

SISTEMAS TAFONÓMICOS: FUNCIÓN Y EVOLUCIÓN

Sixto FERNÁNDEZ LÓPEZ

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

ABSTRACT

The conceptual system of Paleontology has been drastically modified from the last century to the present, new concepts, methods, assumptions and paleobiological procedures having been developed. In the present state of knowledge a systemist and evolutionary taphonomy is required in order to guarantee the consistency of the paleontological results. The meaning of some concepts concerning the functionality and evolution of taphonomic systems is discussed and precised. Such processes as taphogenic production and taphonomic alteration make fossilization become a taphonomic, negentropic process, in which taphonomic information increases and which does not involve any loss or reduction of paleobiologic information, instead of a destructive process. The concepts of taphogenic production and taphonomic alteration provide the theoretical foundations to interpretate the mechanisms of fossilization.

Keywords: Paleontology, Taphonomy, Evolutionary Theory, Fossil Record, Fossilization.

RESUMEN

El sistema conceptual de la Paleontología ha sido radicalmente modificado desde el siglo pasado hasta la actualidad. La Paleobiología ha desarrollado nuevos conceptos, presupuestos, métodos y procedimientos. En la actualidad se requiere de una Tafonomía sistemista y evolucionista para garantizar la congruencia de los resultados paleontológicos. En el presente trabajo se explicita y discute el significado de algunos conceptos referentes a la funcionalidad y evolución de los sistemas tafonómicos. La producción tafogénica y la alteración tafonómica hacen que la fosilización, en vez de ser un proceso paleobiológico destructivo, sea un proceso negentrópico que no implica pérdida o disminución de la información paleobiológica y en el cual se incrementa la información tafonómica. Los conceptos de producción tafogénica y alteración tafonómica proporcionan los fundamentos teóricos para interpretar los mecanismos de fosilización.

Palabras Clave: Paleontología, Tafonomía, Teoría evolutiva, Registro fósil, Fosilización.

INTRODUCCIÓN

Los conceptos de función y evolución, así como los métodos analíticos derivados de la Teoría de Sistemas, son ampliamente utilizados en Biología y Paleobiología. Las ideas creacionistas y transformistas han perdido la relevancia que tuvieron en las investigaciones paleontológicas del siglo pasado; sin embargo, los conceptos y presupuestos empleados para el estudio de los fósiles y la fosilización parece ser que no han cambiado tanto durante el presente siglo.

La idea de fosilización más aceptada en la actualidad corresponde al modelo que puede ser llamado de modificación paleobiológica y destrucción selectiva (Figura 1). Según esta idea, la fosilización consiste en la transición desde el estado vivo al estado fósil, debido

a la propia naturaleza de los organismos o a la intervención de algunos agentes que han actuado a modo de filtros sucesivos y han eliminado los restos menos resistentes o preservables. Desde este punto de vista, la fosilización implica pérdida y disminución de la información paleobiológica (c.f. Valentine, 1989; Graham y Kay, 1988; Kidwell y Behrensmeyer, 1988; Wilson, 1988; Brett y Baird, 1986; Kidwell *et al.* 1986; Behrensmeyer y Kidwell, 1985; Janin, 1983; Dodd y Stanton, 1981; Shipman, 1981; Müller, 1979; Lawrence, 1979, 1968; Tasch, 1973). La Tafonomía sigue siendo entendida como el estudio de los procesos pos-mortem, y numerosos autores presuponen que los cambios de estado ocurridos durante la fosilización han sido experimentados por entidades paleobiológicas de diferente nivel de organización. De tal manera que no sólo

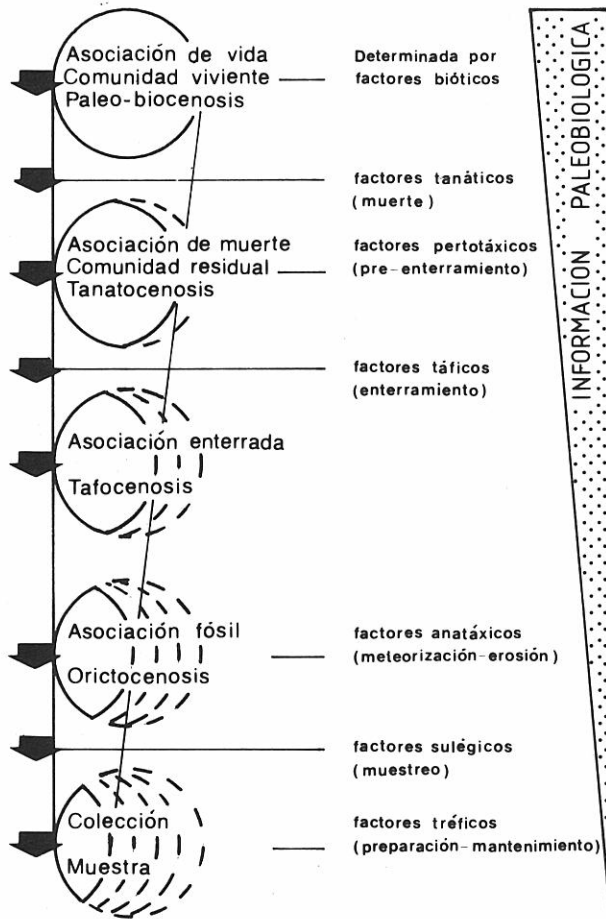


Figura 1. De acuerdo con el modelo tradicionalmente utilizado en Paleontología, la fosilización es un proceso en el que diferentes factores ambientales han causado la destrucción selectiva de los restos orgánicos del pasado, y por el cual ha disminuido la información paleobiológica. Sólo algunos organismos del pasado han alcanzado el estado fósil. En el registro fósil persisten los restos paleobiológicos más resistentes que no han sido destruidos.

los organismos, sino también las comunidades y los ecosistemas, han podido alcanzar el estado fósil. Algunos autores consideran incluso que los fósiles son de naturaleza orgánica y aceptan, implícita o explícitamente, que los organismos no dejan de ser organismos por estar muertos, fosilizados o conservados en una roca. Todavía prevalecen concepciones individualistas y globalistas del registro fósil. Por ejemplo, las asociaciones de fósiles son interpretadas teniendo en cuenta algunos caracteres cualitativos de los individuos que las componen (como estar o no muerto, descompuesto o enterrado) y se acepta que cada asociación está constituida por individuos de la misma clase (que vivieron, fueron enterrados, están o han sido encontrados juntos).

Es cierto que la mayoría de los paleontólogos actuales admiten el interés de los datos tafonómicos para las interpretaciones paleobiológicas; sin embargo, los

conceptos tafonómicos unificadores todavía son muy escasos y en las interpretaciones tafonómicas se utilizan algunos presupuestos incompatibles o contradictorios con los aceptados en Paleobiología. A nuestro parecer, la integración de los conocimientos tafonómicos con los paleobiológicos permite lograr y contrastar los conocimientos paleontológicos de máximo nivel de generalidad, que a su vez son relevantes en Paleontología aplicada, pero es necesario desarrollar una Tafonomía sistemista y evolucionista para garantizar la congruencia de los resultados; en particular, se requiere de una teoría de la fosilización cuyos presupuestos sean compatibles con los de las teorías aceptadas en Paleobiología (Fernández-López, 1988, 1989).

¿ENTIDADES BIOLÓGICAS FOSILIZADAS O ENTIDADES TAFONÓMICAS?

La llamada teoría del origen orgánico de los fósiles sólo es un postulado paleontológico, según el cual los fósiles han sido generados a partir de entidades biológicas del pasado y son las evidencias actuales de dichas entidades. Este postulado no implica que los fósiles son de naturaleza orgánica o que han sido generados directamente por entidades paleobiológicas.

Cada uno de los restos o señales que llamamos fósiles pudo haber sido producido al morir un organismo o cuando una entidad biológica del pasado realizaba alguna actividad. Las explicaciones tafonómicas no pueden ser reducidas a los problemas relacionados con la muerte de los organismos o con la producción biogénica, porque algunos fósiles han sido generados a partir de otros restos preexistentes. Además, la génesis de cada fósil no ha tenido que ser independiente de la de otros y a costa de un organismo distinto. Tanto los organismos como los restos organógenos pueden dar lugar a evidencias múltiples de su existencia. Por ignorar estos hechos surgen discrepancias en las descripciones e interpretaciones paleontológicas que se refieren a la abundancia y la diversidad de las distintas clases de fósiles que hay en algunos yacimientos. Para evitar estos problemas es necesario formular de una manera más precisa lo que puede ser llamado el postulado tafonómico de producción: los fósiles han sido generados directa o indirectamente por entidades paleobiológicas. En los estudios tafonómicos hay que 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.

