

Tafonomía y fosilización

Sixto Fernández-López

El término *tafonomía* significa literalmente las leyes del enterramiento. Fue propuesto por EFREMOV (1940) para la disciplina científica que se ocupa del estudio de la transición de los restos orgánicos desde la biosfera a la litosfera. EFREMOV y otros autores llamaron fosilización a la etapa del proceso de formación de los yacimientos de fósiles en la que tiene lugar la mineralización de los restos orgánicos, una vez incorporados a la litosfera. Sin embargo, en la actualidad, la mayoría de los especialistas consideran la tafonomía como el estudio de los procesos postmortales y dan un significado más amplio al término *fosilización*. En las investigaciones tafonómicas se suele distinguir entre el estado alcanzado por cualquier resto y/o señal organógeno y el proceso por el cual ha sido alcanzado dicho estado; el proceso se denomina *fosilización*, y el estado alcanzado por los restos y/o señales es su *estado de conservación*.

La idea de fosilización más utilizada en la actualidad corresponde al modelo que puede ser llamado de *modificación paleobiológica y destrucción selectiva* (fig. 3.01). Según esta idea, la fosilización consiste en la transición desde el estado vivo al estado fósil, debido a la propia naturaleza de los organismos o a la intervención de algunos agentes que han actuado a modo de filtros sucesivos y han eliminado los restos orgánicos menos resistentes o preservables. La formación de los yacimientos de fósiles, suele ser interpretada como el resultado final de la transformación de *biocenosis* o comunidades pretéritas. Numerosos autores han distinguido entre *tanatocenosis* (conjunto de restos de organismos que murieron juntos), *tafocenosis* (conjunto de restos de organismos que fueron enterrados juntos) y *orictocenosis* (conjunto de fósiles que están, o han sido encontrados, juntos). El área ocupada por una *tanatocenosis* o por una *tafocenosis* ha sido designada respectivamente con los términos *tanatotopo* y *tafotopo* (1).

Para interpretar la génesis de los fósiles y de los yacimientos de fósiles es necesario utilizar conocimientos biológicos y paleobiológicos, entre otros. Desde el punto de vista biológico, los organismos tienen relaciones tróficas, forman parte de cadenas alimentarias, y cabe esperar que los restos producidos por ellos sean parcial o totalmente destruidos por depredadores, necrófagos, detritívoros y/o descomponedores. No obstante, los datos obtenidos a partir del registro fósil muestran que algunos restos y/o señales, producidos por organismos del pasado, han experimentado modificaciones en su composición y estructura, se han transformado, y han dado lugar a nuevos restos y/o señales de mayor estabilidad. Además, el acontecimiento o proceso por el cual ha sido generado cada uno de los restos y/o señales que llamamos *fósiles* no ha de estar necesariamente relacionado con la muerte de un organismo y puede ser denominado de manera más adecuada con el término *producción*.

(1) Estos vocablos derivan de tres raíces griegas: *thanatos*, muerte; *taphos*, tumba, enterramiento; y *oryktós*, fósil, unidas al sufijo *koineh*, común, o *topós*, sitio, lugar.

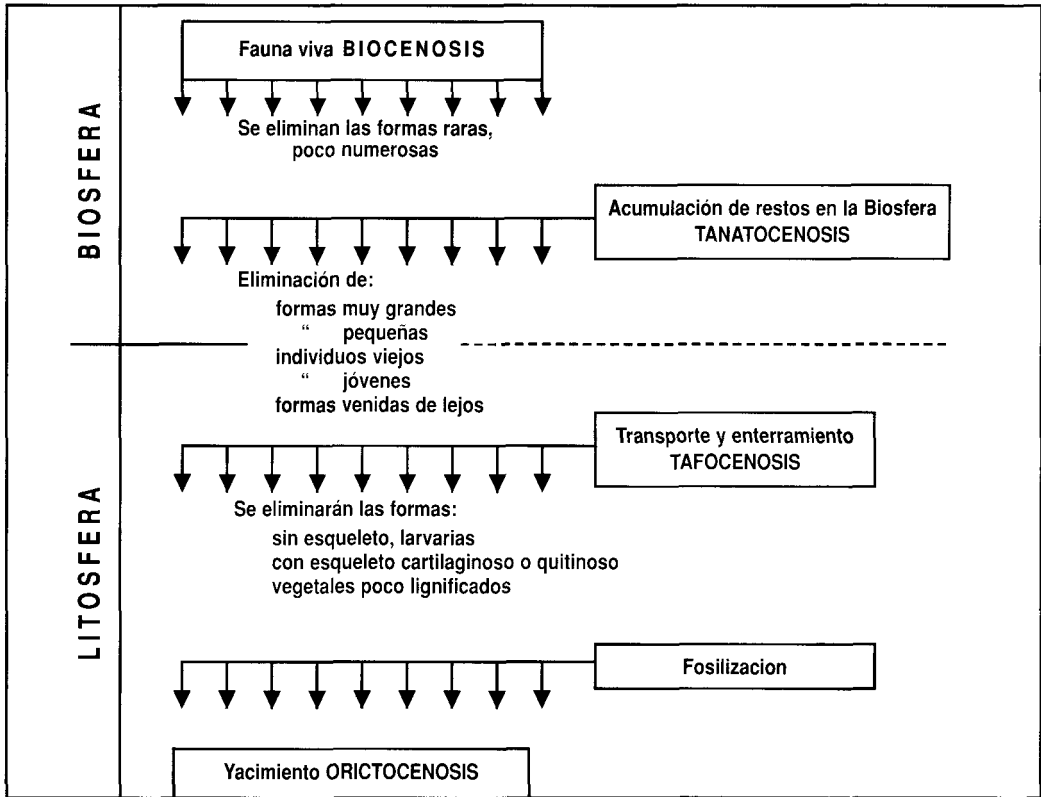


Fig. 3.01. Diferentes etapas de la formación de un yacimiento de fósiles u orictocenosis y las «cribas» que han de pasar los restos orgánicos, que son causa de que en éste falten muchos de los elementos que primitivamente constituían la biocenosis (según EFREMOV, 1953, y MELÉNDEZ, 1959).

En los estudios tafonómicos conviene distinguir entre *producción biogénica* y *producción tafogénica*, según que los restos y/o señales hayan sido generados a partir de una entidad biológica del pasado o bien a partir de una entidad conservada preexistente.

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

Las causas de producción biogénica han sido muy variadas (senescencia, depredación, traumatismo o cambio de algún factor ambiental, por mencionar algunas). Ante la dificultad de averiguar las causas de producción biogénica, en muchos casos es útil distinguir al menos entre *producción*

autogénica o debida a factores internos y *producción alogénica* o debida a la energía externa gastada en favorecer la producción. Por ejemplo, algunas facetas de fijación de las conchas de ostreidos reproducen la ornamentación de otro organismo o resto de él al cual estuvieron fijadas y, de manera más general, las réplicas de aquellos organismos que fueron sobrecrecidos xenomórficamente por otros organismos incrustantes son señales de producción alogénica (fig. 3.02 A).

La *producción tafogénica* ocurre cuando los restos y/o señales han sido generados por otros restos y/o señales preexistentes. Por ejemplo, cuando un resto organógeno da lugar a dos o más restos debido a fracturación o desarticulación de sus componentes. En algunos yacimientos de fósiles son frecuentes las señales generadas por procesos de producción tafogénica, porque los restos organógenos han dado lugar a una o más señales de su existencia cuando eran desplazados sobre un substrato blando, debido a la acción de las corrientes hidráulicas o por acción gravitatoria (fig. 3.02 B).

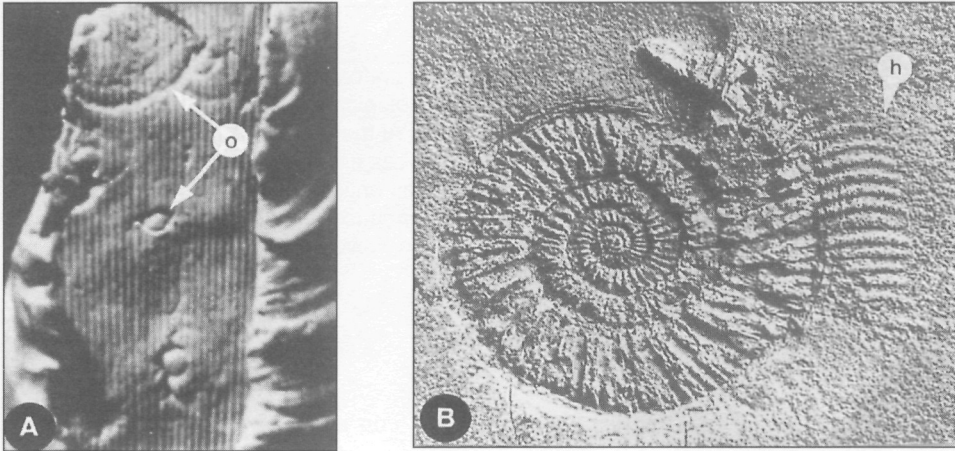


Fig. 3.02. Ejemplos de producción biogénica y tafogénica. A, Faceta de fijación de un ostreido que se desarrolló sobre una planta acuática y reprodujo, con relieve negativo, la ornamentación externa de aquella y el contorno de otros ostreidos de menor tamaño (o). Cretácico Superior. St. Pietersberg (Holanda), (x 12); (Según MÜLLER, 1979). B, Ejemplar de ammonites (*Perisphinctes*) que dio lugar a una huella (h) al caer la concha sobre un substrato blando. La huella tiene los caracteres ornamentales de la región externa de la concha y es taxonómicamente determinable. Jurásico Superior. *Solenhofen* (Alemania), (x 0,25); (Según MÜLLER, 1979).

En los estudios paleontológicos es importante tener en cuenta que los procesos tafonómicos y los procesos paleobiológicos afectan a entidades de distinta naturaleza, aunque dichos procesos suelen estar relacionados entre sí. Cualquier fósil posee información paleobiológica y ha sido generado directa o indirectamente por una entidad biológica del pasado; sin embargo, los fósiles carecen de las propiedades diagnósticas de las entidades biológicas (por ejemplo, estar compuestos de materia orgánica o tener metabolismo). En Paleontología conviene distinguir entre los fósiles y los correspondientes organismos productores, o entre las entidades tafonómicas y las entidades paleobiológicas de diferente nivel de organización (por ejemplo, *organismos*, *poblaciones* y *comunidades*). Entre las entidades tafonómicas, las entidades registradas constituyen las evidencias observables de entidades paleobiológicas, y son el resultado de los procesos de fosilización que han afectado a entidades previamente producidas y conservadas (fig. 3.03). Las entidades producidas y las entidades registradas son entidades conservadas que respectivamente se encuentran en el estado de fosilización inicial y actual. Por razones metodológicas, cada entidad de uno de estos tipos (*paleobiológica*, *producida*, *conservada* o *registrada*), debe ser distinguida de las entidades *obtenidas*, que son las evidenciadas en el registro fósil.

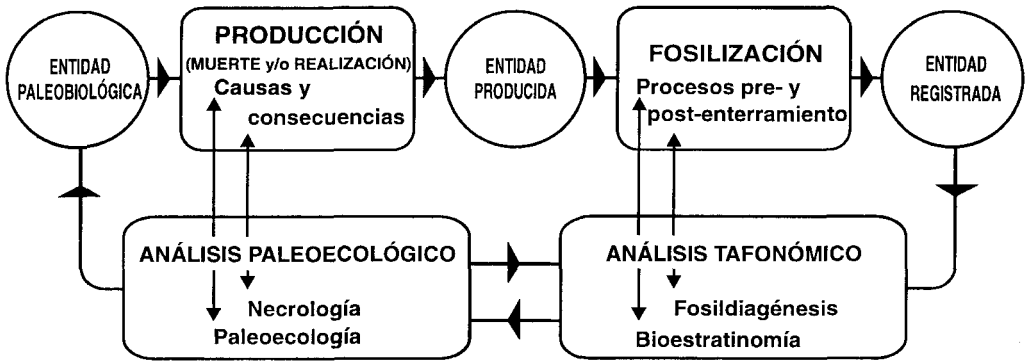


Fig. 3.03. Diagrama de flujo que representa la relación histórica entre las entidades paleobiológicas y las entidades tafonómicas así como la relación metodológica que permite interpretar las entidades paleobiológicas a partir de las entidades registradas. Al morir o realizar alguna función, las entidades paleobiológicas generaron entidades producidas. Las entidades registradas son el resultado de los procesos de fosilización que han experimentado las entidades producidas correspondientes. La interpretación de los fósiles, mediante análisis tafonomico-paleoecológicos, permite conocer dichas entidades paleobiológicas. (Según FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1989).

Las entidades tafonómicas que han sido estudiadas con más frecuencia corresponden a dos categorías: *elementos* y *asociaciones*. Un *elemento conservado* es cualquier resto y/o señal significativo y taxonómicamente determinable. El término elemento conservado tiene un significado más amplio que, y sirve para denotar a, cualquier señal de vida pasada o cualquier resto de un organismo del pasado, cadáver, exuvio, palinomorfo, resto orgánico, resto transformado, resto organógeno, bioclasto, ejemplar, impresión, impronta, marca, huella, «trace fossil»), molde, réplica, compresión o cuerpo fósil. Los elementos registrados, los fósiles, son las unidades elementales de información taxonómica disponibles en el registro geológico. Cada elemento registrado tiene una composición (química, mineralógica o petrológica) y unas propiedades estructurales (tamaño, forma, microestructura y grado de integridad, entre otras). Sin embargo, las propiedades de los fósiles pueden ser radicalmente diferentes de las que presentaban los correspondientes elementos producidos. Una *asociación conservada* es un grupo de elementos conservados, generados por representantes de uno o más taxones, que interactúan entre sí e influyen o están influenciados por su ambiente externo. Cada asociación conservada tiene una composición taxonómica concreta y se caracteriza por tener unas determinadas propiedades estructurales. Por ejemplo, un tamaño (número de elementos que la componen), una densidad (promedio de elementos conservados por unidad de superficie o de volumen), una diversidad, una distribución geográfica y una estructura temporal. Las propiedades estructurales de las entidades conservadas determinan su comportamiento frente a los distintos factores ambientales; y, en definitiva, son propiedades que posibilitan el análisis de dichas entidades y la representación de su estructura.

Los procesos tafonómicos suelen ser agrupados en dos categorías: *bioestratinómicos* y *fosildiagénicos*. Los procesos *bioestratinómicos* son los que experimentan las entidades conservadas antes de ser enterradas. Los procesos experimentados por las entidades conservadas después de su enterramiento se llaman procesos *fosildiagénicos*. A este respecto cabe destacar que algunos elementos sólo experimentaron modificaciones fosildiagénicas; por ejemplo, los restos y

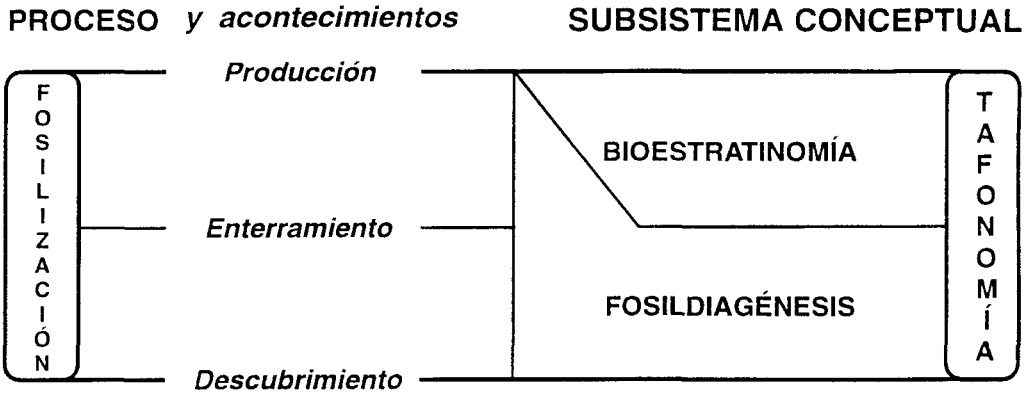


Fig. 3.04. Esquema de los diferentes subsistemas conceptuales de la Paleontología que se ocupan de los procesos de fosilización. Tanto los conocimientos bioestratinómicos como los fosildiagenéticos son conocimientos tafonómicos. Los restos producidos dentro de los sedimentos no han experimentado modificaciones bioestratinómicas y su fosilización sólo comprende modificaciones fosildiagenéticas. (Según FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1988).

las señales generadas por organismos endobentónicos o por organismos que fueron enterrados vivos. La *bioestratinomía* y la *fosildiagénesis* son tratadas como dos partes de la tafonomía, aunque muchos fósiles no hayan experimentado modificaciones bioestratinómicas (fig. 3.04).

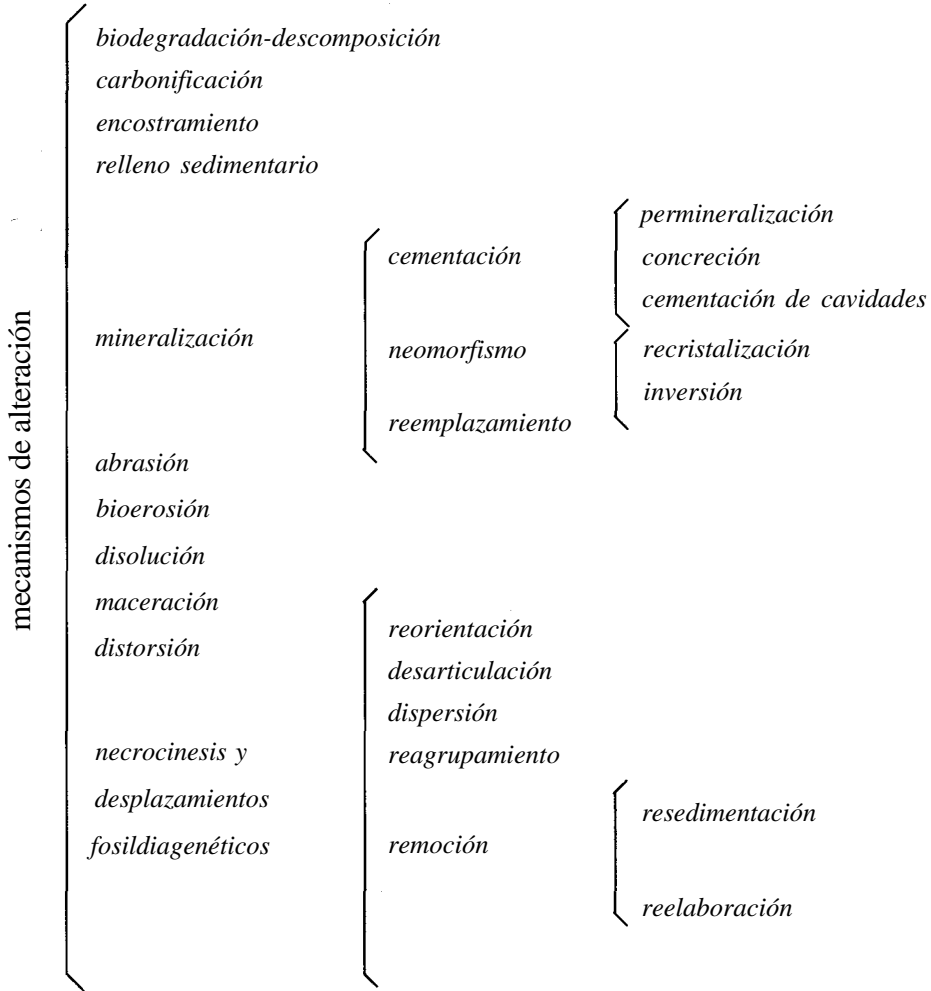
En resumen, la *Tafonomía* es un subsistema conceptual de la Paleontología que aspira a explicar cómo han sido producidos y qué modificaciones han experimentado los restos y/o señales conservados en la litosfera, desde su producción biogénica o tafogénica hasta la actualidad. Y de manera más general, la *Tafonomía* aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

Mecanismos de alteración tafonómica

Después de ser producido, cualquier elemento conservado ha experimentado modificaciones en su composición, estructura y/o ubicación espacio-temporal, puede haber dado lugar a otros restos y/o señales, o puede haber sido destruido. En principio, todas las partes de un elemento, todos los elementos de una asociación, o todos los elementos producidos por una entidad paleobiológica mantendrán su estado de conservación si no hay agentes que los destruyan o modifiquen diferencialmente. Entre los distintos mecanismos de alteración tafonómica por los cuales un elemento o una asociación ha podido experimentar modificaciones en su composición, estructura y/o ubicación espacio-temporal cabe distinguir los indicados en el Cuadro 3. I.

Cuadro 3. I.

Mecanismos de alteración tafonómica



Biodegradación-descomposición

La materia orgánica que constituye las partes blandas de los restos organógenos o que está asociada a las partes mineralizadas de éstos (por ejemplo, la trama proteica de las conchas o los caparzones) tiende a descomponerse por la actividad de diversos organismos que actúan como agentes alterativos. Los organismos necrófagos, los detritívoros o los descomponedores son agentes muy importantes durante las primeras fases de alteración tafonómica. Los principales microorganismos descomponedores son *bacterias*, *hongos*, *algas*, *protozoos* y *nematodos*. En la actualidad, los insectos, los carnívoros carroñeros y las plantas saprofitas intervienen también como agentes alterativos de los restos orgánicos. Los restos regurgitados o excretados por herbívoros y carnívoros suelen estar parcialmente descompuestos debido a la acción enzimática ocurrida durante la digestión. La propia flora intestinal de los cadáveres, las enzimas segregadas durante la muerte o las autolisinas liberadas duran-

te la producción biogénica, contribuyen a la descomposición de la materia orgánica. Los parásitos o simbioses pueden acelerar la biodegradación-descomposición de los restos de aquellos organismos hospedantes con los cuales mantenían alguna relación biótica.

La biodegradación-descomposición de los restos organógenos es aerobia o anaerobia, según se lleve a cabo respectivamente en presencia o en ausencia de oxígeno.

Hay bacterias, hongos y algas que no necesitan oxígeno atmosférico, son anaerobios, y pueden obtener su energía descomponiendo sustancias orgánicas por medio de enzimas o fermentos. A estos procesos de descomposición anaerobia se les llama *fermentaciones*; sin embargo, algunos autores restringen el significado del término *fermentación* para denotar exclusivamente los procesos de descomposición de sustancias del grupo de los glúcidos, y llaman *putrefacción* a la descomposición de las proteínas. En condiciones anaerobias algunas sustancias orgánicas son degradadas y metabolizadas por los microorganismos, al mismo tiempo que son sintetizados nuevos compuestos orgánicos de mayor peso molecular, y aparecen azúcares, aminoácidos, alcoholes, ácidos grasos y péptidos entre otros. Por el contrario, la descomposición aerobia representa un proceso de oxidación más o menos completa de la materia orgánica, los productos resultantes suelen ser más simples que las sustancias originales, a menudo gaseosos, y se desprende abundante anhídrido carbónico, ácido sulfhídrico y agua.

