

SUCESIONES PALEOBIOLOGICAS Y SUCESIONES REGISTRATICAS (nuevos conceptos paleontológicos)

Sixto FERNÁNDEZ LÓPEZ

Dpto. Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas
e Instituto Geología Económica, C.S.I.C.;
Universidad Complutense. 28040 Madrid.

ABSTRACT

The successions of fossils and the strata that contain them can be regarded as dissociable. In interpreting taphonomic relationships we avoid the problem of describing biological evolution regarding a scale that is itself based on an interpretation of biological evolution. It is proposed that the new categories of paleontological classification established in this paper should be termed registratic units.

Keywords: Evolutionary Taphonomy. Registratic units. Paleobiological successions. Paleocology. Evolutionary theory.

RESUMEN

Las sucesivas entidades registradas y los estratos que las contienen pueden ser consideradas como disociables entre sí. Interpretando las relaciones tafonómicas evitamos el problema de describir la evolución biológica respecto a una escala que en sí misma está basada en una interpretación de la evolución biológica. Se propone que las nuevas categorías de clasificación paleontológica establecidas en este artículo deben ser llamadas unidades registráticas.

Palabras clave: Tafonomía evolutiva. Unidades registráticas. Sucesiones paleobiológicas. Paleocología. Teoría evolutiva.

INTRODUCCIÓN

En trabajos previos hemos destacado las diferencias entre las entidades biológicas de distinto nivel de organización (organismos, poblaciones biológicas, comunidades, ecosistemas, ...) y las entidades registradas (elementos conservados, poblaciones tafónicas, asociaciones conservadas, tafosistemas, ...), así como la relación metodológica que permite interpretar las primeras en función de las segundas, teniendo en cuenta los resultados de la fosilización y producción de entidades conservadas. En la presente comunicación escrita exponemos nuevos conceptos paleontológicos, significativos dentro del sistema conceptual de la Tafonomía evolutiva, que son útiles para inferir y discernir las relaciones temporales entre entidades biológicas pretéritas. Los temas tratados son principalmente las relaciones espacio-temporales entre entidades registradas y entidades biológicas, además del problema de justificar con datos exclusivamente paleontológicos las unidades de la escala biocronológica.

SUCESIONES Y SECUENCIAS REGISTRÁTICAS

Para inferir el orden de sucesión de dos o más entidades biológicas históricas en un lugar o región concreta suele afirmarse que basta con aplicar, a los correspondientes restos y/o señales registradas, el principio de la superposición de los estratos. Sin embargo, dicho «principio» no puede ser aplicado para tales fines: las entidades registradas en los estratos inferiores de una serie estratigráfica no corresponden necesariamente a las entidades biológicas más antiguas representadas en dicha serie. Cada nivel o capa de una serie estratigráfica puede ser o no el resultado de un episodio sedimentario singular (cf. Simpson, 1985; Bayer y Seilacher, 1985; Einsele y Seilacher, 1982); y, aún entendiendo por estrato la unidad genética elemental del registro estratigráfico, que corresponde a un episodio sedimentario, las entidades registradas en dos o más estratos sucesivos pueden tener la misma edad de registro (por acumulación simultánea de las entidades conservadas en los distintos estratos) o pueden corresponder a entidades biológicas históricamente simultáneas (por ejemplo, por fosilización direccional en los sucesivos estratos) e incluso pertenecer a entidades biológicas cada vez más antiguas en los estratos más recientes (debido a conservación de elementos reelaborados desde otras regiones, por ejemplo). Pero, además de estas limitaciones, la aplicación de la «superposición» a las asociaciones conservadas (durante los episodios sedimentarios correspondientes a los estratos en los cuales están actualmente) lleva a considerar que todos los elementos registrados en un determinado estrato tienen la misma clase de antigüedad, ya que entre ellos no puede ser establecido un orden de suce-

sión mediante el concepto de «superpuesto a». Es necesario utilizar otros conceptos relacionales comparativos (o conceptos cuantitativos, lógicamente más fuertes y diferentes al de «superpuesto a») para poder ordenar según su antigüedad los elementos conservados durante y/o después del episodio sedimentario del cual resultó el estrato en que están registrados. En muchos casos es suficiente la utilización de conceptos exclusivamente topológicos (por ejemplo, dentro de, exterior a, ...) para lograr ordenar y jerarquizar los elementos conjuntamente registrados en un cuerpo rocoso de manera que dicho orden implique un orden temporal entre ellos, sin hacer uso de datos biocronológicos previos (Fernández López, 1985b, c, d; 1984; 1979).

Las entidades registradas en los sucesivos estratos o niveles de una serie estratigráfica obedecen a relaciones causales que podemos llamar tiempos de memorización del registro estratigráfico. Pero si el registro estratigráfico es un transmisor de información relativa a entidades biológicas pretéritas, como ya hemos dicho otras veces, entonces no es el determinante de la información registrada; por ello, un material no-fosilífero no es evidencia de un ambiente abiótico del pasado, ni un sedimento fosilífero es una prueba de que en el correspondiente ambiente sedimentario existieran las entidades biológicas productoras de los restos y/o señales registradas en él. Estas y otras razones que expondremos a continuación obligan a considerar como de naturaleza diferente a las sucesiones estratigráficas y a las sucesiones constituidas por entidades registradas.

Una sucesión estratigráfica consta de niveles estratigráficos sucesivos, cada uno de los cuales tiene un espesor de valor positivo, y la potencia o espesor de la serie estratigráfica es una propiedad absoluta de ella (que, más concretamente, corresponde a una magnitud extensiva). Cualquier sucesión o serie estratigráfica consta de al menos dos niveles sucesivos; y para dividir una de estas series es suficiente con separar dos niveles sucesivos, mientras que para llevar a cabo la adición de diferentes series parciales o de distintos niveles estratigráficos basta con unir sendos niveles. Para que existan entidades registradas en un lugar concreto sólo es necesario que dichas entidades hayan sido producidas por entidades biológicas y que no hayan sido perdidas (exportadas y/o destruidas) por alteración tafonómica; es decir, una entidad biológica no puede estar representada en el registro estratigráfico antes de su existencia. Y el tiempo de fosilización de una entidad registrada no puede ser anterior a su tiempo de producción. Por tanto, las diferentes entidades registradas en un lugar concreto pueden ser ordenadas mediante una serie de enunciados de relación que hagan referencia a las relaciones causales que podemos llamar tiempos de producción y fosilización. Respecto al tiempo de sedimentación de un cuerpo rocoso, el tiempo de producción de las entidades registradas podrá ser: anterior (en el caso, por ejemplo, de elementos reelaborados y conservados en materiales más recientes), coetáneo o penecontemporáneo (si dichos tiempos son

equivalentes al menos en parte) y/o posterior (debido a sobreimposición de restos y/o señales de entidades biológicas en materiales previamente sedimentados). Ahora bien, el tiempo de sedimentación o formación de un cuerpo rocoso no ha de ser necesariamente equivalente al tiempo de memorización y, ya que la capacidad de memoria es una propiedad de dichos materiales, el tiempo de memorización podrá ser al menos en parte equivalente o bien posterior al tiempo de sedimentación, pero no anterior. A su vez, el tiempo de memorización podrá o no ser equivalente al tiempo de producción y/o fosilización para cualquier entidad registrada en un cuerpo rocoso, pero el tiempo de memorización del sedimento estará en la relación de parte con el tiempo de fosilización de las entidades registradas en él. Y a partir de cualquier elemento registrado podemos inferir la siguiente sucesión retrospectiva de acontecimientos: memorización en un cuerpo rocoso, producción del elemento conservado, y nacimiento de la entidad productora correspondiente; por analogía, si se trata de un tafón o de una población tafónica, podemos distinguir entre: memorización del tafón, *tafonización* (término que proponemos para denotar la producción de una o más poblaciones tafónicas conservadas o del correspondiente tafón ancestral), y especiación de la entidad biológica correspondiente (o bien, aparición histórica de la población o de las poblaciones biológicas productoras del tafón original).

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. El método para evidenciar la sucesión registrática en un lugar o región concreta es conocido, aunque su aplicación supone a menudo dificultades empíricas. Una vez establecidas las relaciones topológicas entre diferentes entidades registradas se puede reconstruir una sucesión ordenada respecto a una de las entidades; es decir, una sucesión de enunciados de relación como «la entidad registrada 2 es la más próxima a la entidad registrada 1», «la entidad registrada 3 es la siguiente más próxima a la entidad 1», «la entidad 4 sucede a la entidad 3», «la entidad 5 sigue a la entidad 4», etc. Pero en esa serie de enunciados de relación los términos «más próximo a», «sigue a» o «sucede a» no implican que «está por encima de» en el sentido de la estratificación o que «está superpuesto a», sino que sus correspondientes episodios de producción y fosilización son al menos en parte temporalmente sucesivos. Teniendo en cuenta este concepto relacional de sucesión también podemos obtener un concepto de clase de sucesión registrática (eligiendo convencionalmente una entidad registrada a continuación de la cual todas las entidades se consideran como de la misma clase) que es necesario para clasificar sistemáticamente en unidades las diferentes entidades registradas; a dichas unidades las denominaremos *unidades re-*

gistráticas y serán tratadas en el último apartado del presente trabajo.

Por otra parte, el análisis lógico del concepto cuantitativo de duración permite distinguir entre la propiedad y sus valores numéricos. Gracias a esta diferencia conceptual, aunque no se pueda calcular el valor de la duración de una o más entidades biológicas pretéritas, se puede utilizar la amplitud temporal (es decir, el intervalo vacío de cualquier duración) para establecer relaciones de orden temporal. Este procedimiento ha sido empleado por diversos autores para distinguir entre amplitud geocronológica y amplitud biocronológica. La amplitud geocronológica corresponde al intervalo vacío de la duración de un proceso geológico o al intervalo temporal entre dos acontecimientos geológicos (de acuerdo con Hedberg, 1976), mientras que la amplitud biocronológica puede ser entendida como el intervalo vacío de la duración de un proceso biológico o el intervalo temporal entre dos acontecimientos biológicos, lo cual no excluye que los acontecimientos o procesos de entidades biológicas puedan ser considerados como acontecimientos o procesos geológicos. En cualquier caso, es importante no confundir las propiedades intrínsecas o absolutas con las relacionales; por esta razón, respectivamente, se debe distinguir entre duración y amplitud temporal o entre longitud y distancia; teniendo en cuenta esta distinción conceptual, es evidente que la duración positiva de una entidad biológica, cuyo valor puede ser conocido o desconocido, es contrastable mediante diferentes amplitudes biocronológicas y/o geocronológicas. Análogamente, conviene distinguir entre amplitud cronoestratigráfica (es decir, el intervalo vacío del espesor de un cuerpo rocoso, o distancia entre dos cuerpos rocosos sucesivos, al que le corresponde una amplitud biocronológica y/o geocronológica concreta cuya duración puede ser de valor conocido o desconocido) y amplitud bioestratigráfica (entiéndase como tal, el intervalo vacío del espesor de un cuerpo rocoso que contiene una entidad registrada, o distancia entre dos cuerpos rocosos sucesivos que contienen sendas entidades registradas). Debido a su relevancia paleontológica, proponemos que la amplitud bioestratigráfica sea distinguida de la amplitud registrática. Con el término *amplitud registrática* denotamos el intervalo entre dos entidades registradas topológicamente sucesivas, sean o no consecutivas en la sucesión registrática. Podemos afirmar que a cada amplitud registrática o bioestratigráfica le corresponde una duración positiva; sin embargo, no podemos decir que a una amplitud registrática o bioestratigráfica nula le corresponde una duración nula, o que la magnitud de las diferentes amplitudes es proporcional a su duración: a los restos y/o señales conservados de entidades biológicas, siendo temporalmente sucesivas, les puede corresponder una amplitud bioestratigráfica nula si pertenecen a entidades conjuntamente memorizadas y, siendo de entidades biológicas simultáneas, amplitudes registráticas o bioestratigráficas sucesivas si pertenecen a entidades sucesivamente produ-

