

2. La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles

Sixto Fernández López
Opto. de Paleontología
Universidad Complutense de Madrid
Instituto de Geología Económica. CSIC
28040 Madrid

Introducción

El término *fossilis*, derivado del verbo *fodere* (excavar), es un adjetivo latino que fue utilizado hasta finales del siglo XVI para calificar cualquier objeto extraído de la tierra: minerales, concreciones, restos de organismos, utensilios prehistóricos... De este adjetivo derivaron el sustantivo latino *fossilia* y, a su vez, el sustantivo «fósil». Durante los siglos XVII y XVIII, la problemática principal del estudio de los fósiles no consistía sólo en desarrollar la llamada teoría del origen orgánico, sino también en discriminar entre una amplia gama de «objetos fósiles» aquellos que eran realmente de origen orgánico (cf. Rudwick, 1985).

Durante el siglo XIX, a medida que eran descubiertas algunas limitaciones y errores de los problemas e interpretaciones relativas al «origen de la vida», las investigaciones biológicas y paleontológicas se centraron cada vez más en las entidades materiales, en los organismos. Este cambio metodológico también afectó a la concepción que se tenía de los fósiles. Muchos autores utilizaron el término fosilización para referirse a los procesos experimentados por organismos del pasado, desde su muerte hasta el estudio en el laboratorio de lo que queda de ellos, en vez de hacer referencia a la vida del pasado. Los fósiles eran considerados cuerpos o vestigios de cuerpos organizados, enterrados en las capas terrestres; y el término fosilización era utilizado para denotar los cambios por los cuales un cuerpo viviente y animado ha pasado de una época a otra. La fosilización era entendida como una clase de fenómeno por el cual un cuerpo organizado pierde más o menos su naturaleza primitiva y normal para convertirse en una sustancia nueva que, bajo la forma de cuerpo organizado, presenta caracteres de composición química o de estructura más o menos diferentes respecto a los del cuerpo original (d'Orbigny, 1849, p. 51). Por analogía con las pseudomorfosis minerales, algunos autores utilizaron los términos «zoo-morfosis» y «fitomorfosis» para referirse a los fósiles (Trabuco, 1887, en Deecke, 1923, p. 5). Durante el siglo XIX, la tendencia general consistió en restringir el término fósil a los restos de organismos del pasado, o a las huellas de su actividad, que han sido conservados en las rocas por procesos naturales; según esta idea, cualquier fósil constituye un relicto más o menos completo de un organismo del pasado. Pero la tendencia materialista en las investigaciones relativas a la fosilización también llevó hasta el extremo de aceptar que los fósiles son de naturaleza orgánica. Así, por ejemplo, con el término fosilización se hizo referencia a «las diferentes modificaciones que experimentan los cuerpos de los organismos durante su estancia en las rocas de la tierra» (D'Archiac, 1869, en Müller, 1979, p. 3). «Muchos organismos no han pasado al estado fósil, han desaparecido... Se llama fósiles a los restos o

improntas de plantas y de animales, amortajados en las capas terrestres antes del comienzo del período geológico actual, y que se han conservado en ellas» (Zittel-Barrois, 1883, p. 1).

En el último siglo, la mayoría de los paleontólogos han concedido la máxima importancia a los problemas paleobiológicos y bioestratigráficos; en tanto que los temas relativos al «origen y naturaleza de los fósiles» parecen haber perdido la relevancia que tuvieron, o han sido relegados a los fósiles «problemática». A menudo se ha olvidado que el origen orgánico de cualquier fósil sólo puede ser inferido teniendo en cuenta los resultados de la fosilización; y no es difícil encontrar trabajos publicados en los que se acepta, implícita o explícitamente, la naturaleza orgánica de los fósiles. En general, los fósiles y la fosilización han sido tratados respectivamente como estados y procesos experimentados por los organismos, el polen o cualquier tipo de materia orgánica. Y, por la diversidad de presupuestos tácitamente utilizados, al término fósil se le han atribuido significados muy diferentes. En consecuencia, no es de extrañar que algunos autores hayan entendido el estudio de la fosilización como una tarea paleoecológica (cf. Craig, 1966; Cloud, 1959), que el enterramiento haya sido considerado como el mejor criterio para demarcar los procesos de fosilización, e incluso que el significado de los términos fósil y fosilización haya sido restringido a los estados y procesos ocurridos después del enterramiento (cf. Efremov, 1950, p. 109; Brower, 1967, p. 15). Es cierto que el término «tafonomía» significa «las leyes del enterramiento», pero esta significación sólo es válida desde el punto de vista etimológico. Efremov llamaba enterramiento a la transición de los restos orgánicos desde la biosfera a la litosfera. Años más tarde, gracias a los avances logrados en la Teoría de Sistemas y en la Teoría de la Información, ha sido posible plantear problemas de «transmisión de información desde la biosfera a la litosfera» (cf. Tasch, 1973, 1969, 1965; Beerbower and Jordan, 1969). Y, de manera más general, numerosos aspectos relacionados con la transferencia de materia y/o información paleobiológica a la litosfera son tratados en las investigaciones paleontológicas actuales. Ahora bien, con el desarrollo de la Teoría sintética de la evolución y la aceptación unánime del origen orgánico de los fósiles, se ha llegado al extremo de presuponer que los fósiles son de naturaleza orgánica, que la fosilización consiste en la transición desde el estado vivo al estado fósil, y que este cambio de estado ha sido experimentado por entidades biológicas históricas de diferente nivel de organización (organismos, poblaciones, comunidades, ecosistemas...). Sin embargo, dichos presupuestos no están justificados por la llamada teoría del origen orgánico de los fósiles, por la teoría de la evolución orgánica, o por los recientes avances de la teoría ecológica.

El objetivo principal del presente trabajo es exponer varios conceptos que pueden ser útiles para el desarrollo de una teoría de la fosilización, y que contribuyen a la resolución de algunos problemas teóricos de la Paleontología aludidos en los párrafos anteriores de esta introducción.

1. La materia fósil, su organización y su modificación

Por razones metodológicas, el objeto de estudio de cualquier investigación tafonómica debe ser algo real o material. Pero, si son analizados los objetos considera-

dos en la actualidad como fósiles, se puede afirmar que tales objetos no están constituidos necesariamente por materia orgánica. Lo que puede ser llamada materia fósil no es un tipo de materia orgánica. La distinción entre materia orgánica y materia inorgánica no sirve como criterio para demarcar el concepto de fósil. Y, además de la ausencia de materia orgánica en la constitución de numerosos fósiles, cualquiera de ellos carece de las características diagnósticas de las entidades biológicas como son, por ejemplo, el metabolismo o la viabilidad (cf. *Rolfe and Brett, 1969*, p. 220). En consecuencia, la materia fósil no es un tipo de, o lo mismo que, la materia orgánica o la materia viva; y las entidades que llamamos fósiles no son entidades biológicas.

