicar la escasez de formas intermedias en el registro fósil (cf. RUDWICK, 1985). Un error de estas interpretaciones fue aceptar que el registro geológico es el resultado de episodios sucesivos de sedimentación y fosilización separados por episodios sin registro. Esta idea del registro geológico ha persistido hasta la actualidad, y algunos geólogos presuponen que no puede haber episodios de fosilización sin sedimentación o que cualquier fósil representa un episodio de registro estratigráfico; en definitiva, que no puede haber fósiles de intervalos sin registro estratigráfico. No obstante, es importante señalar que en las investigaciones del siglo pasado no se intentaba averiguar las relaciones espacio-temporales entre los taxones extinguidos sino sus relaciones de sucesión o de contemporaneidad. Dicha contemporaneidad entre los taxones de cada unidad cronológica no implica que los taxones fueran simultáneos o coexistentes, sino que los taxones de distinta unidad cronológica eran sucesivos.

La semejanza entre sucesiones registráticas, o entre sucesiones bioestratigráficas, de distintas localidades sólo representa 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 (cf. SCOTT, 1985). 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 (Fig. 12). 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 (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1987; 1990, Fig. 2).

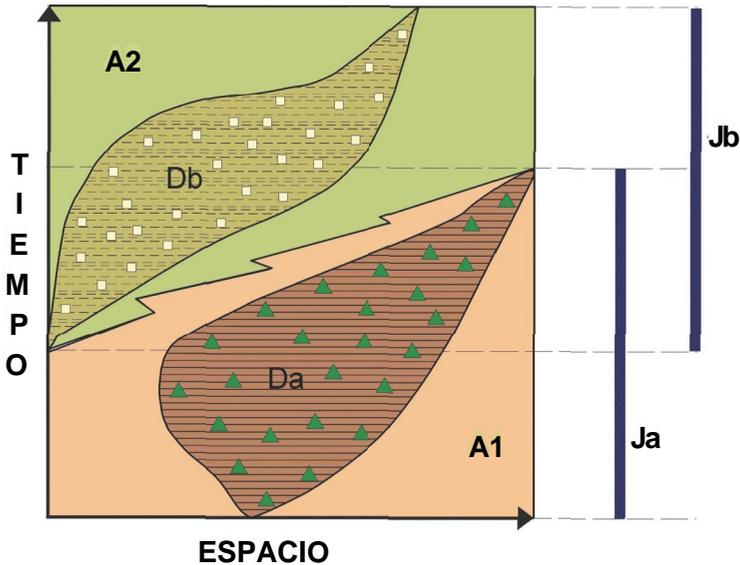


Figura 12. Dos taxones con dominios de existencia espacio-temporalmente sucesivos (Da y Db) o dos ambientes geológicos en los que se han formado cuerpos rocosos superpuestos (A1 y A2) pueden tener intervalos de existencia contemporáneos (Ja y Jb).

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 varios significados durante los últimos dos siglos: orden de sucesión, duración y relación espacio-temporal (Fig. 13). Hasta la segunda mitad del siglo pasado, la Historia Natural fue desarrollada 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 (cf. FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1988; 1990; ROSELL, 1991). En la actualidad, uno de los objetivos principales de las investigaciones paleontológicas es averiguar las relaciones espacio-temporales entre las entidades paleobiológicas.

SIGNIFICADO DE LOS TÉRMINOS ORDEN CRONOLÓGICO O TIEMPO GEOLÓGICO	ORDEN DE SUCESIÓN	DURACIÓN	RELACIÓN ESPACIO-TEMPORAL
CONCEPTOS DEDUCIDOS			sucesión espacio-temporal
			coexistencia
			sincronismo
			diacronismo
		precedencia temporal	
		simultaneidad	
		isocronía	
		heterocronía	
		sucesion temporal	
		contemporaneidad	

Figura 13. 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.

En resumen, el orden cronológico de las entidades paleobiológicas o de los ambientes del pasado inferido a partir de sucesiones registráticas o a par-

tir 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.