cidas y/o memorizadas. La duración relativa a las amplitudes registráticas está justificada por el tiempo de producción y fosilización de las correspondientes entidades registradas, mientras que la duración correspondiente a cualquier amplitud bioestratigráfica sólo está justificada por el tiempo de memorización de los respectivos cuerpos rocosos. Por tanto, no se puede afirmar que dos entidades biológicas son simultáneas o sucesivas porque sus respectivas informaciones están memorizadas en el mismo cuerpo rocoso o en cuerpos rocosos sucesivos, aunque el marco euclídeo que tradicionalmente ha sido utilizado puede servir en muchos casos como referente del orden de sucesión temporal. Más aún, la relación de coincidencia o de sucesión topológica evidenciada entre diferentes entidades registradas no garantiza la relación de simultaneidad o de precedencia temporal entre las entidades biológicas que ellas representan. Pero el único método paleontológico disponible para saber que dos o más entidades registradas, conjunta o disjuntamente memorizadas en el registro estratigráfico, representan entidades biológicas simultáneas o sucesivas es averiguar si sus respectivos tiempos de producción y fosilización son contemporáneos o sucesivos; es decir, los datos paleontológicos relevantes para inferir las relaciones temporales entre dos o más entidades biológicas pretéritas son las relaciones topológicas entre sus correspondientes entidades registradas, no las relaciones estratigráficas entre los cuerpos rocosos en los cuales están memorizadas.

También cabe señalar que entre las sucesivas entidades registradas supraindividuales sólo se pueden establecer las relaciones que denominamos amplitudes registráticas o amplitudes bioestratigráficas, porque cada una de las entidades registradas supraindividuales carece de espesor, longitud o potencia concreta. Como ya hemos indicado en párrafos anteriores, las amplitudes registráticas corresponden a intervalos topológicos, mientras que las amplitudes bioestratigráficas pueden ser consideradas como intervalos espaciales; así entendidas, estas amplitudes son respectivamente propiedades relacionales de las entidades registradas y de los cuerpos rocosos, y no son propiedades absolutas. Con el término «ser de más edad que» también podemos denotar una propiedad relacional de las entidades biológicas: la relación de precedencia temporal. Y del mismo modo que esta relación de precedencia temporal (ser de más edad que) sólo ordena entre acontecimientos sucesivos las entidades biológicas supraindividuales (pero no sus elementos constituyentes, que pertenecen a la edad de la entidad biológica supraindividual), la relación de sucesión topológica sólo ordena las distintas entidades registradas identificadas o establecidas mediante relaciones topológicas (pero no los elementos constituyentes de cada entidad registrada supraindividual); en el primer caso, mediante la relación de precedencia temporal, relacionamos un número limitado de acontecimientos (sin duración) que delimitan duraciones de entidades biológicas; y, en el segundo caso, mediante la relación de sucesión topológica,

tratamos con un número limitado de entidades registradas topológicamente distintas, que pueden delimitar o no espesores estratigráficos positivos. Para «dividir» la menor sucesión registrática posible es necesario establecer al menos una nueva entidad topológicamente distinta, mientras que para llevar a cabo la «adición» de las entidades registradas que constituyen una sucesión registrática hay que ordenar las entidades registradas topológicamente sucesivas; y nótese que en dicha ordenación no se tiene en cuenta la situación relativa de cada uno de los elementos constituyentes de las entidades registradas supraindividuales. De estas afirmaciones conviene destacar que para establecer un nuevo término en una sucesión registrática no basta con dividir o partir uno de los términos ya conocidos de dicha serie, sino que es necesario descubrir y analizar al menos un nuevo componente previamente desconocido de la serie; es decir, la obtención de una sucesión registrática más numerosa no se logra dividiendo una de las entidades registradas conocidas, sino analizando alguna de las entidades ya conocidas o bien descubriendo otra que no pertenece a la misma clase que alguna de las entidades previamente establecidas; hablando metafóricamente, «partir en rodajas más finas» la sucesión registrática o bioestratigráfica conocida no sirve para evidenciar un mayor número de entidades registradas topológicamente sucesivas.

El intervalo vacío de un espesor concreto o un intervalo estratigráfico dado sirve para ejemplificar los intervalos espaciales, mientras que el intervalo entre dos entidades registradas concretas y topológicamente sucesivas es un ejemplo de intervalo topológico. Los intervalos espaciales o los intervalos topológicos permiten establecer relaciones topológicas entre diferentes entidades registradas. Pero tanto la existencia de estos intervalos espaciales como la de los temporales, que se admiten en Bioestratigrafía, suele estar justificada por ordenaciones topológicas (*e. gr.*, arriba-abajo, interno-externo, dentro-fuera, ...) establecidas previamente. En Paleontología, la identificación de las relaciones topológicas entre entidades registradas es un instrumento conceptual para interpretar las relaciones temporales entre las entidades biológicas que las han producido, así como también entre los cuerpos rocosos en los cuales están memorizadas; y cualquier relación temporal entre entidades biológicas pretéritas debe ser contrastada con este tipo de relaciones, pero la aplicación del llamado principio de la superposición de los estratos no es una condición necesaria para llevar a cabo dicha contrastación. La significación del mencionado principio y su validez actual deben ser revisadas por los estratígrafos.

La identificación o el descubrimiento de relaciones topológicas que determinan intervalos entre sucesivas entidades registradas o entre elementos de una misma asociación registrada también es necesaria para poder tratar la continuidad/discontinuidad de las sucesiones registráticas. Al igual que en otras ciencias, en Paleontología se puede afirmar que no existe regis-

tro continuo, ni percepción continua, pero la continuidad reconstruida (de naturaleza operatoria) es susceptible de contrastación intersubjetiva (cf. Piaget, 1971; Hoffman, 1981). Lógicamente, la continuidad/discontinuidad de una sucesión registrática debe ser interpretada a partir de las entidades registradas que la constituyen; y, a estos efectos, es ilógico afirmar que una entidad registrada «está seguida por» o «sigue a» un nivel o sucesión estratigráfica. Ya hemos argumentado que las sucesiones registráticas y las sucesiones estratigráficas son entidades de naturaleza diferente; por tanto, en una sucesión registrática, cualquier entidad registrada sigue a o está seguida por otra entidad de su misma clase, pero no por un nivel o una sucesión estratigráfica. Y en el caso de que dichas entidades sean asociaciones, cualquier cambio lateral y/o vertical de asociación podrá ser caracterizado por un cambio de alguna de sus propiedades (composición, estructura y ambiente externo).

En cualquier entidad registrada concreta se pueden distinguir dos clases de propiedades: las propiedades originales (es decir, los caracteres propios de las entidades biológicas productoras) y las propiedades secundarias (que pueden ser tratadas como caracteres resultantes de la alteración tafonómica). Cada discontinuidad en una sucesión registrática, que podemos llamar *discontinuidad registrática*, estará delimitada por un cambio en la propiedades originales y/o secundarias de dos entidades registradas topológicamente sucesivas y consecutivas. Para poner de manifiesto la existencia de una discontinuidad registrática es necesario probar que la correspondiente sucesión registrática no es continua; es decir, existe una discontinuidad registrática si ha habido una discontinuidad durante el proceso de producción y/o fosilización de las sucesivas entidades registradas. Dicha discontinuidad podrá ser consecuencia de cambios ocurridos durante la alteración tafonómica y/o en la información producida, pero también podrá estar determinada por cambios históricos controlados evolutiva y/o ecológicamente. La pérdida de información conservada suele estar relacionada con la transformación y/o destrucción de los materiales correspondientes a un intervalo temporal concreto, de tal manera que si no hay registro estratigráfico de un intervalo temporal, entonces pueden faltar restos y/o señales de las entidades biológicas correspondientes a dicho intervalo temporal; no obstante, puede haber entidades registradas propias de un intervalo temporal del cual no hay registro estratigráfico (sedimentario o no-sedimentario). Es decir, una laguna estratigráfica no implica la existencia de una discontinuidad registrática (cf. Fernández López, 1984). Por ignorar esto, algunos autores han supuesto erróneamente que la edad de los cuerpos rocosos situados por encima de una laguna estratigráfica es al menos la de los fósiles más antiguos contenidos en dichos cuerpos rocosos. Para expresar de una manera más intuitiva esta última idea, podemos afirmar que, si las discontinuidades estratigráficas son consideradas como páginas

perdidas de un texto, al menos algunas palabras de las páginas perdidas pueden haber caído en el texto restante (cf. Seilacher, 1984, p. 53; Darwin, 1859, p. 407). Además, una discontinuidad registrática puede estar materializada por la presencia de entidades importadas desde otros tafosistemas. El cambio entre dos entidades registradas topológicamente sucesivas y consecutivas también puede deberse a sus diferencias en la redundancia y/o en la transformación experimentada durante la fosilización. Las modificaciones de los factores de producción de las entidades conservadas también pueden ocasionar discontinuidades en las sucesiones registráticas. Lógicamente, es necesario conocer cual ha sido el mecanismo o patrón de producción de los restos y/o señales para poder averiguar que dicho mecanismo ha cambiado; a menudo esto puede lograrse reconociendo los efectos diferenciales en las sucesivas entidades producidas y registradas, o bien aplicando principios de integración ecológica y/o evolutiva entre las correspondientes entidades biológicas representadas en el registro fósil. En este tipo de análisis paleobiológico local o regional debe tenerse en cuenta que cualquier comienzo o cese en el proceso de producción de restos y/o señales puede estar determinado respectivamente por la aparición o desaparición, local o regional, de las correspondientes entidades biológicas.