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

La introducción del concepto de organización en Tafonomía lleva a considerar las entidades conservadas como sistemas, como conjuntos integrados, de funciones. Las diferentes estructuras de cualquier entidad conservada no son independientes, las modificaciones de unas repercuten en las otras, y la existencia de una entidad conservada no sólo depende de la realización de ciertas funciones sino también de la coordinación entre ellas. Este es el principio de totalidad de cualquier sistema. El logro de la fosilización, la conservación, sólo es posible por el equilibrio entre las partes encargadas de estas funciones y las condiciones exteriores. La Tafonomía debe estudiar la composición y la estructura de las entidades conservadas, y los procesos de producción y modificación de tales entidades. En contra de lo que podría parecer desde un punto de vista nominalista, el concepto de conservación tafonómica no es incompatible con un planteamiento dinamicista. El mantenimiento de una(s) propiedad(es) por una entidad conservada puede ocurrir mientras dicha entidad experimenta modificaciones. Un postulado necesario en cualquier investigación tafonómica es que las entidades conservadas no son inertes o pasivas, sino que

por el contrario cualquier entidad conservada está involucrada en algún proceso. Esta es una concepción dinamicista de los fósiles, según la cual las entidades conservadas son sistemas organizados que han podido experimentar procesos evolutivos y que son susceptibles de integración en sistemas más complejos.

La existencia de sistemas tafonómicos jerárquicamente organizados es un presupuesto lógico que ya hemos tratado en otros trabajos (Fernández López, 1984, 1988). Los componentes de tales sistemas tafonómicos son entidades conservadas elementales (es decir, elementos conservados) o supraelementales (a saber, poblaciones tafónicas o asociaciones conservadas; cf. Fig. 1). Por tanto, en Tafonomía se dispone de conceptos peculiares y distintivos que no son reducibles a conceptos biológicos, sedimentológicos o físico-químicos. Las moléculas orgánicas, o las partículas de las rocas, del registro geológico pueden ser tratadas como entidades conservadas si son (para-)taxonómicamente significativas y han sido generadas en última

COMPONENTES TAFONÓMICOS				SISTEMAS TAFONÓMICOS	
Asociación conservada	+	ambiente externo	=	Tafosistema	
Población tafónica	+	ambiente externo	=	Sistema tafónico	
Elemento conservado	+	ambiente externo	=	Sistema elemental	

Fig. 1. Relaciones entre los componentes de los distintos niveles de organización de la jerarquía tafonómica, desde los elementos conservados hasta las asociaciones conservadas, y sus correspondientes sistemas tafonómicos.

instancia por alguna(s) entidad(es) biológica(s) del pasado. Pero cualquier entidad conservada se distingue de otros objetos del registro geológico por su organización, y su existencia actual implica unas exigencias funcionales: la necesidad de producción, de acumulación, y de modificación, entre otras funciones que pueden ser inferidas en cada caso particular. Además, debe tenerse en cuenta que cualquier partícula del registro geológico que reúna estas condiciones no ha de ser necesariamente un elemento conservado, puede tratarse de una entidad conservada supraelemental. En cualquier caso, la materia fósil no puede ser justificada con criterios físico-químicos, sedimentológicos y/o biológicos. Se puede decir que una entidad conservada, elemental o supraelemental, está constituida por moléculas de una determinada clase (sean orgánicas y/o inorgánicas) o por partículas petrológicas de una determinada clase (sean mineralógicas y/o sedimentológicas), pero dichos constituyentes no son fósiles. Y, para evitar equívocos, conviene hacer referencia al nivel o tipo al que pertenecen los componentes de cualquier entidad conservada de referencia. Así, por ejemplo, la composición tafonómica elemental de una población tafónica o de una asociación conservada es el conjunto de sus elementos conservados, en tanto que la composición poblacional de una asociación conservada es el conjunto de poblaciones tafónicas que forman parte de ella. Además, la composición de cualquier entidad conservada, elemental o supraelemental, puede ser expresada en términos químicos, mineralógicos o sedimentológicos.

La fosilización ha sido considerada frecuentemente como un cambio de estado debido a la propia naturaleza de los organismos, o de las entidades biológicas su-

praindividuales, del pasado. Así por ejemplo, se ha afirmado que los organismos de algunos grupos taxonómicos concretos no fosilizan porque carecen de partes resistentes o por su modo de vida; pero esto es una forma de finalismo inmanente o interno. En otras ocasiones, la fosilización ha sido interpretada como consecuencia de una causa externa a las entidades biológicas del pasado. Por ejemplo, se ha presupuesto en numerosos trabajos que en una región no existen fósiles de una determinada edad porque dicho intervalo temporal corresponde a una laguna estratigráfica; la ausencia de cuerpos rocosos estratificados pertenecientes a un intervalo temporal implicaría, según esta interpretación, la ausencia de evidencias paleobiológicas respecto al mismo intervalo temporal; ésta es otra clase de finalismo, que podemos llamar trascendente o externo. Por el contrario, de acuerdo con el planteamiento dinamicista, la fosilización puede ser entendida como un proceso que no conduce, ni está dirigido, a una meta preestablecida por la naturaleza. Los resultados de la fosilización, de la conservación diferencial en cualquier instante, pueden ser interpretados utilizando conceptos como los de durabilidad y de conservabilidad, sin aceptar principios de carácter finalístico o teleológico. Es cierto que algunos objetos considerados a veces como fósiles han persistido gracias a las actuaciones intencionadas llevadas a cabo por el hombre, de tal modo que sí ha existido finalidad. Pero tales objetos (por ejemplo, los cadáveres que intencionadamente fueron embalsamados o enterrados en la antigüedad) no son fósiles en el sentido paleontológico del término que nosotros defendemos.

La fosilización es un proceso natural, un proceso no intencionado. La capacidad de modificación que tienen las entidades conservadas es algo inherente a «lo conservado», y es una de las cualidades distintivas de los fósiles respecto a otros objetos del registro geológico. Los elementos conservados, las poblaciones tafónicas o las asociaciones conservadas, tal como pueden ser reconstruidas a partir del registro fósil, es decir a partir de las entidades registradas observables, han experimentado modificaciones sucesivas; y cuanto más reciente es el estadio considerado más diferenciadas están respecto a las correspondientes entidades producidas. La complejidad de los sistemas tafonómicos será función del número y diversidad tanto de sus componentes como de las interrelaciones entre ellos y con su ambiente externo. Esta complejidad supone diversidad y también orden en cada estadio de un proceso, la fosilización, en el que cada vez es menor la probabilidad de recuperar o recobrar el estado inicial.