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. 14). 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 re-

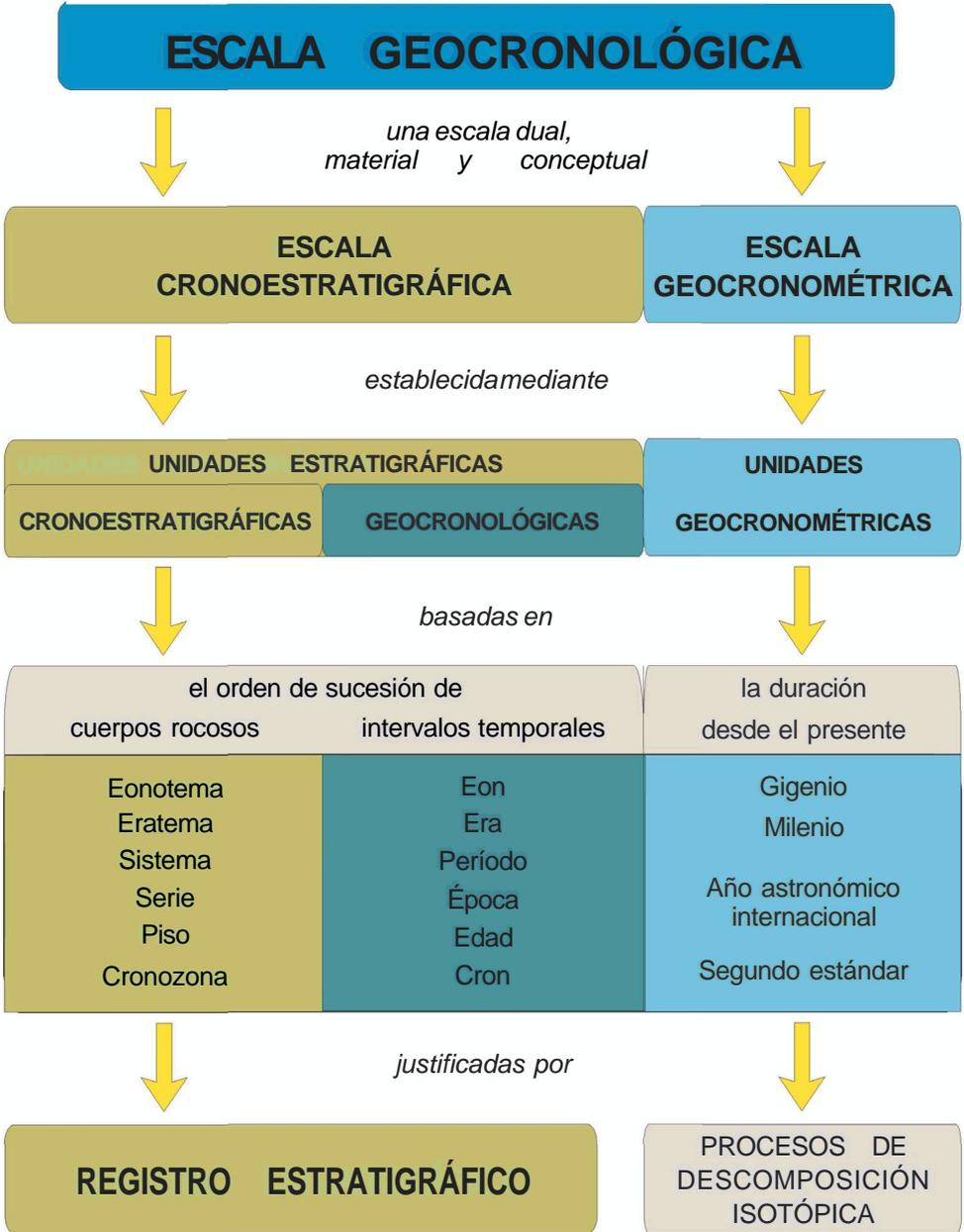


Figura 14. La escala geocronológica actual es una escala dual con divisiones cronoestratigráficas y geocronométricas establecidas teniendo en cuenta el orden cronológico del registro estratigráfico y la duración de los procesos de descomposición isotópica.

lativa 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 unidades geocronométricas (años, milenios o gigenios, por ejemplo). Las llamadas unidades o divisiones geocronológicas, que son los intervalos de tiempo representados por unidades cronoestratigráficas (Fig. 14), no deben ser confundidas con divisiones de escalas conceptuales basadas en la duración de los procesos de descomposición isotópica o de evolución orgánica (cf. [HARLAND *et al.*, 1990](#); [WATSON, 1983](#)). 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.