Antes de intentar explicar cómo el registro fósil ha llegado a ser lo que es, o en qué consisten los procesos de fosilización, conviene recordar que muchos fósiles no están constituidos por materia orgánica y cualquiera de ellos carece de las propiedades diagnósticas de

las entidades biológicas como son, por ejemplo, el metabolismo y la viabilidad. Por tanto, los fósiles no son entidades biológicas ni paleobiológicas, aunque portan información paleobiológica y han sido generados directa o indirectamente por entidades biológicas del pasado. Esta afirmación no es trivial, como puede comprobarse por la diversidad de usos y significados que se le da al término fósil en los trabajos paleontológicos publicados en fechas recientes. Quizás pudo ser adecuado hablar de organismos fósiles o de especies fósiles, y decir que “los organismos o las especies no dejan de ser entidades biológicas por estar conservadas en las rocas”, cuando se dudaba del origen orgánico de los fósiles, de la evolución orgánica, de la importancia de los fósiles para averiguar la antigüedad relativa de los cuerpos rocosos del registro estratigráfico, o se desconocía los fenómenos de extinción biológica, pero esas afirmaciones son literalmente incongruentes con los conocimientos biológicos y paleobiológicos aceptados en la actualidad.

Los fósiles y los correspondientes organismos productores son entidades de distinta naturaleza que deben ser distinguidas entre sí en cualquier análisis o interpretación paleontológica. De manera más general, en las descripciones e interpretaciones paleontológicas, conviene discernir entre las “entidades registradas” y las entidades biológicas del pasado. 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. Tanto las entidades producidas como las entidades registradas son “entidades conservadas”, “entidades tafonómicas”, que respectivamente se encuentran en el estado de fosilización inicial y actual (Figura 2).

Por otra parte, la experiencia de que algunos restos organógenos actuales duran más que otros induce a muchos autores a considerar como evidente el carácter selectivo de los procesos de fosilización, y a suponer que algunas especies eran fosilizables, que los representantes de algunos grupos taxonómicos eran preservables en tanto que otros no lo eran. Sin embargo, parece más lógico afirmar que si los restos organógenos de una determinada clase duran más que los de otras en unas condiciones ambientales concretas es porque tienen mayor capacidad de preservación o conservación, en dichas condiciones ambientales o en otras similares, y la evidencia más fidedigna de esta mayor resistencia es el incremento en abundancia relativa de los restos más preservables o conservables. Ahora bien, si al interpretar el registro fósil se identifica la conservabilidad, la capacidad de preservación o el potencial de fosilización de los organismos o de los restos organógenos del pasado con las correspondientes frecuencias observables en el registro geológico, entonces este concepto de conservabilidad, de capacidad de preservación o de potencial de fosilización, es tautológico. En Paleontología, hacer referencia al “mayor potencial de fosilización de los más preservables, conservables, durables o mejor preservados” es un sin-sentido,

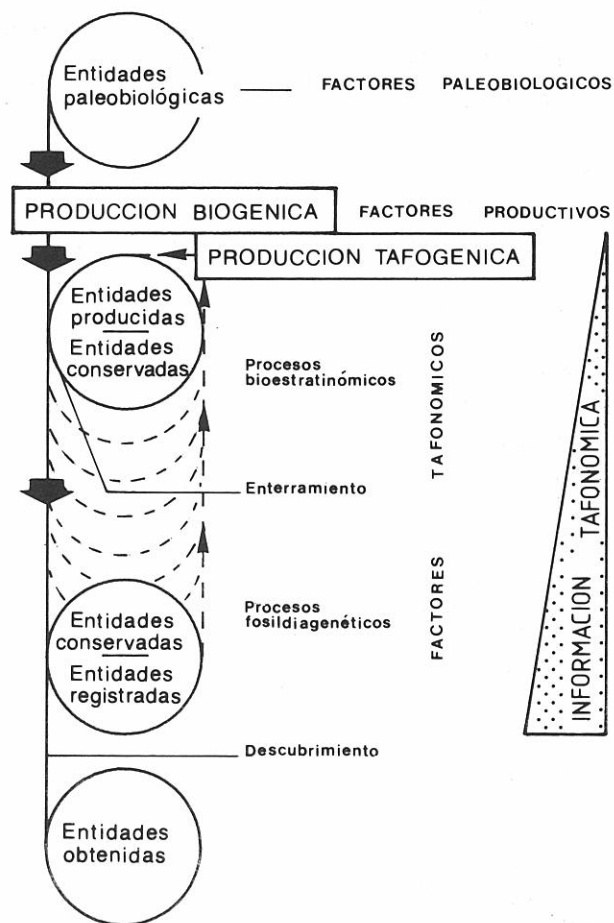


Figura 2. Desde un planteamiento sistemista y evolucionista, la fosilización es un proceso no-paleobiológico, experimentado por entidades paleobiológicas o por entidades conservadas, que no implica pérdida o disminución de la información paleobiológica. El registro fósil está constituido por entidades registradas que han sido producidas por entidades conservadas preexistentes. Una mayor o mejor conservación puede deberse a factores tafonómicos, productivos y/o paleobiológicos.

y plantea problemas epistemológicos, lógicos, teóricos y metodológicos análogos a los que se suscitaron en Paleobiología por hacer referencia a la “mayor adaptación de los más aptos” para interpretar la evolución orgánica.

Al interpretar una asociación o un yacimiento de fósiles se puede suponer que sus componentes pertenecen a los grupos tafonómicos más conservables, pero no se puede pretender explicar con estos términos la conservación diferencial que presentan. Conservación y preservación son dos términos tafonómicos que deberían ser tratados como sinónimos, para identificar el estado alcanzado por los restos y/o señales que fueron generados directa o indirectamente a partir de entidades paleobiológicas, en tanto que el término fosilización debería denotar el proceso por el cual ha sido alcanzado dicho estado (Fernández-López, 1982, p. 248). De acuerdo con esta propuesta, la conserva-

ción o preservación de un fósil es un resultado que se ha modificado durante la fosilización. En consecuencia, la conservación diferencial es un efecto, no una causa, de la fosilización. Así entendidos, los términos conservación y conservación diferencial son descriptivos, y útiles para determinar si un fósil está mejor o peor conservado que otro sin hacer referencia genética alguna. Las diferencias en cuanto al estado de conservación de los fósiles, o las variaciones laterales y verticales del registro fósil, no son sólo el resultado de los factores tafonómicos que han actuado previamente. Una mayor o mejor conservación puede deberse a factores productivos o a factores paleobiológicos, y no ha de estar necesariamente correlacionada con una mayor conservabilidad o una capacidad de conservación más alta.

En consecuencia, una vez aceptada la llamada teoría del origen orgánico de los fósiles o lo que puede ser llamado el postulado tafonómico de producción, la conservación tafonómica es una propiedad de las "entidades conservadas", de las "entidades tafonómicas", no de las entidades paleobiológicas, y carece de sentido cualquier referencia al potencial de fosilización o al estado de conservación de las entidades biológicas del pasado.

COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS ENTIDADES CONSERVADAS

Si se admite que las entidades biológicas no pueden ser reducidas a organismos, y que existen entidades biológicas de diferente nivel de organización (organismos, poblaciones y comunidades, por ejemplo), no debería excluirse la posibilidad de que las entidades paleobiológicas de diferente nivel de organización hayan podido generar distintas entidades conservadas o intervenir como agentes tafonómicos en los procesos de fosilización. Para demarcar los dominios de aplicabilidad de la Tafonomía y de la Paleobiología debe utilizarse criterios que sean congruentes con los presupuestos paleontológicos empleados. La existencia de sistemas tafonómicos jerárquicamente organizados es un presupuesto compatible con los que se utilizan en la teoría ecológica y en la teoría ecológica y en la teoría de la evolución orgánica (Fernández-López, 1984, 1988, 1989). De acuerdo con este presupuesto, el postulado tafonómico de emergencia afirma que los sistemas tafonómicos están constituidos por entidades conservadas elementales (es decir, elementos conservados) o supraelementales (como son las poblaciones tafónicas y las asociaciones conservadas). Desde un planteamiento sistemista, cada entidad conservada y su ambiente externo interactúan entre sí y constituyen un sistema tafonómico particular. La categoría de los sistemas tafonómicos depende del grado de organización de la correspondiente entidad conservada, y puede variar desde la de un sistema elemental hasta la de un tafosistema (figura 3).

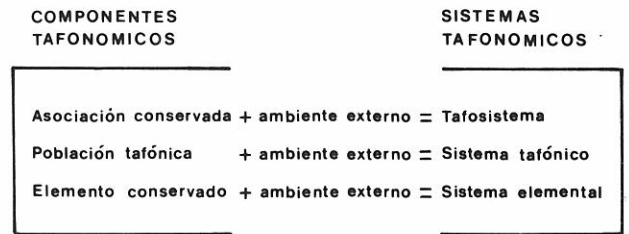


Figura 3. Relaciones entre los componentes de distinto nivel de organización de la jerarquía tafonómica, desde los elementos conservados hasta las asociaciones conservadas, y sus correspondientes sistemas tafonómicos (según Fernández López, 1988).