La distinción entre los procesos de descomposición aerobia y los de descomposición anaerobia es útil en Tafonomía, pero debe tenerse en cuenta que los restos organógenos pueden experimentar procesos de estos dos tipos simultánea o sucesivamente. Antes del enterramiento, las porciones más internas de algunos cadáveres experimentan descomposición anaerobia mientras que las partes más superficiales están sometidas a descomposición aerobia; después del enterramiento, suele ser anaerobia, aunque haya sido aerobia en las etapas anteriores de alteración tafonómica.

Además de los factores extrínsecos, en los procesos de biodegradación-descomposición influyen la composición química, la estructura y la distribución de la materia orgánica de los restos organógenos. Los compuestos orgánicos más importantes de los tejidos blandos son proteínas, lípidos y glúcidos o hidratos de carbono (cuadro 3. II).s

Cuadro 3. II

Algunos de los compuestos orgánicos de mayor estabilidad ante la biodegradación-descomposición

PROTEINAS	{	<i>simples</i> : colágeno, queratina, espongina, conquiolina <i>compuestos</i> : mucinas, condrina
LÍPIDOS	{	<i>cutina</i> <i>ceras</i> : liberina, suberina, cerina
GLÚCIDOS	{	<i>polisacáridos complejos</i> : quitina, tectina, celulosa <i>pectinas</i> : lignina
RESINAS NATURALES	{	<i>ámbar</i>

Entre las proteínas más estables, cabe señalar diversas proteínas simples (*colágeno, queratina, espongina, conquiolina, etc.*), así como algunas compuestas (*mucinas, condrina*). El *colágeno* es un componente fibroso de los tejidos conjuntivos, cartilagosos y óseos, de los animales. La *queratina* es el material córneo de las epidermis, escamas, pelos, uñas, pezuñas, garras y cuernos de los vertebrados. La *espongina* y la *conquiolina* son proteínas que, respectivamente, se encuentran en las esponjas y en las conchas de los moluscos. Entre las proteínas compuestas, son relativamente estables las *glucoproteínas*; las *mucinas* o *mucoproteidos*, se encuentran en las secreciones de las

glándulas mucosas; las *condroproteínas*, como la *condrina*, forman parte del tejido cartilaginoso. Las proteínas simples son insolubles en agua y en soluciones alcalinas, en tanto que las proteínas compuestas se comportan como ácidos y se disuelven en las soluciones alcalinas.

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

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

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

Los diferentes compuestos orgánicos tienen distinto grado de estabilidad, según las condiciones ambientales, pero cualquiera de ellos puede ser metabolizado y destruido por biodegradación-descomposición.

En general, los siguientes compuestos presentan valores crecientes de resistencia a la descomposición: *quitina*, *celulosa*, *lignina*, *cutinas*, *ceras* y *resinas*. Además de la composición química, otros factores intrínsecos como el tamaño relativo de las partículas constituyentes de los restos orgánicos, o el grado de porosidad, influyen en los procesos de biodegradación-descomposición; por este motivo, la fragmentación de los restos o la disolución de sus componentes minerales, que respectivamente disminuyen su tamaño y aumentan su porosidad, puede incrementar la tasa de descomposición.

Los productos resultantes de la biodegradación-descomposición, condicionan el pH del ambiente externo e intervienen como agentes de alteración de los restos orgánicos; incluso influyen sobre los organismos y pueden actuar como agentes productores de nuevos restos y señales. Por ejemplo, entre los productos resultantes de la descomposición de materia orgánica a menudo se encuentran sustancias tóxicas o malolientes: *ácido sulfhídrico*, *indol*, *escatol*, *putrescina*, y *cadaverina*, entre otras, cuya concentración puede ser letal para algunos organismos y modificar la tasa de producción biogénica. Durante la biodegradación-descomposición de los restos organógenos también puede resultar modificada la textura original del sedimento y su porosidad al formarse cavidades y conductos de desgasificación que dan lugar a texturas vesiculares.

Estos procesos se retardan por la intervención de diversos factores que amortiguan o inhiben la influencia de algunos agentes alterativos. Las condiciones favorables para el mantenimiento de la materia orgánica pueden deberse a:

- la actuación de depredadores de los organismos biodegradantes;
- la presencia de sustancias tóxicas o antibióticas, segregadas por otros organismos o por los restos de ellos (por ejemplo, los componentes fenólicos de las sustancias húmicas, o los ácidos orgánicos producidos durante la fermentación y el consiguiente descenso del pH, pueden llegar a inhibir la actividad de las bacterias anaerobias);
- la existencia de sustancias que tienen propiedades anti-enzimáticas y curtientes (como los *tanninos*, que son ácidos aromáticos liberados durante la descomposición de algunas plantas vasculares; los minerales de la arcilla también dificultan la descomposición de materia orgánica al adsorber enzimas biodegradantes; algunas enzimas pueden ser inhibidas al interactuar con moléculas inorgánicas como la sílice o el hierro);

- la presencia de altas concentraciones salinas, que ocasionan estrés osmótico;
- la presencia de sustancias higroscópicas o el calor intenso y la desecación, que determinan la ausencia de una fase acuosa;
- el frío intenso y la congelación, que ejercen un estrés térmico;
- la ausencia de oxígeno (en aguas estancadas, o en materiales de escasa permeabilidad como los lodos arcillosos, coloides, resinas, asfalto o petróleo), que impide la actividad de los organismos necrófagos o carroñeros.

Por lo general, tanto el grado de bioturbación como la actividad microbiana (aerobia y anaerobia) disminuyen rápidamente al aumentar la profundidad de enterramiento de los restos orgánicos; en este sentido, el incremento en la tasa de sedimentación es otro factor favorable para el mantenimiento relativo de la materia orgánica. Sin embargo, los procesos de biodegradación-descomposición suelen ser muy distintos en función de la naturaleza y el tamaño de grano del sedimento. Los sedimentos de grano muy fino y arcillosos, por su baja permeabilidad y alta capacidad de adsorción, dificultan el acceso a los microbios heterotróficos. Por el contrario, los sedimentos de grano grueso, por su mayor cohesión, ejercen una resistencia efectiva contra los organismos bioturbadores.

Debido a factores de estos tipos ocurren fenómenos de *momificación* de cadáveres o de restos vegetales en la actualidad. Entre los fósiles pueden ser considerados como ejemplos de momificación los restos de Mamuts o los de rinocerontes pleistocenos, congelados en el substrato helado de numerosas localidades de Siberia y Alaska, a partir de los cuales ha sido posible hacer incluso reacciones serológicas y análisis de sangre; o bien los restos de algunos organismos ahogados y conservados en asfalto que han sido encontrados en los yacimientos de La Brea (California, USA) y Starunia (Cárpatos orientales, Austria); así como numerosos restos orgánicos que se encuentran en turberas recientes, o en los lignitos eocenos de Geisseltal (Alemania). Ahora bien, cualquiera de estos fósiles con evidencias de partes blandas ha experimentado diversas modificaciones tafonómicas (mineralización, disolución selectiva y distorsión mecánica, por ejemplo) según las condiciones ambientales a las que ha estado sometido.

Al comparar dos o más yacimientos de fósiles es importante tener en cuenta que tanto los factores intrínsecos (composición química, estructura y distribución de los elementos producidos) como las condiciones ambientales han podido variar durante el Fanerozoico, a consecuencia de la evolución orgánica.

Carbonificación

El enriquecimiento en carbono de los restos organógenos, que tiene lugar a partir de los componentes orgánicos inicialmente producidos y de las nuevas sustancias orgánicas sintetizadas durante la biodegradación-descomposición, puede ser llamado *carbonificación*.

Por lo general, los compuestos orgánicos resultantes de la biodegradación-descomposición que no fueron consumidos por los organismos, se han recombinado, por policondensación y polimerización, y han dado lugar a geopolímeros de moléculas complejas colectivamente llamados *kerógeno*.

Estas modificaciones geoquímicas se inician cuando los elementos conservados todavía están cerca de la superficie de los sedimentos y en estadios de diagénesis temprana. La materia orgánica se transforma en nuevas sustancias más ricas en carbono que, según su composición original, dan lugar a *sapropelas* cuando los restos organógenos son de origen animal, y forman *humus* cuando se trata de restos vegetales. A los compuestos orgánicos inicialmente producidos que no han experimentado modificaciones se les denomina *marcadores biológicos o fósiles químicos*. Más tarde, por el progresivo enriquecimiento en carbono de las nuevas sustancias orgánicas, bajo la influencia de mayores presiones y temperaturas durante la diagénesis avanzada, llegan a formarse *hidrocarburos*

(*kerógeno, petróleo*) y *carbones (lignito, hulla, antracita)* en los cuales hay abundantes elementos conservados, aunque sólo representan una pequeña proporción de los que han sido destruidos durante el proceso de *carbonificación*. Finalmente, a mayores presiones y temperaturas, las rocas se metamorfizan y los geopolímeros pueden transformarse en *grafito*, cuando todavía existen en ellas algunos elementos conservados.

Los restos vegetales constituidos por celulosa y lignina, así como los restos esqueléticos quitinosos de muchos animales como los artrópodos, que en la actualidad están conservados como restos carbonosos o bituminosos han experimentado procesos de carbonificación (fig. 3.05). El ámbar también está carbonificado, al igual que ocurre con otras resinas naturales más o menos alteradas de los carbones maduros.

Algunos autores han utilizado el término *antracolema* para denotar cualquier resto carbonificado, sea de origen animal o vegetal, y el término *fitolema* para referirse exclusivamente a restos vegetales. Los restos carbonosos paleozoicos suelen carecer de microestructura y detalles anatómicos, aunque se puede observar en ellos el contorno y, si se desprende la película carbonosa, todavía persisten caracteres morfológicos superficiales en la impresión dejada por el resto organógeno en la roca. Sin embargo, muchos restos vegetales, y algunos restos bituminosos de animales, que se encuentran en materiales terciarios y cretácicos, conservan caracteres histológicos y es posible estudiarlos como si fueran actuales, una vez aplicadas las técnicas de preparación adecuadas para su estudio.

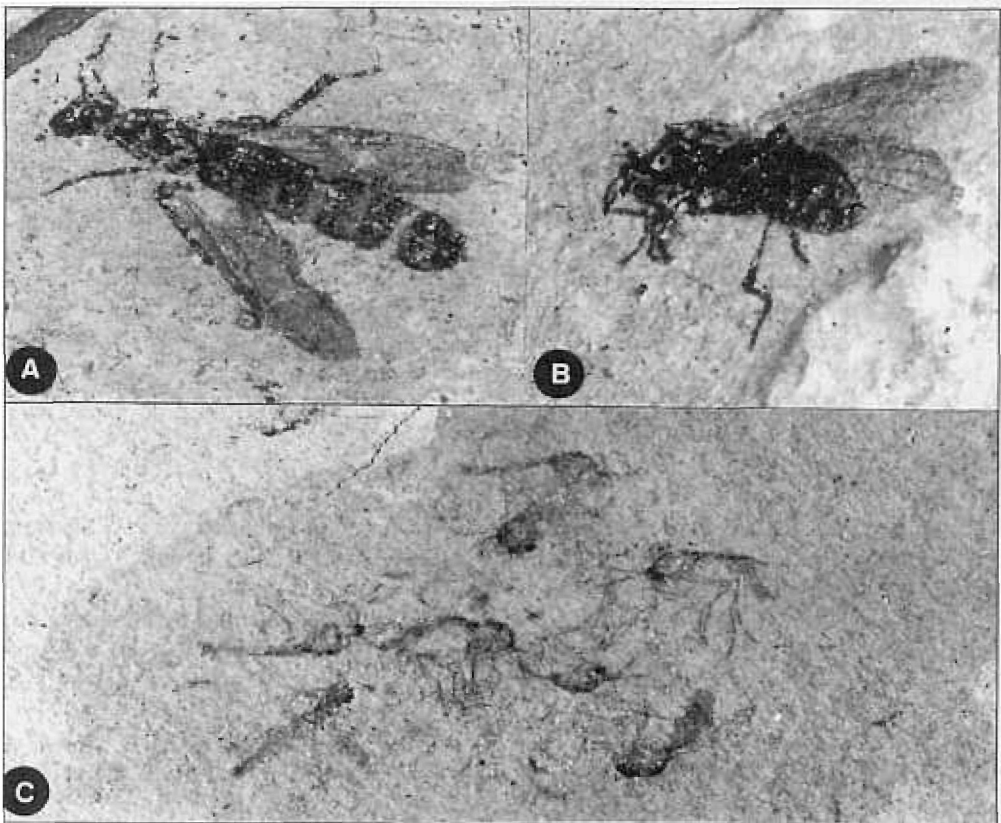


Fig. 3.05. Restos carbonificados de insectos, conservados en calizas bituminosas. El ejemplar A, presenta evidencias de la coloración original en el abdomen. Mioceno. Ribesalbes (Castellón). (A x 5,0; B x 5,5; C x 4,4); (Col. SFL). (*)

(*) Col. SFL, colección particular del autor Sixto Fernández-López.

Entre los restos carbonosos hay un tipo de particular interés tafonómico: el carbón de leña, «charcoal» o *pirofusinita*. Se trata de un producto de pirólisis que puede ser distinguido de los restos carbonosos no quemados por la forma cuboidal de los fragmentos, con brillo sedoso, opacos, de reflectividad muy alta, y (observados al microscopio electrónico de barrido) por la ausencia de lamela media entre las paredes celulares adyacentes. Desde el punto de vista tafonómico, estos restos organógenos se caracterizan por ser mucho más resistentes a la biodegradación-descomposición que los restos carbonosos de otros tipos.

La *carbonificación* de los elementos conservados implica cambios en su composición química, entre otros pérdida de hidrógeno y oxígeno, que están acompañados de cambios texturales y estructurales, relacionados con el incremento en los valores de presión y temperatura al que han estado sometidos. La materia orgánica inicialmente pardo-oscura llega a ser negra, al mismo tiempo que pasa a ser más reflectante y traslúcida. Utilizando métodos de geoquímica orgánica y métodos ópticos (color de la luz transmitida, reflectancia, y fluorescencia a la luz ultravioleta), han sido establecidos varios índices de alteración térmica de los restos organógenos contenidos en rocas sedimentarias. Estos índices permiten evaluar las paleotemperaturas comprendidas entre 50° y 400° que han sido alcanzadas por algunos sedimentos durante la diagénesis. De particular interés para los estudios de paleotemperaturas durante la diagénesis son los restos orgánicos de *Acrítarcos*, relativamente frecuentes en materiales proterozoicos y fanerozoicos, así como los restos de *polen* y *esporas*, que se encuentran desde el Ordovícico hasta la actualidad.

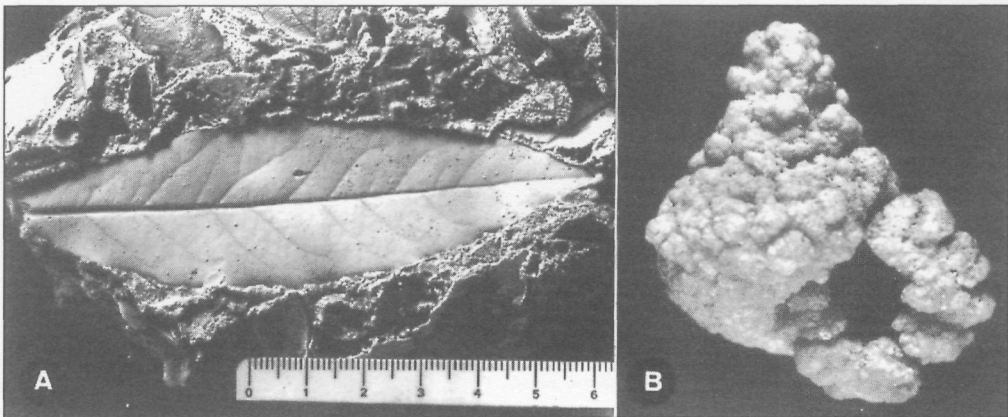


Fig. 3.06. Efectos del encostramiento con materiales carbonáticos. *A*, Réplica de una hoja (*Laurus*) en toba calcárea, que reproduce en relieve negativo la ornamentación del resto original. Holoceno. Albaida (Valencia). (x 0,7); (Col. SFL). *B*, Costra aragonítica desarrollada sobre una concha de gasterópodo, antes del enterramiento. Actual. Cuba. (x 2); (Col. SFL).

Encostramiento

Muchos elementos conservados han sido recubiertos por ciertos materiales antes de ser definitivamente enterrados y este mecanismo de alteración tafonómica puede ser denominado *encostramiento*.

Es frecuente encontrar fósiles que presentan costras superficiales o envolturas calcáreas (fig. 3.06). La sobresaturación de las aguas y la alcalinización del ambiente externo, que promovió la precipitación de carbonatos en torno a los restos organógenos, pudo deberse a factores físico-químicos (por ejemplo, aumento de la temperatura o del grado de turbulencia de las aguas) y biológi-

cos (actividad fotosintética de las algas, o presencia de amoníaco y bases nitrogenadas orgánicas resultantes de la descomposición de materia orgánica). Sin embargo, en ambientes subacuáticos con régimen laminar se ha observado que sobre los restos organógenos e incluso sobre sustancias inertes también pueden formarse tapices y costras estromatolíticas, debido a la actividad físico-química de las algas y las cianobacterias. La actividad de algunas algas filamentosas y hongos endolíticos, en medios marinos, ha dado lugar al desarrollo de envolturas micríticas constructivas en torno a los restos esqueléticos aragoníticos.

En algunos yacimientos se ha comprobado que la precipitación de siderita o de compuestos fosfáticos en torno a las partes blandas de los restos orgánicos fue promovida por el desarrollo de una capa de bacterias sobre la materia orgánica en descomposición (fig. 3.07 A).

Los propios restos esqueléticos de los organismos cementantes o incrustantes que colonizaron algunos elementos conservados han contribuido al desarrollo de encostramientos; entre los epizoarios incrustantes que a menudo han generado estas costras se encuentran algas calcáreas, foraminíferos, serpúlidos, briozoos, esponjas, braquiópodos y pelecípodos (fig. 3.07 B).

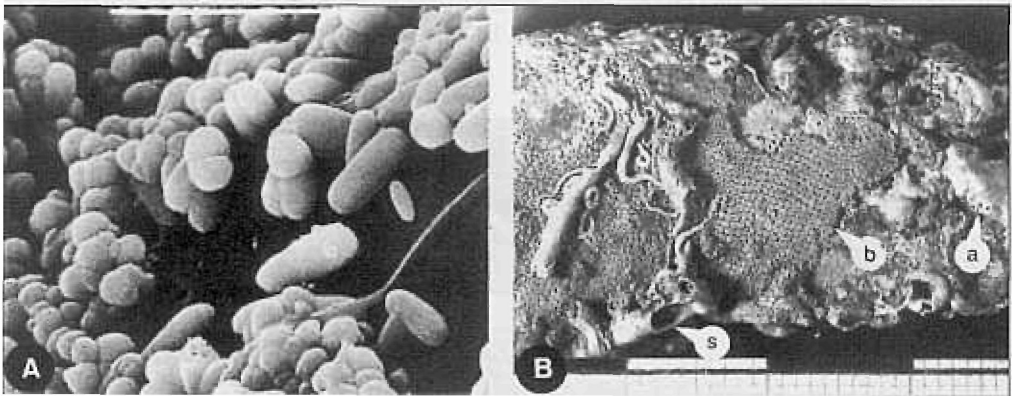


Fig. 3.07. Encostramientos desarrollados por intervención de organismos colonizadores o incrustantes. A, Partículas fosfáticas generadas a partir de estructuras celulares semejantes a bacterias. Actual. Goa (India). (x 2.500); (Según RAO y NAIR, 1988). B, Costra calcárea, que recubre la superficie externa de un fósil, formada por los restos esqueléticos de varios organismos incrustantes: serpúlidos (s), briozoos (b) y algas calcáreas (a). Holoceno. Valencia. (x 1,8); (Col. SFL).

La acreción mecánica de materiales pelíticos en torno a los restos organógenos que se desplazan sobre un substrato blando también puede dar lugar a encostramientos, por este mecanismo se han formado «nódulos de arcilla» que contienen uno o más fósiles.

Debido a la formación de costras superficiales y a la subsiguiente mineralización interna, muchos restos de esponjas silíceas mantienen la morfología externa original y han sido denominados *momias calcáreas*. Algunos restos de algas y bacterias que fueron incluidos en cristales de sal o de pirita, así como los restos de ciertos organismos que fueron incluidos en resinas naturales, también han sido denominados *momias*. Sin embargo, aunque estos restos orgánicos probablemente alcanzaron un estadio momificado en las etapas anteriores del proceso de fosilización y todavía pueden presentar detalles anatómicos externos de las partes blandas, en la actualidad suelen estar reducidos a una película carbonosa que reviste la cavidad inicialmente

ocupada por el resto orgánico o sólo queda de ellos el molde externo. Por estas razones, algunos autores han defendido que es más adecuado llamarles *pseudomomias* o *inclusiones*. La inclusión de elementos conservados en los excrementos de algunos animales es de particular interés en micropaleontología, porque da lugar a fenómenos de conservación diferencial.

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

Relleno sedimentario

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

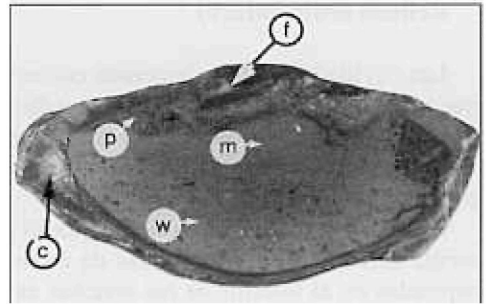
El mecanismo de relleno sedimentario por corrientes hidráulicas aspiradas ha sido particularmente estudiado en las conchas de ammonoideos. Para que se generen corrientes hidráulicas aspiradas en el interior de las conchas es necesario que las partes blandas hayan sido eliminadas, que las cavidades estén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

La introducción de partículas sedimentarias en las cavidades de los elementos conservados también puede ocurrir por infiltración gravitatoria, antes y después del enterramiento. La acción gravitatoria determina que estas partículas sedimentarias se distribuyan preferentemente en la parte inferior de las cavidades y constituyan lo que se denomina un *relleno geopetal*, que permite inferir cuál era la orientación del elemento conservado cuando fue relleno (fig. 3.15). Dicho relleno suele presentar diferencias granulométricas y texturales respecto a los materiales de la matriz, según las distintas condiciones de las cavidades rellenadas (fig. 3.08). Sin embargo,

los organismos bioturbadores a menudo han modificado la textura original del relleno sedimentario. Además, parte del sedimento de la matriz puede introducirse en las cavidades por compresión debida a la carga litostática durante la diagénesis temprana.