Para muchos autores, una laguna de registro ocurre cuando un taxón particular está representado por debajo y por encima pero actualmente no lo está en un intervalo estratigráfico dado (cf. Holman, 1985; Paul, 1982; Simpson, 1961). De acuerdo con las ideas anteriormente expuestas, nosotros aceptamos que algunas lagunas en las sucesiones registráticas ocurren cuando un taxón (o un grupo de taxones) está(n) representado(s) en sucesivas entidades registradas pero no en alguna(s) intermedia(s) y consecutivas) de dicha sucesión. En algunos casos se puede afirmar que ocurre una laguna de registro porque un taxón conocido está representado por debajo y por encima pero no en un intervalo estratigráfico dado; cada una de estas lagunas de registro evidencia una situación en la cual al menos una población monoespecífica concreta tiene que haber existido (a tenor del principio de continuidad del proceso de evolución biológica) aunque el taxón no esté representado en niveles estratigráficos contiguos. Y estas lagunas permiten interpretar el grado de continuidad del registro bioestratigráfico (y la continuidad del proceso de memorización) o del registro estratigráfico (y la continuidad del proceso de sedimentación, por ejemplo), pero no el grado de parcialidad o de representatividad de las entidades registradas o de las sucesiones registráticas. Si las lagunas de registro detectadas sólo corresponden a episodios de inexistencia local o regional de las entidades biológicas correspondientes, entonces la sucesión registrática no es parcial respecto a la sucesión paleobiológica local o regional, ni irrepresentativa, aunque sea discontinua. Tampoco el grado de continuidad de una sucesión bioestratigráfica o de una sucesión estratigráfica es un cri-

terio para evaluar la representatividad de los límites de distribución de las entidades registradas o de las sucesiones registráticas: la representatividad del rango de distribución de una entidad memorizada discontinuamente en el registro estratigráfico puede ser máxima (éste es el caso de las entidades biológicas que sólo en ocasiones han habitado una localidad o región) o mínima aunque esté memorizada en niveles estratigráficos sucesivos y contiguos (cuando sólo hay evidencias de parte del tiempo de existencia local o regional de dicha entidad biológica o se trata de entidades reelaboradas, por ejemplo). En la práctica bioestratigráfica, muchos autores suponen que los materiales con máxima frecuencia de fósiles pertenecientes a una clase concreta representan el episodio sedimentario ocurrido durante el acmé del taxón correspondiente, pero este presupuesto puede dar lugar a conclusiones erróneas. La frecuencia de fosilización debe ser entendida como la proporción de entidades o información biológica registrada (que es una propiedad relativa de las entidades registradas respecto a las entidades biológicas correspondientes) y no como un sinónimo de frecuencia de registro (o concentración de las entidades registradas en un cuerpo rocoso, que es una propiedad absoluta de las entidades registradas). Es posible que en algunos casos haya congruencia espacio-temporal entre la máxima frecuencia de fosilización y la máxima concentración de entidades registradas, e incluso una alta correlación entre los valores de las respectivas variables, pero dicha covariación necesita ser inferida y contrastada en cualquier caso. Los intervalos temporales de máximo desarrollo de una entidad biológica, de máxima producción de restos y/o señales por parte de dicha entidad biológica, y de máxima conservabilidad de las entidades producidas no han de ser necesariamente contemporáneos. La existencia de entidades registradas que representan grupos taxonómicos supraespecíficos monotípicos tampoco puede ser usada como criterio independiente para estimar la parcialidad o la representatividad del registro fósil o de una entidad registrada; además de los casos de géneros o familias genuinamente monotípicos, la monotipia o la politipia de las entidades registradas puede ser el resultado de la alteración tafonómica o de los factores productivos. También cabe señalar que los argumentos uniformitaristas utilizados por algunos autores para contrastar la parcialidad y la representatividad del registro fósil sólo son válidos si se ignora que la conservabilidad de una entidad producida es una propiedad relativa a la de otra entidad producida, y disposicional respecto a unas condiciones ambientales concretas; por el contrario, en Tafonomía evolutiva se acepta como presupuesto que la fosilización no es necesariamente un proceso al azar, sino que diversos factores pueden haber determinado la parcialidad, el sesgo y otras modificaciones de la información biológica conservada. Por lo tanto, una laguna en la sucesión registrática puede ser entendida como el *vacío alterativo* (término con el cual denotamos las entidades producidas que han sido perdi-

das durante la alteración tafonómica) más el *vacío productivo* (término que denota las entidades no producidas). En consecuencia, el término laguna en la sucesión registrática o *laguna registrática* será utilizado en Paleontología para denotar la existencia de vacío alterativo y/o productivo entre dos entidades registradas topológicamente sucesivas, sean o no consecutivas y correspondan o no a niveles estratigráficos contiguos. Ahora bien, la existencia de una laguna registrática no está implicada por la de un vacío erosional en los cuerpos rocosos correspondientes, ni por la existencia de hiato sedimentario; y, por las mismas razones, una laguna registrática no implica la existencia de una laguna en la sucesión estratigráfica. En conclusión, la continuidad/discontinuidad de una sucesión registrática no está determinada por la continuidad/discontinuidad de la serie o sucesión estratigráfica correspondiente. Las sucesiones estratigráficas y las sucesiones registráticas son entidades de diferente naturaleza e independientes (en el sentido de disociables) entre sí.

Las relaciones entre sucesivas entidades registradas permiten poner de manifiesto si sus propiedades originales y/o secundarias varían gradualmente (y dichas entidades constituyen secuencias) o cambian (en cuyo caso, un par de entidades registradas topológicamente sucesivas y consecutivas delimitan una discontinuidad en la sucesión registrática). Cualquier *secuencia registrática* está integrada al menos por dos entidades registradas topológicamente sucesivas y consecutivas que difieren en sus propiedades originales y/o secundarias. Cuando las diferencias entre dos o más entidades registradas topológicamente sucesivas y consecutivas son el resultado de la alteración tafonómica, dichas entidades constituyen una secuencia tafonómica (Fernández López, 1985b, c). Las secuencias tafonómicas son una clase particular de secuencias registráticas. Al igual que las secuencias sedimentarias, las secuencias registráticas pueden ser consideradas como el resultado de una serie de acontecimientos sucesivos relacionados entre sí por una polaridad; es decir, a cada secuencia registrática le corresponde una estructura temporal; además, si cualquier secuencia registrática ocupa un lugar en la dinámica del sistema tafonómico o tafosistema al que pertenecen sus elementos constituyentes, cada una de ellas tiene una naturaleza y una estructura espacio-temporal concretas. Ahora bien, a diferencia de las secuencias sedimentarias, las secuencias registráticas carecen de espesor longitud o potencia concreta.

Numerosos autores han defendido la existencia de secuencias paleoecológicas o ecosecuencias pretéritas a partir de los datos obtenidos en el registro fósil. Sin embargo, rara vez ha sido contrastado si el carácter secuencial de las sucesivas entidades registradas se debe a procesos de fosilización direccional o si, en definitiva, se trata de una secuencia tafonómica cuya polaridad es el resultado al menos en parte de la alteración tafonómica. A veces incluso han sido utilizadas las presuntas ecosecuencias pretéritas como prueba de las va-

riaciones en intensidad o velocidad de cambio-de-estado experimentado por entidades biológicas pretéritas supraindividuales. Pero el concepto de secuencia registrática o el de secuencia tafonómica, al igual que el de secuencia sedimentaria, sólo permite identificar polaridades escalares entre sucesivas entidades biológicas pretéritas, y no posibilita la estimación del valor de la tasa o de la intensidad de los correspondientes procesos de fosilización, producción u ontogénesis por unidad de tiempo. También es importante señalar que no todas las propiedades de un sistema han de corresponder a características polares; y sólo serán evidencia de polaridad aquellas propiedades que hayan cambiado o al menos se encuentren en equilibrio inestable. A veces no hay polaridad y sin embargo hay desarrollo, como ocurre en los procesos físicos, biológicos o tafonómicos de cooperación (estos últimos se llevan a cabo mediante interacciones retroactivas entre las correspondientes entidades conservadas y el ambiente externo). Todo cambia, pero no todo cambio se debe a una «lucha de contrarios» (cf. Bunge, 1981, p. 68; 1971). En general, puede afirmarse que los cambios materializados por las sucesiones registráticas, sean secuenciales o no, son evidencias de las diferentes respuestas tafonómico-paleoecológicas de las respectivas entidades biológicas pretéritas durante las fluctuaciones ocurridas en los sistemas bio-sedimentarios. Y la Tafonomía evolutiva es la única disciplina paleontológica que puede ofrecer garantías de que las evidencias registradas de diferentes entidades biológicas, que determinan una aparente dirección evolutiva y/o ecológica en un(os) grupo(s) taxonómico(s) concreto(s), no obedecen a factores productivos o alterativos; tales garantías estarán justificadas por evidencias pasivas que permitan confirmar y/o refutar los procesos de fosilización normalizadora (si las relaciones entre las entidades conservadas y su ambiente externo se mantienen estables), fosilización direccional (cuando una secuencia concreta de interacciones entre las entidades conservadas y el ambiente externo cambia de forma constante en una misma dirección) o *fosilización disruptiva* (si al diversificarse el ambiente externo que era homogéneo se inicia la diversificación de las interacciones entre las entidades conservadas y sus respectivos ambientes, de tal manera que, sometidos a diferentes ambientes, diversos grupos de elementos conservados pertenecientes a un mismo tafón se diferencian entre sí y dan lugar a tafones distintos).

El descubrimiento o el reconocimiento de sucesivas secuencias registráticas también permite identificar la existencia de discontinuidades registráticas, pero cualquiera de estas discontinuidades no ha de corresponder necesariamente a una laguna registrática. Para saber si una discontinuidad entre dos secuencias registráticas (tafonómicas o no) corresponde a una laguna registrática es necesario confirmar y/o refutar la existencia de vacío alterativo y/o productivo entre dos entidades registradas topológicamente sucesivas y consecutivas que pertenecen a distintas secuencias regis-

tráticas. La relevancia del concepto de secuencia registrática se debe a que permite contrastar si el grado de continuidad/discontinuidad evidenciado en el registro fósil tiene correlato real tafonómico y/o paleobiológico. Los conceptos de sucesión registrática y de secuencia registrática son necesarios para contrastar cualquier ecosecuencia pretérita, pero también son metodológicamente necesarios para tratar cualquier direccionalidad de un proceso paleobiológico evolutivo.

SUCESIONES Y SECUENCIAS TANÁTICAS

Ya hemos indicado que la relación de coincidencia o de sucesión topológica evidenciada entre diferentes entidades registradas no garantiza la relación de simultaneidad o de precedencia temporal entre las entidades biológicas que ellas representan. Las semejanzas y diferencias entre las sucesiones registráticas y las presuntas sucesiones producidas deben ser contrastadas mediante datos relativos a las modificaciones tafonómicas ocurridas; pero, incluso cuando dichas modificaciones son irrelevantes y las sucesiones registráticas son representativas de las sucesiones producidas (por tratarse de un caso de fosilización normalizadora) dichas sucesiones son de naturaleza diferente a la de las sucesiones paleobiológicas.

El cambio brusco en la composición taxonómica de las sucesivas asociaciones registradas en una región concreta ha sido interpretado por diferentes autores como un fenómeno ligado a un cambio brusco en el sistema biosedimentario correspondiente; sin embargo, a menudo se ignora que las modificaciones ambientales no sólo afectan a las entidades biológicas sino también a los procesos de producción y/o fosilización. Es importante tener en cuenta que los cambios en los sistemas tafonómicos pueden no estar correlacionados con cambios en los ecosistemas correspondientes. En cualquier caso, las diferencias entre las sucesivas entidades registradas sólo serán evidencias de cambios paleobiológicos locales o regionales, si se logra contrastar que no son el resultado de los procesos de fosilización y/o producción y que las correspondientes entidades biológicas existieron en dicho lugar. Una vez interpretadas las sucesivas entidades producidas, teniendo en cuenta las entidades registradas, es necesario contrastar el carácter autóctono o alóctono de sus elementos constituyentes, o de la entidad conservada supraindividual en cuestión, y a ser posible el grado de esta propiedad. Las sucesivas entidades autóctonas producidas por entidades biológicas indígenas o exóticas pueden servir como referencias para interpretar la sucesión paleobiológica local o regional (cuyos organismos constituyentes no es necesario que estén vinculados por la relación de descendencia); pero las sucesivas entidades alóctonas que han sido local o regionalmente registradas no son evidencias, por definición, de relaciones bió-

ticas en, o cerca de, el lugar de enterramiento (aunque correspondan a entidades biológicas emparentadas). Por tanto, una sucesión registrática es evidencia de una sucesión paleobiológica, local o regional, sólo si está constituida por elementos autóctonos; en caso contrario, cuando se trata exclusivamente de elementos alóctonos, sólo puede ser considerada como evidencia de sucesivas entidades conservadas local o regionalmente. Por razones metodológicas, conviene distinguir a las sucesiones tanáticas, de las sucesiones registráticas y de las sucesiones paleobiológicas. Las *sucesiones tanáticas* están constituidas por entidades conservadas, con elementos autóctonos y/o alóctonos antes de su enterramiento, que son topológicamente sucesivas en una localidad o región concreta. Cada sucesión registrática puede o no ser representativa de una sucesión tanática local o regional y, a su vez, cada *sucesión autoctotanática* (constituida por elementos o entidades autóctonas) puede o no representar una sucesión paleobiológica local o regional; ahora bien, las *sucesiones aloctotanáticas* (constituidas por entidades alóctonas) 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. Lógicamente, las sucesiones tanáticas pueden tener carácter secuencial y, en tal caso, puede hablarse de *secuencias tanáticas* s.l., *secuencias autoctotanáticas* y *secuencias aloctotanáticas*.