La composición de las entidades conservadas puede ser expresada de diferentes maneras según el nivel de abstracción considerado. Los elementos conservados o registrados son restos y/o señales (para—) taxonómicamente significativos y determinables. Cualquier elemento registrado está constituido por moléculas de una determinada clase (orgánicas y/o inorgánicas), y es posible determinar su composición química, mineralógica o petrológica, pero tales constituyentes no son fósiles si carecen de significación (para—) taxonómica. Por tanto, el estar fósil o fosilizado es una propiedad emergente, no resultante, de los elementos conservados respecto a sus componentes. Los elementos registrados son las unidades discretas de menor nivel de organización que constituyen el registro fósil. A su vez, los elementos conservados son los componentes elementales de las poblaciones tafónicas, los tafones y las asociaciones conservadas, que respectivamente poseen una composición elemental, poblacional o tafónica.

Los elementos registrados también son las unidades elementales de información taxonómica disponibles actualmente en el registro geológico. En cualquier elemento conservado es posible distinguir el conjunto de caracteres primarios u originales del conjunto de caracteres secundarios resultantes de la alteración tafonómica. La información taxonómica del registro fósil está contenida en los conjuntos de caracteres primarios individuales que poseen los elementos conservados, pero las unidades de información tafonómica no son los caracteres secundarios de los fósiles sino los grupos discretos de varios caracteres tafonómicos (primarios y secundarios). Es el conjunto de caracteres morfológicos y estructurales de un elemento conservado el que determina sus posibles funciones y su comportamiento frente a cualquier ambiente particular.

Cada población tafónica o cada tafón depende de sus componentes elementales para su existencia y propiedades, pero es un sistema integrado que posee una organización distinta a la de sus elementos constituyentes. Las interacciones entre los elementos pueden ser actuales (constantes o intermitentes) o bien potenciales; y, en este segundo sentido, dos o más elementos con-

servados son componentes de la misma población tafónica sólo en la medida en que su interacción es probable. Cada población tafónica o cada tafón debe ser concebido e investigado teniendo en cuenta las interacciones tafonómicas entre sus miembros, y no como un simple grupo de elementos coexistentes con caracteres tafonómicos primarios y secundarios similares. Desde el punto de vista que estamos defendiendo, los elementos de la misma población tafónica o del mismo tafón no son idénticos entre sí, sino únicos y distintos. Los términos población y tafón designan conceptos más abstractos que los de carácter primario o de elemento conservado, pero no son conceptos de clase convencionales y análogos a los de las unidades bioestratigráficas, por ejemplo, porque denotan entidades reales y representan un orden que es el resultado de los procesos de fosilización. Cualquier población tafónica está constituida por un grupo de elementos conservados de una clase tafonómica particular, o tafón, que interactúan entre sí y son capaces de transformarse y/o replicarse dando lugar a nuevos elementos de su misma clase.

A su vez, las asociaciones conservadas de menor complejidad están constituidas al menos por una población tafónica. Tanto las poblaciones tafónicas como las asociaciones conservadas pueden ser entendidas como grupos discretos de elementos interrelacionados, y son representables por su estructura relacional. Es la estructura integrada de relaciones entre los componentes de cualquier sistema tafonómico, elemental o supraelemental, lo que define los límites del sistema tanto desde el punto de vista geográfico como temporal.

Los caracteres estructurales de cada entidad conservada elemental o supraelemental, son el resultado tanto de las influencias externas a las que ha estado sometida como de las interacciones entre sus componentes. Cualquier entidad conservada supraelemental tiene un tamaño (número de elementos que la componen), una densidad (promedio de elementos conservados por unidad de superficie o de volumen), una diversidad (poblacional o tafónica) y una equitabilidad, una distri-

bución geográfica y una estructura temporal concretas. Estas propiedades estructurales determinan el comportamiento de cualquier entidad conservada supraelemental frente a los distintos factores ambientales y, por tanto, son propiedades o atributos que posibilitan su análisis y la representación de su estructura.

Un tercer postulado necesario para cualquier investigación tafonómica, junto a los postulados de producción y emergencia, es el de modificación. Las entidades conservadas no son inertes o pasivas, y cualquier entidad conservada está involucrada en algún proceso. La conservación tafonómica no es una propiedad estática, sino el resultado de las sucesivas modificaciones ocurridas por alteración tafonómica (Fernández-López, 1982, p. 248). Los sistemas tafonómicos, desde los elementos conservados hasta los tafosistemas, han experimentado modificaciones durante la fosilización y cuanto más reciente es el estadio considerado más diferenciados están respecto a las entidades conservadas inicialmente producidas. Los sistemas tafonómicos son sistemas físicos que poseen dos propiedades relevantes para cualquier consideración causal referente a los procesos de fosilización. Estas propiedades son la funcionalidad y la evolución.

FUNCIONALIDAD DE LOS SISTEMAS TAFONÓMICOS

La variabilidad entre los elementos conservados depende de la posesión de caracteres distintos, primarios y secundarios, así como de los distintos modos en que estos caracteres están relacionados. Cada elemento posee una composición particular y una estructura diferenciada, con caracteres funcionalmente interdependientes, pero la funcionalidad de los elementos conservados requiere de la intervención de factores intrínsecos y extrínsecos de regulación. Estos factores son los que determinan los resultados alcanzados en procesos tales como los de estabilización, transformación y replicación (Figura 4).

TAFON	Composición poblacional		Tafonización	Conservabilidad	Valencia tafónica
POBLACION	Composición elemental	Tamaño Densidad Diversidad poblacional Equitabilidad Distribución espacial Estructura temporal	Desarrollo		
ELEMENTO	Composición petrológica Composición mineralógica Composición química	Morfología (tamaño, forma, microestructura,...) Estructura temporal	Estabilización Transformación Replicación	Durabilidad Redundancia	Eficacia tafonómica
ENTIDADES	COMPOSICION	PROPIEDADES ESTRUCTURALES	PROPIEDADES FUNCIONALES (actividades)	PROPIEDADES DISPOSICIONALES (capacidad)	PAPEL TAFONOMICO (uso de la capacidad)
CARACTERES	PROPIEDADES ACTUALES				

Figura 4. Caracteres tafonómicos de las entidades conservadas de nivel de organización elemental o poblacional, agrupados según su categoría.

La **estabilización tafonómica**, entendida como el mantenimiento de un estado relativamente estable en los elementos conservados al ser sometidos a cambios ambientales, es una condición necesaria para la conservación. El uso de este concepto supone aceptar que los elementos están en equilibrio dinámico con su ambiente externo y que tienen capacidad para reaccionar frente a los cambios ambientales o de lo contrario son destruidos. La idea de estabilización tafonómica es análoga a la de homeostasis utilizada en Biología. Lo que se mantiene constante no es un parámetro o el valor de un carácter o de una propiedad, sino el conjunto de caracteres estructurales de cada elemento conservado. El mantenimiento de la composición y estructura de los elementos, así como la persistencia en ambientes que son ampliamente variables, puede lograrse por medio de dos estrategias diferentes y combinables: mediante el desarrollo de caracteres secundarios que protejan al elemento de la acción ejercida por los factores alterativos, o bien mediante la realización de funciones o actividades que amortigüen o contrarresten la acción del ambiente externo. Ejemplos de modificaciones compensatorias de este tipo son los casos de sustitución mineralógica por inversión o recristalización en los cuales aparecen nuevos constituyentes minerales termodinámicamente más estables sin que cambie la composición química de los correspondientes elementos conservados (cf. Lawrence, 1979), así como los procesos de reorientación bioestratigráfica por los cuales los elementos afectados alcanzan posiciones mecánicamente más estables, o bien los procesos de reagrupamiento que aumentan la concentración de elementos y disminuyen o inhiben la acción de algunos factores alterativos.