Los postulados de emergencia y de modificación tafonómica posibilitan la investigación de los mecanismos por los cuales se logra la organización, así como las leyes que rigen la formación y funcionamiento de las entidades conservadas; pero obligan al análisis de los fenómenos ocurridos en un determinado nivel de organización teniendo en cuenta los componentes y los procesos de dicho nivel. Ahora bien, la producción o la alteración de entidades conservadas también puede ser consecuencia de las modificaciones ocurridas en un nivel inferior o en un nivel superior de complejidad «causación ascendente» y «causación descendente» según la terminología defendida por [Campbell, 1974](#)). Entre tales procesos de emergencia deben ser diferenciados los de agregación o disgregación de entidades conservadas y los procesos evolutivos. Los procesos de agregación de entidades similares o disímiles pueden ocurrir en diferentes niveles de organización, desde la agregación de elementos que genera una asociación (así resulta, por ejemplo, la asociación de elementos conserva-

dos que forman parte de un coprolito) hasta la agregación de asociaciones que genera una nueva asociación (por ejemplo, las llamadas coprocenosis, Mellet, 1974). Debido a procesos de disgregación de entidades conservadas también emergen nuevas entidades conservadas, pero en este caso podrán ser de menor nivel de organización que la entidad a partir de la cual han sido generadas. Este es el caso, por ejemplo, de la aparición de uno o más restos esqueléticos durante la descomposición microbiana de un cadáver; o bien, la aparición de uno o más elementos conservados debido a desarticulación o fragmentación de un elemento conservado preexistente. Además hay procesos evolutivos en el curso de los cuales emergen sistemas tafonómicos nuevos. Es decir, postulamos que los sistemas tafonómicos de cualquier nivel de organización han podido emerger bien por un proceso de agregación y/o de disgregación de entidades conservadas preexistentes, o bien por un proceso evolutivo. Este enfoque aumenta las posibilidades de análisis y síntesis en las investigaciones tafonómicas; además justifica la distinción de dos tipos de modificaciones tafonómicas: las modificaciones funcionales y las modificaciones evolutivas.

2. El origen de los fósiles

El postulado tafonómico de producción afirma que cualquier entidad conservada ha sido generada, directa o indirectamente, por una entidad paleobiológica a cuyo taxón puede ser referida. Y de manera más general, este postulado exige admitir que cualquier entidad conservada depende para su existencia y sus características de otra(s) entidad(es) preexistente(s). Cada entidad conservada es un producto de alguna entidad ancestral y sus caracteres están organizados para durar en condiciones pasadas y presentes; siendo dichas condiciones el resultado de la acción de agentes físicos, químicos y/o biológicos. Aunque cualquier sistema tafonómico supraelemental depende de sus componentes elementales para su existencia y propiedades, los procesos de producción serán tan diversos como los niveles de complejidad de la jerarquía tafonómica; por ejemplo, la producción de un elemento conservado y la producción de un tafón son dos procesos distintos. En cualquier caso, al margen del nivel de organización que sea considerado, conviene distinguir entre los procesos de producción biogénica y los de producción tafogénica.

El término producción biogénica denota aquellos procesos tafonómico-paleoecológicos por los cuales, y a partir de entidades paleobiológicas, han sido generadas entidades conservadas. La producción biogénica puede implicar la muerte de una entidad paleobiológica, y/o la realización de alguna función por una entidad paleobiológica, que da lugar a restos y/o señales de dicha entidad; por tanto, no ha de ser necesariamente un acontecimiento individual, irrepetible y exclusivo de los organismos del pasado. Cuando las entidades conservadas han sido producidas por la intervención de fuerzas internas a las entidades paleobiológicas (individuales o supraindividuales) entonces se trata de producción autogénica, en tanto que si la producción biogénica se debe a la intervención de energía externa se trata de producción alogénica. Redundancia primaria o biológica es la capacidad que tienen muchos organismos para dar lugar a evidencias múltiples de su existencia (cf. [Tasch, 1965](#); [Lawrence, 1968](#); [Holtzman, 1969](#); [Fernández López, 1982](#); [1984](#)). La producción biogénica de un elemento conservado puede ser el resultado de la redundancia

de una entidad paleobiológica preexistente, pero también puede ser una simple replicación de ella. Lógicamente, si un elemento conservado es entendido como una réplica o una reproducción de un organismo del pasado, entonces dicho elemento y el organismo correspondiente son distintos. Redundancia secundaria o tafonómica es la repetición del mismo mensaje de un ejemplar producido que incluye al menos un elemento determinable; la redundancia tafonómica no implica que cada elemento resultante sea idéntico al elemento original antes de redundarse, sino que sea de su misma clase tafonómica y (para-)taxonómicamente significativo. La producción tafogénica de un elemento conservado puede ser el resultado de la redundancia tafonómica de un elemento conservado preexistente, pero también puede consistir en una simple replicación. Como ejemplo de replicación simple sirven los fenómenos de reemplazamiento fosildiagenético de restos y/o señales que dan lugar a pseudomorfosis. En general, el término producción tafogénica denota aquellos procesos tafonómicos por los cuales, y a partir de entidades conservadas, han sido generadas otras entidades conservadas. De acuerdo con estas ideas, se puede afirmar que la Tafonomía se ocupa de las modificaciones que han experimentado las entidades conservadas, en la litosfera, desde su producción biogénica o tafogénica hasta la actualidad.

La aceptación del postulado de producción limita las investigaciones tafonómicas a las entidades conservadas (para-)taxonómicamente significativas y determinables. Por consiguiente, quedan excluidos del dominio de la Tafonomía otros objetos del registro geológico como son, por ejemplo, los pseudofósiles y la materia viva (aunque sea de un grado de organización mínimo) además de las entidades paleobiológicas o entidades biológicas del pasado. De lo contrario, si se postula que los fósiles son entidades biológicas que han cambiado de estado, sería necesario justificar el principio de continuidad de la fosilización por la persistencia de las entidades paleobiológicas, y admitir que los objetos llamados organismos pueden tener o no propiedades diagnósticas como el metabolismo y la viabilidad; de estos dos postulados, el primero sólo es una petición de principio mediante la cual se presupone lo que necesita ser inferido, en tanto que el segundo es inaceptable desde el punto de vista biológico. Las entidades conservadas portan información paleobiológica, y han sido generadas directa o indirectamente por entidades paleobiológicas, pero no son entidades paleobiológicas.