SUCESIONES Y SECUENCIAS PALEOBIOLÓGICAS

Cualquier *sucesión paleobiológica* consta de dos o más entidades biológicas, topológicamente sucesivas en una localidad o región concreta, de las cuales sólo una puede ser o no actual. Las sucesiones faunísticas y las sucesiones florísticas, inferidas por numerosos autores a partir del registro fósil, son dos clases de sucesión paleobiológica; pero no son las únicas clases posibles: una asociación florística que «está seguida por» o «sigue a» (en sentido topológico) una asociación faunística también es un caso particular de sucesión paleobiológica. El método para establecer la sucesión paleobiológica en una localidad o región concreta, a partir de las distintas entidades biológicas (faunísticas y/o florísticas) inferidas teniendo en cuenta las diferentes entidades producidas en dicha localidad o región, es análogo al utilizado para establecer las sucesiones registráticas o las sucesiones autoctotanáticas: una serie de enunciados de relación entre diferentes entidades paleobiológicas. Una *secuencia paleobiológica* está integrada por dos o más entidades biológicas, topológicamente sucesivas y consecutivas en una localidad o región concreta, de las cuales sólo una puede ser o no actual, que difieren gradualmente entre sí por los valores de alguna(s) variable(s) biológica(s) particular(es).

La seriación según un orden de sucesión de las entidades paleobiológicas o de las entidades registradas, el encaje de los intervalos correspondientes y la métrica temporal sólo son operaciones generales, y particularmente topológicas, aplicadas al tiempo. La distinción entre estructura o relaciones topológicas y métrica permite plantear y resolver los problemas entre la teoría absoluta del tiempo y la relacional: si el tiempo es independiente de las entidades reales o físicas, entonces su estructura topológica es independiente de la estructura topológica de las entidades reales históricas; pero no podemos descartar esta posibilidad porque las relaciones temporales sólo están justificadas mediante relaciones entre entidades reales o físicas. En Paleontología, admitimos que la realidad histórica no está constituida por sucesos o acontecimientos, sino por entidades sustanciales que son espacio-temporales; cualquier acontecimiento o proceso es una propiedad de alguna entidad real o física y, como tal, no tiene existencia propia (cf. Fernández López, 1985a). Y para afirmar que la Vida tiene realidad histórica no hay justificación paleontológica alguna: el origen/extinción o el principio/final y la historia (evolutiva o no) son de las entidades biológicas supraindividuales y concretas, pero no de las propiedades de dichas entidades, ni del tiempo. Aguirre Enriquez (1982) ha destacado la importancia y la necesidad de optimizar la adecuación de una definición al sentido epistemológico de Vida y de lo vivo, para su uso en las disciplinas científicas. A nuestro parecer, el concepto de Vida puede ser de gran valor heurístico, si adquiere una significación cuyo alcance sobrepase las fronteras de lo explicable mediante una Teoría de la evolución biológica y dentro de un sistema conceptual en el que dicha teoría sólo represente una parte de los componentes; por lo tanto, no parece conveniente que la Paleontología renuncie a este concepto, pero tampoco es deseable que la utilización del término vida, vivo o viviente sirva para hacer imprecisas las proposiciones, problemas y soluciones de la Biología o de la Paleontología. Por otra parte, la existencia de sucesivas entidades biológicas históricas, interpretadas a partir de las entidades producidas y registradas en un lugar o región, no implica una relación de causalidad entre ellas, tal relación hay que contrastarla con datos paleobiológicos; las entidades biológicas históricamente sucesivas que pueden ser inferidas para una región concreta, mediante el análisis tafonómico-paleoecológico de las correspondientes entidades producidas y autóctonas, son únicas, estáticas, y no prueban por sí mismas el hecho de la evolución biológica, ni está implicada una relación de descendencia entre ellas. También conviene señalar, como última salvedad, que la distinción, identificación o utilización de amplitudes biocronológicas no implica que las entidades biológicas correspondientes sean episódicas; es un método analítico que permite interpretar la estructura temporal de dichas entidades independientemente de que hayan sido episódicas o continuas.

Las sucesiones paleoecológicas son consideradas por la mayoría de los autores como sucesiones ecológicas históricas análogas a las sucesiones ecológicas actuales, pero no hay una concepción unánime respecto a las relaciones entre las sucesiones ecológicas, las sucesiones faunísticas (o florísticas) y los llamados reemplazamientos faunísticos (o florísticos) (cf. Brandt-Velbel, 1984; Cisne *et al.* 1984, 1978; Delance, 1984; Hoffman, 1982ab, 1981; Dodd y Stanton 1981; Rollins *et al.* 1979; Johnson, 1977; Kauffman y Scott, 1976; Walker y Alberstandt, 1975; Hayami y Ozawa, 1975; Woodger, 1978). Algunos de los problemas aparentes son debidos a una utilización inadecuada de los conceptos, hipótesis y datos de la Biología. Puede decirse que la Neontología, y concretamente la Ecología de entidades biológicas actuales, se ocupa de procesos muy breves, si estos se comparan con los procesos geológicos que a menudo son estudiados; y la Teoría ecológica sólo puede dar explicaciones funcionales, mientras que la Teoría de la evolución biológica sólo da explicaciones evolutivas (cf. Shapere, 1974). Pero las limitaciones lógicas, teóricas y metodológicas que obligan a distinguir entre explicaciones funcionales y explicaciones evolutivas no justifican la existencia de un tiempo ecológico, un tiempo evolutivo y un tiempo geológico; y la reducción de los procesos o de los acontecimientos biológicos a situaciones o «estados de cosas» tampoco implica que las entidades correspondientes carezcan de duración. Podemos afirmar que las soluciones y los problemas funcionales significativos dentro del sistema conceptual de la Neontología tienen como referente cualquier dinámica de una entidad biológica actual y concreta ocurrida a «corto plazo», pero esta proposición no implica que los procesos ecológicos sean más breves que los evolutivos. No hay argumentos teóricos para defender que un proceso o un cambio de estado-de-carácter de una entidad biológica poblacional es evolutivo o ecológico porque es respectivamente de «larga o corta duración». En principio, una entidad biológica poblacional concreta puede haber experimentado simultáneamente modificaciones ecológicas y evolutivas (lo cual no quiere decir que defendamos gradualismo filético vs. equilibrio interrumpido). Los modelos e hipótesis que dan cuenta de los mecanismos ecológicos o de los mecanismos evolutivos son atemporales, y las modificaciones paleobiológicas de referencia aspiran a ser interpretadas y explicadas con argumentos paleoecológicos y/o evolutivos atemporales. Los procesos biológicos, actuales o pasados, aspiran a ser explicados de la mejor manera posible y, por el momento, ésta es el resultado de integrar las interpretaciones funcionales y las interpretaciones evolutivas como explicaciones complementarias para los procesos paleobiológicos.

Las sucesiones ecológicas han sido caracterizadas por tener dos propiedades fundamentales: 1) tendencia a la organización de las comunidades o de las biocenosis, y 2) influencia, pero no control, ejercida por las comunidades o las biocenosis sobre su ambiente ex-

terno. En una sucesión ecológica ideal suelen distinguirse tres estadios: 1) instalación de la comunidad o de la biocenosis pionera, constituida por poblaciones biológicas, r-selectivas, con abundantes individuos, pero con bajos valores de diversidad y equitabilidad específica; 2) reemplazamiento(s) sucesivo(s) de la comunidad o de la biocenosis preexistente, instalación de nuevas poblaciones adaptadas a las nuevas condiciones biológicamente influenciadas, predominio creciente de estrategias-k e incremento de los valores de diversidad y equitabilidad específica; 3) clímax de la sucesión o estadio de máxima estabilidad que teóricamente permanecerá hasta ser perturbado por un factor extrínseco de regulación relativamente breve. De acuerdo con estas ideas, si se trata de sucesiones paleoecológicas, las relaciones bióticas entre las sucesivas comunidades o biocenosis que integran una sucesión paleobiológica pueden ser directas (de parentesco, cuando las comunidades o biocenosis están vinculadas entre sí por la relación de descendencia) y/o indirectas (cuando no hay entre ellas una relación de descendencia); pero en los reemplazamientos faunísticos (o florísticos) las relaciones entre las sucesivas comunidades o biocenosis sólo son indirectas (a través del ambiente externo). Los conceptos de sucesión paleoecológica y reemplazamiento faunístico (o florístico) no son contrarios, ni contradictorios; los reemplazamientos son un caso particular de sucesión paleoecológica y de sucesión paleobiológica. Además, carece de sentido afirmar que un reemplazamiento faunístico o florístico, haya sido gradual o brusco, ha sido causado por la competencia entre los representantes de los diferentes grupos taxonómicos que lo integran. El reemplazamiento puede ser entendido como un proceso o como un acontecimiento experimentado por entidades biológicas que constituyen una sucesión paleobiológica, pero no podemos considerar como causal la relación indirecta entre dichas entidades biológicas, porque eso implicaría que al menos una entidad biológica controla su ambiente externo (lo cual es incompatible con el concepto de ambiente externo).

En general, las variaciones secuenciales y/o cíclicas inferidas para las sucesivas entidades biológicas pretéritas, de una localidad o región concreta, no pueden ser consideradas en sí mismas como pruebas de un proceso evolutivo y/o ecológico. Tales variaciones, aún cuando puedan implicar modificaciones en la composición genética de dichas entidades, pueden ser fundamentalmente el resultado de fluctuaciones aleatorias (que sólo representen cambios fenotípicos no causados por factores extrínsecos de regulación). La inferencia de una ecosecuencia pretérita requiere contrastar que las sucesivas modificaciones fenotípicas o los sucesivos fenotipos son el resultado de variaciones ambientales históricas (a corto o a largo plazo); es decir, que ha habido una o más modificaciones ecotípicas o ecotipos sucesivos por influencia de factores extrínsecos de regulación sobre las entidades biológicas que constituyen una sucesión o una secuencia paleobiológica.

En conclusión, una ecosecuencia puede ser un caso particular de reemplazamiento faunístico (y/o florístico), de sucesión ecológica y/o de sucesión paleobiológica; pero, las sucesiones paleobiológicas no representan necesariamente sucesiones ecológicas pretéritas, reemplazamientos faunísticos (y/o florísticos) o ecosecuencias pretéritas. Y el valor de la duración de las sucesiones paleobiológicas no es un criterio válido para diagnosticar y discernir las sucesiones ecológicas y las sucesiones evolutivas.