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. 15).

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

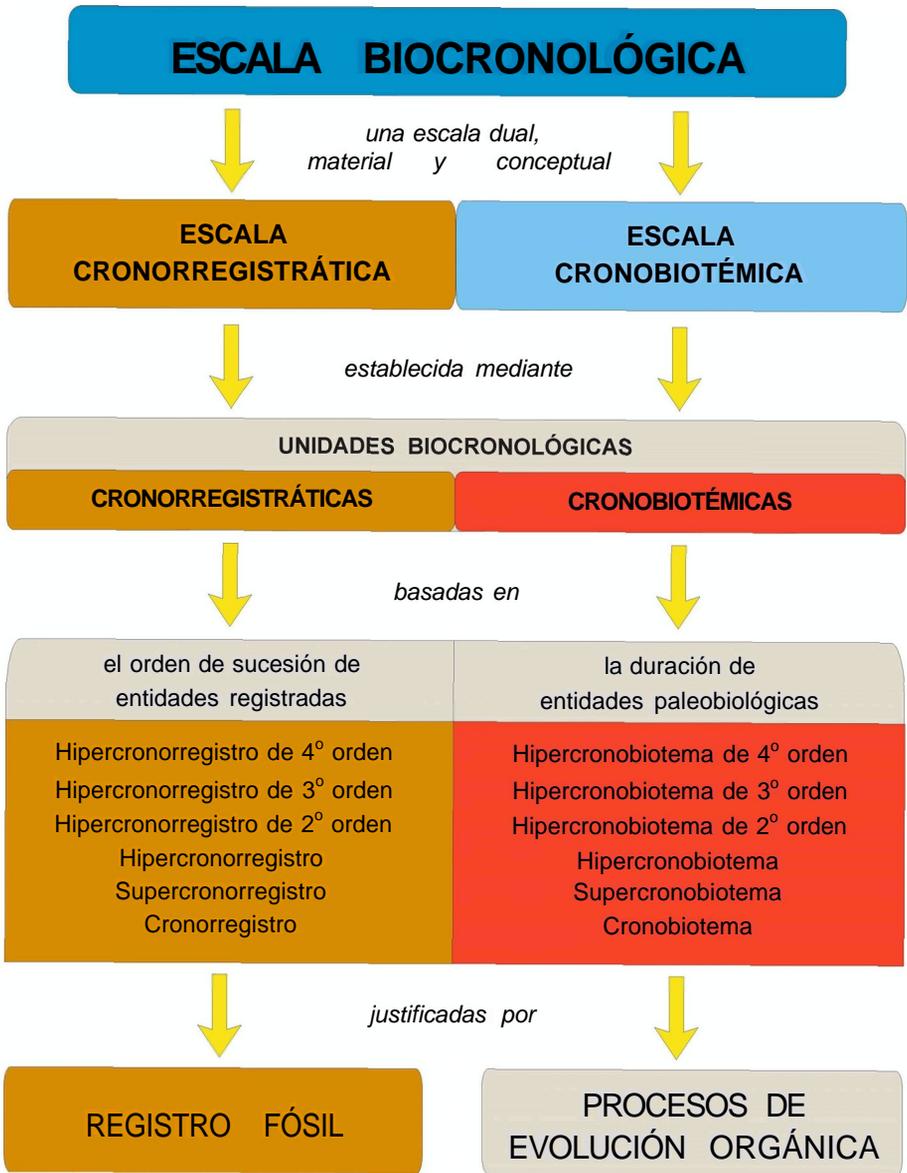


Figura 15. Las divisiones de cualquier escala biocronológica han de ser justificadas mediante una escala material o cronorregistrática y una escala conceptual o cronobiotémica. La menor división de la escala cronobiotémica es el intervalo temporal de un cronobiotema: el intervalo temporal de la duración 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).