Las entidades conservadas de menor nivel de organización son los elementos conservados. En cualquier elemento conservado se puede distinguir el conjunto de caracteres primarios y originales del conjunto de caracteres secundarios resultantes de la alteración tafonómica. Tanto los caracteres primarios como los secundarios pueden ser modificados o desaparecer durante la fosilización de un elemento, pero sólo los secundarios pueden aparecer; además la modificación o desaparición de cualquiera de los caracteres de uno de estos dos tipos puede estar implicada por la adquisición de caracteres secundarios nuevos, en tanto que los nuevos caracteres secundarios adquiridos pueden estar determinados por los caracteres preexistentes. Aunque la información taxonómica está inicialmente contenida en el conjunto de caracteres primarios individuales, las unidades de información tafonómica no son los caracteres primarios individuales, sino grupos discretos de varios caracteres tafonómicos (primarios y secundarios) que tienen los elementos conservados. En cualquier caso, es el conjunto de caracteres de un elemento el que determinará sus

posibles funciones y su comportamiento frente a cualquier ambiente particular. Los elementos registrados (conocidos o no) son las unidades elementales de información taxonómica disponibles actualmente en el registro geológico. Un ejemplar conservado o registrado es un elemento que procede de un único organismo del pasado. Cada organismo o cada elemento conservado puede haber dado lugar a un número finito (conocido o no) de elementos registrados pero sólo a un ejemplar registrado. Por consiguiente, en cada estadio del proceso de fosilización, el número de ejemplares conservados será igual o menor que el número de elementos conservados. Además, debe tenerse en cuenta que el número de ejemplares conservados puede tener distinto valor según el nivel de abstracción considerado (cf. Fernández López, 1988); por ejemplo, cada uno de los restos esqueléticos que forman parte de un coprolito, o cada coprolito, puede ser considerado como un ejemplar si corresponde a un organismo distinto.

Todos los elementos no se conservan con igual facilidad; la resistencia a los factores alterativos físicos, químicos y/o biológicos es diferente en cada elemento conservado (cf. Chave, 1969). Por durabilidad de un elemento hay que entender la capacidad de éste para persistir en un ambiente concreto, sin transformarse en un elemento de otra clase tafonómica o desaparecer por alteración tafonómica. La posesión de partes duras resistentes es una obvia ayuda para la conservación, aunque no la garantiza; y la falta o la pérdida de partes duras no implica necesariamente no-conservación (cf. Lawrence, 1968, p. 1317). La durabilidad no es una propiedad absoluta, y la persistencia de un elemento conservado puede ser función de las otras entidades conservadas con las cuales está conservado. Además, la durabilidad es una propiedad disposicional, cuyo valor varía en los distintos ambientes externos. Ahora bien, cualquier elemento conservado puede mantener un estado de conservación relativamente estable, mediante respuestas adecuadas de comportamiento, ante diversas condiciones ambientales.

La durabilidad de cualquier elemento conservado será posible si las condiciones ambientales no sobrepasan los límites de tolerancia de dicha entidad. Y cada elemento tendrá unos límites de tolerancia máxima y mínima, entre los cuales estará su «óptimo tafonómico», frente a los diversos factores alterativos. Nótese que esta proposición es estructuralmente equivalente a la llamada «ley de tolerancia» expresada por Shelford (1913) para el dominio de la Ecología. Un factor alterativo se dice que es un «factor limitante» de una entidad conservada si dicho factor condiciona (pero no controla) la durabilidad de la entidad considerada; y el principio de interdependencia de los factores limitantes también debe ser aceptado en las investigaciones tafonómicas. De acuerdo con dicho principio, los límites de tolerancia de una entidad conservada, respecto a un factor limitante particular, estarán influenciados por otros factores del ambiente externo; es decir, las interacciones entre dos o más factores alterativos pueden modificar los límites de tolerancia de una entidad conservada respecto a cada uno de los factores en particular; por consiguiente, el óptimo tafonómico de un elemento o de un grupo de elementos podrá variar cuando esté(n) sometido(s) a cambios ambientales. También conviene recordar que son muy numerosas las clases de procesos tafonómicos por los cuales cada elemento conservado ha podido experimentar modificaciones en sus características. Sin pretender una enumeración exhaustiva, cabe mencionar las siguientes: descomposición, distorsión, colapsación, desarticulación, abrasión, fracturación, fragmentación, necrocinesis, reo-

rientación, agrupamiento, dispersión, transformación química y/o mineralógica, disolución, encostramiento, relleno, enterramiento, (per-)mineralización, recristalización, reemplazamiento, concreción, nodulización, compresión, metamorfismo y reelaboración.

3. Asociaciones de fósiles, asociaciones fósiles o «fossil assemblages»

Las investigaciones tafonómicas, y paleontológicas, también pueden ser tipologístas si los fósiles son analizados e interpretados ignorando sus relaciones tafonómicas. El concepto de «asociación de fósiles» o «asociación fósil» sirve como instrumento lógico y analítico, capaz de ser utilizado a diferentes niveles de abstracción, desde el máximo nivel de generalidad (en cuyo caso se haría referencia al registro fósil) hasta niveles mínimos de generalidad (por ejemplo, para referir dos fósiles que están juntos en un cuerpo rocoso local). Ahora bien, hay diferentes criterios para especificar el significado de los términos «asociación de fósiles», «asociación fósil» o, su equivalente en inglés, «fossil-assemblage». Así, desde el punto de vista histórico, el orden temporal de los acontecimientos experimentados por los fósiles puede ser más relevante que su localización espacial. En cualquier caso, aunque estas asociaciones puedan ser muy complejas y de distintas clases, no son entidades supraelementales, provistas de organización y limitadas espacio-temporalmente, sino conjuntos de elementos que tienen al menos una propiedad común, una propiedad respecto a la cual son elementos de la misma clase. Desde este punto de vista, numerosos autores distinguen entre «asociaciones de muerte» o «death assemblages» y «asociaciones de vida» o «life assemblages», para referirse respectivamente a asociaciones cuyos componentes han experimentado o no desplazamientos posmortales (tales desplazamientos han podido ser ascendentes, descendentes y/o laterales), de acuerdo con la clasificación propuesta por [Craig y Hallam \(1963\)](#). Sin embargo, los términos «*life assemblage*» y «*death assemblage*» ya habían sido propuestos por [Boucot \(1953\)](#) con significado paleontológico equivalente al de los términos biocenosis y tanatocenosis utilizados en Neontología. Estas y otras enmiendas ulteriores han aumentado la diversidad de los significados atribuidos a los términos «asociación fósil», «asociación de vida» y «asociación de muerte», pero siguen siendo de uso frecuente en las investigaciones actuales.