A partir del concepto relacional de sucesión paleobiológica podemos establecer un concepto de clase de sucesión paleobiológica, eligiendo convencionalmente una entidad biológica a continuación de la cual todas las entidades inferidas se consideran como de la misma clase; y, en función de que el criterio de clasificación empleado sea evolutivo y/o ecológico, cualquier sucesión faunística o florística es susceptible de ser considerada como una sucesión evolutiva y/o ecológica. Por este procedimiento se establecen las biocronozonas. A continuación trataremos el significado del término unidad registrática, así como el problema de justificar con datos exclusivamente paleontológicos las unidades de la escala biocronológica.

UNIDADES REGISTRÁTICAS

Las entidades biológicas históricas, o los acontecimientos «situados entre otros dos», que son inferidas a partir de entidades registradas topológicamente sucesivas pueden ser más numerosas que en la realidad; así, por ejemplo, dos entidades producidas y registradas topológicamente sucesivas pueden corresponder a una entidad biológica históricamente singular. Por ello, considerar el valor de la duración como el número de acontecimientos inferidos entre otros dos es tan erróneo como aceptar que el valor de la potencia de las sucesiones estratigráficas es directamente proporcional al número de entidades registradas topológicamente sucesivas y memorizadas en ellas. Por las mismas razones, es tan erróneo pensar que se puede estimar la cardinalidad o la numerosidad de las entidades registradas topológicamente sucesivas (ligadas por la relación de precedencia temporal) utilizando sólo los valores de las potencias estratigráficas, como pretender medir duraciones mediante la numerosidad de las entidades históricas o de los acontecimientos sucesivos inferidos (ligados por la relación de orden temporal). Para evitar errores de estos tipos, los posibles intervalos temporales entre distintas entidades biológicas locales o regionales deben ser contrastados (es decir, confirmados y/o refutados) haciendo referencia a una duración de valor positivo entre los acontecimientos de dichas entidades biológicas. Esta referencia deberá estar justificada mediante señales o indicadores de procesos paleobiológicos irreversibles; es decir, deberá estar justificada por una estructura temporal evolutiva que re-

presente un cambio continuo, y los indicadores no pueden ser hechos basados en el criterio de aparición, coexistencia, sucesión o extinción de entidades biológicas históricamente singulares, sino variaciones, cambios o transformaciones únicas e irreversibles experimentadas por una entidad biológica o por entidades biológicas filogenéticamente relacionadas. La referencia a una duración de valor positivo entre dos acontecimientos paleobiológicos sucesivos también puede ser justificada mediante señales o indicadores de procesos paleobiológicos periódicos relacionados con periodicidades astronómicas. Y a efectos de medición de tiempo, en cualquier caso, es necesario que las señales o indicadores temporales utilizadas como referencia sean equivalentes (cf. Grize, 1971; Kitts, 1966). Pero, sólo si las entidades elegidas para establecer clases de sucesiones paleobiológicas representan acontecimientos evolutivos de grupos taxonómicos concretos y filogenéticamente relacionados (que, en virtud del principio de irreversibilidad, serán acontecimientos temporalmente sucesivos) entonces las correspondientes clases de sucesiones registráticas podrán ser evidencias paleontológicas de distintas duraciones sucesivas y de diferentes unidades biocronológicas con las cuales se pueden establecer escalas ordinales de tiempo.

Para la Historia de la Tierra, los geólogos actuales suelen utilizar dos escalas ordinales de tiempo: la de la radiocronología (basada en tasas de descomposición isotópica) y la de la biocronología (basada en la evolución orgánica o biológica, pero no en la evolución de la Vida) que respectivamente han sido denominadas: escala cronométrica y escala cronoestrática. Estas dos escalas pueden ser usadas en muchos sentidos pero cuando se estandarizan para uso global pueden asumir el prefijo «geo»: geocronométrica y geocronoestrática. También puede argumentarse que la geocronología tiene otras escalas de tiempo, esencialmente diferentes, como la escala natural o de fenómenos que será distinguida como escala cronológica (cf. Harland, 1978). La cronología de los cuerpos rocosos puede ser determinada mediante métodos radiométricos (con la escala cronométrica) o haciendo uso de métodos bioestratigráficos (con la escala cronoestrática). La escala cronoestratigráfica está basada en la evolución de los sistemas biosedimentarios y en otros criterios de correlación temporal entre cuerpos rocosos (polaridad magnética, contenido en fósiles, ...). Para averiguar y expresar el intervalo temporal durante el cual se formó un cuerpo rocoso que carece de fósiles taxonómicamente significativos, y sin utilizar criterios radiométricos, se requiere de una escala cronoestratigráfica de referencia; pero los materiales de cada unidad cronoestratigráfica a menudo sólo son reconocibles por la presencia de unos fósiles taxonómicamente significativos, debido a que las unidades de dicha escala suelen estar justificadas mediante criterios paleontológicos. Este procedimiento es legítimo en la medida que define el orden temporal de formación de los cuerpos rocosos según la información biológica memorizada en

ellos. Ahora bien, el problema de interpretar las relaciones temporales entre cuerpos rocosos mediante hipótesis filogenéticas basadas a su vez en interpretaciones estratigráficas (cf. Eldredge y Gould, 1977; Sanchez, 1979) o el problema de describir la evolución biológica respecto a una escala estratigráfica que en sí misma está basada en una interpretación de la evolución biológica (cf. Harland, 1978; Harper, 1980, 1981) puede ser resuelto si la escala de referencia paleontológica, la escala biocronológica, es justificada mediante interpretaciones tafonómico-paleoecológicas de las entidades producidas por las entidades biológicas correspondientes. Para conseguir una escala paleontológica de referencia temporal sólo es necesario evidenciar y clasificar sistemáticamente en unidades las diferentes clases de entidades registradas topológicamente sucesivas, teniendo en cuenta sus tiempos de producción y fosilización, de tal manera que las unidades establecidas correspondan a intervalos temporales sucesivos; una vez nombradas cada una de estas unidades temporalmente sucesivas, es posible determinar nominalmente las relaciones temporales entre diferentes entidades biológicas y atribuir cualquier entidad registrada o cualquier entidad paleobiológica a una clase de edad. Por definición, cada una de estas unidades registráticas establecidas, que podemos llamar *unidades cronorregistricas*, estarán materializadas por *cronorregistros* que comprendan las entidades producidas y registradas durante un intervalo temporal concreto de tiempo geológico, cuya duración puede ser de valor conocido o desconocido; y las evidencias del intervalo temporal correspondiente a cada amplitud biocronológica de referencia serán las amplitudes registráticas contrastadas al menos en dos localidades diferentes. Es decir, cada unidad biocronológica propuesta debe estar justificada por una unidad cronorregistrica; y cada biocronozona concreta de referencia debe estar evidenciada por un cronorregistro. También puede ser útil en Paleontología establecer unidades registráticas que estén basadas en la composición taxonómica representada por las entidades registradas, independientemente de su tiempo de producción y fosilización; estas unidades serán denotadas en lo sucesivo con el nombre de *unidades taxorregistricas*; y cada unidad taxorregistrica tendrá como correlato real al menos un taxorregistro concreto. Los *taxorregistros* son entidades registradas taxonómicamente caracterizables con independencia de sus tiempos de producción y fosilización. Las relaciones entre taxorregistros y cronorregistros son análogas a las que hay entre biozonas y zonas estándar. Cada zona estándar puede estar representada por más de una clase de biozona, y cada cronorregistro podrá ser evidenciado con diferentes taxorregistros, incluso en una misma localidad; pero, y ésta es una de las razones que justifican la utilización práctica de las unidades registráticas, en una localidad o región concreta pueden existir cronorregistros y taxorregistros a los cuales no les corresponde unidad estratigráfica alguna (ni cronozona, ni biozona alguna). Para evitar

la inflación nomenclatorial, cada unidad cronorregistrica será nominada de acuerdo con su unidad biocronológica de referencia; así, por ejemplo, la Biocronozona Humphriesianum estará evidenciada por el Cronorregistro Humphriesianum y éste, a su vez, puede estar representado por más de una clase de taxorregistro o al menos por el Taxorregistro Humphriesianum. También es importante señalar que la extensión geográfica de los taxorregistros y de los cronorregistros estará restringida al área en la cual hay entidades registradas de una o más clases taxonómicamente determinables; por tanto, la distribución geográfica de cualquier unidad registrática no ha de ser necesariamente coincidente con la de las unidades estratigráficas correspondientes o con la distribución paleobiogeográfica de una(s) entidad(es) biológica(s) concreta(s). Para las unidades registráticas, al igual que en el caso de las unidades estratigráficas, se puede utilizar un sistema jerárquico de clasificación; en dicho sistema, las unidades elementales son los cronorregistros y los taxorregistros, que respectivamente posibilitan el establecimiento de clasificaciones cronorregistricas y taxorregistricas.

A partir del concepto relacional de sucesión bioestratigráfica, registrática o paleobiológica se puede obtener un concepto de clase de sucesión, como ya hemos indicado. Y mediante estos conceptos de clase se pueden establecer unidades bioestratigráficas, registráticas o paleobiológicas (por ejemplo, biocronológicas) concretas que son contrastables al menos en una localidad diferente a la utilizada para evidenciarlas o inferirlas por vez primera. Pero en los trabajos de correlación biocronológica no suele estar explicitado el procedimiento para averiguar las relaciones temporales entre sucesiones faunísticas (o florísticas) inferidas en lugares distanciados. La constancia en el orden de sucesión de ciertas asociaciones o entidades biológicas y de determinados estadios-de-carácter, inferidos para sucesiones faunísticas (o florísticas) de distintas localidades, es considerada por la mayoría de los autores como el mejor criterio paleontológico de simultaneidad. Algunos han señalado la necesidad de distinguir entre «similitud de disposición» (homotaxis según Huxley, 1862) e «identidad de fecha» (cronotaxis según Weller, 1960); no obstante, el término correlación suele ser utilizado para referir la actividad destinada a lograr algún establecimiento cronotaxial positivo sin implicar un grado particular de éxito (cf. Harland, 1978). En numerosos trabajos de correlación biocronológica se supone que es simultánea la aparición/desaparición o el cambio de estado-de-carácter de las entidades biológicas comparadas. En contra de esta presunta simultaneidad, varios autores han denunciado que las llamadas transgresiones faunísticas no son necesariamente sincrónicas en el área de repartición de un taxón y que la evolución de un linaje no es homogénea en los diferentes dominios paleogeográficos ocupados por los representantes del taxón en cuestión (cf. Marchand y Thierry, 1982). A estos hechos tradicionalmente se les

ha quitado importancia argumentando que las migraciones fueron procesos breves comparados con la duración de la Tierra y que las diferencias temporales serán menos significativas cuanto menor sea la duración de las entidades biológicas utilizadas y cuanto mayor sea su antigüedad; además, cuanto mayor sea la capacidad de dispersión de los organismos mayor será la probabilidad de que se trate de entidades registradas simultáneamente en el área de distribución de los representantes del grupo taxonómico en cuestión, y no de registros temporalmente sucesivos resultantes de un proceso de migración biológica. Sin embargo, en estos argumentos se ignora que la contemporaneidad entre fósiles y cuerpos rocosos en cualquier localidad no garantiza la contemporaneidad de los procesos de memorización y/o producción ocurridos en lugares distanciados. Y el problema principal es que la definición causal del orden temporal entre sucesivas entidades biológicas locales o regionales conduce a una indeterminación con respecto a la comparación temporal de los acontecimientos biológicos ocurridos en lugares distantes. El único procedimiento para averiguar el grado de simultaneidad de dos acontecimientos o sucesos ocurridos en lugares diferentes es determinar la velocidad de una señal o indicador enviado desde uno a otro y, como es sabido, para medir esta velocidad debemos conocer previamente cuando son simultáneos los dos sucesos (cf. Scott, 1985; Gardies, 1979; Van Fraassen, 1970; Stegmüller, 1970; Kitts, 1966). Este problema no puede ser resuelto empíricamente, sino sólo por medio de una estipulación. La presencia de inmigrantes en áreas alejadas no puede ser utilizada como criterio paleontológico cronotaxial independiente, ya que la estimación de la velocidad de inmigración requiere a su vez de datos biocronológicos previos. En el caso de las entidades biológicas históricas que han sido inferidas en lugares distantes, el grado de simultaneidad estipulada puede ser estimado teniendo en cuenta los restos y/o señales alóctonos cuyo desplazamiento desde un lugar a otro haya sido durante un intervalo temporal máximo de valor determinable, porque para estimar el valor de la duración máxima correspondiente no se necesita de datos biocronológicos, sino simplemente evidencias tafonómicas; y las limitaciones espacio-temporales de este criterio de correlación pueden ser evaluadas teniendo en cuenta la durabilidad y el grado de aloctonía de cada entidad conservada particular. Por esta razón, los elementos alóctonos son de suma importancia para establecer correlaciones biocronológicas entre entidades registradas en lugares distanciados.