El término **transformación tafonómica** denota los procesos por los cuales surgen cambios en los elementos conservados, así como los resultados o efectos de dichos procesos. Los elementos pueden experimentar transformación y adquirir un nuevo estado de conservación al cambiar la naturaleza, el número o la disposición de sus caracteres (por pérdida, sustitución, adición o reordenación de éstos). Tanto los caracteres primarios como los secundarios pueden ser modificados o desaparecer durante la fosilización de un elemento, pero sólo los secundarios pueden aparecer. La modificación o desaparición de cualquiera de los caracteres de uno de estos tipos podrá estar relacionada con la adquisición de caracteres secundarios nuevos, en tanto que los nuevos caracteres secundarios adquiridos podrán estar determinados por los caracteres preexistentes. Ahora bien, aunque cabe la posibilidad de considerar la transformación de los elementos como una consecuencia de la modificación de sus caracteres, no son los caracteres aislados los que experimentan alteración tafonómica, sino los grupos discretos de caracteres de cada elemento. La modificación de los caracteres que poseen los elementos conservados puede tener distintos efectos, desde apenas perceptible hasta radical. Algunas transformaciones sólo provocan variaciones morfológicas y estructurales mínimas, pero

otras dan lugar a cambios morfológicos y de comportamiento, e incluso modifican la durabilidad y la redundancia de los elementos que las presentan. Por ejemplo, el estado de conservación de algunos restos organógenos cuaternarios es indicativo de que los elementos conservados pueden persistir, aunque transformados, más tiempo del que sugiere el valor de su vida-media experimentalmente determinado mediante simulaciones de laboratorio (cf. Kidwell, 1989, p. 16). En cualquier caso, la idea de transformación elemental no es incompatible ni contradictoria con el concepto de conservación, porque un elemento puede experimentar modificaciones y cambiar su estado de conservación mientras mantiene su composición y estructura. Por otra parte, también es importante destacar que es posible reconocer tendencias en las transformaciones experimentadas por los representantes de un mismo grupo tafonómico, y llegar a establecer el patrón de desarrollo característico de los representantes de cada tafón.

Replicación tafonómica es el proceso de producción tafogénica por el cual se generan uno o más elementos conservados a partir de otro(s) elemento(s) preexistente(s). Durante la fosilización de un determinado grupo tafonómico, la aparición de nuevos elementos puede ser por replicación simple o bien por replicación múltiple, según se generen respectivamente uno o más elementos. Como ejemplo de replicación múltiple sirven los procesos de desarticulación o de fragmentación en los que se generan dos o más elementos conservados correspondientes a un mismo ejemplar, en tanto que los procesos de reemplazamiento fosildiagenético o los de cementación de cavidades que dan lugar a pseudomorfosis son casos de replicación simple (Fernández-López, 1989, p. 31). Si un elemento conservado tiene distinta composición y estructura que el elemento original producido debe ser considerado como una réplica, como una nueva entidad, y no como una transformación de aquél. Por tanto, los procesos de replicación tafonómica no modifican necesariamente el número de evidencias relativas a cada entidad biogénicamente producida. La importancia de estos procesos reside en que suelen aumentar la variabilidad del conjunto de caracteres que poseen los representantes de cualquier grupo tafonómico, pueden dar lugar a nuevas combinaciones de caracteres primarios y secundarios, e incluso generar representantes de un nuevo grupo tafonómico que no ha sido directamente producido por una entidad paleobiológica. Si se tiene en cuenta las actividades replicativas de los elementos conservados, aunque éstos posean una duración muy breve a escala de tiempo geológico, la persistencia de un grupo tafonómico es compatible con el carácter efímero de sus elementos. Por ejemplo, la replicación temprana de restos orgánicos ha hecho posible en muchos casos la persistencia en el registro fósil de evidencias relativas a organismos carentes de partes mineralizadas.

Los análisis tafonómicos de las propiedades funcionales antes mencionadas (estabilización, transformación y replicación) pretenden describir las actividades

y el comportamiento de los representantes de cada grupo tafonómico, que se caracterizan por tener unas propiedades actuales y disposicionales concretas. En este sentido, dichas propiedades actuales de las entidades conservadas son propiedades no-disposicionales e independientes del marco de referencia espacio-temporal utilizado por el observador.

Los elementos conservados reaccionan ante los cambios ambientales, se transforman, adquieren nuevos estados de conservación y se ajustan a las nuevas condiciones ambientales o bien son destruidos. Cada elemento tiene unos límites de tolerancia máxima y mínima entre los cuales está su óptimo tafonómico frente a los diversos factores alterativos; no obstante, durante la transformación de los elementos sometidos a cambios ambientales pueden surgir modificaciones compensatorias y pueden cambiar tanto sus rangos de tolerancia como sus óptimos tafonómicos. En cualquier caso, la persistencia de un elemento sólo es posible si las condiciones ambientales no han sobrepasado sus límites de tolerancia. En consecuencia, cabe esperar que los elementos de algunos grupos tafonómicos presenten rangos de tolerancia muy amplios, y podrán ser llamados **elementos euritópicos**, en tanto que los de otros grupos tendrán rangos de tolerancia muy estrechos y se denominarán **estenotópicos**. Ahora bien, la utilización de estos conceptos tafonómicos obliga a distinguir claramente entre las propiedades funcionales, o las actividades, de las entidades conservadas y las propiedades disposicionales, como son por ejemplo la durabilidad y la redundancia.

Por durabilidad tafonómica hay que entender la capacidad de los elementos conservados para persistir en un ambiente concreto, sin transformarse en elementos de otra clase o desaparecer, cuando cambian los valores de uno o más parámetros ambientales. El término durabilidad esquelética ha sido utilizado por varios autores para denotar exclusivamente una capacidad de los restos esqueléticos (cf. Chave, 1964; Lawrence, 1979), en tanto que el concepto de durabilidad tafonómica es aplicable a cualquier elemento conservado (Fernández-López, 1982, 1984, 1989). El término durabilidad tafonómica denota una capacidad para reaccionar, transformarse y persistir como un elemento de su misma clase tafonómica, aunque sea modificado, al estar sometido a cambios ambientales. Durabilidad significa capacidad o probabilidad de persistencia de los elementos conservados, y no es sinónimo de persistencia. Aunque la durabilidad de los elementos depende de su composición y estructura no es una propiedad absoluta sino relativa a la de otros elementos. Tampoco debe confundirse con propiedades actuales como la dureza, la tenacidad o la resistencia física. La durabilidad de un elemento depende de las condiciones ambientales a las que sea sometido, y en un mismo ambiente puede ocurrir que persistan los elementos o los componentes más blandos y tenaces en tanto que son destruidos los de mayor dureza y fragilidad. Por ejemplo, en ambientes euxínicos y anóxicos los componentes y los elementos calcáreos suelen des-

aparecer antes que los fosfáticos o los orgánicos; por el contrario, en ambientes subaéreos, los restos orgánicos pueden llegar a ser totalmente destruidos cuando los inorgánicos todavía persisten. La durabilidad es una propiedad relativa a la de otros elementos y disposicional respecto a unas condiciones ambientales concretas. Además, el valor de dicha capacidad o probabilidad depende de las actividades funcionales que se realicen y no sirven para predecir cuándo será destruido un elemento conservado.

Aunque la durabilidad no es una propiedad susceptible de medición, la idea es útil en Tafonomía porque posibilita el uso del concepto relativo de grado de durabilidad de los elementos de una determinada clase o grupo tafonómico y la estimación de los valores correspondientes teniendo en cuenta sus propiedades actuales. Es posible predecir cómo variará el grado de durabilidad de los elementos de un determinado grupo tafonómico ante un cambio ambiental, y se puede averiguar si el grado de durabilidad de los representantes de un tafón es mayor o menor que el de otro, teniendo en cuenta datos obtenidos a partir del registro fósil, así como los datos obtenidos en medios actuales o por experimentación. Por ejemplo, es posible predecir y contrastar que, cuando la destrucción de los elementos conservados es por abrasión, el grado de durabilidad suele disminuir al aumentar el tamaño o al disminuir el grado de clasificación de las partículas que actúan como abrasivo. Por otra parte, los elementos más esferoidales, con microestructura de grano más fino, más compacta, y con menor cantidad de materia orgánica suelen tener mayor grado de durabilidad ante la abrasión que los discoidales, con microestructura de grano grueso y alta porosidad. No obstante, debe tenerse en cuenta que otros factores como el tamaño de los elementos, su concentración o su patrón de agrupamiento también pueden condicionar el grado de durabilidad de los representantes de un grupo tafonómico dado. En este sentido, el concepto de vida media sirve como indicador del grado de durabilidad de los elementos conservados de un determinado grupo tafonómico y ha sido utilizado por varios autores para las conchas de moluscos que se encuentran en algunos ambientes costeros actuales, entendiéndolo por "vida media" el tiempo en que solamente la mitad de un cohorte de conchas dada todavía está presente como elementos reconocibles (cf. Cummings *et al.* 1986; Davies *et al.* 1989).