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

Fig. 3.08. Sección pulida del interior de una concha de pelecípodo (*c*) que presenta distintos materiales de relleno sedimentario. La distribución de los sedimentos es indicativa de la posición en que se encontraba la concha cuando fue rellenada. Después de la biodegradación-descomposición de la materia orgánica, el interior de la concha fue parcialmente rellenado con sedimentos biodetríticos cada vez más finos, desde *w* en la parte inferior hasta *m* en la parte superior. Durante una segunda fase de relleno sedimentario el resto de la cavidad interna de la concha fue ocupado por materiales más biodetríticos (*p*). Después del enterramiento, durante la fosildiagénesis temprana, la concha rellenada fue comprimida y fragmentada (*f*) por compactación del sedimento debida a la carga litostática. Cretácico. Sierra de Mariola (Alicante). (x1); (Col. SFL).



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

Mineralización

La migración de fluidos y la difusión de sustancias posibilitan diversos cambios en la composición mineralógica y en la estructura de los elementos conservados. Estos cambios tafonómicos pueden ser por adición de nuevos componentes minerales a los elementos conservados (*cementación*) o por sustitución de los componentes minerales existentes en ellos (*neomorfismo* o *reemplazamiento*, v. el cuadro 3. III).

Cuadro 3. III

Diferentes tipos de alteración tafonómica por mineralización de los elementos conservados.

Mineralización (adición o sustitución de componentes minerales).

- **Cementación** (adición de componentes minerales).
 - *Permineralización* de tejidos.
 - *Concreción* de partículas sedimentarias.
 - *Cementación* de cavidades.
- **Neomorfismo** (sustitución de componentes minerales de igual composición química).
 - *Recristalización* (cambio textural).
 - *Inversión* (cambio polimórfico).
- **Reemplazamiento** (sustitución con minerales de distinta composición química).

Entre los distintos fenómenos de alteración tafonómica que ocurren por mecanismos de cementación, cabe destacar la *permineralización* de tejidos, la formación de *concreciones* y la *cementación* de cavidades. La sustitución de componentes minerales puede ser, tanto de los que originalmente constituían los restos orgánicos, como de los minerales formados en las etapas anteriores de alteración tafonómica de cualquier resto y/o señal. *Neomorfismo* es la sustitución de un mineral por un polimorfo suyo (*inversión*) así como el cambio textural de cualquier componente mineral (*recristalización*). La sustitución de un mineral por otro de distinta composición química se denomina *reemplazamiento*.

En general, la mineralización de los elementos conservados aumenta su resistencia física; sin embargo, también resultan modificadas otras propiedades como son la composición química y/o mineralógica, la microestructura, e incluso la forma, el tamaño y el espesor de algunos elementos.

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

Permineralización

El relleno de los poros e intersticios celulares de los restos orgánicos por nuevas sustancias minerales se denomina *permineralización*. Las cavidades así rellenas suelen ser espacios desocupados

durante la descomposición de materia orgánica. Algunos autores consideran que los tejidos hidratados y congelados que están en los hielos cuaternarios también son un caso de permineralización, por hielo microcristalino. En sentido estricto, la permineralización consiste en el relleno de las cavidades intra- e intercelulares o de las estructuras histológicas de los restos organógenos, mediante sustancias minerales cristalinas o amorfas. Los procesos tafonómicos de esta clase pueden ocurrir tanto en la fase bioestratinómica como en la fase fosildiagenética.

En general, los procesos de permineralización están influenciados por la permeabilidad diferencial de las paredes celulares de los tejidos afectados. La composición química de los restos organógenos también es un factor favorable para la permineralización; por ejemplo, cuando hay sustancias que posibilitan los fenómenos de adsorción molecular.

Los ejemplos de permineralización calcárea, por precipitación de calcita microcristalina o dolomita, son relativamente frecuentes. La permineralización calcárea de tejido óseo es un fenómeno usual en el registro fósil. Las concreciones calcáreas de los sedimentos carboníferos llamadas *tacañas* o «coal balls» contienen restos vegetales cuyas cavidades han sido calcitizadas a escala celular y mantienen su estructura histológica (2). Los procesos de permineralización también han intervenido durante la fosilización de algunos restos de animales en los que se observa el contorno de las partes blandas.

En el registro fósil son relativamente frecuentes los casos de permineralización silíceo, a partir de sílice coloidal que más tarde se ha transformado en calcedonia. Los restos vegetales silicificados por permineralización son conocidos en numerosos yacimientos (fig. 3.09). La permineralización de tejidos animales por sílice es menos frecuente que la de tejidos vegetales, pero se conocen algunos yacimientos de fósiles en materiales lacustres terciarios con restos silicificados de insectos y otros organismos de pequeño tamaño.

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

Concreción

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

Las observaciones realizadas en medios actuales y los datos tafonómicos indican que se pueden formar rápidamente concreciones calcáreas en torno a los restos orgánicos que están en fase de descomposición, cuando su ambiente es más o menos confinado. Las sustancias nitrogenadas (amoníaco y aminoácidos) y los ácidos grasos liberados durante la descomposición de materia orgánica, modifican las condiciones físico-químicas del ambiente local, al disminuir el potencial de oxidación/reducción y aumentar la alcalinidad de las aguas intersticiales, y pueden causar la precipitación de carbonatos. En tales casos, el anhídrido carbónico desprendido no llega a compensar el aumento del pH debido a la acción del amoníaco y las bases nitrogenadas orgánicas. Por otra parte, la actividad bacteriana puede intervenir en la formación de concreciones calcáreas al sintetizar sustancias complejas del tipo de los jabones, en particular sales de calcio de ácidos gra-

(2) Véase la fig. 1.07 en el Capítulo 1°.

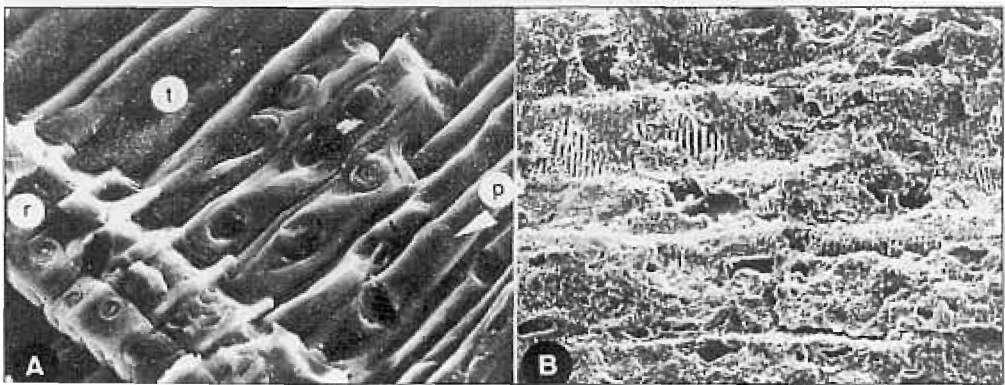


Fig. 3.09. Ejemplos de permineralización. A, Detalle de un resto silicificado de conífera, en el que se observan traquéidas (*t*), radios (*r*) y cavidades (*p*). Holoceno. Yellowstone, Wyoming (USA). (x 500); (Según STEIN, (1982). B, Resto vegetal silicificado (*Lepidodendron*) que presenta traquéidas escalariformes inicialmente permineralizadas con ópalo y más tarde modificadas por recristalización y formación de cuarzo. Carbonífero. Chester Gulch, Colorado (USA). (x 110); (Según STEIN, 1982).

sos, susceptibles de transformarse más tarde en carbonatos. La reducción bacteriana de sulfatos que produce más cantidad de carbonatos disueltos, de la que puede ser dispersada por difusión, también puede determinar la formación de concreciones calcáreas. Las concreciones calcíticas son frecuentes en los sedimentos marinos, porque el calcio suele tener una concentración relativamente alta respecto al hierro en el agua marina normal; sin embargo, las concreciones sideríticas son más frecuentes en los sedimentos de aguas dulces o salobres y, en general, en aquellos lugares donde hubo un suministro suficiente de hierro para favorecer la estabilidad de la siderita (por ejemplo, en ambientes deltaicos y fluviales; fig. 3.10).

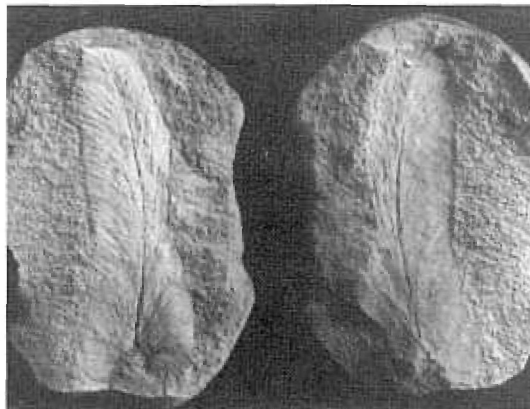


Fig. 3.10. Concreción siderítica partida, que contiene la réplica de una pínula de *Neuropteris*. Carbonífero Superior. Mazon Creek, Illinois (USA). (x 1); (Col. SFL).

En rocas carbonáticas de grano fino, micríticas, o de sedimentación rápida, puede haber nódulos de sílex dentro de, o en tomo a, los fósiles. La ausencia de señales de distorsión mecánica por compactación diagenética y el estado de conservación de los restos orgánicos incluidos en algunos nódulos de sílex indican que han sido formados durante la diagénesis temprana (3).

De particular interés tafonómico son los moldes concrecionales fosfáticos. En sedimentos carbonáticos de plataforma marina es frecuente que se hayan formado nódulos y concreciones fosfáticas en las proximidades de la interfase agua/sedimento, donde la sedimentación fue escasa o incluso hubo erosión. Durante la descomposición anaerobia de materia orgánica, se liberan fosfatos que son disueltos por las aguas intersticiales; si cerca de la interfase agua/sedimento no hay microambientes oxidantes, entonces dichos fosfatos se difunden por las aguas suprayacentes, pero si hay condiciones oxidantes, aunque sólo sea localmente, se pueden formar minerales fosfáticos en los intersticios y cavidades de los elementos conservados, dando lugar a fenómenos de cementación. En algunos casos se ha comprobado la intervención directa de bacterias y hongos durante estos procesos (fig. 3. 11).

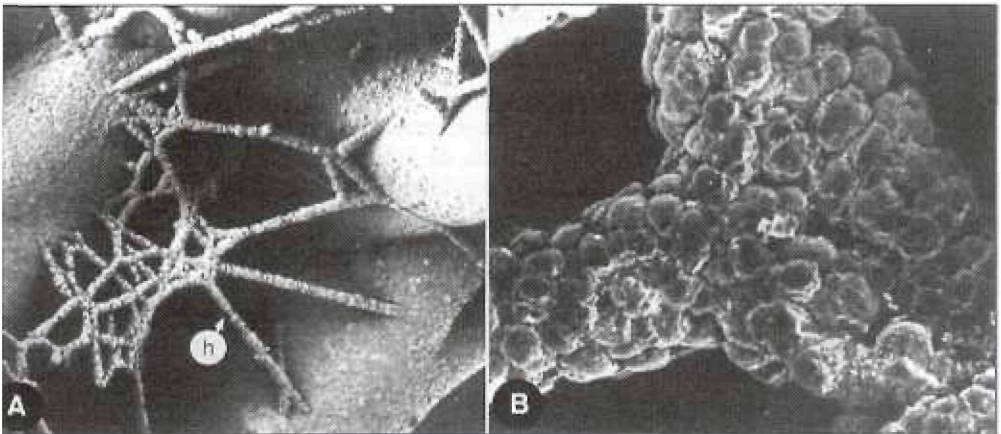


Fig. 3.11. Restos fosfatizados por intervención de microorganismos. A, Filamentos ramificados, conservados en el interior del fragmocono de un ammonoideo que han sido interpretados como hitas fosfatizadas (h) de hongos marinos. (x 200). B, Detalle de la superficie de uno de estos filamentos en el que se observan estructuras fosfáticas esferulíticas. (x 2000). Triásico Medio. Islas Spitsbergen (Noruega). (Según WEITSCHAT, 1986).

El enterramiento rápido de restos orgánicos en sedimentos de grano fino, que posibilita el suministro de fosfatos y el desarrollo de microambientes confinados, seguido de interrupción de la sedimentación, son considerados por numerosos autores como factores favorables para la fosfatización de los restos orgánicos. En condiciones análogas, pero en ambientes más oxidantes, puede haber mineralización por *glauconita* o *chamosita*. Durante la fosfatización en estas condi-

(3) Los nódulos de sílex que hay en materiales mesozoicos de la Cordillera Ibérica, a menudo corresponden a estructuras biogénicas silicificadas antes de la compactación del sedimento.

ciones y a igualdad de otras propiedades como grado de porosidad y permeabilidad, los elementos conservados más susceptibles de ser fosfatizados son los que ya poseen en su composición una cierta proporción de fosfato cálcico; por ejemplo, los restos óseos, las conchas de algunos braquiópodos, los coprolitos y las pellas fecales o los contenidos estomacales. A su vez, las partículas finas así fosfatizadas (como las fecales) pueden actuar como partículas sedimentarias de relleno de otros elementos conservados que se encuentran sometidos a regímenes hidráulicos turbulentos.

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

Cementación de cavidades

La pérdida de partes blandas, de porciones esqueléticas o de otros componentes de los elementos conservados genera cavidades que pueden ser ulteriormente rellenadas con nuevos materiales. El material de relleno puede estar constituido por partículas sedimentarias, pero en muchos fósiles hay sustancias minerales formadas por precipitación química, o bien sustancias coloidales, que han revestido internamente o han rellenado, las cavidades preexistentes. El cemento que rellena estas cavidades puede ser carbonático, silíceo, ferruginoso o fosfático, entre otros.

Los fósiles piritosos formados por procesos de cementación temprana son de particular interés tafonómico (fig. 3.12 A). El sulfuro de hierro, en forma de *pirita* o de *marcasita*, es una de las sustancias mineralizantes que frecuentemente ha actuado como cemento, y ha revestido internamente las cavidades de los elementos conservados. Los fósiles piritosos se encuentran principalmente en sedimentos marinos de grano fino.

La mayoría de los fósiles marinos contienen suficiente hierro para la formación de pirita, y la concentración de sulfatos en el agua del mar también es suficientemente alta para no actuar como un factor limitante del proceso de *piritización*. En los procesos de este tipo, la concentración de materia orgánica de los sedimentos es uno de los factores más influyentes, porque dicha concentración ha de sobrepasar unos valores mínimos, para que durante la descomposición anaerobia se lleve a cabo la reducción del sulfato disuelto en el agua. La *pirita* se puede formar en ambientes anóxicos, y los fósiles piritosos suelen ser utilizados como indicadores de ambientes reductores y confinados; sin embargo, el proceso de *piritización* a menudo ha estado restringido a las cavidades de los elementos conservados, porque sólo ellas han actuado como microambientes confinados y reductores, debido a la descomposición de materia orgánica o a su escasa permeabilidad, incluso en fondos marinos donde el agua y el sedimento, por lo general, tenían carácter oxidante y en los cuales era posible la actividad de los organismos bioturbadores.

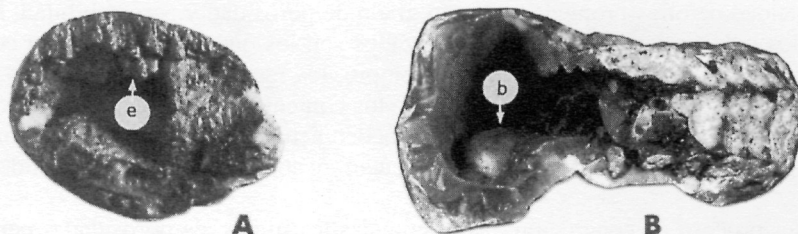


Fig. 3.12. Moldes internos de conchas de ammonites formados por cementación de las cavidades después de la biodegradación-descomposición de la materia orgánica y después del enterramiento. A, Sección transversal de un molde piritoso, en la que se observa el carácter estalactítico de los revestimientos internos de pirita (e), que rellenaron la concha original. Jurásico Medio. Tivenys, Tarragona, (x 1,9); (Col. SFL). B, Molde interno de calcedonia, con superficies botroidales (b) preferentemente desarrolladas en la parte inferior. Cretácico. Sierra de Mariola (Alicante), (x 0,9); (Col. SFL).

Si un resto orgánico es disuelto o destruido después del enterramiento, o después de su replicación, la cavidad resultante puede ser rellenada con nuevas sustancias minerales y dar lugar a una geoda o un nódulo que presenta en su superficie la ornamentación del resto organógeno previamente destruido (fig. 3.12 B). Por este mecanismo de relleno con minerales cristalinos o amorfos se han generado réplicas extraordinarias de algunos restos orgánicos, que han sido llamadas pseudomorfosis (figs. 3.13. y 3.14.).

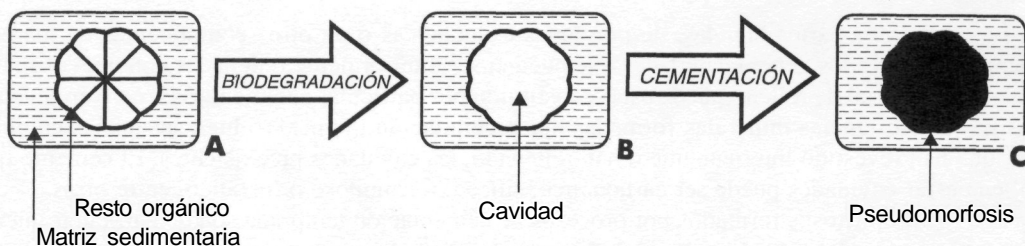


Fig. 3.13. Esquema con tres estadios del proceso de formación de una pseudomorfosis. Después del enterramiento de un resto orgánico (A) los materiales que constituyen la matriz se pueden consolidar por cementación y/o compactación durante la diagénesis temprana. Tras la biodegradación-descomposición del resto orgánico (B) la cavidad del molde externo mantendrá su volumen y forma si la matriz está suficientemente consolidada. Dicha cavidad puede ser rellenada más tarde (C) y dar lugar a una pseudomorfosis que tiene la ornamentación externa del resto orgánico original, pero su composición y estructura es diferente.

Algunas cementaciones ocurridas en zonas vadosas, o los revestimientos internos estalactíticos, permiten inferir la posición en que se encontraba el resto orgánico durante la fase de cementación. En estas interpretaciones debe tenerse en cuenta que la distribución del cemento pudo estar forzada por el relleno sedimentario parcial ocurrido en etapas anteriores. No es raro que en un elemento conservado, e incluso en una misma cavidad de éste, hayan ocurrido varios procesos de relleno (fig. 3.15).

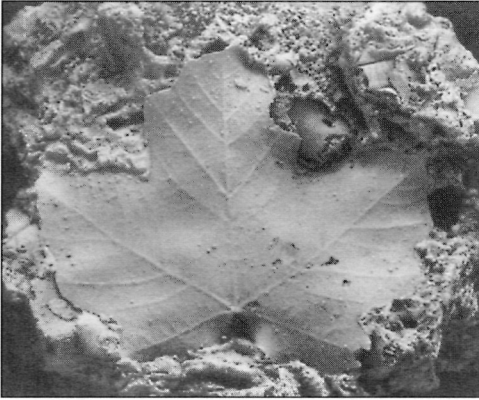


Fig. 3.14.

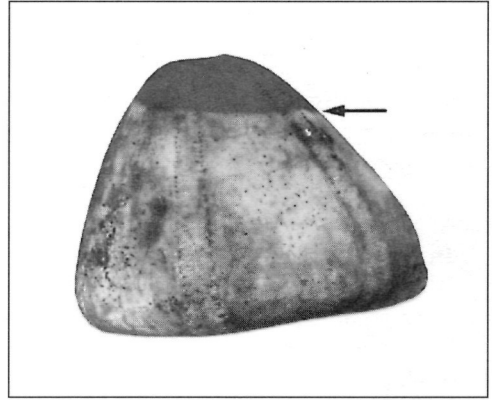


Fig. 3.15.

Fig. 3.14. Pseudomorfosis en calcita de una hoja de *Acer*. La nerviación presenta el mismo relieve superficial que el resto vegetal original. Holoceno. Alcaraz (Albacete), (x 1); (Col. SFL).

Fig. 3.15. Ejemplo de relleno geopetal. Molde interno del caparazón de un equinóide, formado en dos etapas de relleno. La parte inferior del caparazón, hasta el nivel indicado por la flecha, fue rellena con partículas sedimentarias carbonáticas durante la fase bioestratinómica. El resto de la cavidad fue relleno con cemento calcítico durante estadios fosildiagenéticos avanzados. La superficie de separación horizontal, entre relleno sedimentario y cemento, es indicativa de la posición e inclinación del caparazón cuando fue enterrado. Cretácico. Sierra de Mariola (Alicante). (x 1); (Col. SFL).

Recristalización

Cualquier cambio textural (en la forma, el tamaño o la orientación), de los componentes minerales de un elemento conservado se denomina *recristalización*. La recristalización suele consistir en un aumento del tamaño de las partículas cristalinas, y este crecimiento puede ser preferencial o no. Por ejemplo, en los restos esqueléticos de los equinodermos suele haber crecimiento sintaxial, en continuidad cristalográfica, y cada placa del caparazón o cada osículo con su microestructura esteoémica porosa pasa a ser un cristal compacto de calcita espática (fig. 3.16).

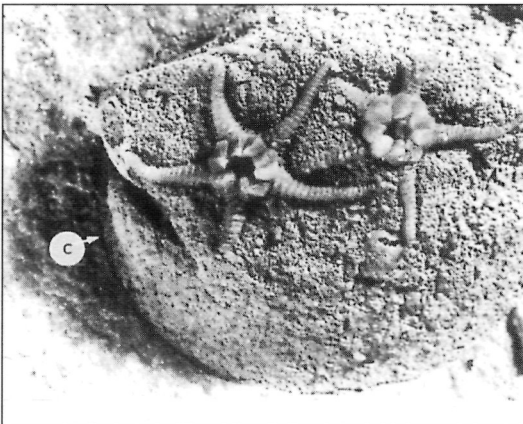


Fig. 3.16. Dos ejemplares de ofiuroides (*Aspidura*) cuyas placas han sido recristalizadas y carecen de la microestructura esteoémica original. Los dos ejemplares están en el molde interno de una valva desarticulada de pelecípodo (c. *Myophoria*) en la que debieron quedar atrapados vivos. Triásico Medio. Crailsheim (Alemania). (x 2); (Según MUNDLOS, 1976).

Por lo general, el aumento de tamaño de las partículas cristalinas oblitera la microestructura e incluso la morfología de los elementos conservados. En otros casos, la recristalización puede consistir en una disminución del tamaño de las partículas cristalinas. Por ejemplo, en ambientes marinos actuales, se ha observado que algunos microorganismos endolíticos reducen a tamaños criptocristalinos las partículas carbonáticas, y causan la micritización de los restos esqueléticos.

Inversión mineralógica

La *inversión mineralógica* consiste en la sustitución de un componente mineral por otro polimorfo de su misma clase, de igual composición química pero de distinta estructura cristalina y termodinámicamente más estable. Por ejemplo, muchos restos esqueléticos silíceos han mantenido su composición química tras haber experimentado una transformación del *ópalo* original en *calcedonia*.