Las diferentes unidades elementales biocronológicas (biocronozonas), bioestratigráficas (biozonas), cronoeestratigráficas (cronozonas) o registráticas (cronoregistros y taxoregistros), establecidas con criterios paleontológicos, son unidades convencionales, de naturaleza operatoria, pero no son necesariamente arbitrarias o subjetivas. Cualquier unidad concreta perteneciente a una de estas clases debe ser susceptible de contrastación intersubjetiva. Y los datos registrados no

deben ser confundidos con los datos obtenidos; éstos últimos sólo son una muestra o una estimación de los primeros. En general, se puede afirmar que las sucesiones paleobiológicas y las sucesiones tanáticas pretéritas son inobservables (pero han de ser contrastables, para poder ser aceptadas), mientras que las sucesiones registráticas y las sucesiones bioestratigráficas son observables al menos parcialmente, y las llamadas sucesiones faunísticas obtenidas han sido observadas al menos por un paleontólogo. Los datos obtenidos y los que pueden ser aceptados como observables por interpolación son los datos recomendables para establecer los límites entre unidades bioestratigráficas o registráticas. Cualquier estimación de un límite bioestratigráfico, registrático o biocronológico sólo es una aproximación al límite real de la unidad en cuestión. Para evitar equívocos, proponemos que las llamadas sucesiones faunísticas y/o florísticas obtenidas u observadas en el registro fósil sean denominadas *sucesiones registráticas obtenidas* (cuando están constituidas por dos o más entidades registradas topológicamente sucesivas), *sucesiones registradas obtenidas* (cuando las sucesiones están constituidas por dos o más entidades registradas estratigráficamente sucesivas) o *sucesiones bioestratigráficas obtenidas* (si las sucesiones de referencia están constituidas por dos o más niveles estratigráficos que contienen sendas entidades registradas). Estos términos y conceptos permiten discernir, respectivamente, entre: a) asociaciones registradas topológicamente sucesivas, cada una de las cuales está contenida en un cuerpo rocoso distinto o común al de la(s) restante(s), b) asociaciones registradas en niveles estratigráficos sucesivos y c) cuerpos rocosos fosilíferos que forman parte de, o constituyen, una sucesión estratigráfica. A este respecto también conviene destacar que las biozonas son cuerpos rocosos caracterizables por su contenido fósil, cuyos límites corresponden al rango de distribución horizontal y vertical de una(s) entidad(es) registrada(s) concreta(s) penecontemporánea(s) con ellos. El sistema bioestratigráfico está basado en el contenido fósil de los cuerpos rocosos, pero no en el contenido faunístico y/o florístico (en éste segundo caso, se admitiría implícitamente que los fósiles son entidades biológicas que han cambiado de estado, lo cual es incompatible con los conceptos de la Tafonomía evolutiva).

Antes de finalizar el presente trabajo, parece conveniente exponer algún caso concreto, que sirva como ejemplo, de la posible utilidad de las unidades registráticas. A estos efectos, mencionaremos el caso del límite entre los materiales del Jurásico inferior y los del Jurásico medio en el Corte Santa Mera-II (cf. Fernández López y Suarez Vega, 1979). La sucesión bioestratigráfica obtenida, correspondiente a dicho límite, está constituida por los materiales de los niveles estratigráficos 2ME18C y 2ME19A (cuya fotografía está publicada en Fernández López, 1985d, figura 2). La asociación registrada estratigráficamente inferior está compuesta por elementos característicos del Toarciense superior (Zona Aalensis); pero entre los elementos que

integran la asociación del nivel 2ME19A unos son característicos del Toarciense superior (Zona Aalensis) y otros lo son del Aaleniense inferior (Zona Opalinum). La coexistencia de estos elementos en el mismo nivel estratigráfico no es una evidencia de que durante el tránsito Lias/Dogger coexistieron los representantes de *Leioceras* y los de *Pleydelia-Cotteswoldia*, ni sirve para confirmar que el nivel en cuestión es un nivel de condensación estratigráfica. El estado de conservación de los fósiles permite afirmar que las conchas pertenecientes a formas de *Leioceras* estaban resedimentadas o acumuladas, mientras que las de *Pleydellia* y *Cotteswoldia* estaban reelaboradas, cuando fueron conjuntamente enterradas. Es decir, la asociación registrada en el nivel 2ME19A es una asociación mezclada en la que pueden ser identificadas dos asociaciones topológicamente sucesivas: una asociación constituida por elementos acumulados o resedimentados y una asociación integrada por elementos reelaborados. Y estas dos asociaciones registradas en el nivel 2ME19A constituyen una sucesión registrática, siendo la asociación reelaborada más antigua que la asociación resedimentada y más antigua que los materiales en los cuales está memorizada.

Un ejemplo de la Cordillera Ibérica que ha sido tratado recientemente, durante las excursiones organizadas por el Grupo Francés de Estudio del Jurásico y el Grupo Español del Mesozoico, es el límite entre los materiales bajocienses y los materiales bathonienses en el Corte 26C de Caudiel (cf. Fernández López, Gómez y Goy, 1985). En esta localidad hemos obtenido la siguiente sucesión bioestratigráfica, representada en la figura 1 del presente trabajo:

Tramo 26C34-26C35 (10,9 metros).— Calizas micríticas, localmente biodetríticas, en capas gruesas, con nódulos de sílex frecuentes en la parte superior del tramo. Texturas y estructuras de bioturbación abundantes. En los últimos cinco metros contienen abundantes macrofósiles reelaborados, mientras que en los niveles inferiores suelen estar resedimentados: lamelibranquios, crinoideos, ammonites, belemnites, braquiópodos, espongiarios. Los ammonites identificados a cinco metros del techo del tramo son elementos resedimentados característicos de la Biozona Humphriesianum (nivel 26C35C):

Nannina aff. *hannoverana* (Hiltermann)
Strigoceras sp.
Poecilomorphus gr. *cycloides* (d'Orbigny)
Oppelia cf. *subradiata* (Sowerby)
Oecotraustes sp.
Stephanoceras sp.
Itinsaites sp.
Chondroceras cf. *gervilli* (Sowerby)

Entre los macrofósiles de los últimos tres metros de este tramo hemos identificado, en estado reelaborado, elementos característicos de la Biozona Humphriesianum, Subzona Blagdeni (niveles 26C35D y 26C35E):

Poecilomorphus gr. *cycloides* (d'Orbigny)
Oppelia flexa (Buckman)
Oecotraustes sp.
Stephanoceras tenuicostatum Hochtetter
Stemmatoceras dubium Schmidtilly y Krumbeck
Itinsaites sp.
Normannites sp.
Chondroceras evolvenscens (Waagen)
Sphaeroceras sp.

La última capa contiene abundantes elementos reelaborados característicos de las Biozonas Humphriesianum y Subfurcatum (nivel 26C35F):

Poecilomorphus gr. *cycloides* (d'Orbigny)
Oppelia cf. *flexa* (Buckman)
Stephanoceras sp.
Itinsaites sp.
Normannites sp.
Chondroceras cf. *evolvenscens* (Waagen)
Stephanoceras sp.
Caumontisphinctes sp.
Leptosphinctes cf. *leptus* (Buckman)

Tramo 26C36 (5,5 metros).— Calizas biodetríticas, localmente en capas lenticulares con laminaciones cruzadas de bajo ángulo. Texturas de bioturbación frecuentes. Macrofósiles abundantes, en general resedimentados: crinoideos, lamelibranquios, belemnites y ammonites. Los materiales de la base del tramo localmente contienen asociaciones mezcladas (nivel 26C36A), constituidas por elementos característicos de las Biozonas Subfurcatum, Garantiana y Parkinsoni; e incluso elementos reelaborados desde materiales más antiguos que los infrayacentes, junto a elementos resedimentados característicos de la Biozona Zigzag. Entre los ammonites resedimentados hemos identificado: *Oxycerites* sp. y *Procerites* sp. Entre los elementos reelaborados hemos determinado:

Oxycerites sp.
Oecotraustes sp.
Nodiferites cf. *nodifer* (Buckman)
Skirroceras cf. *dolichoecum* (Buckman)
Caumontisphinctes sp.
Strenoceras sp.
Garantiana sp.
Hlawiceras gr. *tetragonum* (Wetzel)
Lobosphinctes sp.

Tramo 26C37 (1,5 metros).— Calizas micríticas, localmente biodetríticas, en capas delgadas. Texturas y estructuras de bioturbación frecuentes. Macrofósiles frecuentes, resedimentados o acumulados en los últimos cincuenta centímetros del tramo, y reelaborados o resedimentados en la parte inferior del tramo: ammonites, belemnites, lamelibranquios, braquiópodos, crinoideos. A un metro de la base hay un nivel de removilización (nivel 26C37D) constituido por calizas micríticas, que contiene abundantes macrofósiles resedimentados o reelaborados; la asociación registrada en este nivel es una asociación mezclada con elementos carac-