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. 16). Las escalas

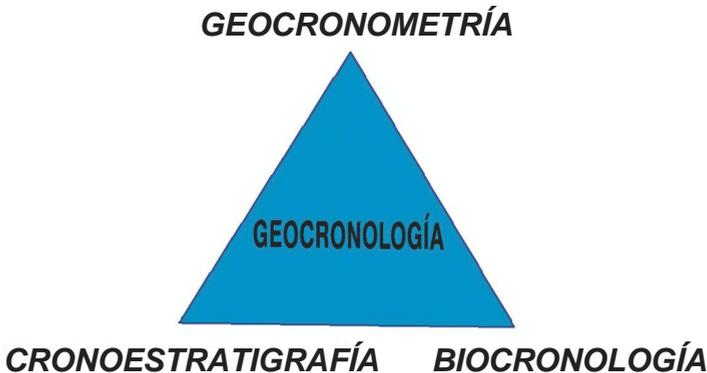


Figura 16. La geocronología integra los datos y las escalas de tiempo desarrolladas por la geocronometría, la cronoestratigrafía y la biocronología.

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 global 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 (cf. CALLOMON, 1995b).

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.

Conclusiones

Las paradojas geológicas, o de otras ciencias, son importantes porque plantean nuevos problemas y suscitan la búsqueda de nuevas soluciones más congruentes.

Los fósiles reelaborados pueden ser identificados teniendo en cuenta los resultados de los procesos fosildiagenéticos a los que estuvieron sometidos antes de ser definitivamente enterrados, sin presuponer su diferencia de edad respecto a las rocas que los incluyen.

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. El registro fósil y el registro estratigráfico son de naturaleza diferente, han tenido distinta dinámica de formación y su continuidad/discontinuidad no es coincidente. 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. En consecuencia, el orden crono-

lógico del registro fósil debe ser interpretado teniendo en cuenta sucesiones registráticas, o al menos sucesiones bioestratigráficas que representen el mismo orden cronológico que las sucesiones registráticas.

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.

En conclusión, es posible establecer escalas biocronológicas teniendo en cuenta el orden de sucesión del registro fósil, cuya continuidad/discontinuidad puede no coincidir con la del 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 son fósiles reelaborados que representan intervalos de los que no ha quedado registro estratigráfico.

Abstract

The chronological order of the stratigraphical record stands as one of the fundamental assumptions of the palaeontological research during the last two centuries. Yet, the order of succession of fossils in the stratigraphical record should not be taken as representative of the chronological order of the producer taxa. The fossil record and the stratigraphical record are sources of data of different nature, showing different development dynamics and non-coincident continuity. Unlike the stratigraphical record, the chronological order of the fossil record has to be interpreted on the basis of registratic successions or, at least, of biostratigraphical successions representing the same chronological order as the corresponding registratic successions. Taking into account the succession order of the fossil record, it is possible to construct finer biochronological scales including more numerous and resolute divisions than a scale established on the basis of just the succession order of the stratigraphical record. By means of such biochronological scales it is possible to ascertain the time-space relationships of the fossils of a region or of a sedimentary basin, as well as of the corresponding producer taxa, even if they are reelaborated fossils representing intervals of which no stratigraphical record is preserved.

Agradecimientos

El autor desea expresar su agradecimiento a los doctores F. GARCÍA JORAL, N. LÓPEZ MARTÍNEZ, M. S. URETA (Depto. Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas)

cas, Univ. Complutense de Madrid) y G. MELÉNDEZ (Área de Paleontología, Facultad de Geología, Univ. Zaragoza) por la lectura crítica del manuscrito y las sugerencias recibidas. Así mismo agradece a los doctores E. AGUIRRE y J. MORALES SU invitación a participar en el curso «Registros fósiles e Historia de la Tierra». Este trabajo es una contribución al proyecto PB92-0011 (DGICYT).