El término redundancia, que significa repetición de la información contenida en un mensaje, ha sido empleado en Paleontología para denotar tanto la acción y el efecto de multiplicar las evidencias de una entidad paleobiológica como la capacidad para lograr este efecto (cf. Tasch, 1965, 1969, 1973; Lawrence, 1968). En el primer caso, entendida como una propiedad funcional, una actividad, un proceso o un resultado, es sinónimo de replicación múltiple. En el segundo caso, si es considerada como una propiedad disposicional, una capacidad o una facultad debe distinguirse entre redundancia primaria o biológica y redundancia secundaria o tafonómica. Redundancia biológica es la capa-

idad que tienen los organismos para dar lugar a evidencias múltiples de su existencia, en tanto que la redundancia tafonómica es la capacidad de los elementos conservados para repetir el mismo mensaje o dar lugar a evidencias múltiples de sus existencia (Fernández-López, 1982, 1984, 1989). La redundancia tafonómica, al igual que la replicación, no implica que cada elemento resultante sea idéntico al elemento original antes de replicarse, sino que sea de su misma clase tafonómica y (para—) taxonómicamente significativo. De acuerdo con estas ideas, la producción de un elemento conservado puede ser el resultado de la redundancia y la replicación de una entidad conservada preexistente. Este concepto de redundancia es de interés tafonómico porque a partir de él es posible estimar los diferentes grados de redundancia que poseen los representantes de los distintos grupos tafonómicos sometidos a unas condiciones ambientales concretas.

Otros problemas distintos a los de análisis de las propiedades funcionales de los elementos conservados son los referentes al uso que han hecho de sus capacidades o al papel tafonómico que ha tenido una propiedad. La capacidad de un elemento para perpetuar sus caracteres primarios, por transformación y/o replicación, está representada por su eficacia tafonómica. Se llama eficacia tafonómica al uso realizado por los elementos conservados, a la utilización que han hecho, de su durabilidad y redundancia (Fernández-López, 1989, p. 36). Algunos elementos han dado lugar a evidencias múltiples de su existencia, en tanto que otros han desaparecido sin dejar evidencia alguna. Un elemento que no haya dejado evidencias de su existencia será de eficacia nula, y los que hayan dejado más cantidad de evidencias serán de eficacia máxima. Aunque es probable que los elementos de un mismo grupo tafonómico sean diferencialmente eficaces debido a sus diferencias estructurales y de comportamiento, se puede hablar de la eficacia tafonómica de los representantes de un determinado grupo tafonómico, de la eficacia que han tenido para durar y/o replicarse. El grado de eficacia puede ser estimado por el valor de la proporción de elementos conservados tras un cambio ambiental, respecto al número total de elementos antes del cambio. Pero es importante destacar que una mayor eficacia tafonómica no garantiza una mejor conservación. Puede ocurrir que los grupos tafonómicos representados por elementos con mayor grado de durabilidad y/o redundancia en un estadio del proceso de fosilización no sean los más conservables. Por ejemplo, entre los elementos producidos por organismos de una biocenosis con abundantes crinoideos y escasas esponjas silíceas puede indentificarse al menos dos grupos tafonómicos. Si durante la fase bioestratigráfica tienden a desarticularse los restos de crinoideos en tanto que los restos de espongiarios dan lugar a pseudomorfosis por mineralización, el mayor grado de redundancia de los restos de crinoideos resultará en un aumento de las frecuencias absolutas y relativas de los elementos de ese grupo; no obstante, si más tarde son enterrado en materiales detríticos gruesos de compo-

sición silícea, los elementos correspondientes a espongiarios pueden llegar a representar el grupo tafonómico dominante en la asociación registrada (Figura 5).

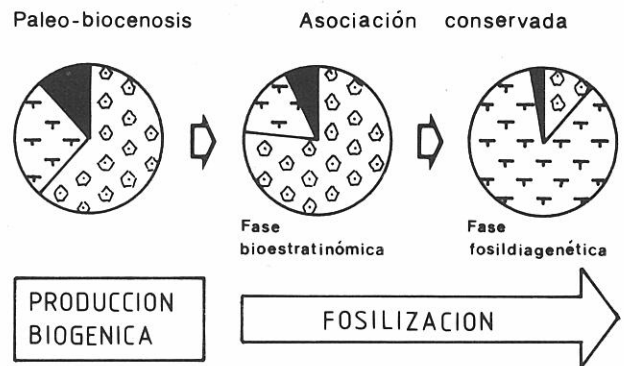


Figura 5. Ejemplo de variaciones en la equitabilidad de una asociación conservada, durante la fosilización. Los elementos correspondientes a crinoideos han sido los de máxima eficacia tafonómica durante la fase bioestratigráfica; sin embargo, en esta asociación, el grupo tafonómico correspondiente a restos de espongiarios ha sido el de mayor conservabilidad.

La eficacia tafonómica de los representantes de un grupo tafonómico que están en un ambiente particular puede ser expresada por su grado de durabilidad y redundancia, pero la eficacia tafonómica no permite interpretar la conservación diferencial entre los representantes de distintos grupos tafonómicos. Más aún, el rango de tolerancia y el grado de eficacia tafonómica de los representantes de un mismo grupo tafonómico pueden ser diferentes en los distintos lugares del área de distribución geográfica ocupada por ellos, pudiendo ser eurióticos en su ambiente óptimo y estenotópicos en otra región donde alguno de los factores limitantes ejerce la máxima influencia. La eficacia tafonómica también puede variar en un mismo grupo tafonómico que experimenta modificaciones evolutivas. Esto explica que algunos fósiles hayan podido conservarse en condiciones que sobrepasan los límites de tolerancia de los correspondientes elementos biogénicamente producidos. Por ejemplo, durante el Dogger, en la Cuenca Ibérica persistieron en condiciones subaéreas algunos moldes internos reelaborados de amonites que incluso llegaron a formar agrupamientos locales, fuera de los límites de tolerancia de las correspondientes conchas aragoníticas, antes de ser definitivamente enterrados (Fernández-López, 1985 ab).

Si se define la **valencia tafónica** como el resultado de la capacidad de cualquier tafón para conservarse en diferentes ambientes, entonces la valencia tafónica es la expresión de la conservabilidad que han tenido las distintas poblaciones de un mismo tafón cuando han estado sometidas a diferentes condiciones ambientales. Un tafón de valencia tafónica débil será aquel que sólo

ha podido afrontar pequeñas variaciones de los factores limitantes, y se podrá llamar **estenoico**. Por las mismas razones, los tafones que han sido capaces de conservarse en ambientes muy variables o diferentes se llamarán **eurioicos**. Los tafones de alta valencia tafónica podrán presentar una amplia distribución geográfica, y ser **euricoros**, en tanto que los estenoicos probablemente ocuparán áreas geográficas restringidas y serán **estenocoros**. En consecuencia, los tafones cosmopolitas tenderán a ser euricoros y eurioicos (Figura 6). Los tafones de mayor valencia son los que han tenido capacidad para conservarse en ambientes más variables o diferentes, simultáneos o sucesivos, y el uso que han hecho de esta capacidad puede no ser proporcional al valor de la extensión geográfica ocupada por ellos. Cualquier tafón cosmopolita es eurioico, pero algunos tafones eurioicos y de alta valencia pueden tener una distribución geográfica restringida. También cabe esperar que en los ambientes más variables e inestables se encuentren asociaciones conservadas dominadas por tafones de valencia tafónica más alta y eurioicos, en tanto que los estenoicos de menor valencia habrán sido eliminados.

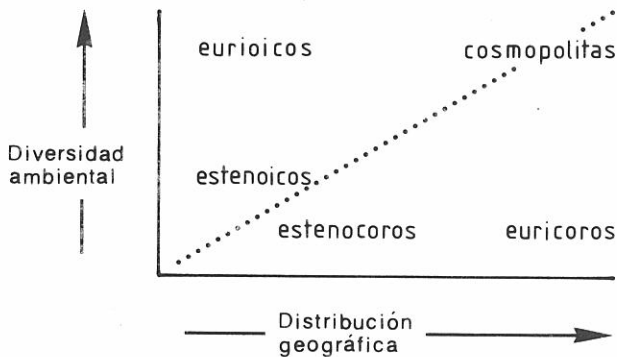


Figura 6. Los tafones más cosmopolitas, que tienen una distribución geográfica más amplia y son euricoros, han sido capaces de conservarse en ambientes muy variables y diferentes, son eurioicos y de valencia tafónica alta. Los tafones estenocoros, que tienen una distribución geográfica restringida, pueden ser estenoicos y de baja valencia tafónica cuando sólo han podido afrontar pequeñas variaciones de los factores limitantes, o bien eurioicos y de alta valencia si han sido capaces de conservarse en ambientes muy variables o diferentes. Por tanto, los tafones más cosmopolitas no son necesariamente los de mayor valencia tafónica.

En definitiva, la valencia tafónica permite caracterizar a los tafones, pero el concepto de valencia tafónica no sirve para explicar la distribución geográfica de los elementos conservados o del tafón. Estos conceptos tafonómicos de eficacia y de valencia sirven para plantear problemas referentes a los factores que permiten a un tafón conservarse en un área o región concreta, son conceptos que sirven para tratar problemas

de conservabilidad y por ello son de particular interés en los análisis de tafosistemas.