En general recibe el nombre de *neomorfismo* la sustitución de un mineral por un polimorfo suyo (*inversión*) y/o el cambio en la textura de algún componente mineral (*recristalización*). Uno de los fenómenos más frecuentes de *neomorfismo* es la sustitución del *aragonito* de los restos esqueléticos por *calcita*, que es su polimorfo más estable.

Cuando los restos esqueléticos han estado sometidos a un proceso de inversión mineralógica pueden mantener su microestructura original. Sin embargo, cuando el aragonito de los restos esqueléticos ha sido disuelto y las cavidades correspondientes fueron posteriormente rellenas por *calcita neomórfica*, la microestructura de los restos queda destruida. Por lo general, la calcita magnesiana y el aragonito tienen mayor solubilidad que la calcita; no obstante, la estabilidad de estos minerales puede aumentar en presencia de algunos iones como el magnesio o de algunas sustancias orgánicas que inhiben los procesos de recristalización o de inversión. Se ha comprobado que algunos aminoácidos y otras sustancias orgánicas contenidas en los restos esqueléticos aragoníticos, forman una capa superficial hidrofóbica que protege a los restos del efecto catalítico del agua y actúa como un estabilizador impidiendo la transformación en calcita. Se conocen numerosos yacimientos de fósiles mesozoicos en los que hay conchas aragoníticas conservadas, en materiales que tienen un alto contenido en materia orgánica y un grado de permeabilidad muy bajo.

Reemplazamiento

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

Una de las posibles reacciones en «estado sólido» de los restos esqueléticos es la exolución de calcita magnesiana que da lugar a calcita y dolomita. No obstante, la calcita magnesiana tiene mayor solubilidad que el aragonito o la calcita pobre en magnesio y, en vez de una reacción en «estado sólido», puede haber precipitación de calcita en las cavidades que simultáneamente están siendo generadas por disolución. En general, los procesos de *dolomitización* suelen destruir parcial o totalmente los restos esqueléticos, pero algunas rocas dolomíticas también son fosilíferas; por ejemplo, en algunas dolomías triásicas, se encuentran numerosos restos de corales, algas calcáreas y moluscos.

Los restos esqueléticos calcícticos o aragoníticos, o los restos que tienen carbonato cálcico entre sus componentes minerales, por haber sido cementados en las etapas anteriores de fosilización, pueden experimentar reemplazamiento por sílice. Estos fenómenos de *silicificación* suelen ser más activos en algunas superficies de los elementos conservados y a menudo generan en ellas estructuras a modo de anillos concéntricos llamadas *anillos de beekita* (fig. 3.17 A).

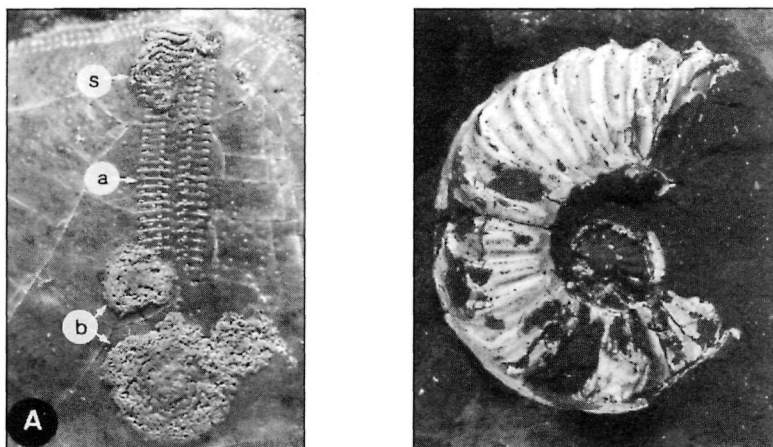


Fig. 3.17. Efectos del reemplazamiento de componentes minerales. A, Detalle de la superficie del caparazón de un equínido que fue silicificado por reemplazamiento durante la diagénesis temprana y presenta anillos de *beekita* (b) en las proximidades de un área ambulacral (a). Los restos de serpúlidos (s) son el resultado de una fase previa de encostramiento bioestratinómico del caparazón. Cretácico. Sierra de Mariola (Alicante), (x 2,2); (Col. SFL). B, Restos de la concha carbonática de un ammonites que ha sido reemplazada por sulfatos durante la fosildiagénesis tardía. Jurásico Inferior. Forstheim (Alemania), (x 1,7); (Col. SFL).

También es frecuente que los restos organógenos de composición silíceas hayan sido subsecuentemente *calcitizados* por reemplazamiento. Muchos restos esqueléticos pertenecientes a radiolarios, diatomeas y esponjas silíceas, que están conservados en calizas, han sido *calcitizados* (fig. 3.18). En muchos fósiles también se observa que el *ópalo* original o la *calcedonia* formada por mecanismos de permineralización y cementación, han sido reemplazados por cuarzo microcristalino.

Los fósiles piritosos pueden formarse por distintos procesos de mineralización y a menudo presentan evidencias de sucesivos procesos de reemplazamiento. La pirita framboidal o los revestimientos estalactíticos de pirita, que mineralizan algunos elementos conservados, suelen formarse en, o cerca de, la interfase agua/sedimento, antes de que se manifiesten los primeros efectos de la compactación diagénica gravitacional. Sin embargo, pueden formarse cristales euédricos de pirita reemplazante, e incluso concreciones y nódulos de pirita, por lenta precipitación durante o después de la compactación del sedimento. Finalmente, los fósiles constituidos por *pirita* o *marcasita* suelen ser reemplazados por óxidos e hidróxidos de hierro, minerales del grupo de la limonita, sulfatos, durante la diagénesis tardía, como un efecto de la meteorización actual (fig. 3.17 B).

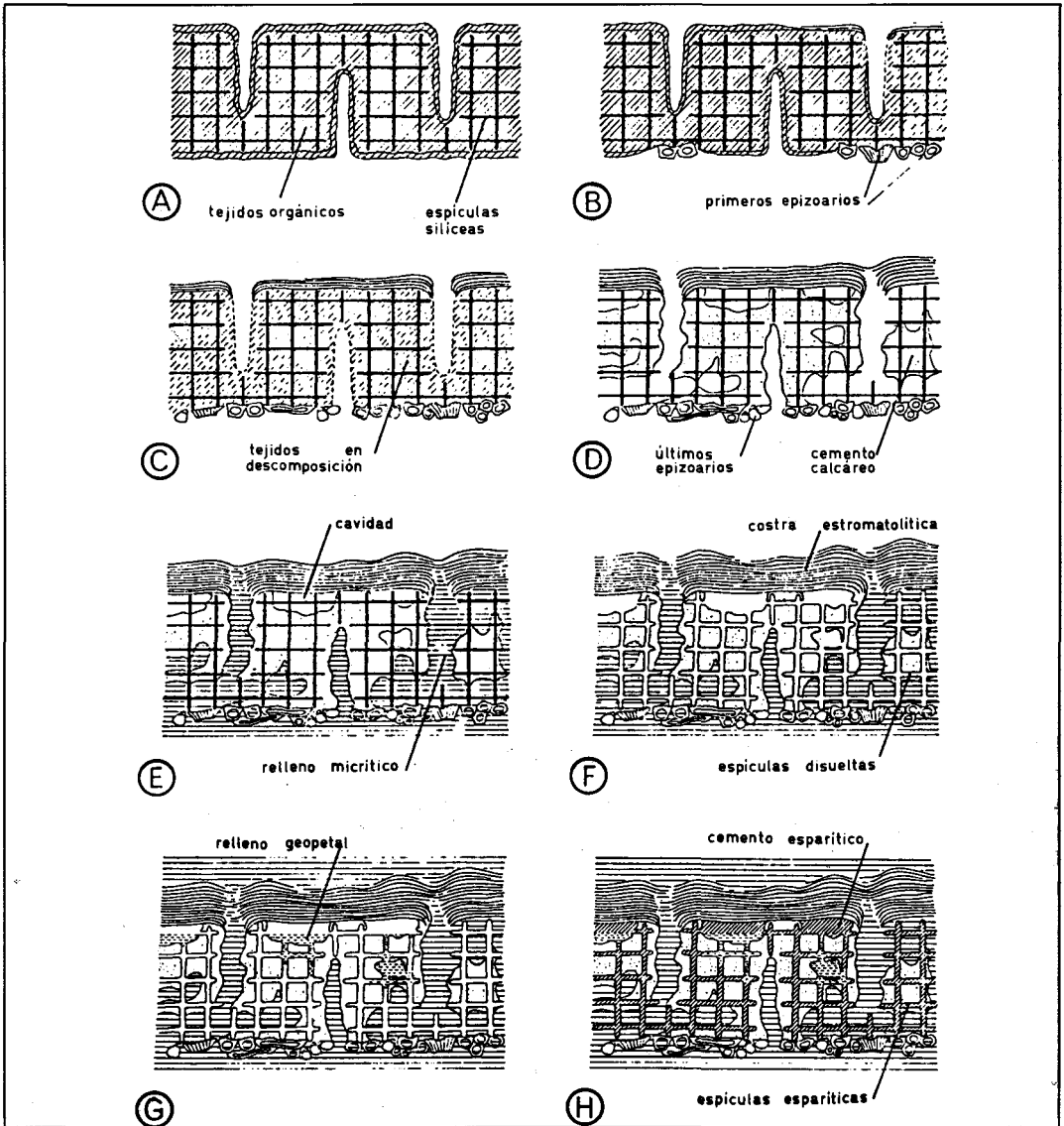


Fig. 3.18. Diferentes etapas de la fosilización de las esponjas silíceas con indicación de las modificaciones que afectan a las espiculas silíceas y a los tejidos orgánicos (A), Antes de la muerte (B), o inmediatamente después (C), las esponjas silíceas pudieron ser colonizadas por diversos organismos incrustantes que dieron lugar en la parte superior a costras estromatolíticas relativamente homogéneas, debido al desarrollo de algas, y en la parte inferior a costras más discontinuas constituidas por los restos esqueléticos de serpúlidos, briozoos y braquiópodos, entre otros organismos incrustantes. Gracias a este proceso de encostramiento, la forma original puede observarse en muchas esponjas fósiles. El encostramiento también favoreció el desarrollo interno de microambientes alcalinos durante la putrefacción de los tejidos (C) y la formación local de cemento calcáreo (D). Antes del enterramiento, las cavidades abiertas al exterior fueron rellenadas con sedimentos micríticos (E). Durante la fosildiagénesis temprana, las espiculas silíceas se disolvieron (F) y algunas cavidades pudieron ser rellenadas con sedimentos (G), En estadios fosildiagenéticos más avanzados, y después del enterramiento final, las cavidades fueron rellenadas con cemento esparítico (H). (Según GAILLARD, 1983).

Abrasión

La *abrasión*, o desgaste mecánico, de los elementos conservados, puede ser debida al impacto que ejercen sobre ellos las partículas transportadas por el agua o el viento, o bien el rozamiento entre los propios elementos que son removidos. En cualquiera de estos dos casos, la superficie externa de los elementos conservados puede ser pulida y sus relieves positivos llegar a ser desgastados e incluso obliterados. En muchas asociaciones conservadas es posible establecer diferentes categorías tafonómicas de desgaste entre sus elementos, teniendo en cuenta el grado de redondez y esfericidad que han adquirido.

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

Las *facetas de anclaje* se forman cuando los elementos conservados están fijos al substrato y expuestos a la acción de algún agente abrasivo. En tales condiciones, una corriente unidireccional producirá una sola faceta orientada; pero en un mismo elemento se pueden originar varias facetas de anclaje si cambia la dirección de la corriente o la posición del objeto desgastado. Por este mecanismo, las conchas cónicas con diámetro basal mayor que la altura, como ocurre en las de *Patella*, son desgastadas preferentemente en las porciones apicales y quedan reducidas a un resto esquelético en forma de anillo (fig. 3.19).

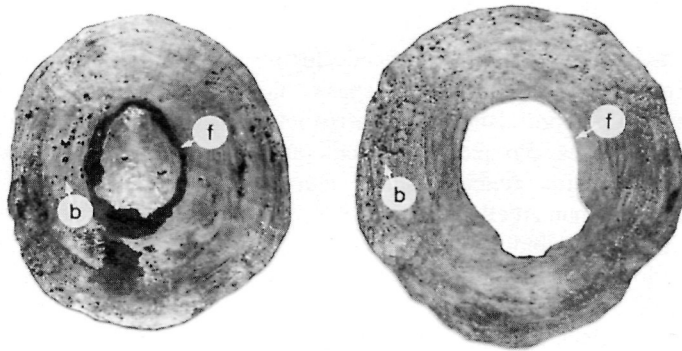


Fig. 3.19. Conchas de gasterópodos (*Patella*) que presentan una faceta de anclaje (*f*) desarrollada en el ápice, y pérdida parcial de la ornamentación externa, por abrasión. También se observan numerosas perforaciones de pequeño tamaño debidas a bioerosión (*b*). Holoceno. Cádiz, (x 1); (Col. SFL).

Las *facetas de rodamiento* tienden a desarrollarse en los relieves superficiales más prominentes que existan en los elementos conservados sometidos a la acción de los agentes abrasivos. En el caso de las conchas de *Bivalvos*, una vez desarticuladas, el desgaste tiende a ser máximo en el umbo y se suelen formar las llamadas facetas umbonales (fig. 3.20). A medida que aumenta el grado de desgaste, aumenta el perímetro de estas facetas y el frente de desgaste puede avanzar en concordancia con las líneas de crecimiento de la concha; en algunos casos, las conchas desgastadas llegan a adquirir la forma de herradura.

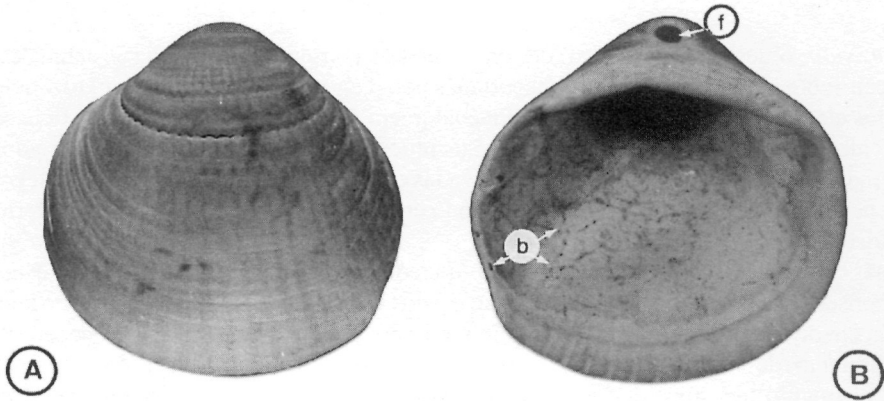


Fig. 3.20. Valva desarticulada de un pelecípodo (*Glycymeris*) que presenta mayor grado de abrasión en la superficie externa (A) que en la interna (B). Tiene una faceta umbonal de desgaste (f), además de otras señales de redondeamiento y adelgazamiento de la concha, acompañadas de pérdida de la ornamentación, tanto en el borde como en la superficie externa. Las señales de bioerosión (b) están preferentemente desarrolladas en la superficie interna. Holoceno. Cádiz. (x 1); (Col. SFL).

Las *facetas de deslizamiento* aparecen cuando los restos organógenos se deslizan sobre substratos abrasivos. En estas condiciones, las conchas cónicas con mayor diámetro basal que la altura se desplazan apoyándose sobre el borde del peristoma, por lo cual ésta es la porción preferentemente desgastada y a veces sólo queda el extremo apical de la concha. Un caso especial de facetas de desgaste se debe a la intervención de los *Pagúridos*. Los «cangrejos ermitaños» arrastran las conchas que habitan y forman en ellas facetas de desgaste características (fig. 3.21, c).

Si se excluyen los casos debidos a la intervención de agentes biológicos, los efectos de la abrasión observables en los elementos conservados son indicativos de la energía mecánica del ambiente en que han sido desgastados; ahora bien, al interpretar restos alóctonos es importante tener en cuenta que el valor de dicha energía mecánica de desgaste no ha de ser necesariamente el mismo en el lugar donde fueron enterrados. Por otra parte, la durabilidad de los elementos conservados, su capacidad de persistir, suele disminuir al aumentar el tamaño y/o al disminuir el grado de clasificación de las partículas sedimentarias que actúan como abrasivo. Respecto al pulido mecánico es de señalar que las partículas más finas y angulosas pulen más rápidamente que las gruesas y redondeadas. Además de los factores extrínsecos, en los procesos de abrasión también influyen las propiedades estructurales y el comportamiento de los elementos conservados. En general, los elementos conservados más esféricos, con microestructura de grano más fino, más compacta, y con menor cantidad de materia orgánica, son más resistentes a la abrasión que los discoidales, con microestructura de grano grueso y alta porosidad.

En algunos casos, el grado de abrasión es directamente proporcional al tamaño de los elementos conservados; este resultado parece deberse a varios factores que aumentan la estabilidad mecánica sobre el substrato de los elementos que ejercen mayor resistencia a las corrientes y, por consiguiente, la intensidad del proceso de abrasión es mayor en ellos. Otros factores como el patrón de agrupamiento o la concentración de los elementos conservados también pueden condicionar los resultados de la abrasión.

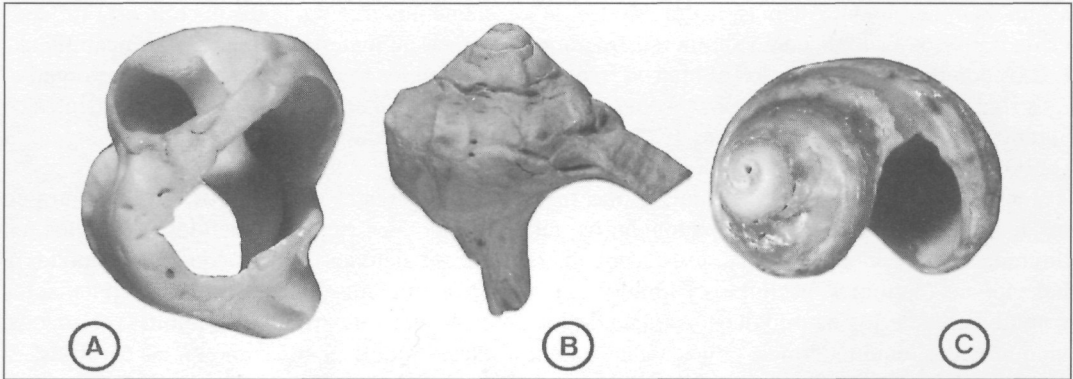


Fig. 3.21. Efectos diferenciales de la abrasión y bioerosión según la morfología de las conchas de gasterópodos. Cuando las conchas tienen engrosado el labro, la máxima destrucción puede darse en el extremo apical (A), aunque por lo general las vueltas de espira más externas son más susceptibles a la abrasión (B). Las conchas colonizadas por cangrejos ermitaños suelen presentar estructuras abiertas, lobuladas, y facetas de desgaste por deslizamiento (C), Holoceno. Cádiz. (x 1); (Col. SFL).

Bioerosión

Muchos organismos son capaces de degradar centrípetamente los restos mineralizados y los tejidos más resistentes, por medios mecánicos y/o por la actuación de ácidos orgánicos, anhídrido carbónico, enzimas u otros productos de su metabolismo.

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

Es importante destacar que los efectos de estos procesos de alteración tafonómica no han de ser necesariamente destructivos; de hecho pueden favorecer otros procesos como los de mineralización y relleno de tal manera que se incremente la conservabilidad, e incluso la capacidad de replicación, de los grupos tafonómicos más afectados por la bioerosión.

Disolución

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

según su mineralogía. Además, la durabilidad de los elementos frente a la disolución, está influenciada por otros factores como su microestructura, contenido en materia orgánica y permeabilidad.

Los componentes minerales, primarios, más frecuentes en los restos esqueléticos de los organismos son: *calcita*, *aragonito*, *apatito* y *ópalo* (fig. 3.22). Otros minerales relativamente frecuentes en algunos grupos son: *estroncianita* (CO_3Sr , en el esqueleto de algunos radiolarios) y *magnetita* (Fe_3O_4 , en los dientes de la rádula de los quitones).

La *calcita* es el componente mineral más frecuente de los restos esqueléticos. Se encuentra en los foraminíferos, arqueociatos, espongiarios, tabulados, corales rugosos, anélidos poliquetos, en diferentes artrópodos (trilobites, crustáceos, ostrácodos y balánidos), en muchos gasterópodos y pelecípodos (ostreidos, pectínidos y límidos), en algunas estructuras de los cefalópodos (elementos mandibulares de los nautiloideos, *aplicus* de los ammonoideos, rostros de belemnites), briozoos, braquiópodos, equinodermos, en las algas cocolitoforales y rodofitas, así como en las carofitas. El *aragonito* se encuentra como constituyente esquelético de muchos foraminíferos bentónicos, calcispongias, estromatopóridos, escleractinias, gusanos poliquetos, hyolítidos, pterópodos, en muchos gasterópodos y pelecípodos, en la mayoría de las conchas de cefalópodos, así como en los briozoos, y en las rodofitas y clorofitas. El *aragonito* es metaestable y puede transformarse en *calcita*, que es su polimorfo de mayor estabilidad. Ambos se disuelven en medio ácido. La *calcita magnesiana* (que contiene más de 10 moles por cien de CO_3Mg), el *aragonito* y la *calcita*, respectivamente, tienen valores decrecientes de solubilidad. Por esta razón, la *calcita magnesiana* y el *aragonito* suelen ser disueltos preferentemente respecto a la *calcita* cuando se encuentran en ambientes subsaturados en carbonatos (por ejemplo en ambientes subaéreos o en la zona vadosa). El fosfato cálcico, en forma de *apatito*, es uno de los componentes del esqueleto osificado de los vertebrados; también se encuentra en los *Conodontos*, en algunos braquiópodos inarticulados y en el esqueleto de los artrópodos (trilobites y crustáceos), así como en los *Conuláridos*. En medio ácido, como en las turberas, estos componentes fosfáticos suelen disolverse y dan lugar a restos más frágiles o flexibles. El *ópalo* constituye el esqueleto de la mayoría de los radiolarios; también se encuentra en muchas diatomeas, así como en los *fitolitos* de muchas gramíneas. El *ópalo* es débilmente soluble en agua y también en soluciones alcalinas.