Bibliografía

- CALLOMON, J. H. (1995a). Palaeontological methods of stratigraphy and biochronology: some introductory remarks. En: 3rd International Symposium on Jurassic stratigraphy, Poitiers 1991 (Eds. E. CARIOU y P. HANZPERGUE, 1994). *Geobios, M.S. 17*:16-30.
- CALLOMON, J. H. (1995b). Time from fossils: S. S. Buckman and Jurassic high-resolution geochronology. En: *Milestones in Geology* (Ed. M. J. LE BAS), Geological Society, London, Memoir No. **16**:127-150.
- CLARK II, G. R. (1974). Growth lines in invertebrate skeletons. *Annual Review of Earth and Sciences*, **2**:77-99.
- COWIE, J. W.; ZIEGLER, W.; BOUCOT, A. J.; BASSET, M. G. & REMANE, J. (1986). Guidelines and Statutes of the International Commission on Stratigraphy (I.G.S.). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **83**:1-14.
- CUTLER, A. H. & FLESSA, K. W. (1990). Fossils out of sequence; computer simulations and strategies for dealing with stratigraphic disorder. *Palaios*, **5**:227-235.
- DARWIN, Ch. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Murray, London: 502 pp.
- DOGUZHAEVA, L. (1982). Rhythms of ammonoid shell secretion. *Lethaia*, **15**: 385-394.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. (1985). Criterios elementales de reelaboración tafonómica en ammonites de la Cordillera Ibérica. *Acta Geológica Hispánica*, **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. (1988). Bioestratigrafía y Biocronología: su desarrollo histórico. *Curso de Conferencias sobre Historia de la Paleontología* (Coord. B. MELÉNDEZ, 1987). Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. *Historia de la Ciencia*, Historia de la Paleontología: 185-215.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. (1990). 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. (1991). Taphonomic concepts for a theoretical Biochronology. *Revista Española de Paleontología*, **6**:37-49.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. (1995). Taphonomic et interprétation des paléoenvironnements. En: First European Palaeontological Congress, Lyon 1993 (Eds. M. GAYET y B. COURTINAT). *Geobios, M.S. 18*:137-154.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S.; AURELL, M.; GARCIA JORAL, F.; GÓMEZ, J. J.; HENRIQUES, M. H.