En Tafonomía, el término conservabilidad debe significar la probabilidad de que una determinada entidad producida sea registrada (Fernández-López, 1982, p. 248). La conservabilidad tafonómica no puede ser reducida a un concepto cualitativo, como es el concepto de durable o resistente utilizado por algunos autores para distinguir entre especies, organismos o restos preservables y no-preservables. Se trata de una propiedad relativa y disposicional de cada tafón, que ha de ser comparada respecto a un ambiente, o conjunto de ambientes, que temporalmente abarca desde la aparición de la entidad hasta la obtención actual de evidencia registradas. Si la conservabilidad es entendida exclusivamente como una propiedad relativa y disposicional de las poblaciones tafónicas o de los tafones, no de los elementos conservados, entonces el concepto de conservabilidad deja de ser tautológico. De acuerdo con este significado, tanto la eficacia tafonómica como la conservabilidad dependen de la durabilidad y de la redundancia, pero no están vinculadas entre sí por una relación de causalidad. Los valores de las propiedades disposicionales y funcionales de los elementos conservados pueden ser estimados en términos probabilísticos teniendo en cuenta sus propiedades estructurales y las condiciones ambientales, pero no ocurre igual con la conservabilidad. Los elementos que alcanzan mayor eficacia tafonómica en unas condiciones ambientales concretas no son necesariamente los representantes de aquellos grupos tafonómicos que logran valores de conservabilidad más altos. Cualquier modificación tafonómica que represente un incremento en conservabilidad implica un aumento de eficacia tafonómica, pero una mayor eficacia puede no estar asociada a un incremento en conservabilidad. La conservación de los elementos de un determinado grupo tafonómico no se debe a sus propiedades actuales, ni es el resultado de su durabilidad y su redundancia, sino de las transformaciones y/o replicaciones ocurridas. Los caracteres primarios, la información taxonómica, y el propio grupo tafonómico han permanecido debido a los procesos de transformación y/o replicación experimentados por los elementos conservados, no por la persistencia o la estabilización de los elementos biogénicamente producidos.

Con este nuevo planteamiento tafonómico no se excluye la posibilidad de que algunos restos y/o señales biogénicamente producidos hayan podido mantener su composición y estructura original, pero se acepta tanto la posibilidad de integración funcional de los elementos conservados como su posible filiación evolutiva.

EVOLUCIÓN DE LOS SISTEMAS TAFONÓMICOS

Las entidades conservadas no son simples conjuntos de componentes o de caracteres que funcionan. Entre las propiedades de los sistemas tafonómicos también

deben ser consideradas las relaciones e interrelaciones entre las entidades y su ambiente externo. Cualquier entidad conservada es un conjunto integrado de funciones, resultantes de relaciones e interrelaciones entre los componentes de la entidad y el ambiente externo, que responde a unos requisitos concretos. Cada sistema tafonómico ha de tener una estructura organizada de manera que ejecute funciones particulares que le permitan continuar existiendo frente a los factores potencialmente destructivos. Las entidades conservadas persisten o duran si tienen actividades funcionales, aunque dichas actividades no garantizan su persistencia o su conservación. Sólo persisten algunas de las entidades conservadas que realizan actividades funcionales.

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

Cualquier entidad conservada que persiste durante un intervalo temporal tiene una historia, si además cambian los valores de sus propiedades se puede decir que se transforman físicamente, se desarrolla, y posee una estructura temporal. Al hablar de evolución tafonómica no queremos referirnos a existencia histórica, transformación, desarrollo, o evolución física (cf. O'Grady y Brooks, 1988). Lo que ha experimentado evolución tafonómica no sólo ha de tener existencia propia, estructura temporal y componentes transformados, sino también descendientes modificados. En consecuencia, los caracteres primarios y secundarios de un elemento, o los elementos conservados, no pueden estar sometidos a evolución tafonómica, pero algunos grupos tafonómicos sí pueden haber experimentado modificaciones evolutivas y haber dado lugar a nuevos grupos tafonómicos, de composición y estructura tafonómica diferente, que poseen distinta conservabilidad. Es durante la actividad replicativa de los elementos conservados cuando surgen las diferencias entre los componentes de las poblaciones tafónicas o de los tafones. Lo que evoluciona son las poblaciones tafónicas o los tafones. La evolución tafonómica consiste en la modificación de la composición elemental de las poblaciones tafónicas o los tafones, debido a la intervención de factores intrínsecos y extrínsecos. Estos factores tafonómicos han debido variar durante el Fanerozoico a consecuencia de la evolución orgánica, pero la evolución tafonómica no es una consecuencia de la evolución orgánica, ni es un proceso necesariamente experimentado por cualquier grupo tafonómico o tafón.

De las ideas anteriores se sigue que los caracteres morfológicos de los elementos conservados son insuficientes para explicitar el significado del término tafón; además de los criterios morfológicos, se requieren criterios estructurales y genéticos. La aparición de nuevos grupos tafonómicos se denomina tafonización y es lo que posibilita la demarcación de los tafones. Cada tafón es una unidad histórica concreta, con límites espacio-temporales distintos a los de las correspondientes entidades paleobiológicas. De acuerdo con un planteamiento estructuralista-histórico, el cambio evolutivo es cambio estructural, con el consiguiente cambio funcional si ocurre. Por tanto, un tafón es un grupo de elementos o de poblaciones tafónicas estructuralmente distinto y, como consecuencia posible pero no necesaria, funcionalmente diferente. Además de la semejanza estructural entre los elementos, el concepto de tafón está basado en la sucesión de dos o más generaciones que producen elementos semejantes. Cada tafón está constituido por una o más poblaciones tafónicas que poseen un papel tafonómico particular, y cuyos elementos se distinguen de los de otros grupos por su composición y estructura.

Después de ser producida, cualquier entidad conservada ha experimentado modificaciones en su composición, estructura y/o ubicación espacio-temporal, puede haber dado lugar a otras evidencias de su existencia o puede haber sido destruida. En principio, todas las partes de un elemento conservado, todos los elementos de una asociación conservada, 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 conservado ha podido experimentar modificaciones en su composición, estructura y/o ubicación espacio-temporal cabe distinguir los siguientes: biodegradación-descomposición, carbonificación, encostramiento, relleno sedimentario, mineralización (permineralización, concreción, cementación de cavidades, recristalización, inversión, reemplazamiento), abrasión, bioerosión, disolución, maceración, distorsión, necrocinesis y desplazamientos fosildiagnéticos (reorientación, desarticulación, dispersión, reagrupamiento, remoción).

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

tafonómica no actúa como un simple tamiz, filtro o criba de los elementos producidos, ni es un agente o una fuerza destructiva. Además, el concepto de factor tafonómico limitante no debe ser restringido a los factores físicos, químicos y/o biológicos. Las interacciones o coacciones entre entidades conservadas también influyen en la distribución y abundancia relativa de los elementos. De manera más general, las modificaciones experimentadas por una entidad conservada pueden haber influido sobre las características de las entidades paleobiológicas, en la producción de entidades conservadas, así como en la composición y estructura de otras entidades conservadas. Por ejemplo, un aumento en la concentración de restos esqueléticos puede influir en la composición y estructura de una comunidad bentónica al cambiar las características del substrato, pero también puede influir en la conservabilidad de los elementos asociados, al aumentar la estabilidad del substrato, al inhibir la actividad de los organismos bioturbadores por ejercer mayor resistencia a la penetración, o al favorecer la formación de concreciones.

Por otra parte, desde el punto de vista que estamos defendiendo, también es posible discernir entre los factores tafonómicos alterativos y los factores tafonómicos conservativos, teniendo en cuenta sus efectos sobre las entidades conservadas (Fernández-López, 1989, p. 36). Los factores alterativos influyen en las propiedades funcionales de los elementos conservados, que incluso pueden llegar a ser destruidos, así como en la distribución geográfica de los tafones; en tanto que los factores conservativos promueven la aparición de modificaciones conservativas, de modificaciones que favorecen la durabilidad y/o la redundancia de los elementos ante los cambios ambientales. La variabilidad de las entidades conservadas cambia debido a la introducción de novedades y/o por alteración tafonómica de las variantes existentes. En la evolución orgánica las novedades surgidas corresponden a mutaciones y adaptaciones, en tanto que las novedades aparecidas durante la fosilización provienen de la producción tafogénica y la alteración tafonómica. Las propiedades funcionales de las entidades conservadas dependen, o son un efecto de, las propiedades estructurales. Y el papel tafonómico desempeñado por cada entidad conservada es el resultado de las interacciones que haya mantenido con el ambiente externo. Pero lo que determina el comportamiento de cada entidad conservada es un complejo de condiciones actuales resultantes de las modificaciones tafonómicas previamente ocurridas. Por tanto, en los análisis e interpretaciones tafonómicas debería distinguirse entre los cambios de composición y estructura, los cambios de comportamiento o de función, y las modificaciones evolutivas.