En los trabajos paleontológicos también se emplean con frecuencia otros tipos de asociaciones basadas en el orden temporal de los acontecimientos que han afectado a los fósiles. Con criterios de esta clase se puede discriminar entre tanatocenosis (conjunto de restos de organismos que murieron juntos, [Wasmund, 1926](#)), tafocenosis (conjunto de restos de organismos que fueron enterrados juntos, [Quenstedt, 1927](#)) y orictocenosis (conjunto de fósiles que están, o que han sido encontrados, juntos, [Efremov, 1940](#)).

Otras «-cenosis» han sido propuestas, pero su utilización ha sido menos frecuente e incluso han sido criticadas de manera desfavorable (cf. [Orlov, 1962, p. 17](#); [Hecker, 1965, p. 19](#); [Janin, 1983](#)). Cabe mencionar a este respecto la distinción entre liptocenosis (conjunto de restos y/o señales determinables) e ichnocenosis (para referirse exclusivamente a señales, [Davitashvili, 1945](#)) o pseudocenosis (para productos de ciclos vitales, tales como exuvios, hojas y esporomorfos, [Martinson, 1954](#)), o las

necrocenosis (conjuntos de restos acumulados juntos en una localidad, sin hacer referencia a la causa, lugar y tiempo de muerte). Otros términos han sido definidos y/o discutidos, por ejemplo, en los trabajos siguientes: Craig, 1954, 1966 (*fossil community*); Johnson, 1960 (*transported assemblage*); Fagerstrom, 1964 (*residual fossil community, mixed assemblage*); Babin, 1971 (*symmigie*); Kauffman and Scott (1976); De Renzi *el. al.* (1975); Behrensmeier and Hill (1980); Behrensmeier (1982); Kidwell *el. al.*, 1986 (*fossil concentrations*).

Se puede afirmar que cualquier asociación de fósiles, o cualquier asociación fósil, establecida con estos planteamientos ocupa un área geográfica más o menos restringida. También es posible designar dichas áreas con términos inequívocos; así, el área ocupada por una tanatocenosis y el área ocupada por una tafocenosis han sido designadas respectivamente con los términos tanatotopo y tafotopo, en numerosos trabajos publicados durante el presente siglo (cf. Abel, 1911; Müller and Zimmermann, 1962). Pero nótese que cualquiera de estas asociaciones no tiene longitud, superficie o volumen concreto, no posee estructura temporal, y carece de ubicación espacio-temporal. Cada uno de estos tipos de asociaciones puede tener correlato real concreto, pero no es un tipo de asociación conservada. Los términos «asociación (de) fósil(es)», «asociación conservada» y «asociación registrada» no son sinónimos.

4. Asociaciones conservadas, poblaciones tafónicas y tafones

Mediante un planteamiento dinamicista y sistemista, los postulados de emergencia y de modificación que hemos formulado respecto a la materia fósil permiten discernir entre los organismos del pasado y los elementos conservados o registrados que están en el registro geológico; pero también podemos distinguir entre las entidades biológicas supraindividuales (poblaciones biológicas y comunidades) y las entidades conservadas supraelementales (poblaciones tafónicas y asociaciones conservadas). Tanto las entidades biológicas actuales como las entidades registradas tienen realidad histórica y natural; pero las entidades paleobiológicas sólo tienen realidad histórica.

Una entidad registrada supraelemental es un grupo de elementos conservados coincidentes en el registro geológico; además se asume que dicha coincidencia en el registro implica interacciones entre los componentes tafonómicos individuales y con el ambiente externo en que se encuentran. La entidad registrada de mayor nivel de organización es lo que llamamos registro fósil, y comprende la totalidad de los fósiles que están en el registro geológico. De menor nivel de organización son tanto las asociaciones registradas como las asociaciones conservadas. Una asociación conservada puede ser entendida como un grupo de elementos conservados interrelacionados, y es representable por su estructura relacional. La estructura integrada de relaciones entre los componentes de cualquier sistema tafonómico define los límites del sistema tanto desde el punto de vista geográfico como temporal. Las asociaciones conservadas de menor complejidad están constituidas al menos por una población tafónica. A su vez, cualquier población tafónica está constituida por un grupo de elementos conservados de una clase tafonómica particular (taxonómicamente significativos y con un comportamiento específico) capaces de durar y/o redundarse. Es posible que una sola población tafónica sea el único constituyente de un tafón;

por ello, un tafón puede ser entendido como los elementos de un grupo tafonómico concreto que están interrelacionados entre sí y con los componentes del ambiente externo. Ahora bien, las propiedades de cualquier población tafónica no sólo dependen de las características del grupo a partir del cual ha sido producida sino también de las modificaciones tafonómicas que ha experimentado durante su formación.

Tafonización es la producción de una o más poblaciones tafónicas o del correspondiente tafón ancestral. La producción de nuevos tafones puede ser biogénica o tafogénica. La producción tafogénica, a su vez, puede ser por transformación de un tafón en otro o por multiplicación de un tafón, que respectivamente se llevará a cabo por alteración direccional o por alteración disruptiva. En cualquiera de estos dos últimos casos, de producción tafogénica, se requerirá la aparición de nuevos elementos y de nuevos mecanismos de comportamiento elemental en una población tafónica; ahora bien, la aparición de nuevos tafones no ha de ser necesariamente por cambio gradual de las frecuencias y los tipos de caracteres presentes en una población tafónica. Dos poblaciones tafónicas corresponderán a tafones distintos cuando presenten caracteres que promuevan o garanticen un comportamiento diferente en cuanto a la durabilidad y/o redundancia de sus elementos constituyentes. Por consiguiente, los tafones están espacio-temporalmente limitados (han tenido aparición y pueden haber sido destruidos) siendo la tafonización lo que permite demarcarlos. Cada elemento conservado es único y también lo es cada tafón. Los grupos tafonómicos de diferente clase podrán ser considerados como abstracciones pero dichos grupos tafonómicos no son clases de elementos semejantes, convencionales o arbitrarias, si representan un orden natural resultante de procesos tafonómicos funcionales y/o evolutivos. Pero nótese que la validez del concepto de tafón exige aceptar la realidad de las propiedades relacionales y de las interacciones tafonómicas.