- P.; MARTÍNEZ, G.; MELÉNDEZ, G. & SUÁREZ VEGA, L. C. (1995). El Jurásico Medio de la Cuenca Catalana: unidades litoestratigráficas y elementos paleogeográficos. *Revista Española de Paleontología*, en prensa.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & GÓMEZ, J. J. (1990). Utilidad sedimentológica y estratigráfica de los fósiles reelaborados. En: *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fossilización* (Coord. S. FERNÁNDEZ-LÓPEZ). Departamento Paleontología, Univ. Complutense Madrid: 125-144.
- FERNANDEZ-LOPEZ, S. & MELÉNDEZ, G. (1995). Taphonomic gradients in Middle Jurassic ammonites of the Iberian Range (Spain). En: First European Palaeontological Congress, Lyon 1993 (Eds. M. GAYET y B. COURTINAT). *Geobios*, M. S. **18**: 155-165.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & MOUTERDE, R. (1985). Le Toarcien, l'Aalénien et le Bajocien dans le secteur de Tivenys: nouvelles données biostratigraphiques. *Strata*, **2**: 71-82.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & MOUTERDE, R. (1994). L'Horizon à Gervillii (Bajocien inférieur) de Tendron (Cher, France). Taphonomic et populations d'ammonites. Proceedings 3rd International Meeting on Aalenian and Bajocian Stratigraphy. *Miscellanea del Servizio Geologico Nazionale*, **5**:117-159.
- 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.
- GARBOE, A. (1958). *The earliest geological treatise (1667) by Nicolaus Steno (Niels Stensen)*. Macmillan & Co. Ltd., London: 51 pp.
- GERRIENNE, Ph. & STREEL, M. (1994). A biostratigraphic method based on a quantification of the characters of Devonian tracheophytes. *Paleobiology*, **20**:208-214.
- GRADSTEIN, F.; AGTERBERG, F. P.; BROWER, J. & SCHWARZACHER W. S. (Eds.) (1985). *Quantitative Stratigraphy*. Reidel Publications Co., Dordrecht: 598 pp.
- GUERIN, C. (1994). Biozones ou unites mammaliennes? Methodes et limites en biochronologie. *NATO Advanced Study Institute Series, A, Life Sciences*, **180**:21.
- GUÉX, J. (1987). *Corrélatiões biochronológicas et associations unitaires*. Presses Polytech. Romandes: 244 pp.
- GÓMEZ, J. J. & FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. (1994). Condensation processes in shallow platforms. *Sedimentary Geology*, **92**:147-159.
- HAQ, B. U. & WORSLEY, T. R. (1982). Biochronology; biological events in time resolution, their potential and limitations. En: *Numerical dating in stratigraphy* (Ed. G. S. ODIN). John Wiley & Sons, Chichester: 19-35.
- HAZEL, J. E & WALLER, T. R. (1969). Stratigraphic data and length of the synodic month. *Science*, **164**: 201-202.
- HARLAND, W. B.; ARMSTRONG, R. L.; COX, A. V.; CRAIG, L. E.; SMITH, A. G. & SMITH, D. G. (1990). *A geologic time scale 1989*. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 263 pp.
- KAHN, P. G. K. & POMPEA, S. M. (1978). Nautiloid growth rhythmus and dynamical evolution of the Earth-Moon system. *Nature*, **275**:606-611.
- KAUFFMAN E. G. & HAZEL J. E. (Eds.) (1977). *Concepts and Methods of Biostratigraphy*. D. Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg: 658 pp.
- LÓPEZ MARTINEZ, N. & FERNANDEZ-LOPEZ, S. (1993). *Geological Biochronology and temporal correlations*. Geoprep Course Publications, Tremp (Lleida): 69 pp.
- 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 pp., vol. 2 (1832) 330 pp., vol. 3 (1833) 109 pp.
- MARTILL, D. M. (1985). The preservation of marine vertebrates in the Lower Oxford Clay (Jurassic) of central England. *Philosophical Transactions Royal Society of London*, B **311**:155-165.
- MELÉNDEZ, G.; AURELL, M.; FONTANA, B. & LARDIÉS, D. (1990). El tránsito Dogger-Malm en el sector nororiental de la Cordillera Ibérica: análisis tafonómico y reconstrucción paleogeográfica. En: *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización* (Coord. S.FERNÁNDEZ-LÓPEZ). Departamento Paleontología, Univ. Complutense, Madrid: 221-229.
- NORTH AMERICAN COMMISSION ON STRATIGRAPHIC NOMENCLATURE (1983). North American Stratigraphic Code. *Bull. A.A.P.G.*, **67**:841-875.
- ORBIGNY, A. d' (1849-1952). *Cours élémentaire de Paléontologie et de Géologie stratigraphiques*. Victor Mason, Paris: 299 + 847 pp.
- PANNELLA, G.; MACCLINTOCK, C. & THOMPSON, M. N. (1968). Paleontological evidence of variations in length of synodic month since Late Cambrian. *Science*, **162**:792-796.
- 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.
- PHILLIPS, J. (1841). *Figures and descriptions of the Palaeozoic fossils of Cornwall Devon and west Somerset*. Longmans, London: 231 pp.
- REYMENT R. A. (1980). *Morphometric methods in biostratigraphy*. Academic Press, London: 174 pp.
- ROSELL, J. (1991). *La fosilització de la variable temps*. Departament de Geologia, Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona: 40 pp.
- RUDWICK, M. J. S. (1985). *The meaning of fossils*. Episodes in the History of Palaeontology. The University of Chicago Press, Chicago: 287 pp.
- SALVADOR, A. (1994). *International stratigraphic guide*. The International Union of Geological Sciences and The Geological Society of America, Inc., Boulder, Colorado: 214 pp.
- SAUNDERS, W. B. & WARD, P. D. (1979). Nautiloid growth and lunar dynamics. *Lethaia*, **12**: 172.
- SCOTT, G. H. (1985). Homotaxy and biostratigraphical theory. *Palaeontology*, **28**:777-782.
- SRUTTON, C. T. (1965). Periodicity in Devonian coral growth. *Palaeontology*, **7**:552-558.
- SMITH, W. (1816-1819). *Strata identified by organized fossils containing prints on coloured paper of the most characteristic specimens in each stratum* W. Arding, London: 32 pp.
- SPICER, R. A. (1991). Plant taphonomic processes. En: *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record* (Eds. P. ALLISON y E. G. BRIGGS) Plenum Press, New York-London: 71-113.
- STENO, N. (1669). *De solido intra solidum naturaliter contento dissertationis prodromus*. Florence, 76 pp.
- TIPPER J. C. (1988). Techniques for quantitative stratigraphic correlation: a review and annotated bibliography. *Geological Magazine*, **125**:475-494.
- WELLS, J. W. (1963). Coral growth and geochronometry. *Nature*, **197**:948-950.
- WILGUS, C. K; HASTINGS, B. S.; KENDALL, C. G. S. C.; POSAMENTIER, H.; ROSS, C. A. & VAN WAGONER, J. C. (Eds.) (1988). Sea-level Changes: An Integrated Approach. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, **42**:1-407.