En orden decreciente de solubilidad en agua marina cabe citar los siguientes componentes minerales: *calcita magnesiana*, *aragonito*, *calcita*, *ópalo* y *apatito*. La solubilidad del carbonato cálcico en el agua marina disminuye con la temperatura. Al aumentar los valores batimétricos, por el consiguiente aumento de presión hidrostática y la menor temperatura, aumenta la concentración de anhídrido carbónico disuelto en las aguas y pueden ser parcial o totalmente destruidos los restos esqueléticos calcáreos. Este proceso de alteración de los restos esqueléticos por disolución de sus componentes minerales en ambiente marino, ha sido llamado *subsolución*. En la actualidad, la profundidad de compensación a la cual son disueltos los restos esqueléticos calcáreos, varía para la *calcita* entre 3.500 y 5.000 m respectivamente en el Océano Pacífico y en el Océano Atlántico, pero puede llegar a ser sólo de 500 m en el Ártico. En el caso de los restos aragoníticos, por ser más solubles, dicha superficie de compensación se alcanza a unos 500 m en el Pacífico y a unos 2.500 m en el Atlántico. Se ha estimado que el agua marina por lo general disuelve los restos aragoníticos cuando la temperatura es inferior a 10°C. En el registro fósil, numerosos autores han explicado la ausencia de conchas de ammonites (originalmente aragoníticas) y la frecuencia de *Apticus* calcálicos, en algunos depósitos supuestamente formados en aguas profundas, como un resultado de su acumulación y disolución diferencial por debajo de la profundidad de compensación del aragonito.

Durante la fase fosildiagenética, y después del enterramiento, los elementos conservados pueden ser disueltos si las aguas intersticiales no están saturadas respecto a los componentes minerales. Los gases desprendidos durante la descomposición de la materia orgánica (CO_2 , SH_2 , NH_3 , entre otros) modifican el pH de las aguas intersticiales y dan lugar a ácidos (CO_2H_2 , SO_2H_2) o bases (NH_2OH) que a su vez pueden reaccionar químicamente con otras sustancias de los elementos conservados (por ejemplo, carbonato cálcico, fosfato cálcico, o el *ópalo*). Para que no se disuelvan los restos

esqueléticos carbonáticos se requiere que haya un mínimo de carbonato cálcico en el ambiente en que se encuentran; por este motivo, los restos carbonáticos enterrados en materiales arcillosos suelen ser disueltos. Cuando los restos esqueléticos están constituidos por distintas fases o especies minerales, o cuando presentan diferencias en su microestructura, es frecuente que haya disolución

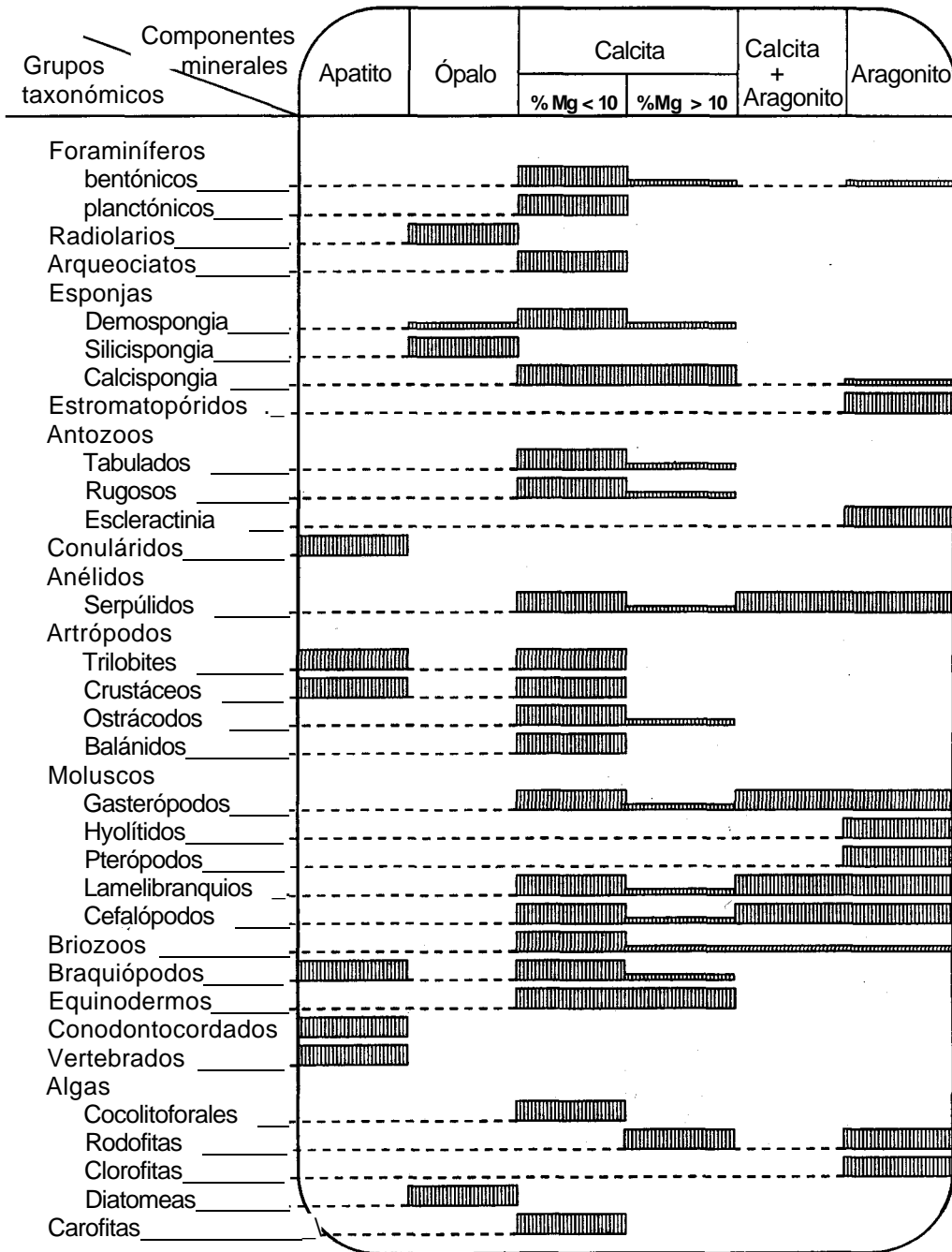


Fig. 3.22. Relación entre grupos biológicos y componentes minerales

selectiva de las diferentes partes esqueléticas (fig. 3.23) (4). En general, los restos fosfáticos y los «córneos» tendrán mayor durabilidad que otros restos esqueléticos y podrán persistir en ambientes ácidos, aunque a menudo pasan a ser más flexibles y llegan a ser corrugados durante la compactación diagenética, en tanto que los restos calcáreos y duros son completamente disueltos (fig. 3.24). En ambientes anaerobios y euxínicos, con una alta concentración de ácido sulfhídrico, los componentes calcáreos de las conchas suelen desaparecer antes que el periostraco (constituido por *conquiolina*); por el contrario, en ambientes aerobios generalmente el periostraco es alterado, se agrieta y puede llegar a ser destruido, cuando todavía persisten los componentes inorgánicos.

Los fenómenos de disolución fosildiagenética también ocurren durante la compactación de los materiales en que se encuentran los elementos conservados, cuando aumenta progresivamente la presión litostática y hay migración ascendente de fluidos intersticiales.

Los efectos de la disolución bajo presión, durante la diagénesis avanzada, estarán relacionados con la cantidad de sobrecarga litostática y los esfuerzos tectónicos. Los efectos más frecuentes son el desarrollo de *estilolitos* (5) y de contactos suturados entre partículas.

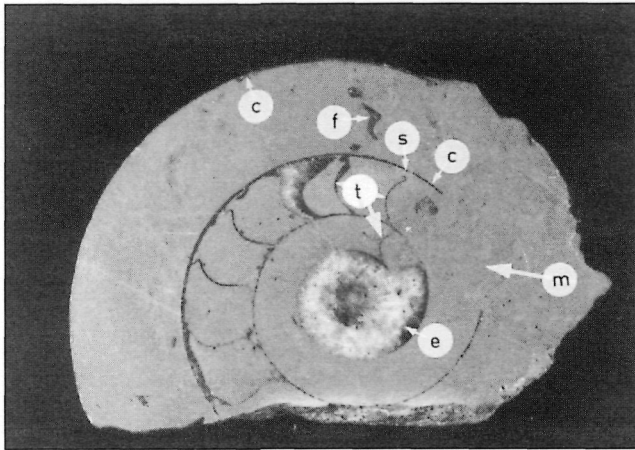


Fig. 3.23. Sección pulida del molde interno de una concha (c) de ammonites con evidencias de disolución de los tabiques (t) durante la fosildiagénesis temprana. La última vuelta de espira conservada corresponde a la cámara de habitación. La concha fragmentada, sin partes blandas y con el tubo sifonal desarticulado, fue parcialmente rellena con sedimento micrítico a través del peristoma, de las aberturas de los tabiques (s) y de la muralla (m). Tras el enterramiento la disolución de los tabiques y la muralla fue más rápida en las porciones de espira más fragmentadas, donde el material de relleno y la matriz tenían mejor comunicación. La ausencia local de tabiques y la continuidad estructural del relleno sedimentario en las vueltas de espira intermedias, así como la presencia de fragmentos de tabiques (f) incluidos en el relleno de la cámara de habitación, son resultados de la bioturbación del lodo micrítico después de la disolución temprana de los tabiques y antes de la consolidación del sedimento. Por tanto, la disolución preferencial de los tabiques respecto a la muralla debió ocurrir en las proximidades de la interfase agua/sedimento. Durante la fosildiagénesis tardía, las cavidades restantes fueron rellenas con cemento esparítico (e), Jurásico Medio. San Blas (Teruel), (x 0,8); (Col. SFL).

(4) Véase también la fotografía de la cubierta.

(5) Los *estilolitos* son superficies muy irregulares formadas entre las partículas constituyentes de las rocas, que se generan por disolución en los puntos de contacto entre partículas y precipitación, en las superficies libres próximas. En estas superficies estilolíticas se concentran residuos insolubles (minerales de arcilla y materiales carbonosos, entre otros).

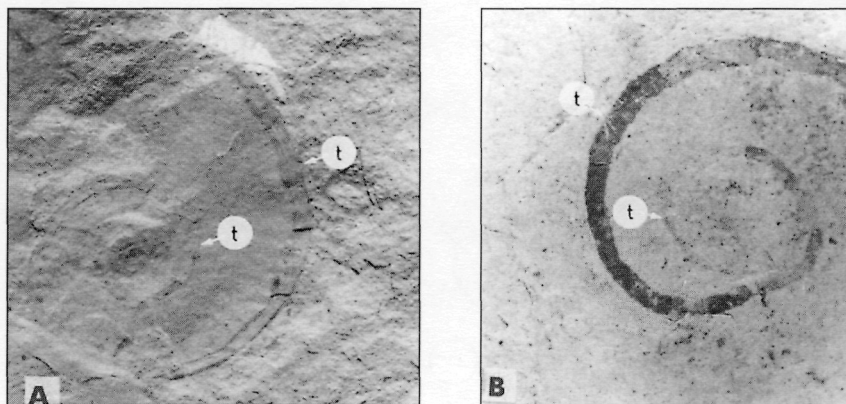


Fig. 3.24. Tubos sifonales fosfáticos (*t*) de ammonoideos, cuyas conchas fueron disueltas en los primeros estadios de la fosildiagénesis. El ejemplar *A* presenta señales dejadas por el periostraco en el sedimento, durante la compactación, cuando la concha y los tabiques ya estaban disueltos. El ejemplar *B* es una porción de un tubo sifonal, con anillos conectivos no desarticulados. En ambos casos, la ausencia de apícus implica que estos restos estuvieron sometidos a desarticulación durante la fase bioestratinómica. Jurásico Superior. Maxberg (Alemania), (x 1); (Col. SFL).

El desarrollo de estilolitos puede dar aspecto noduloso a una roca sedimentaria y modificar la concentración de elementos conservados. Un caso de disolución bajo presión, de particular interés tafonómico, es la duplicación de suturas en los moldes de ammonoideos; este efecto consiste en la sobreimpresión del relieve superficial que inicialmente presentaban las suturas septales del molde interno sobre una superficie más interna del molde en la cual las secciones de los tabiques de la concha son menos irregulares (fig. 3.25, B).

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

Muchos fósiles también pierden sus componentes minerales, y sólo quedan en las rocas los moldes externos huecos o las impresiones, por meteorización o disolución durante la diagénesis tardía (fig. 3.26).

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

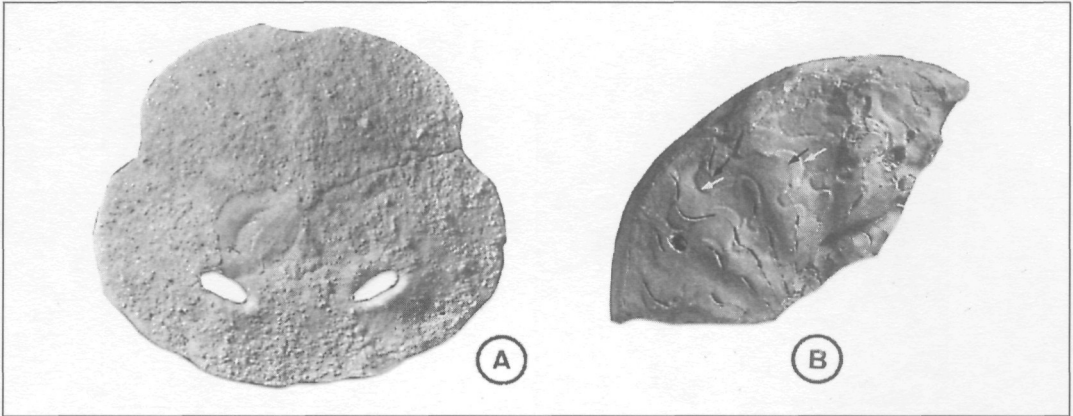
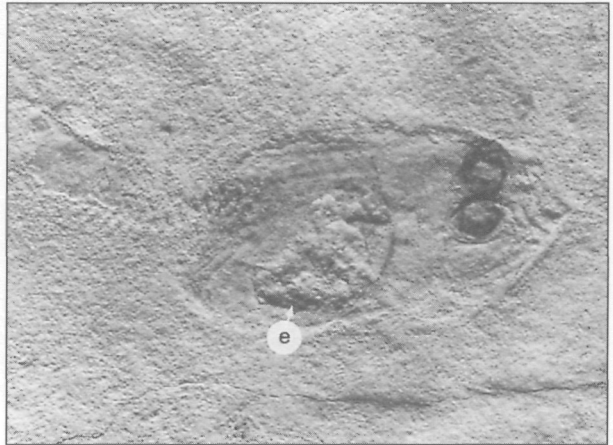


Fig. 3.25. Efectos de la disolución fosildiagenética bajo presión. A, Caparazón de un equínido (*Scutella*) recristalizado por calcita espática, al que se han incorporado partículas siliciclásticas durante la diagénesis avanzada. Mioceno. Burjassot (Valencia), (x 0,8); (Col. SFL). B, Molde interno de una concha de ammonoideo (*Ceratites*) con suturas duplicadas. Junto al borde actual de cada tabique (indicados con flechas negras) hay un relieve negativo sobreimpuesto (flechas blancas) por disolución bajo presión a partir del relieve superficial que inicialmente presentaban las suturas septales del molde interno. Würzburg (Alemania), (x 0,5); (Col. SFL).

Fig. 3.26. Ejemplar de renacuajo (*Rana*), conservado en caliza sin restos de materia orgánica. Además del contenido estomacal transformado (e), es posible reconocer en la impresión dejada por el cuerpo, la boca, los ojos y la columna vertebral. Mioceno. Libros, Teruel, (x 2); (Col. SFL).



Maceración

En la mayoría de los restos orgánicos, los fenómenos de biodegradación-descomposición no pueden ser interpretados como causados exclusivamente por agentes biológicos, o en términos fisicoquímicos, porque junto a los procesos bacterianos intervienen otros como la hidrólisis química o la pérdida de sustancias solubles. Al proceso de degradación de los restos esqueléticos y disgregación de sus componentes microestructurales, debido a disolución de sustancias minerales, se le ha denominado *maceración natural*.

Esta es una forma peculiar de degradación de los restos esqueléticos carbonáticos (tales como conchas de moluscos, placas de balánidos o de equinodermos, y esqueletos de algas coralinas), que ha sido observada en ambientes neríticos actuales, por la que resultan restos esqueléticos mates y frágiles, a partir de restos lustrosos y duros (fig. 3.27). En otros medios actuales también se conocen lodos organógenos, constituidos por componentes microestructurales (fibras, esférulas, escamas y gránulos) de restos esqueléticos disgregados. Estos componentes microestructurales suelen ser taxonómicamente indeterminables una vez disgregados, pero actúan como partículas sedimentarias de igual composición mineralógica que los restos esqueléticos a partir de los cuales han sido generados, y pueden influir como agentes tafonómicos reguladores de los procesos de fosilización.

Distorsión

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

Los organismos *necrófagos* o *carroñeros* son uno de los principales agentes de distorsión tafonómica, que han actuado durante la alteración bioestratinómica de los elementos conservados. En los fósiles son relativamente frecuentes las fisuras y fracturas debidas a pisoteo, mordedura o masticación por *necrófagos*. Algunos organismos generan deformaciones muy características. Por ejemplo, perforaciones y fracturas cerradas de bordes dentados, alineadas en dos superficies opues-

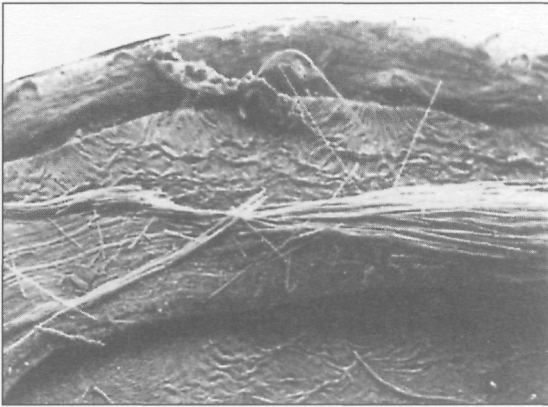


Fig. 3.27.

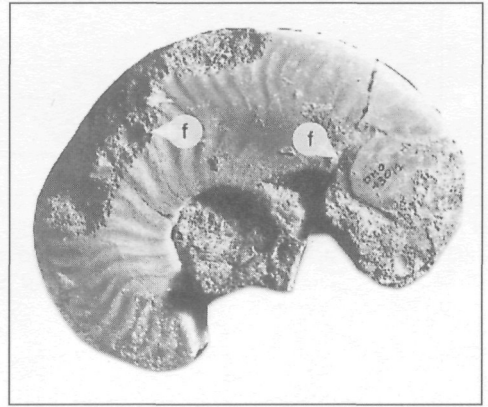


Fig. 3.28.

Fig. 3.27. Resto de una concha de braquiópodo (*Macandrevia*) sometido a maceración natural, cuyos componentes microestructurales fibrosos muestran signos de disgregación. Actual. Skagerrak Bay (Mar del Norte). (x 400); (Según ALEXANDERSSON, 1979).

Fig. 3.28. Molde interno de una concha de ammonites (*Brasilia*) con señales de fracturas (f), abiertas y lobuladas, generadas por crustáceos. Jurásico Medio. Domeño (Valencia). (x 0,7) (Col. SFL).

tas de una misma concha de ammonites, han podido ser atribuidas a mordeduras de reptiles. Las fracturas abiertas y lobuladas que se observan en algunas conchas de moluscos, son características de la actividad de los crustáceos, en tanto que los peces suelen generar fracturas semilunares de borde liso (fig. 3.28). Por otra parte, el pisoteo por tetrápodos o la acción de organismos bioturbadores ha sido el principal agente de fracturación y fragmentación de los elementos conservados, en algunos ambientes continentales. Los propios gases liberados durante la descomposición de la materia orgánica, tienden a hinchar los tejidos y causan deformaciones discontinuas; por ejemplo, pueden abrir cavidades, fisuras y canalículos en los restos orgánicos. Las señales de desgasificación son frecuentes en los coprolitos y sirven como criterio geopetal para inferir la orientación que tenían los coprolitos durante el proceso de desgasificación.

Además de los agentes biológicos, otros agentes pueden intervenir o causar distorsiones tafonómicas. Algunos fósiles de vertebrados presentan torsión o encorvamiento dorsal de la columna vertebral debido a deshidratación de los tejidos durante la fase bioestratinómica. En fósiles de invertebrados marinos previstos de articulaciones han sido observados resultados análogos; por ejemplo, retracción ventral del abdomen en artrópodos, así como contorsión de los brazos de asteroideos y crinoideos (fig. 3.29). Estos efectos de torsión esquelética por desecación o deshidratación de los tejidos, que pueden llegar a ocasionar fracturación de algunas porciones esqueléticas, son indicativos de alteración tafonómica en ambientes áridos o hipersalinos.

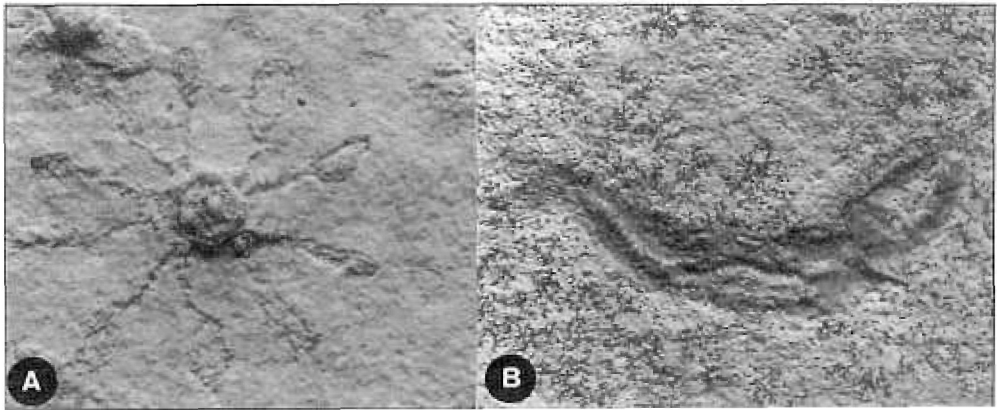


Fig. 3.29. Torsiones esqueléticas debidas a la deshidratación de los tejidos en ambientes hipersalinos. A, Ejemplar de crinoideo (*Saccocoma*) que presenta contorsión en el extremo de los brazos (x 1,6). B, Resto de un pez (*Leptolepis*) que muestra señales de contorsión en la columna vertebral, (x 1); Jurásico Superior. Solenhofen (Alemania). (Col. SFL).

En ambientes subaéreos, las variaciones de temperatura o la acción del hielo también determinan la formación de grietas y fracturas en los restos organógenos. Los procesos de agrietamiento, así como los de fracturación y descamación, suelen comenzar en las superficies más externas de los elementos conservados que están sometidos a la acción meteórica y, en ocasiones, es posible reconocer patrones de distorsión sucesiva. El patrón de agrietamiento y el tipo de fractura varía según el porcentaje de materia orgánica que persiste en los restos. Por ejemplo, al retraerse por calentamiento, las fibras de colágeno del tejido óseo, pueden ocasionar fracturas perpendiculares a la dirección en que están preferentemente alineadas; en cambio los huesos tienden a agrietarse paralelamente a las alineaciones preferentes de los tejidos, cuando han perdido la mayoría de la materia orgánica.