Los efectos de las interacciones entre sus componentes y de las influencias externas estarán reflejados en los caracteres de las poblaciones tafónicas y de las asociaciones conservadas. Cualquier entidad conservada supraelemental tendrá un tamaño (número de elementos que la componen), una densidad (promedio de elementos conservados por unidad de superficie o de volumen), una diversidad y una equitabilidad (poblacional o tafónica), una distribución geográfica y una estructura temporal concretas, entre otras propiedades o atributos que puedan ser identificados. Estas son características que determinan el comportamiento de cualquier entidad conservada supraelemental frente a distintos factores ambientales; en definitiva, son propiedades que posibilitan el análisis de dichas entidades conservadas, y la representación de su estructura. Estas propiedades, que llamaremos en lo sucesivo propiedades estructurales, no deben ser confundidas con las llamadas propiedades texturales de las asociaciones fósiles (cf. [Dodd and Stanton, 1981, p. 300](#); [Shipman, 1981, p.137](#); [Hill and Walker, 1972](#); [Guthrie, 1967](#); [Sloss, 1958](#)) o con las biotexturas de los materiales fosilíferos, de los cuerpos rocosos fosilíferos, que constituyen el registro geológico (cf. [Kidwell *et al.*, 1986, p. 230](#); [Kauffman, 1981, p. 329](#)). Las propiedades estructurales, las propiedades texturales y las biotexturas, reconocidas en las investigaciones paleontológicas, son tres clases diferentes de propiedades o atributos que pertenecen respectivamente a entidades de tres clases distintas: asociaciones conservadas o poblaciones tafónicas. asociaciones fósiles. y cuerpos rocosos fosilíferos.

5. Alteración tafonómica y fosilización

Cualquier agente o factor tafonómico puede ser entendido como una entidad del ambiente externo capaz de actuar directamente sobre las entidades conservadas, al menos en algún estadio del proceso de fosilización; y los factores tafonómicos serán alterativos o conservativos, según las consecuencias que tengan para las entidades conservadas sobre las que actúan. Nótese que por ejemplo, de acuerdo con estas ideas, la llamada «exposición» o «tiempo de exposición pre-enterramiento» no es un factor tafonómico si supone aceptar la existencia de un tiempo absoluto. En cualquier investigación paleontológica es muy importante tener en cuenta que los procesos tafonómicos frecuentemente han actuado de manera selectiva (cf. Simpson, 1960; Newell, 1959). Pero, desde el punto de vista dinamicista que estamos defendiendo, conviene advertir que las entidades conservadas han estado sometidas a la acción de diversos factores tafonómicos en cada estadio del proceso de fosilización; y, dichos factores, son capaces de eliminar aquellos elementos cuyas características son menos apropiadas para la conservación y/o pueden favorecer la aparición de modificaciones conservativas.

En cada ambiente particular, los elementos conservados estarán sometidos a unos factores limitantes que influirán no sólo en su durabilidad sino también en su redundancia. Algunos elementos darán lugar a evidencias múltiples de su existencia, en tanto que otros desaparecerán sin dejar evidencia alguna. Por consiguiente, se puede hablar de la «eficacia tafonómica» de los elementos conservados, de la eficacia que han tenido para durar y/o redundarse. Un elemento que no haya dejado evidencia alguna de su existencia será de eficacia tafonómica nula, y los que hayan dejado más cantidad de evidencias serán los de máxima eficacia tafonómica. Pero la «mayor eficacia tafonómica» no garantiza una «mejor conservación». La eficacia tafonómica puede ser expresada en función de la redundancia y la durabilidad de los elementos, pero la eficacia tafonómica no permite interpretar la conservación diferencial entre distintos grupos tafonómicos.

La variabilidad de comportamiento entre los elementos de un tafón ha de ser heredable de alguna manera. Los elementos resultantes de la producción tafogénica tendrán un comportamiento más parecido al de los elementos a partir de los cuales han sido generados que al de los elementos de otros tafones. Sin embargo, esta proposición no excluye la posibilidad de que cada elemento conservado de un tafón particular tenga una tolerancia distinta antes y después de redundarse, o que los elementos resultantes tengan tolerancias diferentes. La redundancia tafonómica aumenta la variabilidad del conjunto de caracteres que posee cualquier tafón, pero la redundancia no aumenta necesariamente la conservabilidad y en muchos casos puede reducirla o incluso anularla. La aparición de nuevos elementos de un grupo tafonómico particular puede estar acompañada de una disminución de la información paleobiológica que porta cada uno de los elementos y/o el tafón correspondiente, aunque la redundancia de un elemento no implique su destrucción.

La alteración tafonómica puede ser una causa de la conservación diferencial entre entidades conservadas de un determinado nivel de organización. Ahora bien, desde el punto de vista sistemista, hay que aceptar la posibilidad de que la conservación diferencial sea el resultado de interacciones entre entidades del mismo o de distinto nivel de organización. En cualquier caso debe tenerse en cuenta que las

modificaciones experimentadas por los elementos conservados pueden ocasionar la modificación de las correspondientes entidades supraelementales, pero la alteración o la destrucción de una entidad conservada supraelemental no implica la modificación o la destrucción de sus elementos constituyentes.

Las poblaciones tafónicas y los elementos que las componen son portadoras de información tafonómica, y cualquier cambio en cuanto a materia y energía posibilita un aumento de dicha información. Las poblaciones tafónicas son los componentes fundamentales en el análisis de los tafosistemas. Además de la información taxonómica que porta cualquier elemento conservado, cada población tafónica almacena información taxonómica y tafonómica capaz de destruirse al ser destruidos los elementos; pero que también es susceptible de diversificación y transferencia a otros niveles de organización. La información taxonómica presente en un tafosistema sólo puede disminuir si hay destrucción a nivel poblacional, o si dicho tafosistema pasa a ser poblacionalmente más uniforme; pero la información tafonómica se almacena a niveles diferentes y se puede transferir de unos a otros.

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

Por definición, cualquier entidad conservada ha experimentado algún grado de alteración tafonómica. Además, la conservación no es el resultado del aislamiento de los fósiles o de la inhibición de los factores alterativos. La conservación es el resultado de un proceso, la fosilización, en cuyo mecanismo intervienen dos componentes interrelacionados: la producción biogénica y tafogénica de variabilidad y la regulación de dicha variabilidad por alteración tafonómica. El segundo de estos componentes, que puede ser entendido como un principio extrínseco de regulación, es capaz de determinar la dirección de un proceso evolutivo concreto o dar lugar a radiaciones conservativas. Pero la alteración tafonómica no actúa como un simple tamiz, filtro o criba; de hecho, también favorece la producción tafogénica de variabilidad. Durante la fosilización (sea normalizadora, direccional o disruptiva), la alteración tafonómica actúa sobre entidades conservadas cuyas propiedades dependen de factores paleobiológicos (paleoecológicos y/o evolutivos), de factores productivos (autogénicos y/o alogénicos) y de factores tafonómicos (alterativos y/o conservativos) que han actuado previamente (Fig. 2). Desde este punto de vista, la aceptación del principio de continuidad e irreversibilidad de la fosilización está justificada por la existencia de relaciones tafonómicas, más que por la persistencia de entidades conservadas, y no por la dureza o la estabilidad de los fósiles, ni por la persistencia de entidades paleobiológicas que han cambiado de estado.