Alteración tafonómica no significa destrucción de entidades conservadas, sino interacción entre éstas y su ambiente externo que da lugar a conservación diferencial. La alteración tafonómica es un proceso en el que influyen no sólo los agentes físicos, químicos y biológicos del ambiente externo sino también las propie-

dades actuales de las entidades conservadas. Los resultados de la fosilización no están determinados por el ambiente externo, ni por la naturaleza de los organismos productores o de los elementos producidos. Más bien se podría afirmar que las características estructurales y funcionales, así como el papel de los representantes de cada grupo tafonómico, han variado debido a que la alteración tafonómica ha favorecido la persistencia de los elementos de mayor eficacia.

Cualquier entidad conservada ha experimentado algún grado de alteración tafonómica. La fosilización es un proceso en el que cada vez es menor la probabilidad de recuperar o recobrar el estado inicial. Ahora bien, el grado de modificación alcanzado durante la fosilización no ha de ser necesariamente proporcional a la antigüedad de dichas entidades; por ejemplo, se conocen algunos ejemplares paleozoicos que todavía tienen evidencias de la coloración de sus correspondientes elementos producidos, en tanto que muchos restos organógenos cuaternarios ya no poseen evidencias de la coloración original. Sin embargo, la fosilización no es al azar. La diversidad de interacciones entre las entidades conservadas y su ambiente externo posibilita que la alteración tafonómica promueva cambio o constancia, según cambie o no el ambiente y, en caso de cambiar, según la naturaleza del cambio. Si las relaciones entre las entidades conservadas y su medio se mantienen estables, la fosilización es normalizadora; pero si las interacciones entre las entidades y el ambiente cambian en una misma dirección o se diversifican, entonces la fosilización será respectivamente direccional o disruptiva (Fernández-López, 1982, p. 248; 1986, p. 35). Aunque la producción biogénica de variabilidad tafonómica puede ser injustificada o aleatoria respecto a la alteración tafonómica, esto no implica el carácter injustificado o aleatorio de la producción tafogénica. Es cierto que la producción tafogénica de variabilidad, y en particular la surgida por replicación, no está causada por las necesidades de los elementos conservados o por la naturaleza del ambiente externo; no obstante, la alteración tafonómica puede incrementar la conservabilidad de las poblaciones tafónicas o de los tafones, cuando la producción tafogénica de variabilidad es canalizada en la dirección de la conservabilidad.

Desde este punto de vista, la fosilización no consiste en el aislamiento de los restos o en la inhibición de los factores alterativos. La fosilización y las consiguientes modificaciones ocurridas resultan de la interacción de dos procesos relacionados: la producción de variabilidad tafonómica, biogénica y tafogénica, y la regulación de dicha variabilidad por alteración tafonómica. La fosilización puede ser entendida como un proceso capaz de incrementar la información tafonómica, que no implica pérdida o disminución de la información paleobiológica.

CONSECUENCIAS RESPECTO A LA NATURALEZA DEL REGISTRO FÓSIL

La idea de conversabilidad implica que los componentes del registro fósil sólo representan un subconjunto de las posibilidades que han tenido las entidades producidas para dejar evidencias de su existencia. En algunos casos no hubo producción tafogénica, ni biogénica, y en otros han sido destruidas las entidades conservadas. Además, la diversidad tafonómica del registro fósil presenta otras restricciones debidas tanto a las actividades funcionales y evolutivas que han sido realizadas por las entidades conservadas como a los factores ambientales que han intervenido. Por ejemplo, los moldes internos reelaborados de ammonites que hemos mencionados antes presentan propiedades relacionadas con acontecimientos históricos sucesivos ocurridos durante la fosilización. Dichos elementos heredaron unos caracteres primarios del organismo productor, como son la forma geométrica de la concha y su ornamentación, heredaron unos caracteres secundarios de las conchas que fueron producidas y enterradas, como son la forma geométrica y la ornamentación del relleno sedimentario que constituye el molde, y adquirieron una faceta o un surco anular de desgaste durante el desenterramiento y desplazamiento sobre el substrato antes de ser definitivamente enterrados (figura 7). Pero estos últimos caracteres secundarios adquiridos no se han originado en representantes de un mismo tafón. Las conchas biogénicamente producidas y los correspondientes moldes internos reelaborados representan tafones distintos, que difieren en su capacidad de desarrollo entre otras cosas (figura 8). Desde el punto de vista tradicionalmente utilizado en Tafonomía se podría pensar que cada uno de estos caracteres, primarios y secundarios, ha sido causado por el desarrollo o la transformación del organismo muerto original; sin embargo, esta interpretación no sería exactamente cierta, porque las respectivas causas no han sido contingentes, ni han afectado a un elemento de la misma composición y estructura.

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

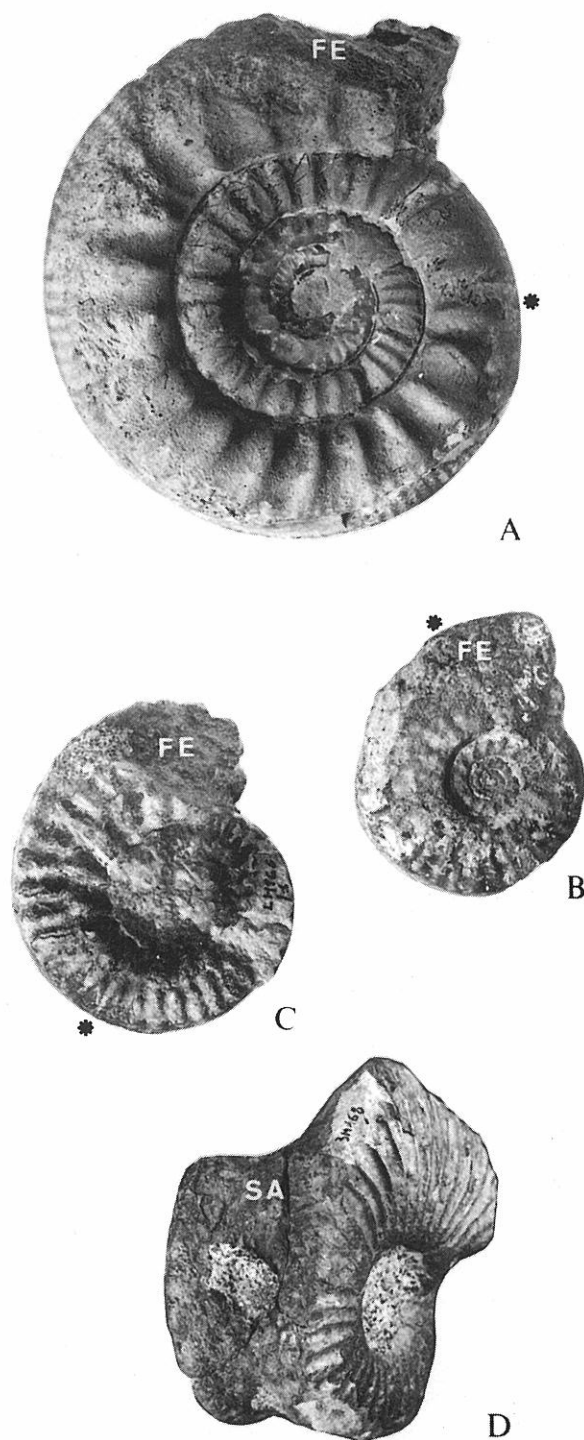


Figura 7. Ejemplares reelaborados que presentan una faceta elipsoidal de desgaste en el último cuarto de espira conservada (FE) o un surco anular de desgaste (SA). A) *Subgrossouvria recuperoi* (Gemellaro), Calloviense, Casas de Bucar (Teruel). Ejemplar CB164/3. B) *Ludwigella* sp., Aalenense superior, Pinilla del Campo (Soria). Ejemplar 4PV/5. C) *Chanasia* sp. Calloviense, La Olmeda (Cuenca). Ejemplar LM166/1. D) *Macrocephalites* sp., Calloviense inferior, Moscardón (Teruel). Ejemplar 3M168/4. Todos los ejemplares a tamaño natural. El límite entre la cámara de habitación y el fragmocono está indicado con un asterisco.