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

La energía hidráulica del oleaje no suele actuar a profundidades que sobrepasan los cincuenta o sesenta metros; sin embargo, las corrientes de fondo ejercen esfuerzos mecánicos sobre los elementos conservados que se encuentran a mayor profundidad. Además, las altas presiones hidrostáticas, causan la implosión de elementos conservados en ambientes marinos profundos (fig. 3.30). En general, cuando los elementos conservados se encuentran cerca de la interfase agua/sedimento, la presión hidrostática ejerce un esfuerzo mecánico sobre ellos que puede considerarse descompuesto en tres componentes principales, ortogonales entre sí y de igual intensidad

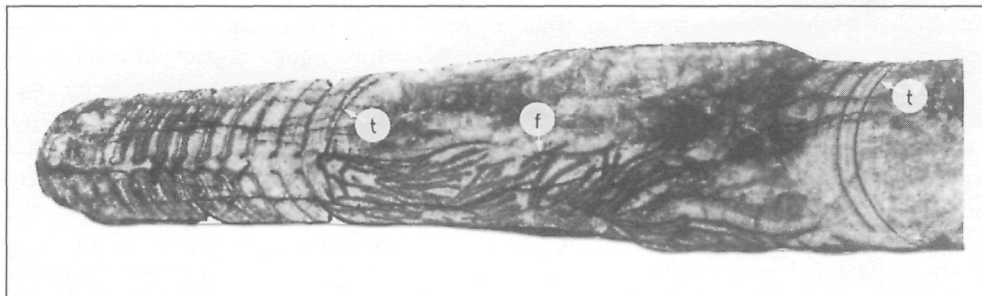


Fig. 3.30. Molde interno de la concha de un ortocerátido (*Michelinoceras*). Aunque algunos tabiques todavía ocupan la posición original (t), en la parte media del fragmocono hay numerosos tabiques fragmentados y amontonados (f). Estas distorsiones mecánicas son el resultado de la implosión de la concha, a varios cientos de metros de profundidad, y su acumulación en el fondo marino con reagrupamiento de los fragmentos en la parte inferior de la concha. Silúrico. Bohemia (Alemania). (x 0,7); (Según WESTERMANN, 1985).

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

En los primeros estadios fosildiagenéticos, los procesos de reemplazamiento y neomorfismo suelen ocasionar fenómenos locales de expansión, compresión, plegamiento, agrietamiento y cambios de porosidad. Al aumentar la profundidad de enterramiento y la carga litostática, durante la diagénesis, los materiales experimentan presiones cada vez mayores y el esfuerzo mecánico pasa a ser unidireccional. En estas condiciones, un cuerpo esférico tiende a transformarse en un elipsoide de dos ejes, por compresión en dirección vertical y perpendicular a la estratificación, y los elementos conservados pueden ser comprimidos e incluso adquirir forma laminar.

Durante la compactación diagenética, además de la compresión que experimentan las partículas, se reduce la porosidad del sedimento y puede aumentar la concentración de elementos conservados por unidad de superficie o de volumen. El grado o tipo de distorsión alcanzado durante la fosildiagénesis depende, tanto de las características del sedimento como de las propiedades de las entidades conservadas. En general, los elementos más grandes, esféricos, delgados y ornamentados serán más susceptibles a la distorsión; no obstante, la presencia de tabiques o de otras estructuras internas (primarias o secundarias) puede incrementar diferencialmente su resistencia mecánica. Por otra parte, la deformación de los fósiles habrá sido menor cuanto más clasificados y más competentes sean los materiales en que se encuentran; y, a igualdad de otros factores, cabe esperar que los moldes internos arcillosos lleguen a estar más comprimidos y aplanados que los arenosos.

Al interpretar fenómenos de distorsión tafonómica debe tenerse en cuenta que la resistencia mecánica de los restos organógenos ha podido cambiar durante la fosildiagénesis, por haber adquirido éstos, nuevas propiedades secundarias. La flexibilidad de los elementos conservados puede aumentar al ser disueltos sus componentes minerales, pero el grado de distorsión alcanzado también depende del grado de litificación del relleno sedimentario y del sedimento que constituye la matriz. Los elementos conservados experimentarán reducción de volumen y deformaciones continuas, si la disolución de sus componentes minerales ocurre antes de la compactación del sedimento; de este modo se han generado deformaciones continuas y elementos comprimidos o laminares, así como arrugas, pliegues y superficies corrugadas en el periostraco de algunos restos de pelecípodos (fig. 3.31). Por el contrario, la reducción de volumen de los elementos conservados estará acompañada de agrietamiento y fracturación si la compresión ocurre antes de la disolución de los componentes minerales (figs. 3.32 y 3.33). Además, cuando el molde externo y el molde interno de un elemento conservado interfieren entre sí, por compactación del sedimento y tras la destrucción del correspondiente resto orgánico, se puede formar un *molde compuesto*; en estos casos, la ornamentación del molde interno resulta modificada al adquirir éste algunos caracteres del molde externo que son reproducidos con relieve negativo respecto al de aquél, en tanto que el molde externo adquiere caracteres ornamentales del molde interno que también son reproducidos con relieve contrario al que tenían en el molde interno original (figs. 3.34 y 3.35).

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



Fig. 3.31. Molde compuesto de una concha de pelecípodo (*Inoceramus*). El periostraco fue corrugado (a) por compresión durante la diagénesis temprana, cuando la concha estaba parcialmente disuelta y fragmentada (f). Jurásico Inferior. Goslar (Alemania). (x 1,2); (Según MÜLLER, 1979).

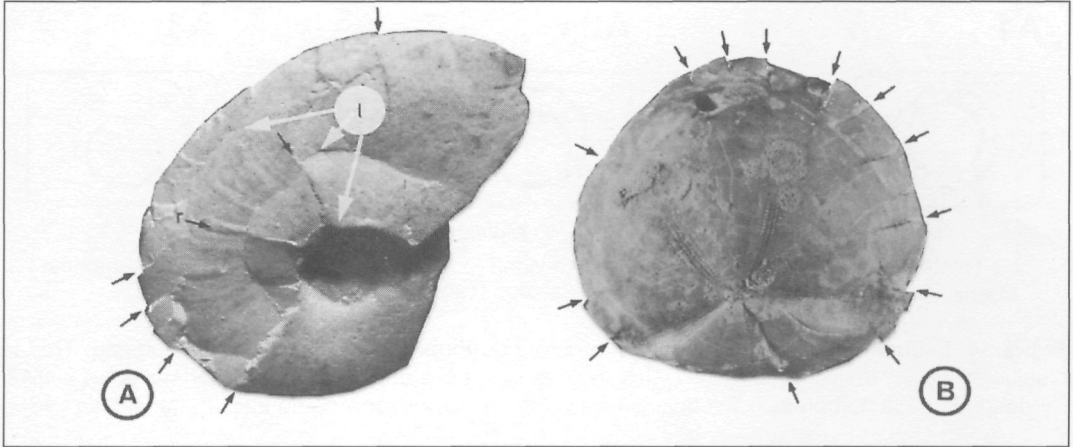


Fig. 3.32. Deformaciones discontinuas por compresión durante la fosildiagénesis. A, Molde interno de una concha de ammonites (*Lissoceras*) que presenta silueta espiral irregular, fracturas radiales (r) y fracturas longitudinales (l), umbilical, lateral y ventrolateral, impresionadas, por fracturación de la cámara de habitación durante la compactación del sedimento, con anterioridad a la disolución de la concha. Jurásico Medio. Tivenys (Tarragona), (x 1,5); (Según FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1982). B, Caparazón de un equínido con numerosas fracturas, debidas a compresión durante la compactación del sedimento por carga litostática. Cretácico. Sierra de Mariola (Alicante), (x 0.8); (Col. SFL).

Durante los procesos tectónicos pueden aparecer fisuras o fracturas en los fósiles, así como distorsiones continuas. Si actúan fuerzas tectónicas, el esfuerzo a que están sometidos los fósiles tiene tres componentes de distinta intensidad, y un objeto esférico tenderá a transformarse en un elipsoide de tres ejes (6).

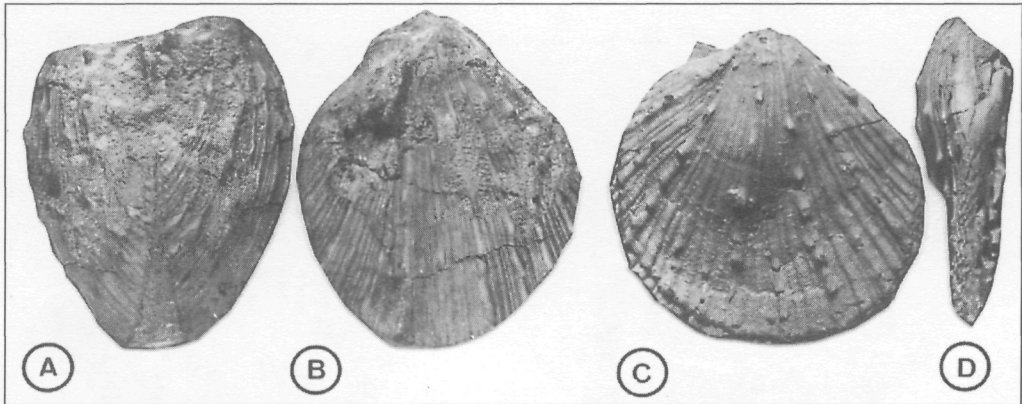


Fig. 3.33. Efectos diferenciales de la compresión, en conchas de pelecípodos. El ejemplar A-B presenta mayor espesor y menor anchura que la real, en tanto que el ejemplar C-D tiene mayor anchura y menor espesor. Teniendo en cuenta las deformaciones de los fósiles debidas a compresión por carga litostática, es posible inferir la posición que tenían durante la diagénesis temprana. Cretácico. Valencia, (x 1); (Col. SFL).

(6) Véase lo indicado sobre deformación de los fósiles, en el Capítulo la fi y la 140 : .1.40.

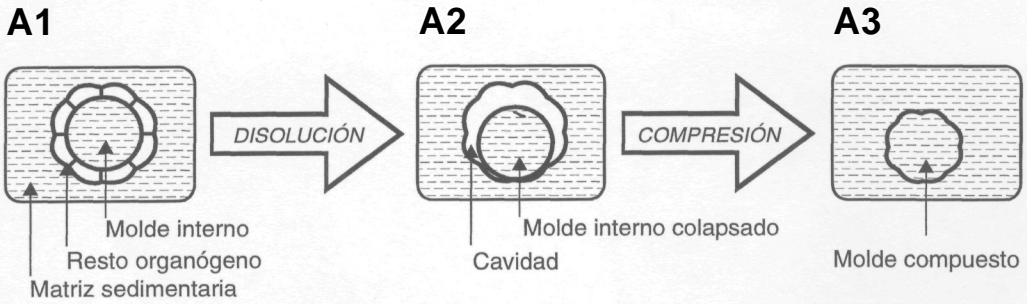


Fig. 3.34. Esquema con tres estadios del proceso de formación de un molde compuesto. Tras la disolución de un resto orgánico (A1), los moldes externo e interno pueden interferir entre sí (A2) y después de la compresión y reducción de volumen, presentar ornamentación modificada (A3).

Algunos fósiles llegan a estar retorcidos, sin fracturas aparentes, pero al microscopio se observan microfracturas, grietas y recristalizaciones locales, que también afectan a la matriz. Este carácter extensivo de las fracturas y la tendencia de los fragmentos a permanecer juntos, cuando han sido generados dentro de los materiales en que se encuentran, son criterios diagnósticos de que la fracturación ocurrió después del enterramiento.

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

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

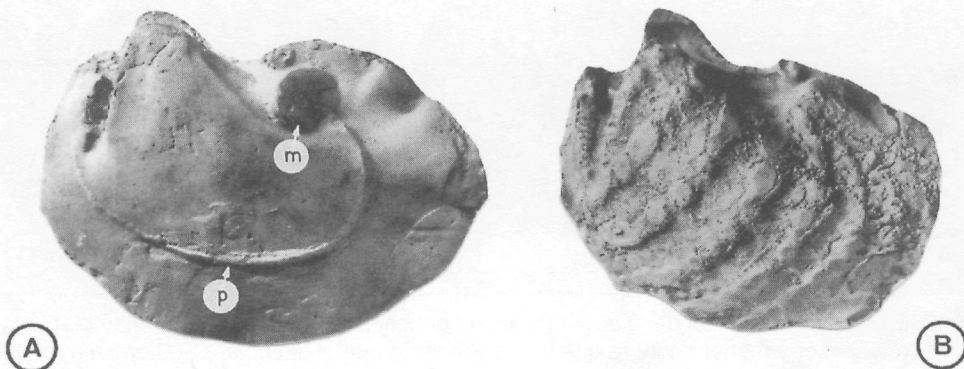


Fig. 3.35. Moldes internos de conchas de pelecípodos (*Myophorella*). A, Molde interno que presenta la ornamentación interna de la concha, con réplicas de las áreas de inserción muscular (*m*) y de la comisura paleal (*p*); B, Molde compuesto, o *molde interno ornamentado*, que muestra la ornamentación del molde externo superpuesta a la del molde interno y reproduce la ornamentación externa de la concha original. Jurásico Superior. St. Jean (Francia), (x 0,8); (Según MUNDLOS, 1976).

Necrocinesis y desplazamientos fosildiagenéticos

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

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

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

Al igual que ocurre en la actualidad, muchos restos organógenos han podido flotar en la superficie del mar, permanecer en ella durante gran parte de la fase de alteración bioestratinómica, y ser transportados a grandes distancias, sean o no restos de organismos marinos.

Por lo general, los restos que tienen flotabilidad neutral o positiva y que están libres sobre el fondo marino tienen mayor probabilidad de ser desplazados lateralmente que los de flotabilidad negativa o los que están en posición forzada por otros objetos (p. ej. algas o grietas). La posición batimétrica más favorable para el transporte en suspensión y la deriva necroplanctónica es la de los elementos conservados que están en ambientes subacuáticos poco profundos, debido a la acción de las corrientes superficiales y por la menor capacidad de inundación de los restos cuanto menor es la presión hidrostática a que están sometidos. En general, cabe esperar que los fenómenos de ascenso posmortal y deriva necroplanctónica hayan sido más frecuentes en los mares epicontinentales menos profundos, donde los valores batimétricos no sobrepasaban unas decenas de metros y la presión hidrostática era mínima, en tanto que la temperatura de las aguas, la descomposición microbiana y la acción de las corrientes superficiales ejercieron una mayor influencia. En la actualidad han sido observadas velocidades de deriva necroplanctónica en la superficie

del mar del orden de 250 km/día, pero suele ser mucho menor a profundidades mayores. En el registro fósil, la identificación de elementos derivados desde otras regiones es de gran importancia para la reconstrucción de los antiguos sistemas de corrientes.

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

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

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

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

Reorientación

Los elementos conservados tienden a adquirir la posición mecánicamente más estable y, cuando están sometidos a la acción de un régimen turbulento, las direcciones preferentes de las corrientes influyen en la orientación e inclinación preferencial de los elementos removidos (fig. 3.36). La posición, orientación azimutal e inclinación son tres criterios útiles para analizar e interpretar los procesos tafonómicos de *reorientación*.

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

Durante el desplazamiento de cualquier elemento conservado, los movimientos de rotación respecto a un eje vertical podrán dar como resultado una nueva orientación horizontal o azimutal, en tanto que la rotación respecto a un eje horizontal podrá dar, como resultado, una nueva inclinación.

La orientación azimutal suele representarse mediante diagramas de rosa; para representar no sólo dicho valor sino también el de la inclinación de cada elemento, pueden utilizarse los sistemas de proyección estereográfica.

El análisis de la orientación azimutal de los fósiles permite obtener datos relevantes para la interpretación de paleocorrientes en cuencas sedimentarias. Numerosos autores han distinguido varios patrones de orientación preferente de los restos esqueléticos, que son indicativos de la acción de corrientes unidireccionales o del oleaje. Los elementos conservados esferoidales no muestran tendencia por una orientación preferente, pero sí los de forma cilíndrica o cónica, cuando tienen estructura homogénea. Los elementos cónicos de diámetro basal mucho menor que la altura, cuando pueden desplazarse libremente sobre el substrato, tienden a orientarse con su máxima longitud en direc-

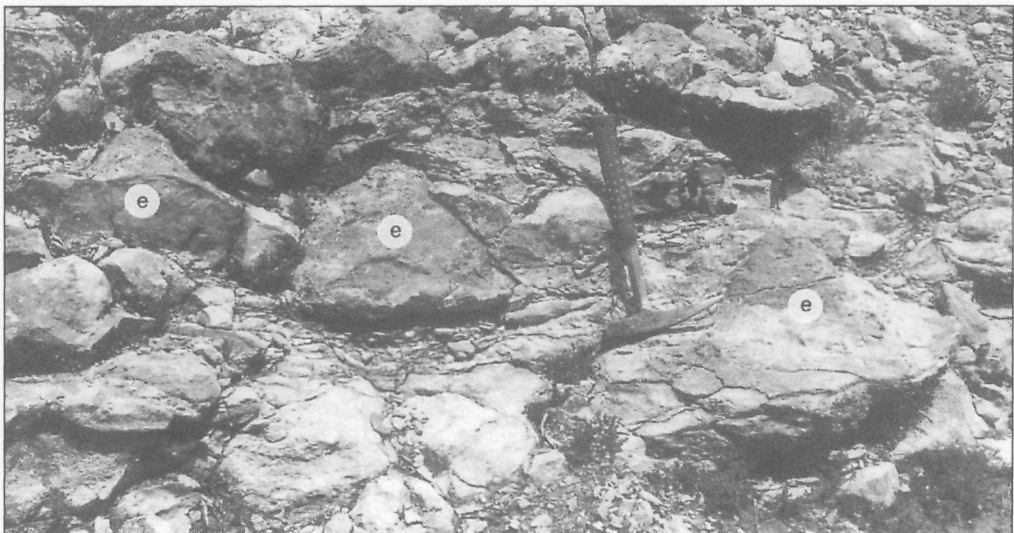


Fig. 3.36. Calizas de espongiarios. La mayoría de los ejemplares tienen forma de copa (e), con el pedúnculo dirigido hacia arriba, y están en la posición de máximo equilibrio mecánico. Jurásico Medio. Moscardón (Teruel).

ción paralela a las corrientes; por el contrario, los elementos cilíndricos tienden a moverse con su eje orientado perpendicularmente a la corriente. En el caso de las asociaciones de elementos cónicos sometidos a regímenes de corrientes unidireccionales, las distribuciones de frecuencias obtenidas y representadas en un diagrama de rosa, suelen tener un máximo orientado paralelamente a la dirección de la corriente. En régimen de oleaje, por el contrario, las asociaciones de elementos cónicos sometidos a corrientes oscilatorias, se distinguen por tener distribuciones de frecuencias bimodales, con dos máximos casi iguales y diametralmente opuestos o ligeramente inclinados, pero orientados ortogonalmente a la dirección de avance del frente de oleaje. Sin embargo, al igual que ocurre con la posición preferente de las valvas desarticuladas, diversos factores de regulación pueden llegar a modificar o enmascarar estos patrones de orientación azimutal. Mediante estudios experimentales se ha comprobado que pequeñas diferencias en la posición del centro de gravedad, incluso de unos pocos milímetros, son suficientes para inducir orientaciones muy diferentes. Por ejemplo, las valvas derechas e izquierdas aproximadamente equivalentes, o los huesos pares, suelen mostrar orientaciones azimutales preferentes en sentidos opuestos.

La estabilidad mecánica de los elementos conservados que tienen inclinación máxima, es decir posición vertical, puede ser autónoma o forzada. La forma geométrica o los gases almacenados en su interior son algunos de los factores determinantes de la estabilidad mecánica de un resto orgánico que mantiene una posición vertical. Durante la fase bioestratinómica, la interferencia con otros objetos o las irregularidades del substrato pueden estabilizar la posición inclinada de los elementos. Durante el enterramiento en ambientes de alta tasa de sedimentación o de alta turbidez, algunos restos quedan atrapados en posición más o menos inclinada. El pisoteo de los organismos sobre el substrato también puede forzar la inclinación de los elementos conservados. Tras el enterramiento, algunos elementos adquieren una posición más inclinada debido a bioturbación u otros agentes fosildiagenéticos; por el contrario, los elementos conservados tienden a girar hacia posiciones más horizontales durante la compactación del sedimento.

Los fósiles y las rocas en que se encuentran, también han experimentado traslaciones y rotaciones respecto al marco de referencia geográfica inicial; la reconstrucción de estos desplazamientos es un objetivo de interés paleontológico común al de otras ciencias geológicas. La per-



Fig. 3.37. Troncos fósiles de *Lepidodendron*, que se han conservado en su posición natural. Parque Victoria. Glasgow (Escocia). (Según WALTON).

sistencia de los restos organógenos en la posición de producción biogénica (o posición de vida) ha sido utilizada en muchos casos como criterio para confirmar su carácter autóctono y su enterramiento rápido (fig. 3.37). En cualquier caso debe tenerse en cuenta que la orientación e inclinación de cada elemento conservado puede ser un carácter original o secundario.

Durante los procesos de reorientación tafonómica, además de la posición, orientación azimutal e inclinación, puede cambiar la distribución de las diferentes partes de un mismo elemento conservado. Por ejemplo, los ofiuroides a menudo presentan los brazos dirigidos en la dirección de la corriente, al ser arrastrados sobre el substrato (fig. 3.38).

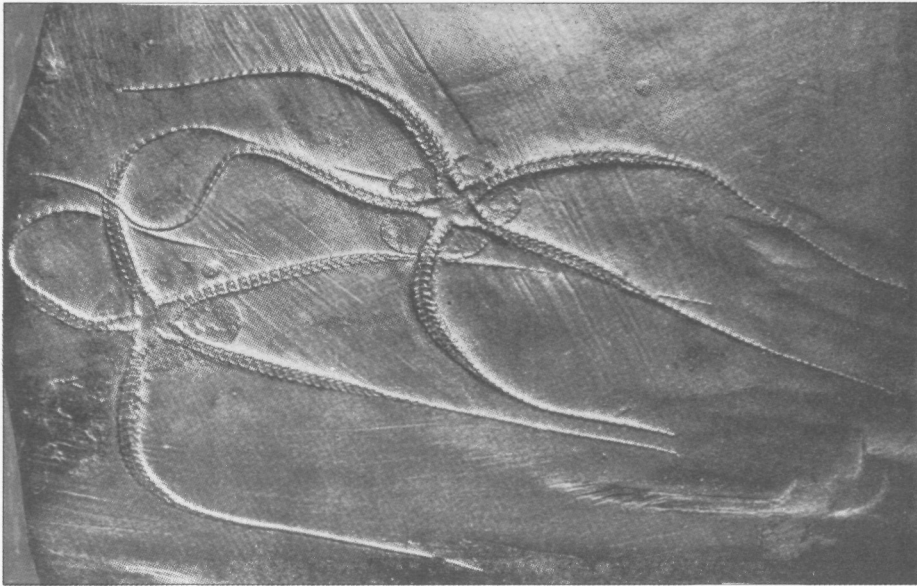


Fig. 3.38. Dos ejemplares de asteroideos (*Furcaster*), orientados en posición de «tridente», por haber quedado anclado el disco central mientras los brazos fueron arrastrados en la dirección de la corriente que se desplazaba de izquierda a derecha. Devónico inferior. Budenbach (Alemania). (Según GEIB).