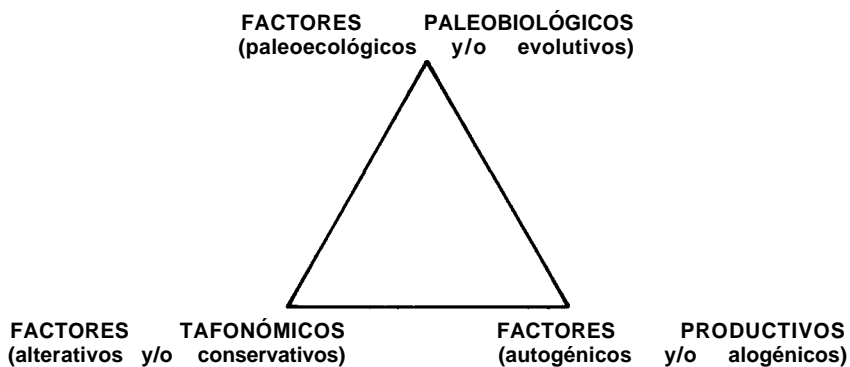


Fig. 2. Diagrama triangular que representa las tres clases de factores que han actuado sobre cualquier entidad conservada.

6. La tafonomía como disciplina científica

Los procesos tafonómicos y los procesos paleobiológicos corresponden a entidades de distinta naturaleza, aunque relacionadas. Las entidades paleobiológicas, hayan sido o no productoras de entidades conservadas, han podido actuar como agentes alterativos y/o conservativos; en tanto que las entidades conservadas, persistan o no como entidades registradas, han podido ser agentes retroactivos (activadores y/o inhibidores) de la producción biogénica (cf. Fernández López, 1984; Kidwell and Jablonski, 1983; Kidwell and Aigner, 1985; Kidwell, 1986). Por estas razones, a menudo se requieren datos tafonómicos y paleobiológicos para elucidar los procesos de producción biogénica, aunque en algunas investigaciones paleontológicas será suficiente con el análisis tafonómico-paleoecológico (Figura 3). La importancia y la

necesidad de las investigaciones tafonómicas para los estudios paleoecológicos ha sido destacada por numerosos autores, pero es evidente la relevancia metodológica y teórica de la Tafonomía en cualquier investigación paleontológica.

Tres clases de acontecimientos han sido tradicionalmente utilizados para distinguir las principales fases de la historia de cualquier fósil: la muerte, el enterramiento y el descubrimiento (cf. Gratacap, 1896-1897). Y con los mismos criterios han sido propuestas diferentes disciplinas científicas: Bioestronomía, Bioestratinomía, Actuopaleontología, Tanatología, Necrología, Tafonomía, Paleontología actualística, Paleotanatología, Fosildiagénesis, Paleotafonomía, Neotafonomía, y Tafología.

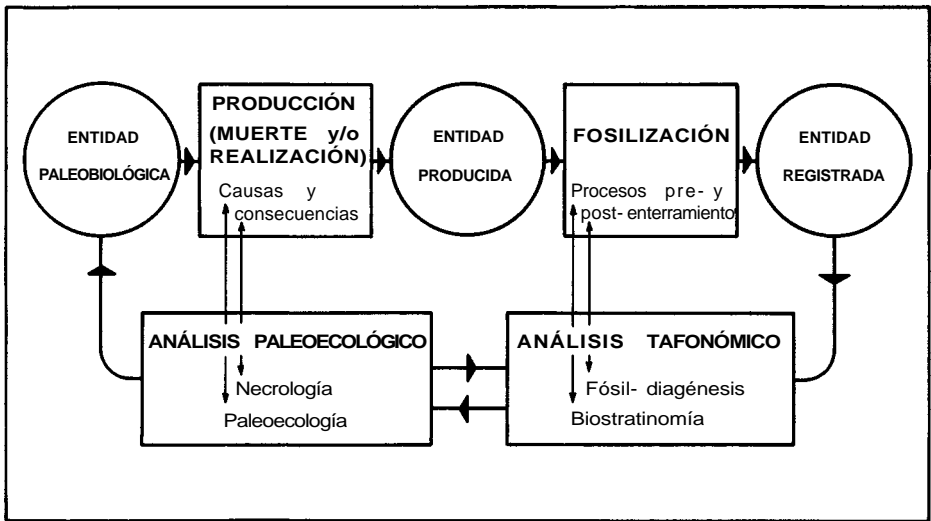


Fig. 3. Diagrama de flujo que representa la relación histórica entre las entidades paleobiológicas y las entidades registradas, y la relación metodológica que permite interpretar las primeras en función de las segundas. Las entidades registradas son el resultado del proceso de fosilización que han experimentado las entidades producidas correspondientes; estas últimas, a su vez, han sido generadas a partir de entidades paleobiológicas. La interpretación del registro fósil, mediante el análisis tafonómico-paleoecológico, permite reconstruir dichas entidades paleobiológicas.

El término «*Biostratonomie*» fue propuesto por Weigelt (1919, 1927) para denotar el estudio de la manera en que los fósiles llegan a estar orientados y dispuestos en las rocas. Más tarde, diferentes autores sustituyeron el vocablo original por el de «*Biostratinomie*» para hacerlo análogo al de estratigrafía y por razones etimológicas (Wolff, 1954; Knocke en Voigt, 1962, p. 30); pero algunos autores han seguido utilizando el vocablo original, por razones de eufonía y de prioridad nomenclatural. En la actualidad prevalece el uso del segundo término. La Bioestratinomía originalmente trataba con la idiobiología (a saber, el estudio de los organismos como individuos); sin embargo, a partir del trabajo de Wasmund (1926) la Bioestratinomía desarrolló un enfoque biosociológico-biocenológico que permite la interpretación del modo y dirección de transporte y las causas de muerte en asociaciones fósiles alóctonas (Müller, 1979, p. 5). Los estudios bioestratinómicos comienzan con la lucha a muerte de un organismo, y terminan con el enterramiento final y ordenación del animal muerto o moribundo, o de sus restos desarticulados (Müller, 1963; Lawrence,

1968; 1971; 1979). Teniendo en cuenta estos significados, la Bioestratinomía es una disciplina paleontológica. No obstante, algunos autores han destacado las aplicaciones de la Bioestratinomía a otras Ciencias Geológicas, en vez de su utilidad para lograr los objetivos cognoscitivos de la Paleontología. Así, por ejemplo, ha sido señalado que las relaciones espaciales de los restos fósiles entre sí y con el sedimento que los incluye conciernen a la Bioestratinomía; en las investigaciones bioestratinómicas se utilizan los fósiles como partículas sedimentarias, estandarizadas en tamaño y forma, para reconstruir los procesos sedimentarios (Seilacher, 1973; 1984).