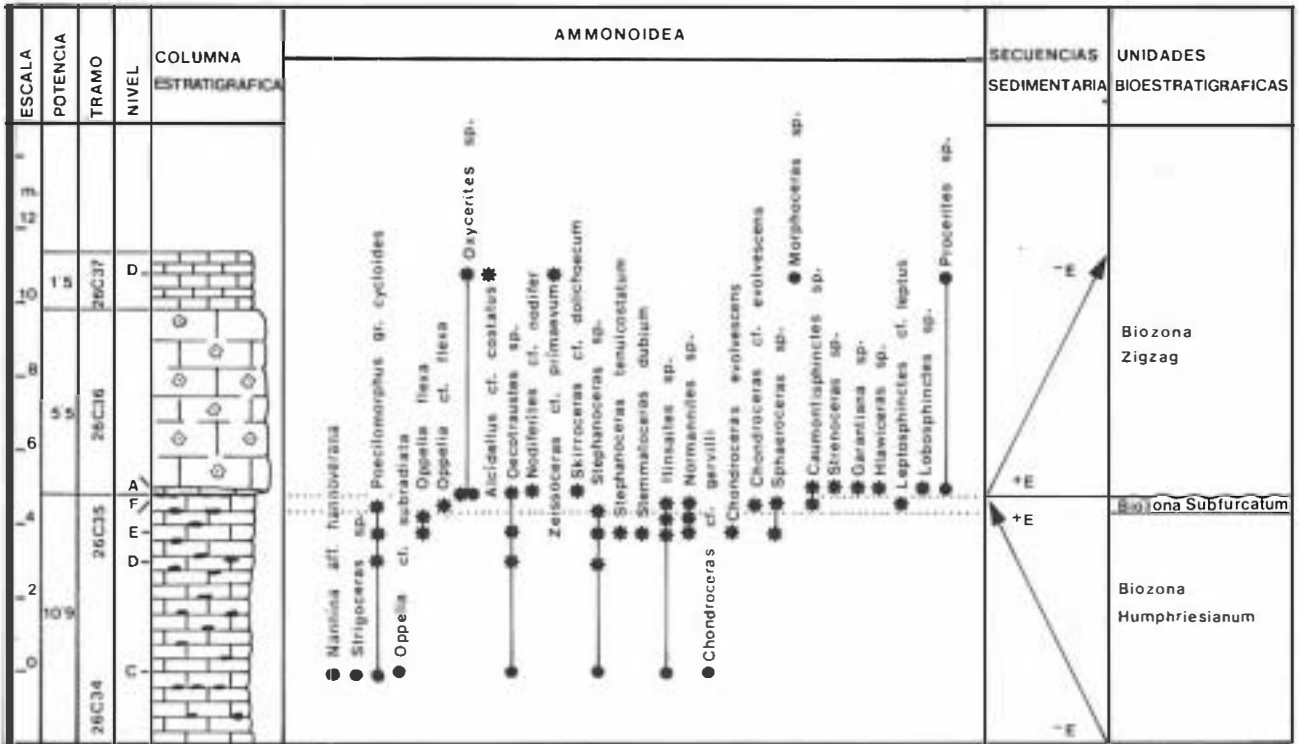


Figura 1. Sucesión bioestratigráfica obtenida en el Corte 26C de Caudiel.

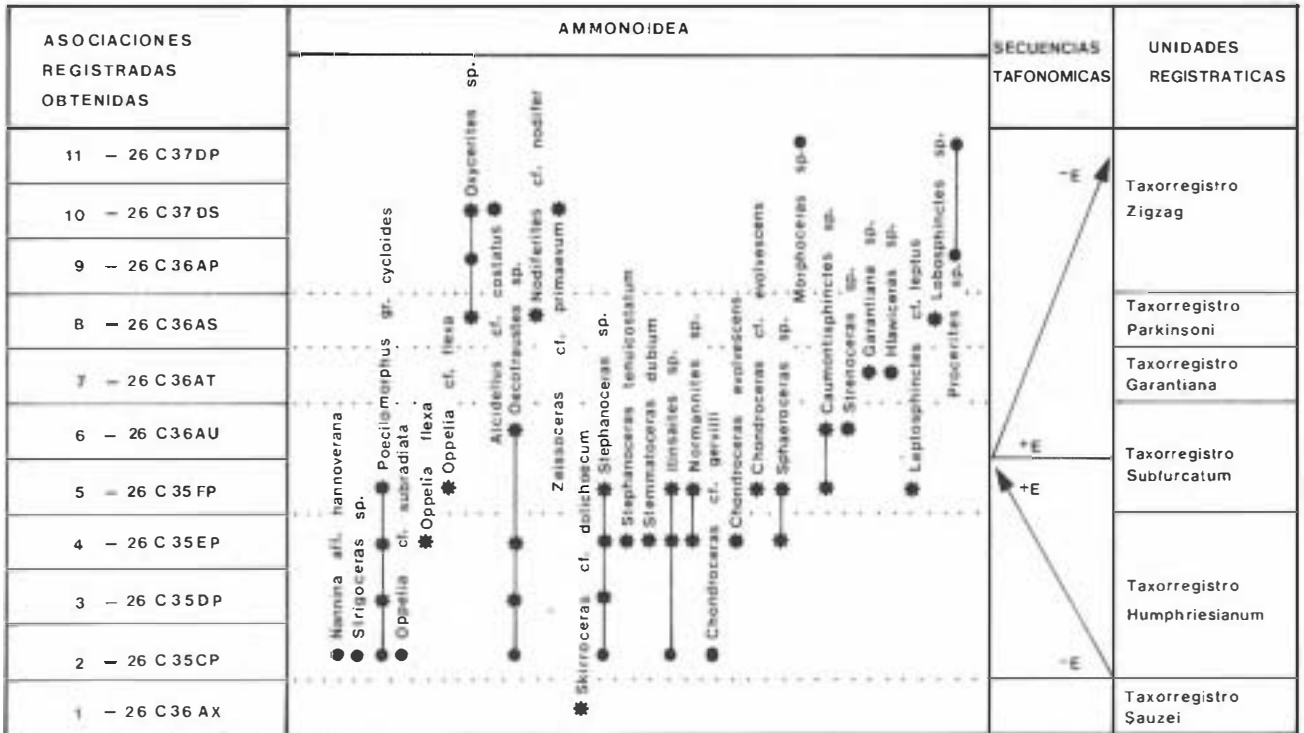


Figura 2. Sucesión registrática obtenida en el Corte 26C de Caudiel. Con asteriscos se indica el estado reelaborado de los elementos fósiles y con círculos han sido señalados los elementos acumulados o resedimentados.

terísticos de la Biozona Zigzag. Los elementos reelaborados de la asociación obtenida pertenecen a: *Oxyerites* sp., *Alcidellus* cf. *costatus* (Roemer), *Zeissoceras* cf. *primaevum* (Grossouvre). Los elementos resedimentados corresponden a: *Morphoceras* sp. y *Procerites* spp.

En la figura 1 hemos indicado las posiciones estratigráficas de las diferentes asociaciones obtenidas. La atribución de los materiales del tramo 26C36-26C37 a la Biozona Zigzag está justificada por la presencia de elementos resedimentados pertenecientes a *Morphoceras* sp. y *Procerites* spp. El estado de conservación de las sucesivas asociones registradas en este tramo permite concluir que la sucesión registrática corresponde a una secuencia tafonómica negativa, generada por una degradación de la turbulencia en el tafosistema; por el contrario, la sucesión registrática del tramo 26C35 puede ser considerada como una tafosecuencia positiva, resultante del aumento gradual de la energía externa del tafosistema y relacionada con una disminución gradual del carácter marino local; por tanto, estas dos tafosecuencias delimitan una discontinuidad registrática. La polaridad de las secuencias tafonómicas y la de las secuencias sedimentarias, respectivamente evidenciadas con criterios tafonómicos y sedimentológicos, es concordante. Los materiales del techo del tramo 25C35 tienen frecuentes elementos reelaborados característicos de la Biozona Subfurcatum; por ejemplo, los pertenecientes a *Caumontisphinctes* y *Strenoceras*. Entre los materiales bajocienses y los bathonienses de esta sucesión estratigráfica hay, por tanto, una laguna estratigráfica que comprende las Biozonas Subfurcatum (part.), Garantiana y Parkinsoni. Como se representa en el esquema de la figura 2, los diferentes elementos taxonómicamente determinados han podido ser ordenados mediante una serie de enunciados de relación que hacen referencia a sus respectivos tiempos de producción y fosilización, no a sus tiempos de memorización en el sedimento. El orden de sucesión de las asociaciones registradas topológicamente sucesivas, que consti-

tuyen la sucesión registrática obtenida, implica que cada una de estas asociaciones registradas es al menos en parte temporalmente sucesiva respecto a la anterior, pero la producción de los diferentes elementos que integran cada una de las asociaciones identificadas no ha sido necesariamente simultánea. Algunos elementos registrados en niveles estratigráficos sucesivos los hemos atribuido a una misma asociación registrada de la sucesión registrática porque no hay evidencias positivas de que sus respectivos tiempos de producción sean sucesivos. Teniendo en cuenta los caracteres secundarios resultantes de la alteración tafonómica, los elementos de una asociación mezclada pueden ser atribuidos a diferentes asociaciones registradas topológicamente sucesivas, como en el caso de la asociación obtenida en la base del tramo 26C36. Y nótese, por ejemplo, que a la amplitud registrática entre las asociaciones 5(26C35FP) y 9 (26C36AP) le corresponde una amplitud bioestratigráfica nula, ya que los elementos que integran las asociaciones 6(26C36AU), 7(26C36AT) y 8(26C36AS) fueron conjuntamente memorizados con los de la asociación 9(26C36AP) en la base del tramo 26C36. También es importante destacar que algunos elementos reelaborados del nivel 26C36A incluso son más antiguos que los materiales del nivel infrayacente; éste es el caso del ejemplar de *Skirroceras* cf. *dolichoecum*. Las asociaciones registradas topológicamente sucesivas que han sido identificadas en esta localidad representan varios taxorregistros y cronorregistros sucesivos (figura 3). La Biocronozona Sauzei ha sido evidenciada en esta sucesión registrática, aunque en la sucesión bioestratigráfica descrita en el presente trabajo no está justificada la presencia de materiales de la Biozona o de la Cronozona Sauzei. También las Biocronozonas Garantiana y Parkinsoni están respectivamente evidenciadas por los Cronorregistros Garantiana y Parkinsoni, aunque en dicha sucesión estratigráfica no hay niveles o capas de las correspondientes biozonas o cronozonas.

UNIDADES PALEONTOLOGICAS		SIGLAS DE LAS ASOCIACIONES REGISTRADAS DE REFERENCIA	SIGLAS DE LOS NIVELES ESTRATIGRAFICOS DE REFERENCIA	UNIDADES ESTRATIGRAFICAS	
CRONORREGISTROS	TAXORREGISTROS (Ammonoidea)			BIOZONAS (Ammonoidea)	CRONOZONAS
Cr. Zigzag	Tr. Zigzag	11 - 26 C 37 DP 10 - 26 C 37 DS 9 - 26 C 36 AP	26 C 37 26 C 36	Bz. Zigzag	Cz. Zigzag
Cr. Parkinsoni	Tr. Parkinsoni	8 - 26 C 36 AS	LAGUNA ESTRATIGRAFICA	Bz. Parkinsoni	Cz. Parkinsoni
Cr. Garantiana	Tr. Garantiana	7 - 26 C 36 AT		Bz. Garantiana	Cz. Garantiana
Cr. Subfurcatum	Tr. Subfurcatum	6 - 26 C 36 AU 5 - 26 C 35 FP		Bz. Subfurcatum	Cz. Subfurcatum
Cr. Humphriesian.	Tr. Humphriesian.	4 - 26 C 35 EP 3 - 26 C 35 DP 2 - 26 C 35 CP	26 C 35	Bz. Humphriesian.	Cz. Humphriesian.
Cr. Sauzei	Tr. Sauzei	1 - 26 C 36 AX	26 C 34	Bz. Sauzei	Cz. Sauzei

Figura 3. Unidades paleontológicas y estratigráficas, que respectivamente están representadas por asociaciones registradas y por cuerpos rocosos estratificados, evidenciadas en el Corte 26C de Caudiel.

CONCLUSIONES

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 registradas).