Desarticulación

Los procesos de biodegradación-descomposición, disolución y maceración, posibilitan la desarticulación (es decir, la desconexión y separación) de los diferentes componentes de los restos organógenos (fig. 3.39). En los restos que tienen múltiples componentes esqueléticos, es posible reconocer unos estados y patrones de desarticulación, o un orden preferente de desconexión y separación, entre sus componentes.

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

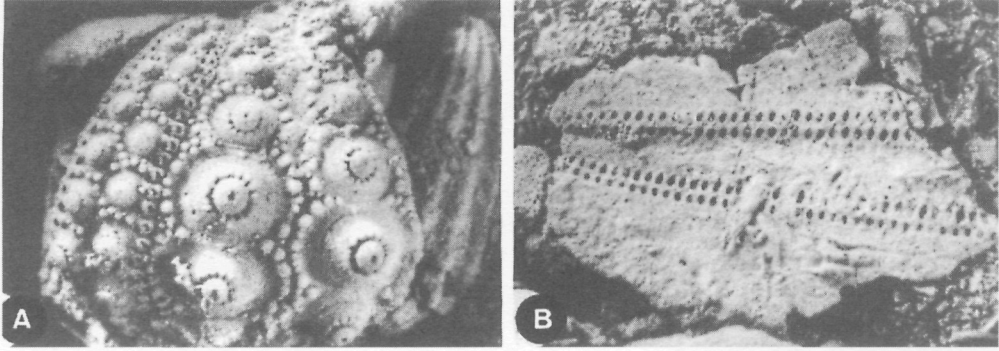


Fig. 3.39. Efectos diferenciales de la desintegración de restos esqueléticos por desarticulación y fragmentación. *A*, Segmento desintegrado del caparazón de un equinido (*Acrosalenia*), por desarticulación a favor de las suturas de las placas. Jurásico Medio. (x 3,5); (Según SMITH, 1984). *B*, Fragmentación irregular del caparazón de un equinido (*Plesiechinus*) desintegrado por fragmentación de las placas durante la fase bioestratinómica. Jurásico Medio, (x 1,5); (Según SMITH, 1984).

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

En general, la probabilidad de desarticulación entre dos partes suele ser mayor cuanto más externa es su posición y menos resistentes son los materiales que les unen. No obstante, se conocen algunos casos en los cuales los componentes esqueléticos que ocupaban una posición más interna se desarticulaban antes que los componentes esqueléticos más externos.

En cualquier caso, el grado de desarticulación de los elementos conservados no ha de ser necesariamente proporcional a la energía mecánica del medio de sedimentación. Cuando la biodegradación-descomposición es intensa, los restos organógenos pueden llegar a ser totalmente desarticulados en regímenes de baja energía hidrodinámica. Además, para interpretar el grado de integridad de los fósiles hay que tener en cuenta no sólo los procesos de alteración tafonómica que han experimentado sino también aquellos procesos por los cuales han sido biogénicamente producidos. Por ejemplo, los cadáveres de los artrópodos pueden permanecer enteros y enrollados sobre sí mismos aunque sean transportados, pero las mudas están distendidas o desarticuladas incluso cuando son restos autóctonos. El carácter desarticulado de un resto organógeno no implica su aloctonía, ni un alto grado de integridad garantiza su autoctonía.

Dispersión

Los componentes de un elemento o de una asociación pueden ser separados y diseminados durante la fosilización. La dispersión tafonómica, entendida como separación y diseminación de componentes, implica el desplazamiento de elementos desde una localidad hasta otra geográficamente distante. En cualquier entidad conservada sometida a dispersión, resultan modificadas la ubicación geográfica de alguno o la totalidad de sus componentes, y su distribución geográfica. Además, durante el transporte, los elementos que son removidos, experimentan alteraciones físicas en función de su tamaño, forma y densidad. La selección y clasificación de los componentes de una entidad conservada es otro de los posibles efectos de la dispersión. La diversidad de cualquier aso-

ciación conservada probablemente disminuirá si algunos de sus componentes son dispersados a otras áreas; sin embargo, cuando los elementos han sido transportados desde distintos ambientes y reagrupados, pueden formarse asociaciones mezcladas con valores de diversidad más altos que cualquiera de las asociaciones originales.

Por el comportamiento diferencial entre los distintos restos esqueléticos de un mismo organismo, a menudo se utiliza el valor de la proporción entre distintos componentes (por ejemplo, entre valvas izquierdas y derechas de pelecípodos o entre huesos pares de vertebrados) como índice del *grado de dispersión*.

Las entidades conservadas son autóctonas en una localidad, región o cuenca sedimentaria, si están respectivamente en el lugar, región o cuenca donde han sido producidas, en tanto que son alóctonas cuando han sido transportadas a otra localidad, región o cuenca sedimentaria, después de ser producidas (7).

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

Algunas propiedades de las asociaciones conservadas permiten confirmar su carácter autóctono, al excluir que hayan sido transportadas sin selección; por ejemplo, la coexistencia de elementos en diferentes estadios de desarrollo ontogenético, en el seno de una población monoespecífica, ha sido utilizada por numerosos autores como criterio de *autoctonía*. Sin embargo, el grado de integridad, desarticulación, selección y/o clasificación de una entidad conservada no ha de estar necesariamente correlacionado con el grado de *aloctonía* que ha experimentado. Además del transporte, otros factores tafonómicos han podido modificar el valor de estos caracteres. Por otra parte, las propiedades de los materiales en que se encuentran los elementos conservados pueden servir para refutar la autoctonía, si el ambiente de formación de la roca es incompatible con el ambiente de producción de los elementos; por ejemplo, las características de los sedimentos de facies marinas pueden ser utilizadas para refutar la autoctonía de los restos de organismos terrestres que contienen. En cualquier caso, tanto la coherencia ecológica entre los correspondientes organismos productores como los datos sedimentológicos referentes a las litofacies en que se encuentran los fósiles, son relevantes, pero no suficientes, para evaluar los fenómenos de *autoctonía* y *aloctonía*. Por ejemplo, una asociación autóctona puede ser ecológicamente heterogénea e incoherente debido a la mezcla de elementos que no han experimentado transporte lateral, pero han sido producidos por entidades paleobiológicas históricamente sucesivas. Como se indica en el próximo apartado, algunas asociaciones condensadas son ecológicamente heterogéneas aunque están constituidas por elementos autóctonos.

Reagrupamiento

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

(7) Un elemento autóctono es el que se encuentra en el mismo lugar donde ha sido producido. *Elementos alóctonos* son los que están en un lugar geográficamente distanciado de aquél donde fueron producidos.

El significado de los términos *autóctono/alóctono* no debe ser confundido con el de los términos *in situ/ex situ*. Estos últimos se emplean en bioestratigrafía para hacer referencia al lugar o posición estratigráfica en que se encuentran los fósiles, no al lugar de producción *biogénica* o *tafogénica*. Un fósil está *in situ* cuando se encuentra en su posición estratigráfica original, pero está *ex situ* o rodado, cuando ha sido desplazado a una nueva posición estratigráfica (véase, al final del libro, en los Apéndices, la *tabla 2: Atributos paleontológicos de interés tafonómico*).

Los fósiles de un determinado grupo taxonómico o los fósiles de una región concreta pueden estar distribuidos de tres maneras diferentes: formando *agrupamientos* (distribución agrupada), *uniformemente dispersos* (distribución uniforme u homogénea) o *dispersos al azar* (distribución al azar, fig. 3.40).

Hay diferentes técnicas para cuantificar las relaciones espaciales entre los fósiles de una determinada clase o región. Por ejemplo, se puede emplear el valor de la *varianza* dividido por el valor de la *media* en el número de elementos por metro cuadrado u otra unidad de superficie o de volumen; si el valor del cociente es igual a uno, entonces los elementos están distribuidos *al azar*, los valores de este cociente inferiores a la unidad indican *homogeneidad*, en tanto que los valores superiores son indicativos de *agrupamiento*. Nótese que cualquier asociación conservada tiene una distribución agrupada a una cierta escala, y ocupa un área de distribución concreta, pero sus elementos pueden estar distribuidos de manera *uniforme*, al azar, o *agrupada* a una escala mayor.

Otros conceptos descriptivos, que sirven para expresar el modo o la manera en que están ordenados o distribuidos los fósiles de cualquier cuerpo rocoso, es decir, para estimar el grado de *empaquetamiento* que presentan los fósiles, son: la *abundancia*, la *concentración*, la *proximidad* y la *densidad de empaquetamiento*.

Abundancia es el número de elementos conservados por unidad de superficie o de volumen. *Concentración* es el valor del volumen de los elementos conservados por unidad de superficie o de volumen. *Proximidad de empaquetamiento* es el número de elementos conservados que están en contacto con otros por unidad de superficie o de volumen. *Densidad de empaquetamiento* es el volumen ocupado por los elementos conservados respecto al volumen total del cuerpo rocoso.



Fig. 3.40. Ejemplo teórico con tres tipos diferentes de distribución aplicables al análisis de yacimientos de fósiles.

Algunos tipos o patrones de agrupamiento son indicativos de la dinámica de los fluidos que han actuado durante la *necrocinesis* (fig. 3.41). Los diferentes patrones de agrupamiento mecánicamente estables, ante la acción de las corrientes, dependen sobre todo de la forma geométrica de los elementos conservados. Cuando los elementos son discoidales tienden a reagruparse de manera imbricada (fig. 3.42), en tanto que si son planiespirales o turriculados tienden a reagruparse de manera encadenada. Los elementos alargados, cilíndricos o cónicos, tienden a rodar con su máxima longitud orientada perpendicularmente a la corriente y pueden formar distintos tipos de agrupamientos mecánicamente estables, que han sido denominados «transversal paralelo», en forma de «T» y en «punta de flecha». Cuando los elementos conservados tienen una cavidad amplia-

mente abierta al exterior y están sometidos a un régimen turbulento suelen presentar en su interior uno o más elementos de menor tamaño, y forman un tipo de agrupamiento llamado *encajado*. Los elementos de pequeño tamaño también pueden ser reagrupados al abrigo de las corrientes, a sotavento, detrás de los cuerpos que tienen mayor estabilidad mecánica.

Por otra parte, la forma geométrica de los agrupamientos constituidos por abundantes elementos conservados, también es de gran interés para interpretar, tanto la dirección y sentido de los flujos de corriente locales, como la dinámica de los fluidos que han actuado a escala de cuenca sedimentaria. Por ejemplo, las interferencias entre elementos sometidos a la acción del oleaje o de las corrientes, que actúan sobre el substrato, inducen la formación de cordones a partir de pavimentos. Debido a la acción del oleaje estos cordones pueden desarrollarse en varias direcciones, o bien ser subparalelos y equidistantes tanto entre sí como a las crestas del oleaje; ahora bien, por lo general, los elementos así agrupados no presentan una sola orientación e inclinación preferente. Por el contrario, debido a la acción de corrientes unidireccionales, los diferentes cordones tienden a formarse en una sola dirección (paralela a la corriente unidireccional) y la distancia entre ellos suele ser muy variable; además, los elementos imbricados de cada cordón, presentan una orientación e inclinación preferentemente dirigida aguas arriba. Sin embargo, debido a la heterogeneidad de los elementos conservados y/o a las irregularidades del substrato, también pueden resultar otros patrones de agrupamiento.

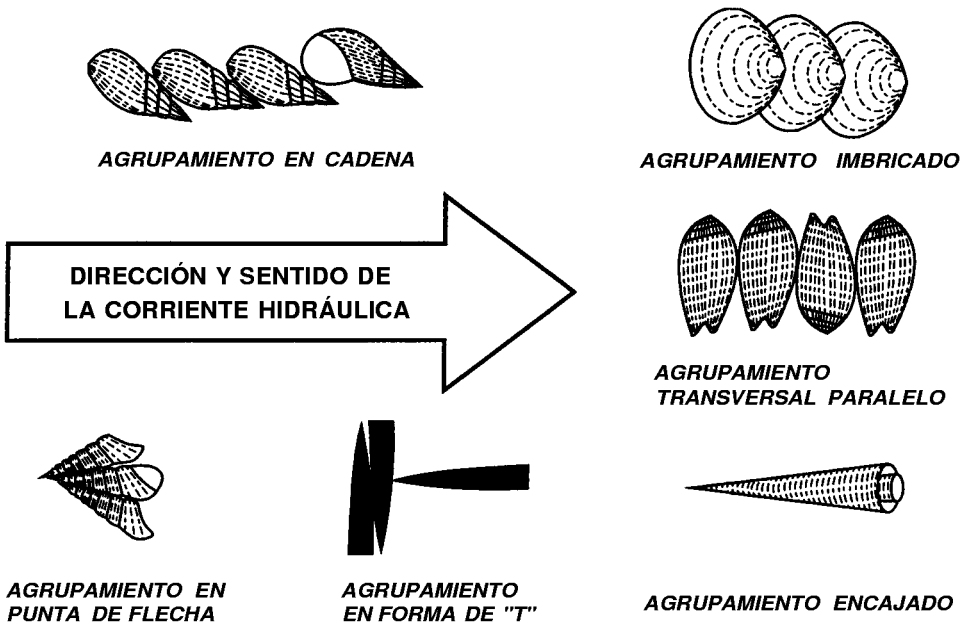


Fig. 3.41. Algunos tipos de patrones de agrupamiento de los restos esqueléticos. El desarrollo de estos patrones de agrupamiento depende principalmente de la morfología de los restos y de la energía de las corrientes hidráulicas que actúan sobre ellos, de acuerdo con los datos obtenidos experimentalmente y las observaciones realizadas en medios actuales. (Según FUTTERER, 1978, modificado).



Fig. 3.42. Asociación de conchas de pelecípodos con agrupamiento imbricado (i). La mayoría de los elementos están desarticulados y presentan señales de abrasión, por ejemplo, facetas umbonales de desgaste (f). Holoceno. Valencia, (x 0,7); (Col. SFL).

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

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

Entre los posibles efectos de los fenómenos de *reagrupamiento tafonómico*, cabe destacar la formación de asociaciones mezcladas. Una asociación conservada es una *asociación mezclada* si sus elementos constituyentes corresponden a dos o más entidades biológicas de ambientes diferentes. La *condensación tafonómica* es el proceso de mezcla de restos y/o señales de entidades biológicas históricamente sucesivas. Una asociación conservada es una *asociación condensada* si sus elementos constituyentes corresponden a entidades biológicas temporalmente sucesivas. La exis-

tencia de una *asociación condensada* en un nivel estratigráfico, no implica que sus elementos constituyentes hayan sido enterrados en fases sucesivas, sino que las correspondientes entidades biológicas productoras no fueron coexistentes. Por ejemplo, debido a la acción de las tempestades, en regímenes turbulentos y con alta velocidad de sedimentación, en muchas cuencas marinas epicontinentales se han formado, de manera rápida y efímera, asociaciones condensadas que contienen fósiles característicos de dos o más biozonas. Las asociaciones condensadas son un caso particular de *asociación mezclada*.

Remoción

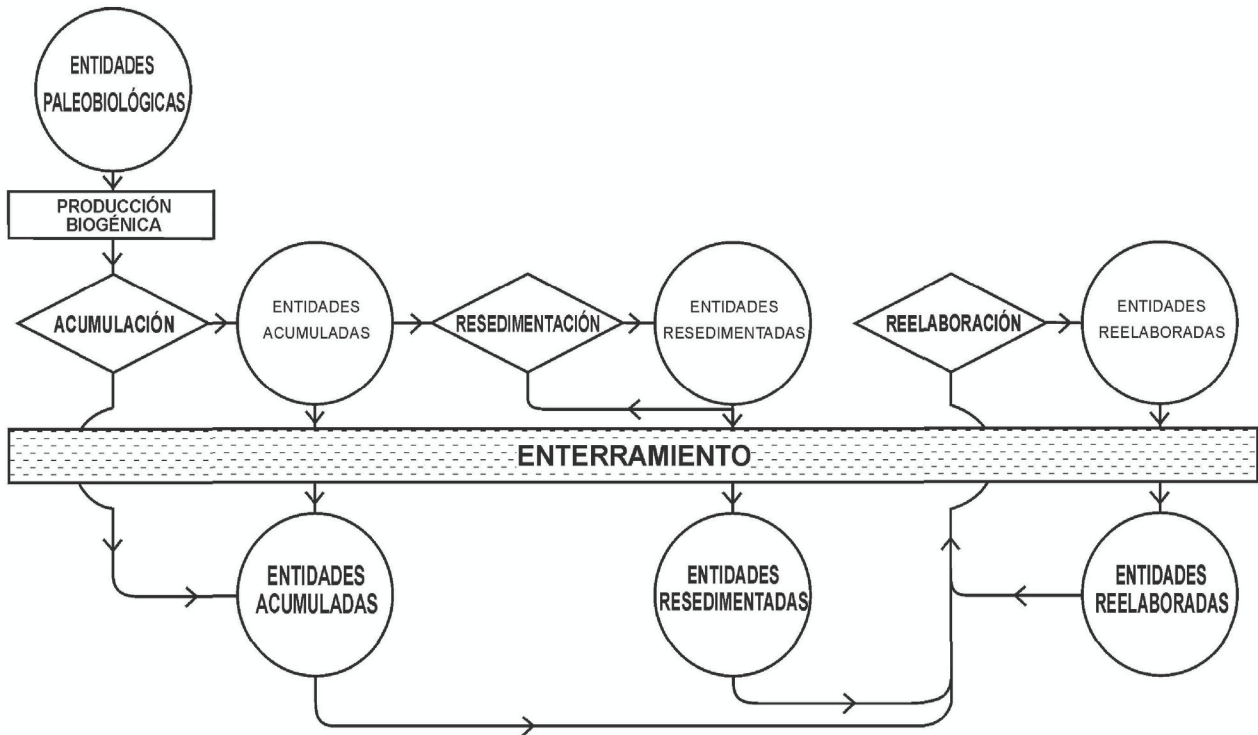
Aceptar que los fósiles son restos y/o señales de entidades biológicas pretéritas, implica que la fosilización puede ser exclusivamente, fuente de información paleobiológica. Desde la biosfera a la litosfera hay transferencia de información paleobiológica, no de entidades paleobiológicas, y este proceso, en muchos casos, ha ocurrido sin necesidad de transporte o sedimentación. El término *acumulación* puede ser utilizado para designar el proceso de transferencia de información paleobiológica, desde la biosfera a la litosfera, que puede estar, o no, acompañado de transferencia de materia y que no implica sedimentación. Cualquier fósil ha tenido que ser acumulado en materiales de la litosfera, y no es necesario que el resto o señal original haya sido sedimentado o desplazado después de ser producido. No obstante, después de ser acumulados, algunos elementos conservados han podido ser desplazados sobre el sustrato y este mecanismo de alteración tafonómica se denomina *remoción* o *removilización*. La *remoción tafonómica* comprende, tanto los procesos de *resedimentación* como los de *reelaboración*.

Se llama *resedimentación tafonómica* al desplazamiento sobre el sustrato, antes del enterramiento, de elementos previamente acumulados. La *reelaboración tafonómica* consiste en el desenterramiento y desplazamiento de los restos y/o señales de entidades biológicas pretéritas. La *resedimentación* es un proceso bioestratinómico, porque ocurre antes del enterramiento, en tanto que la *reelaboración* debe ser considerada como un proceso fosildiagenético porque ocurre después de una fase previa de enterramiento. En consecuencia, los diferentes estados mecánicos de conservación en que se pueden encontrar los elementos conservados durante su enterramiento final sólo son tres: *acumulado*, *resedimentado* o *reelaborado* (fig. 3.43). La *acumulación* es un proceso único e irrepetible para cualquier resto o señal, pero la *resedimentación* y la *reelaboración* pueden ser procesos iterativos; de hecho, hay fósiles que han experimentado múltiples fases de *resedimentación* y/o *reelaboración*. Además, cabe destacar que cualquiera de estos tres procesos ha podido ocurrir con o sin transporte lateral sobre el sustrato; los elementos *resedimentados* o *reelaborados* pueden ser autóctonos, en tanto que algunos elementos acumulados son alóctonos porque experimentaron desplazamientos laterales desde el lugar de producción, antes de llegar a ser acumulados. Por ello, el carácter acumulado de los componentes de una asociación no prueba su origen espacio-temporal común.

La distinción entre fósiles *acumulados*, *resedimentados* o *reelaborados*, es de interés bioestratigráfico y biocronológico porque, mediante criterios exclusivamente tafonómicos, es posible atribuir a los fósiles reelaborados una edad más antigua que a las rocas en que se encuentran. También se puede distinguir entre los elementos *resedimentados* y los *acumulados* pertenecientes a una asociación mezclada.

Es importante destacar que los procesos de *remoción*, aunque suelen estar acompañados de otras modificaciones tafonómicas, no son necesariamente destructivos. Por ejemplo, muchos restos fueron mineralizados durante la fase inicial de enterramiento y, una vez reelaborados, tuvieron más resistencia frente a la abrasión y la compresión, que otros restos acumulados o resedimentados. Debido a esta mayor durabilidad, durante sucesivas etapas del proceso de fosilización, los fósiles reelaborados son a menudo los «mejor conservados» de las asociaciones mezcladas.

Para identificar los elementos reelaborados es posible utilizar criterios de las siguientes clases: diferencias químicas y/o mineralógicas entre el fósil y la matriz, presencia de estructuras geopetales invertidas, superficies de desarticulación o de fractura, facetas elipsoidales y surcos anulares de desgaste, así como la presencia de encostramientos o señales de bioerosión en el molde interno (fig. 3.44).