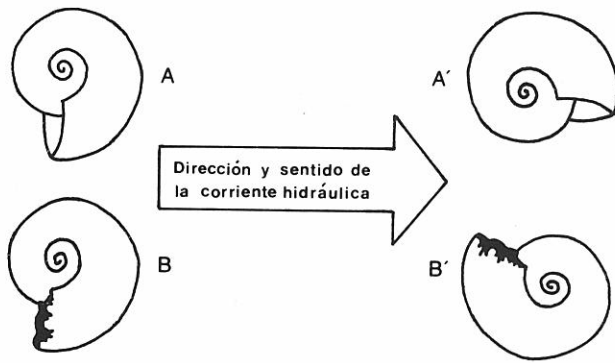


Figura 8. Proceso de reorientación diferencial entre las conchas (A) y los moldes internos (B) de ammonites, desde posiciones inestables hasta posiciones de mayor estabilidad mecánica (A' y B' respectivamente), por intervención de corrientes hidráulicas unidireccionales (según Fernández López, 1985a). La adquisición de surcos anulares de desgaste o de facetas elipsoidales de desgaste, localizadas en el último cuarto de espira conservada, ha sido el resultado de la orientación preferente que presentaban los moldes internos durante la reelaboración debido a corrientes hidráulicas unidireccionales. Teniendo en cuenta que la orientación diferencial de las conchas respecto a los moldes es diametralmente opuesta en dichas condiciones ambientales, estos caracteres secundarios sólo han podido ser adquiridos por los moldes internos reelaborados, no por las conchas resedimentadas.

de fósiles en un cuerpo rocoso concreto es más alta para los restos de algunos organismos del pasado que para los de otros, o si las evidencias de algunos grupos taxonómicos son muy improbables o prácticamente imposibles. Pero desde este punto de vista no tiene sentido afirmar que el registro fósil o cualquiera de sus componentes es incompleto o parcial respecto a las entidades biológicas del pasado, porque no está en la relación de parte con aquéllas.

Es cierto que hasta los caracteres primarios de los fósiles mejor conservados sólo representan una pequeña fracción de los caracteres anatómicos de los correspondientes organismos productores, o que las mejores asociaciones conservadas sólo representan parte de una o más paleobiocenosis, pero cualquier entidad conservada posee caracteres primarios, heredados de las correspondientes entidades paleobiológicas productoras, y caracteres secundarios que han sido adquiridos durante la alteración tafonómica. La información paleobiológica que hay en el registro fósil puede ser parcial o estar sesgada respecto a la información paleobiológica original, pero dicha información no tiene existencia propia y, durante la fosilización, las entidades conservadas supraelementales pueden haber experimentado incrementos tanto en la abundancia como en la diversidad de sus componentes. Las restricciones del registro fósil

han afectado a la posible variabilidad tafonómica, a la variabilidad de los conjuntos de caracteres primarios y secundarios, no a la variabilidad paleobiológica. La diversidad y el orden alcanzado por el registro fósil durante la fosilización es el resultado de procesos no-paleobiológicos, con modificaciones sucesivas, en los cuales algunos grupos tafonómicos han derivado de otros preexistentes. La producción tafogénica y la alteración tafonómica hacen que la fosilización, en vez de ser un proceso paleobiológico destructivo, sea un proceso tafonómico negentrópico que no implica pérdida o disminución de la información paleobiológica y en el cual se incrementa la información tafonómica.

Por otra parte es importante destacar que el registro fósil y el registro estratigráfico son de distinta naturaleza, dissociables entre sí, y deben ser independientemente interpretados (Fernández-López, 1986, 1987). Uno de los principales factores 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/subsistencia; a su vez, la dinámica de sedimentación de una cuenca ha podido influir significativamente en la conservación diferencial de las entidades producidas. 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 memorizada en ellas. Un cuerpo rocoso sin fósiles no es evidencia de un ambiente abiótico del pasado; ni un cuerpo rocoso fosilífero implica que en el correspondiente ambiente sedimentario, o en otros ambientes simultáneos, existieran las entidades paleobiológicas productoras de los restos y/o señales registrados en él. El registro fósil y el registro estratigráfico deben ser considerados como los dos componentes que integran el registro geológico, pero su continuidad/discontinuidad no ha de ser necesariamente coincidente.

CONCLUSIONES

Mediante tres postulados principales es posible desarrollar un sistema conceptual distinto al tradicionalmente utilizado en Tafonomía. El concepto de producción tafogénica, y en particular el de replicación, así como los conceptos de tafón y alteración tafonómica proporcionan los fundamentos para interpretar los mecanismos de lo que puede ser llamado la Historia Natural de registro fósil.

BIBLIOGRAFIA

- Behrensmeyer, A. K. and Kidwell, S.M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiolog*, **2**, 105-119.
- Brett, C. E. and Baird, G. C. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaaios*, **1**, 207-227.
- Chave, K. E. 1964. Skeletal durability and preservation. En: *Approaches to Paleocology* (Eds. J. Imbrie and Newell). J. Wiley & Sons, New York, 377-387.
- Cummins, H. Powell, E. N., Stanton, R. J. Jr. and Staff, G. 1986. The rate of taphonomic loss on modern benthic habitats: how much of the potentially preservable community is preserved? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **52**, 291-320.
- Davis, D. J., Powell, E. N. and Stanton, R. J. Jr. 1989. Taphonomic signature as a function of environmental process: shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet on the Texas coast. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **72**, 317-356.
- Dodd, J.R. and Stanton, R. J. 1981. *Paleoecology, concepts and applications*. John Wiley & Sons, New York, 1-559.
- Fernández López, S. 1982. La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* (Geol.), **79** (1981), 243-254.
- Fernández López, S. 1984. Nuevas perspectivas de la Tafonomía evolutiva: tafosistemas y asociaciones conservadas. *Estudios Geológicos*, **40** (1983), 215-224.
- Fernández López, S. 1985a. Criterios elementales de reelaboración tafonómica en ammonites de la Cordillera Ibérica. *Acta Geológica Hispánica*, **19** (1984), 105-116.
- Fernández López, S. 1985b. Séquences sédimentaires et séquences taphonomiques. *Strata*, **2**, 116-122.
- Fernández López, S. 1986. Sucesiones paleobiológicas y sucesiones registráticas (nuevos conceptos paleontológicos). *Revista Española de Paleontología*, **1**, 29-45.
- Fernández López, S. 1987. Unidades registráticas, Biocronología y Geocronología. *Revista Española de Paleontología*, **2**, 65-85.
- Fernández López, S. 1988. La Tafonomía: un subsistema conceptual de la Paleontología. *Coloquios de Paleontología*, **41** (1986-1987), 9-34.
- Fernández López, S. 1989. La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles. En: *Nuevas tendencias: Paleontología* (Ed. E. Aguirre). Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 25-45.
- Graham, R. W. and Kay, M. 1988. Taphonomic comparisons of cultural and noncultural fauna deposits at the Kimmswick and Barhart sites, Jefferson County, Missouri. *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences*, **33**, 227-240.
- Janin, B.T. 1983. *Osnovy Tafonomii. Nedra, Moscu*, 1-184.
- Kidwell, S. M. 1989. Stratigraphic condensation of marine transgressive records: origin of major shell deposits in the Miocene of Maryland. *Journal of Geology*, **97**: 1-24.
- Kidwell, S. M., Fürsich, F. T. and Aigner, Th. 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentration. *Palaaios*, **1**, 228-238.
- Kidwell, S. M. & Behrensmeyer, A. K. 1988. Overview: ecological and evolutionary implications of taphonomic processes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **63**, 1-14.
- Lawrence, D. R. 1968. Taphonomy and information losses in fossil communities. *Bulletin of the Geological Society of America*, **79**, 1.315-1.330.
- Lawrence, D. R. 1979. Taphonomy. En: *The Encyclopedia of Paleontology* (Eds. R. W. Fairbridge and D. Jablonski). Hutchinson & Ross, Stroudsburg, 793-799.
- Müller, A. H. 1979. Fossilization (Taphonomy). En: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part A, Introduction (Eds. R. A. Robinson and C. Teichert). Geological Society of America & University of Kansas Press, Boulder, Colorado, A2-A78.
- O'Grady, R. T. and Brooks, D. R. 1988. Teleology and Biology. En: *Entropy, Information and Evolution* (Eds. B. H. Weber, D. J. Depew and J. D. Smith). Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, 285-316.
- Shipman, P. 1981. *Life history of a fossil* An introduction to Taphonomy and Paleocology. Harvard University Press, Cambridge, 1-222.
- Tasch, P. 1965. Communications theory and the fossil record of the Invertebrates. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, **68**, 322-329.
- Tasch, P. 1969. Information theory applied to Invertebrate fossils. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences*, **72**, 195-202.
- Tasch, P. 1973. *Paleobiology of the Invertebrates*. Data retrieval from the fossil record. John Wiley & Sons, New York, 1-975.
- Valentine, J. W. 1989. How good was the fossil record? Clues from the Californian Pleistocene. *Paleobiology*, **15**, 83-94.
- Wilson, M. V. H. 1988. Taphonomic processes: information loss and information gain. *Geoscience Canada*, **15**, 131-148.