Las sucesiones estratigráficas y las sucesiones registráticas son de diferente naturaleza e independientes (disociables) entre sí. Además de ser parcial y poder estar sesgada la información biológica de las sucesivas entidades producidas y registradas, debemos admitir que puede estar modificada la numerosidad de las entidades y su orden de sucesión. Pero el único método paleontológico disponible para saber que dos o más entidades registradas, conjunta o disjuntamente memorizadas en el registro estratigráfico, representan entidades biológicas simultáneas o sucesivas es averiguar si sus respectivos tiempos de producción y fosilización son contemporáneos o sucesivos; es decir, los datos paleontológicos relevantes para inferir las relaciones temporales entre dos o más entidades biológicas pretéritas son las relaciones topológicas (basadas en relaciones causales que podemos llamar tiempos de producción y fosilización) entre sus correspondientes entidades registradas, no los valores concretos de la duración de las propias entidades investigadas, ni las relaciones estratigráficas entre los cuerpos rocosos en los cuales están memorizadas. Los conceptos de sucesión registrática y de secuencia registrática son necesarios para contrastar cualquier ecosecuencia pretérita o la direccionalidad de un proceso paleobiológico evolutivo.

A partir del concepto relacional de sucesión que hemos expuesto en el presente trabajo (es decir, mediante el concepto de sucesión paleobiológica, sucesión tanática o sucesión registrática, por ejemplo) se puede obtener un concepto de clase de sucesión. Sólo si las entidades elegidas para establecer clases de sucesiones paleobiológicas representan acontecimientos evolutivos de grupos taxonómicos concretos y filogenéticamente relacionados (que en virtud del principio de irreversibilidad serán acontecimientos temporalmente sucesivos), entonces las correspondientes clases de sucesiones registráticas podrán ser evidencias paleontológicas de distintas duraciones sucesivas y de diferentes unidades biocronológicas con las cuales se pueden establecer escalas ordinales de tiempo. Los indicadores paleobiológicos necesarios para contrastar la duración positiva correspondiente a cualquier unidad biocronológica concreta serán las variaciones, cambios o transformaciones únicas e irreversibles experimentadas por

una entidad biológica o por entidades biológicas filogenéticamente relacionadas. Para justificar una escala paleontológica de referencia temporal, la escala biocronológica, se requiere de un sistema de unidades, que denominamos unidades registráticas, materializadas por cronregistros (entidades producidas y registradas durante un intervalo temporal de tiempo geológico). Los taxorregistros son entidades registradas taxonómicamente caracterizables, con independencia de su tiempo de producción y fosilización. En el caso de las unidades registráticas se puede utilizar un sistema jerárquico de clasificación en el que las unidades elementales son los cronregistros y los taxorregistros. En cualquier caso, teniendo en cuenta los datos tafonómicos se pueden evidenciar unidades registráticas que justifiquen la inferencia de las correspondientes unidades biocronológicas; por este procedimiento se resuelve el problema metodológico de tener que describir o interpretar las relaciones entre diferentes entidades paleobiológicas respecto a una escala cronoestratigráfica que está basada en una interpretación de las relaciones entre diferentes entidades paleobiológicas.

AGRADECIMIENTOS

Por las sugerencias y comentarios recibidos, respecto al manuscrito original del presente trabajo, deseo expresar mi agradecimiento a los doctores: E. Aguirre Enríquez (C.S.I.C., Madrid), M. De Renzi (Dpto. Geología, Fac. Ciencias Biológicas, Valencia), A. Goy Goy (Dpto. Paleontología, Fac. Ciencias Geológicas, Madrid), N. López Martínez (Dpto. Paleontología, Fac. Ciencias Geológicas, Madrid), J. Martinell Calliçó (Dpto. Paleontología, Fac. Ciencias Geológicas, Barcelona) y A. Perejón Rincón (C.S.I.C., Madrid).

Manuscrito recibido: 20 de marzo, 1986

Manuscrito aceptado: 8 de abril, 1986

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre Enríquez, E. 1982. El misterio de la vida. En: *Historia Natural II*. (Ed. R. Alvarado) Corrogio, Barcelona, 206-265.
- Bayer, U. & Seilacher, A. (Eds.) 1985. *Sedimentary and Evolutionary Cycles*. Springer, Berlin, 1-465.
- Brandt-Velber, D. 1984. On defining limits to Paleocological interpretation in the fossil record. *Geobios*, Mém. spec. 8, 415-418.
- Bunge, M. 1981. *Materialismo y ciencia*. Ariel, Barcelona, 1-235.
- Bunge, M. 1971. Conjunción, sucesión, determinación y causalidad. En: *Las teorías de la causalidad* (Eds. M. Bunge; F. Halbwachs; Th. Kuhn; L. Rosenfeld & J. Piaget). Trad. Ed. Sígueme, Salamanca, 47-69.

- Cisne, J.L.; Gildner, R.F. & Rabe, B.D. 1984. Epeiric sedimentation and sea level: synthetic ecostratigraphy. *Lethaia*, 17, 267-288.
- Cisne, J.L. & Rabe, B.D. 1978. Coenocorrelation: gradient analysis of fossil communities and its applications in stratigraphy. *Lethaia*, 11, 341-361.
- Darwin, Ch. 1859. *El origen de las especies* Trad. Ed. Sarpe, Madrid, 1-638.
- Delance, J.H. 1984. Les successions paléocologiques: signification biologique et caractérisation dans les environnements des plate-formes carbonatées. *Geobios*, Mém. spec. 8, 419-424.
- Dodd, J.R. & Stanton, R.J. 1981. *Paleoecology, Concepts and Applications*. John Wiley & Sons, New York, 1-559.
- Einsele, G. & Seilacher, A. 1982. *Cyclic and Event Stratification*. Springer, Berlin, 1-536.
- Eldredge, N. & Gould, S.J. 1977. Evolutionary Models and Biostratigraphic Strategies. En: *Concepts and Methods of Biostratigraphy* (Eds. E.G. Kauffman & J.E. Hazel). Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, 25-40.
- Fernández López, S. 1985 a. Diversidad nomenclatorial y unicidad conceptual de las llamadas zonas oppelianas. *I Jornadas de Paleontología*, Zaragoza, 1-9.
- Fernández López, S. 1985b. Séquences sédimentaires et séquences taphonomiques. *Strata*, 2, 116-122.
- Fernández López, S. 1985c. *El Bajociense en la Cordillera Ibérica*. I. Taxonomía y sistemática (Ammonoidea). II. Bioestratigrafía. III. Atlas. Tesis Doctoral. Dpto. Paleontología, Universidad Complutense Madrid, 1-850.
- Fernández López, S. 1985d. Criterios elementales de reelaboración tafonómica en ammonites de la Cordillera Ibérica. *Acta Geológica Hispánica*, (1984), 19, 105-116.
- Fernández López, S. 1984. Nuevas perspectivas de la Tafonomía evolutiva: tafosistemas y asociaciones conservadas. *Estudios geológicos*, 40, 215-224.
- Fernández López, S. 1982. La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Boletín Real Sociedad Española Historia Natural*, (Geol., 1981), 79, 243-254.
- Fernández López, S.; Gómez, J.J. & Goy, A. 1985. Le Dogger de Caudiel. Sédimentologie des carbonates développés sur un monticule de matériaux volcaniques. *Strata*, 2, 101-115.
- Fernández López, S. & Suarez Vega, L.C. 1980. Estudio bioestratigráfico (Ammonoidea) del Aaleniano y Bajociense en Asturias. *Estudios geológicos*, 35, 231-239.
- Gardies, J.L. 1979. *Lógica del Tiempo*. Paraninfo, Madrid, 1-227.
- Grize, J.B. 1971. Intento de formalización del tiempo no métrico a partir de datos psicogenéticos. En: *La Epistemología del tiempo* (Ed. J. Piaget). El Ateneo, Buenos Aires, 117-148.
- Harland, W.B. 1978. Geochronologic Scales. En: *Contributions to The Geologic Time Scale* (Eds. G.V. Cohee; M.F. Glaessner & H.D. Hedberg). Amer. Ass. Petr. Geol., Tulsa, 9-32.
- Harper, C.W. 1981. Inferring succession of fossils in time: The need for a quantitative and statistical approach. *Journal of Paleontology*, 55, 442-452.
- Harper, C.W. 1980. Relative age inference in paleontology. *Lethaia*, 13, 239-248.
- Hayami, I. & Ozawa, T. 1975. Evolutionary models of lineage-zones. *Lethaia*, 8, 1-11.
- Hedberg, H.D. 1976. *International Stratigraphic Guide*. John Wiley & Sons, New York, 1-200.
- Hoffman, A. 1982a. Growing points in community paleoecology. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 164, 252-258.
- Hoffman, A. 1982b. Community evolution and stratigraphy. *Newsletter on Stratigraphy*, 11, 32-36.
- Hoffman, A. 1981. The ecostratigraphy paradigm. *Lethaia*, 14, 1-7.
- Holman, E.W. 1985. Gaps in the fossil record. *Paleobiology*, 11, 221-226.
- Johnson, M.E. 1977. Succession and replacement in the development of Silurian brachiopod populations. *Lethaia*, 10, 83-93.
- Kauffman, E.G. & Scott, R.W. 1976. Basic Concepts of Community and Paleoecology. En: *Structure and Classification of Paleocommunities* (Eds. R.W. Scott & R.R. West). Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, 1-28.
- Kitts, D.B. 1966. Geologic time. *Journal of Geology*, 74, 127-146.
- Marchand, D. & Thierry, J. 1982. Ammonites et coupures biostratigraphiques. Possibilités et limites: exemples pris dans le Callovien et l'Oxfordien d'Europe occidentale. *9e Réunion Annuel Sciences de la Terre*. Paris.
- Paul, C.R.C. 1982. The Adequacy of the Fossil Record. En: *Problems of Phylogenetic Reconstruction* (Eds. K.A. Joysey & A.E. Friday). Academic Press, London, 75-117.
- Piaget, J. 1971. Problemas del tiempo y de la función. En: *La Epistemología del tiempo* (Ed. J. Piaget). El Ateneo, Buenos Aires, 1-73.
- Rollins, H.B.; Carothers, M. & Donahue, J. 1979. Transgression, regression and fossil community succession. *Lethaia*, 12, 89-104.
- Sanchiz, F.B. 1979. Consideraciones sobre la inferencia filogenética como fundamento de la metodología biostratigráfica. *Reunión Grupo español Límite Neógeno-Cuaternario*, Madrid, 1-6.
- Scott, G.H. 1985. Homotaxy and biostratigraphical theory. *Palaeontology*, 28, 777-782.
- Seilacher, A. 1984. Storm beds: their significance in event stratigraphy. En: *Stratigraphy Quo Vadis?* (Eds. E. Seibold & J.D. Meulenkamp). Amer. Ass. Petr. Geol. Studies in Geology, 16, 49-54.
- Shapere, D. 1974. Sobre las relaciones entre las teorías composicionistas y evolucionistas. En: *Estudios sobre la filosofía de la Biología* (Eds. F.J. Ayala & T. Dobzhansky). Ariel, 1983, Barcelona, 246-266.
- Simpson, G.G. 1961. The History of Life. En: *Evolution after Darwin*. (Ed. S. Tax). University Chicago Press, Chicago, 117-180.
- Simpson, J. 1985. Stylolite-controlled layering in an homogeneous limestone: pseudo-bedding produced by burial diagenesis. *Sedimentology*, 32, 495-505.
- Stegmüller, W. 1970. *Teoría y experiencia*. Ariel, 1979, Barcelona, 1-546.
- Van Fraassen, B.C. 1970. *Introducción a la filosofía del tiempo y del espacio*. Labor, 1978, Barcelona, 1-240.
- Walker, K.R. & Alberstandt, L.P. 1975. Ecological succession as an aspect of structure in fossil communities. *Paleobiology*, 1, 238-257.
- Woodger, J.H. 1978. *Biología y lenguaje*. Tecnos, Madrid, 1-191.