EJEMPLOS:

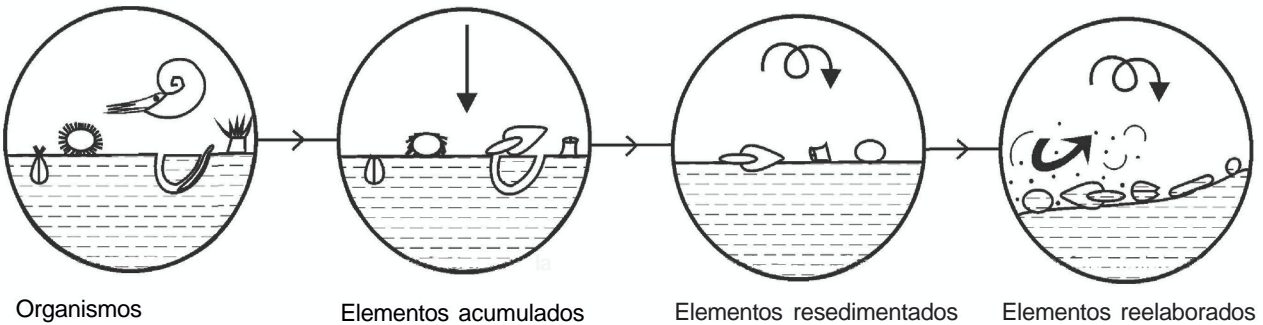


Fig. 3.43. Relaciones genéticas y ejemplos de los procesos de *acumulación*, *resedimentación* y *reelaboración*. Después de ser producidos por organismos, los elementos conservados han podido acumularse sobre, o en, un sustrato. Algunos elementos conservados permanecieron en el lugar de producción biogénica, por ejemplo los restos generados en el interior de un sedimento, pero otros experimentaron desplazamientos laterales y/o verticales antes de llegar a ser definitivamente enterrados. Cuando dicho desplazamiento ocurrió antes del enterramiento, los elementos acumulados pasaron a estar *resedimentados* y el grado de resedimentación puede variar de unos elementos a otros. Por el contrario, cuando el desplazamiento sobre el sustrato fue de elementos previamente enterrados, los elementos acumulados o resedimentados pasaron a estar *reelaborados*. A su vez, algunos fósiles reelaborados han experimentado varias fases de reelaboración separadas por las correspondientes fases de enterramiento. En consecuencia, cualquier fósil estará *acumulado*, *resedimentado* o *reelaborado*. Utilizando criterios exclusivamente tafonómicos es posible demostrar si los fósiles reelaborados son más antiguos que los cuerpos rocosos donde se encuentran. (Según FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1984,1985).

La fosilización y el registro fósil

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

El registro fósil ha sido considerado tradicionalmente como una representación parcial y sesgada de las entidades paleobiológicas, debido al carácter selectivo de los procesos de fosilización que han actuado a modo de filtros, tamices o cribas, de los restos biológicos menos resistentes (fig. 3.01). Sin embargo, aunque las variaciones del ambiente externo sólo posibilitan unos limitados estados de conservación, lo que «ha determinado el destino» de cualquier resto o señal, no es sólo el conjunto de ambientes a los que ha estado sometido, o el conjunto de caracteres primarios que poseía, sino también las propiedades que presentaba en cada estadio del proceso de fosilización. La variabilidad entre los elementos conservados, se debe a la posesión de caracteres distintos, primarios y secundarios, así como a los distintos modos en que estos caracteres están relacionados. Por ello, los resultados de la fosilización, la conservación diferencial en cualquier instante, pueden ser interpretados utilizando conceptos como los de *durabilidad*, *redundancia* y *conservabilidad*.

Por *durabilidad* de un elemento se entiende la capacidad de éste para persistir en un ambiente concreto, sin transformarse en un elemento de distinta composición y estructura, o desaparecer por alteración tafonómica. La *durabilidad* no debe ser confundida con otras propiedades como son la dureza, tenacidad, resistencia física o la estabilidad química. No se trata de una propiedad absoluta y actual de cada elemento, sino de una propiedad relativa respecto a la de otros elementos y disposicional con relación a unas condiciones ambientales concretas. El *grado de durabilidad* de un elemento depende de las condiciones ambientales a que esté sometido; y en un mismo ambiente, puede ocurrir que persistan los elementos más blandos en tanto que son destruidos los de mayor dureza. Por ejemplo, en medios ácidos, como las turberas, los elementos córneos o fosfáticos tienen mayor grado de durabilidad que los restos esqueléticos calcáreos, aunque estos últimos sean los de mayor dureza y rigidez.

Durante la fosilización se generan elementos nuevos, que poseen una composición y estructura diferente a la de los elementos biogénicamente producidos. Se llama *redundancia tafonómica* a la capacidad de los elementos conservados para dar lugar a evidencias múltiples de su existencia. La *redundancia* no implica que cada elemento resultante sea idéntico al elemento original, sino que sea de su misma clase tafonómica y (para)taxonómicamente significativo. La aparición de nuevos elementos conservados, durante la fosilización de un determinado grupo tafonómico, puede ser el resultado de la *replicación simple* o de la *replicación múltiple* de un(os) elemento(s) conservado(s) pree-

xistente(s). La desarticulación de un resto orgánico, así como la formación de réplicas coexistentes con él, son ejemplos de replicación múltiple por la que se generan dos o más elementos. Ejemplos de replicación simple son los procesos de reemplazamiento fosildiagenético o los de cementación de cavidades que dan lugar a *pseudomorfosis*.

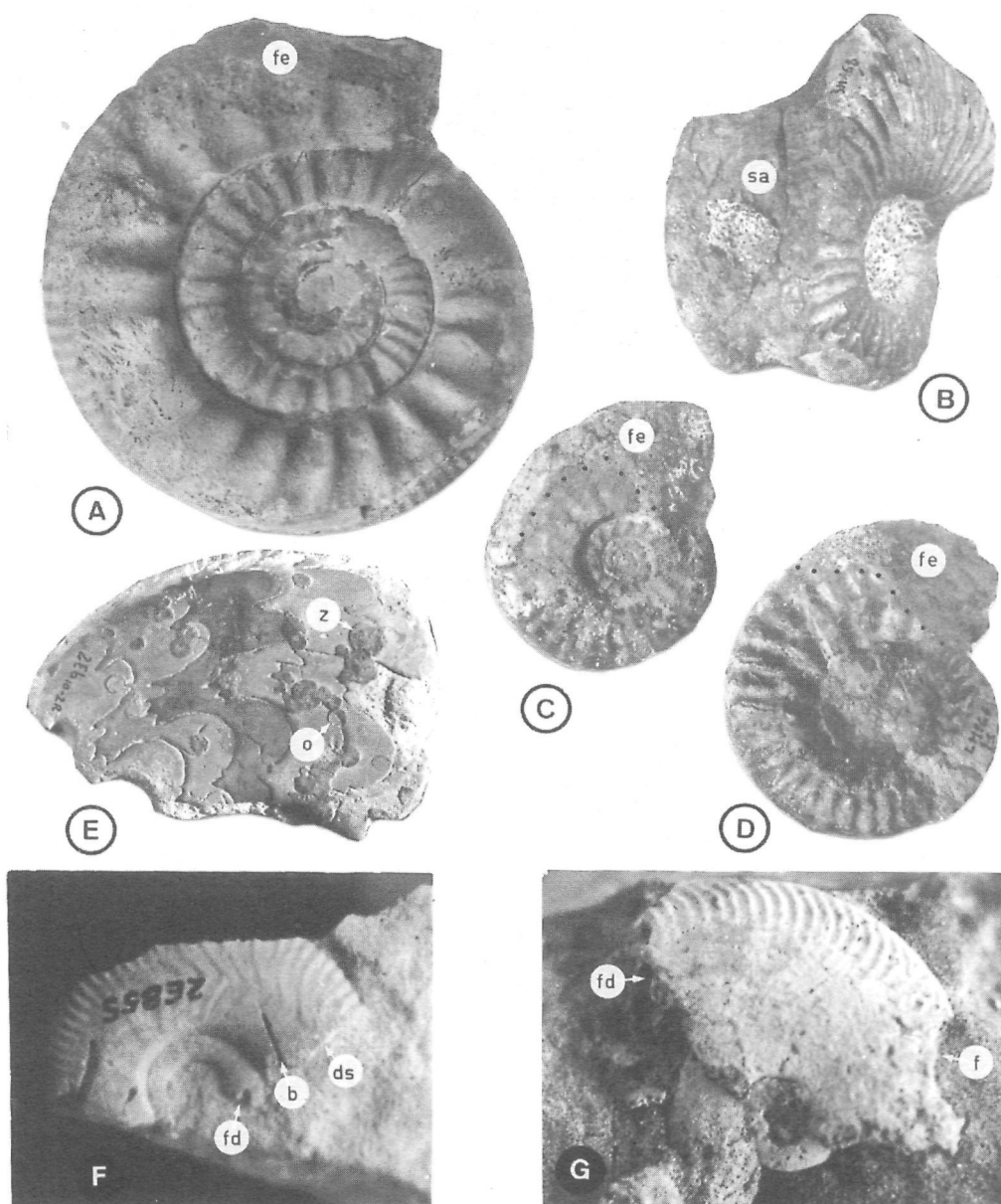


Fig. 3.44. Ejemplares *reelaborados* que presentan discontinuidad estructural entre el molde interno y la matriz (*ds*), superficies de desarticulación (*fd*), superficies de fractura (*f*), facetas elipsoidales de desgaste (*fe*), surcos anulares de desgaste (*sa*), así como señales de bioerosión (*b*) o de encostamiento del molde interno por ostreoides (*o*) y briozoos (*z*). Jurásico. Cordillera Ibérica. (A-D x 1; E x 0,7; F x 2; G x 1,9); (Según FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1985, 1990).

En cada ambiente particular, los elementos conservados están sometidos a unos factores limitantes, que influyen en su durabilidad y en su redundancia. Cualquier elemento tiene unos límites de tolerancia máxima y mínima, entre los cuales está su óptimo tafonómico, frente a los distintos factores de alteración. Algunos elementos dan lugar a evidencias múltiples de su existencia, incluso sin ser destruidos, en tanto que otros desaparecen sin dejar evidencia alguna. Los elementos que no hayan dejado evidencias de su existencia, serán de *eficacia tafonómica nula*, y los que hayan dejado mayor cantidad de evidencias serán los de *máxima eficacia tafonómica*. Ahora bien, la mayor *eficacia tafonómica* de los elementos de un determinado grupo tafonómico, su mayor capacidad para persistir y/o replicarse en un ambiente concreto, no garantiza una mejor conservación. Puede ocurrir que los grupos tafonómicos representados por elementos de máxima durabilidad y/o redundancia en un estadio del proceso de fosilización no hayan llegado a ser los más conservables. Por ejemplo, entre los elementos producidos por organismos de una biocenosis con abundantes crinoideos y escasas esponjas silíceas, pueden ser distinguidos, al menos, dos grupos tafonómicos (fig. 3.45). Si durante la fase bioestratinómica tienden a desarticularse los restos de crinoideos, en tanto que los restos de espongiarios dan lugar a pseudomorfosis por mineralización, la mayor redundancia de los restos de crinoideos resultará en un aumento de las frecuencias absolutas y relativas de los elementos de este grupo; no obstante, si más tarde son enterrados en materiales detríticos gruesos de composición silíceas, los elementos correspondientes a espongiarios pueden llegar a representar el grupo tafonómico dominante en la asociación registrada.

La *conservabilidad* de un grupo tafonómico, o la capacidad de una entidad producida para llegar a ser registrada, es una propiedad relativa con relación a la de otros grupos tafonómicos y disposicional respecto a unas condiciones ambientales concretas, que temporalmente abarcan desde la producción de dicha entidad hasta la obtención actual de evidencias en el registro geológico.



Fig. 3.45. Ejemplo de variaciones durante la fosilización de una asociación conservada. Los elementos correspondientes a crinoideos han sido los de máxima eficacia tafonómica, durante la fase bioestratinómica; sin embargo, en esta asociación, el grupo tafonómico correspondiente a restos de espongiarios ha sido el de mayor conservabilidad. (Según FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1991).

Un elemento conservado o sus caracteres tafonómicos no pueden haber estado sometidos a evolución tafonómica, pero algunos grupos tafonómicos sí pueden haber experimentado modificaciones evolutivas y haber dado lugar a nuevos grupos tafonómicos, de composición y estructura diferente, que poseen distinta conservabilidad. Esto explica que algunos fósiles hayan podido conservarse en condiciones que sobrepasaban los límites de tolerancia de los correspondientes elementos biogénicamente producidos; por ejemplo, algunos moldes internos de ammonites reelaborados, persistieron en condiciones subaéreas, fuera de los límites de tolerancia de las conchas aragoníticas, e incluso formaron agrupamientos locales, antes de ser definitivamente enterrados, durante el Jurásico Medio, en la Cuenca Ibérica.

Los resultados de la producción y modificación de los elementos conservados dependen de las condiciones del ambiente externo. Los grados de durabilidad y de redundancia de cualquier elemento, pueden llegar a estar regulados por la disponibilidad de algún factor limitante. Uno de los principales factores limitantes que han influido en la distribución de los fósiles ha sido el suministro de sedimentos, porque éste ha sido muy distinto según los ambientes.

La distribución de sedimentos está controlada por la dinámica de sedimentación de las cuencas sedimentarias y en particular por la relación aporte/subsidencia; a su vez, la dinámica de sedimentación de una cuenca ha podido influir significativamente en la conservación diferencial de los elementos producidos. Sin embargo, aunque la energía externa que da lugar a la formación de cuerpos rocosos también influye en la conservación y organización de los sistemas tafonómicos, la dinámica de formación del registro estratigráfico y la del registro fósil han sido distintas.

Las secuencias sedimentarias pueden ser consideradas como transmisoras de información referente a entidades paleobiológicas, pero no son agentes determinantes de la información paleobiológica registrada en ellas. Un cuerpo rocoso sin fósiles no es evidencia de un ambiente abiótico del pasado; ni la existencia de un cuerpo rocoso fosilífero implica que en el correspondiente ambiente, o en otros simultáneos, existieran los organismos productores de los restos y/o señales registrados en él. Por ejemplo, los fósiles reelaborados contenidos en un nivel estratigráfico, que fueron desenterrados y desplazados de materiales preexistentes, pueden corresponder a un intervalo temporal del cual no hay registro estratigráfico. Estos y otros datos tafonómicos permiten considerar al registro fósil y al registro estratigráfico, como dos componentes dissociables del registro geológico, cuya continuidad o discontinuidad no ha de ser necesariamente coincidente.

Cualquier elemento conservado ha experimentado algún grado de alteración tafonómica durante la fosilización. Los restos y/o señales han experimentado modificaciones sucesivas, y cuanto más reciente es el estadio considerado más diferenciados están respecto a los correspondientes elementos producidos. Ahora bien, el grado de modificación alcanzado durante la fosilización no ha de ser necesariamente proporcional a la antigüedad de dichos elementos; por ejemplo, se conocen algunos fósiles paleozoicos que todavía tienen evidencias de la coloración original de sus organismos productores, en tanto que muchos restos organógenos cuaternarios ya han perdido la coloración original.

La fosilización es un proceso natural en el que cada vez es menor la probabilidad de recuperar o recobrar el estado inicial. La conservación tafonómica es el resultado de un proceso, la fosilización, en cuyo mecanismo intervienen dos componentes relacionados entre sí: la producción de variabilidad tafonómica, biogénica y tafogénica, y la regulación de dicha variabilidad por alteración tafonómica. La conservación de los elementos de un determinado grupo tafonómico se debe a las transformaciones y/o replicaciones ocurridas. Cada grupo tafonómico ha llegado a estar registrado en la actualidad debido a los procesos de transformación y/o replicación experimentados por sus elementos conservados, no por la persistencia de restos orgánicos o por la ausencia de agentes de alteración.

En conclusión, el registro fósil y los fósiles de cualquier yacimiento, deben ser interpretados teniendo en cuenta las condiciones en que han sido producidos y las modificaciones que han experimentado en los sucesivos ambientes geológicos.

Bibliografía

- Allison, P.A. y Briggs, D.E.G.**, (Eds.), 1991: *Taphonomy*. Releasing the data locked in the fossil record. Plenum Press, New York: 560 pp.
- Andrews, P.**, 1990: *Owls, caves and fossils*. British Museum, Natural History, London: 23 pp.
- Alexandersson, E. T.**, 1979: Marine maceration of skeletal carbonates in the Skagerrak, North Sea. *Sedimentology*, 26: 845-852.
- Behrensmeyer, A. K.**, 1984: Taphonomy and the fossil record. *American Scientist*, 72: 558-566.
- y **Hill, A. P.** (Eds.), 1980: *Fossils in the making. Vertebrate taphonomy and paleoecology*. Univ. Chicago Press: 338 pp. Chicago.
- y **Kidwell, S. M.**, 1985: Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, 11: 105-119.
- Bermúdez de Castro, J. M.; Bromage, T. G. y Fernández Jalvo, Y.**, 1989: El MEB y la técnica de réplicas aplicados en Paleontología humana y Tafonomía. En: E. AGUIRRE (Ed.). *Nuevas Tendencias. Paleontología*. C.S.I.C., Madrid: 161-178.
- Brett, C. E. y Baird, G. C.**, 1986: Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation, based on fossil preservation. *Palaeos*, 1: 207-227.
- Briggs, D. E. y Crowther, P. R.**, (Eds.), 1990: *Palaeobiology. A synthesis*, 3. *Taphonomy*. Blackwell Scient. Publ., Oxford: 211-303.
- Butterfield, N. J.**, 1990: Organic preservation of non-mineralizing organisms and the taphonomy of the Burgess Shale. *Paleobiology*, 16: 272-286.
- Dodd, J. R. y Stanton, R. J.**, 1981: *Paleoecology. Concepts and applications*. John Wiley Sons, New York, 559 pp.
- Donovan, S.K.**, 1991: *The processes of fossilization*. Belhaven Press, London, 303 pp.
- Efremov, J. A.**, 1940: Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan-American Geologist*, 74: 81-93.
- , 1950: Taphonomie et annales géologiques. *Annales du Centre d'Études et de Documentation Paléontologiques*, 4 (1953): 196 pp.
- Fernández-López, S.**, 1983: La biozona Garantiana (Bajociense, Jurásico medio) en la región de Tivenys-Sierra de Cardó (Tarragona). *Estudios Geológicos*, 38 (1982): 75-93.
- , 1985: Criterios elementales de reelaboración tafonómica en ammonites de la Cordillera Ibérica. *Acta Geológica Hispánica*, 19 (1984): 105-116.
- , 1988: La Tafonomía: un subsistema conceptual de la Paleontología, *Coloquios de Paleontología*, (U.C.M.), 41 (1986-1987): 9-34.
- , 1989: La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles. En: E. AGUIRRE (Ed.). *Nuevas tendencias: Paleontología*. C.S.I.C., Madrid: 25-45.

- Fernández-López, S.**, (Coord.), 1990: *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y fosilización*. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid: 379 pp.
- , 1991: Sistemas tafonómicos: función y evolución. *Revista Española de Paleontología*, N.º Extr.: 21-34.
- Fischer, J. C. y Gayrard-Valy, Y.**, 1977: *Faszination in Stein. Die schönsten Fossilien in Farbe*. Herder, Freiburg: 200 pp.
- Futterer, E.**, 1978: Studien über die Einregelung, Anlagerung und Einbettung biogener Hartteile in Strömungskanal. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 156: 87-131.
- Gaillard, C.**, 1983: Les biohermes à spongiaires et leur environnement dans l'Oxfordien du Jura meridional. *Documents des Laboratoires de Géologie Lyon*, 90: 515 pp.
- Kauffman, E. G.**, 1981: Ecological reappraisal of the german Posidonienschiefer (Toarcian) and the stagnant basin model. En: J. GRAY, A. J. BOUCOUT & W. B. N. BERRY (Eds.). *Communities of the past*. Hutchinson Ross, Stroudsburg: 311-381.
- Kidwell, S. M. y Jablonski, D.**, 1983: Taphonomic feedback. Geological consequences of shell accumulation. En: M. J. S. TEVESZ & P. L. MCCALL (Eds.). *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities*. Plenum Press, New York: 195-248.
- ; **Fürsich, F. T. y Aigner, TU.**, 1986: Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, 1: 228-238.
- y **Behrensmeyer, A. K.**, 1988: Overview: ecological and evolutionary implications of taphonomics process. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology*, 63: 1-14.
- Lawrence, D. R.**, 1979: Taphonomy, Biostratinomy, Diagenesis of fossils, Fossildiagenese. En: R. W. FAIRBRIDGE & D. JABLONSKI (Eds.) *The Encyclopedia of Paleontology*. Hutchinson Ross, Stroudsburg: 793-799, 99-102, 245-247.
- Martinell, J.**, 1989: Interacción organismos/sustrato duro; la bioerosión y sus implicaciones. En: E. AGUIRRE (Ed.). *Nuevas tendencias: Paleontología*. C.S.I.C., Madrid: 205-222.
- y **Domenech, R.**, 1985: Característiques tafonòmiques i paleoecològiques del Pliocé marí de l'Empordà. *Centre d'Investigacions Arqueològiques Girona*, 6: 71 pp.
- Meléndez, B.**, 1959: La Tafonomía al servicio de la Paleontología. *Cursillos y Conferencias Instituto «Lucas Mallada»* 6: 63-73.
- Müller, A. H.**, 1979: Fossilization (Taphonomy). En: R. A. ROBINSON & C. TEICHERT (Eds.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part A, Introduction*. Geological Society of America. University of Kansas Press, Boulder, Colorado: A2-A78.
- Mundlos, R.**, 1976: *Wunderwelt im Stein. Fossilfunde - Zeugen der Urzeit*. Bertelsmann, Berlín: 280 pp.
- Pinna, G.**, (Ed.), 1988: La testimonianza dei fossili. *Le Scienze*, 42: 96 pp.
- Rao, V. P. y Nair, R. R.**, 1988: Microbial origin of the phosphorites of the Western continental shelf of India. *Marine Geology*, 84: 105-110.

- Rolfe, W. D. I. y Brett, D. W.**, 1969: Fossilization processes. En: G. EGLINGTON & M. T. J. MURPHY (Eds.). *Organic Geochemistry: Methods and Results*. Springer, Berlín: 213-244.
- Schafer, W.**, 1962: *Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee*. W. Kramer, Frankfurt am Main: 666 pp.
- Schopf, J. M.**, 1975: Modes of fossil preservation. *Review of Paleobotany and Palynology*, 20: 27-53.
- Seilacher, A.; Reif, W. E. y Westphal, F.**, 1985: Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil-lagerstätten. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 311B: 5-23.
- Shipman, P.**, 1981: *Life history of a fossil. An introduction to Taphonomy and Paleoecology*. Harvard University Press, Cambridge: 222 pp.
- Smith, A.**, 1984: *Echinoid Paleobiology*. G. Allen Unwin, London: 190 pp.
- Speyer, S. E. y Brett, C. E.**, 1988: Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63: 225-262.
- Stein, C. L.**, 1982: Silica recrystallization in petrified wood. *Journal of Sedimentary Petrology*, 52: 1277-1282.
- Weitschat, W.**, 1986: Phosphatisierte Ammonoideen aus der Mittleren Trias von Central Spitzbergen. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, 61: 249-279.
- Westermann, G. E. G.**, 1985: Post-mortem descent with septal implosion in Silurian nautiloids. *Paläontologische Zeitschrift*, 59: 79-97.
- Whittington, H. B. y Conway Morris, S.** (Eds.), 1985: Extraordinary fossil biotas: their ecological and evolutionary significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B311: 192 pp.
- Wilson, M. V. H.**, 1988: Taphonomic processes: information loss and information gain. *Geoscience Canada*, 16: 131-148.