Richter (1928; 1929) distinguió una nueva disciplina científica, diferente de la Bioestratinomía y de la Paleobiología, para el estudio de la muerte y enterramiento actual de los organismos, que denominó «*Aktuo-paläontologie*». A su vez, distinguió varias secciones en este nuevo campo de investigación: La Tanatología (que se ocupa del estudio de las causas de muerte y sus consecuencias directas), la Necrología (o estudio de las alteraciones de los cuerpos muertos, antes de la diagénesis de las rocas) y la Bioestratinomía (entendiéndola como el estudio del modo de enterramiento). Uno de los principales objetivos de estas investigaciones es conocer algunos procesos actuales que pueden servir para comprender algunos procesos ocurridos en el pasado. En particular, cabe destacar al respecto los trabajos de Schäfer (1972). Sin embargo, a veces se olvida que las diferencias entre el actualismo sustantivo y el actualismo metodológico, aceptadas en las investigaciones paleobiológicas, también deberían ser tenidas en cuenta durante las investigaciones tafonómicas (cf. De Renzi, 1981). Por las mismas razones, tampoco es una disciplina paleontológica la Neotafonomía (Shipman, 1981), que estudia los procesos actuales de muerte, descomposición, destrucción, dispersión y concentración de restos esqueléticos. Ahora bien, puede ser útil designar con un sólo nombre a todas estas disciplinas, paleontológicas o no; y para tales fines está disponible el término Tafología (Simpson, 1983).

Por otra parte, el estudio de las asociaciones de fósiles fue llamado Paleotanatología (Morishima, 1949, p. 111; en Craig, 1954). Y, más recientemente, ha sido propuesto el término Paleotafonomía (Shipman, 1981) para la rama de la Tafonomía que estudia las características de las asociaciones de fósiles y los sedimentos que las incluyen.

El término *fossildiagenesis* fue utilizado para denotar los procesos de fosilización que tienen lugar después del enterramiento final de los restos orgánicos; y el término *Fossildiagenesis* fue propuesto para la disciplina que explora la historia postenterramiento de los restos orgánicos (Müller, 1963, p. 2). Hasta los años sesenta del presente siglo, la diversidad de planteamientos, la divergencia de objetivos (básicos y/o aplicados), así como la heterogeneidad de los objetos estudiados contribuyeron a multiplicar las disciplinas científicas que de alguna manera se ocupaban de los fenómenos de enterramiento de entidades biológicas (históricas y/o actuales). Contra esta tendencia fue propuesta una nueva clasificación que unificaba los diferentes estudios relativos a la fosilización en una sola disciplina científica llamada Tafonomía, distinguiendo dos categorías subordinadas: la Bioestratinomía y la Fosildiagénesis. Esta proposición fue defendida por Lawrence (1968, y posteriores), y ha sido ampliamente utilizada. Sin embargo, la modificación del significado de estas tres disciplinas se hizo manteniendo el significado original del término «fossildiagénesis», lo cual condujo a diferentes errores en los razonamientos tafonómicos (cf. Purdy, 1968; Lawrence, 1979; Fernández López, 1984; 1985; 1988).

Desde el punto de vista sistemista y dinamicista, teniendo en cuenta las diferentes disciplinas paleobiológicas de uso habitual en la actualidad, y respetando el carácter unificador que ha adquirido el término tafonomía, hemos propuesto la distinción entre Tafonomía funcional, Tafonomía evolutiva y Tafogeografía (Fernández López, 1988). Tafonomía funcional es el estudio del comportamiento funcional de las entidades conservadas, de las relaciones entre ellas y con sus respectivos ambientes. La Tafonomía funcional se ocupa del comportamiento de los elementos conservados, en cuanto a su durabilidad y redundancia, interesándose por los diferentes estados de conservación y los distintos tipos de fósiles que hay en cada ambiente concreto, a fin de interpretar las correspondientes modificaciones tafonómicas. Tafonomía evolutiva es el estudio de los procesos evolutivos experimentados por las entidades conservadas. La Tafonomía evolutiva se ocupa de los diferentes tafones que han aparecido, considerándolos como tipos conservativos diferentes, entre los cuales existen relaciones tafonómicas y se pueden establecer relaciones temporales. Tafogeografía es el estudio de la distribución geográfica de las entidades conservadas. La Tafogeografía se ocupa de los diferentes grupos tafonómicos, con sus relaciones tafonómicas y sus interrelaciones ambientales, que están presentes en cualquier ambiente natural concreto. Es evidente la utilidad de comparar los sistemas tafonómicos que pertenecen a diferentes ambientes y, con estos propósitos, se puede hablar de un tafosistema marino, de un tafosistema fluvial, o de un tafosistema cárstico concreto. Pero conviene tener en cuenta que la distribución geográfica de cualquier tafón individual habrá estado determinada no sólo por interacciones ambientales, sino también por interacciones tafónicas. En consecuencia, los límites geográficos de un tafón o de una asociación conservada pueden ser o no coincidentes con los límites geográficos de un ambiente particular. Por otra parte, si el ambiente externo es considerado como un sistema bio-sedimentario, debe tenerse en cuenta que la interpretación de dicho sistema no sólo requiere de datos paleobiológicos y sedimentológicos, sino también datos tafonómicos previos. Para plantear y contrastar hipótesis, tanto en Tafonomía funcional como en Tafogeografía puede ser útil conocer los fenómenos análogos (naturales o artificiales) que ocurren en la actualidad; pero cualquier interpretación tafonómica debe tener su propia justificación. Dada(s) una(s) entidad(es) conservada(s) concreta(s), las interpretaciones de la Tafonomía funcional harán referencia a los componentes de dicha(s) entidad(es), así como a sus relaciones y respuestas inmediatas al ambiente externo; en tanto que la Tafonomía evolutiva aspira a interpretar la sucesión de entidades conservadas, de acuerdo con el desarrollo temporal de sus componentes y su conservabilidad. De estas tres disciplinas tafonómicas, la Tafonomía evolutiva es el sistema conceptual más adecuado para diagnosticar e interpretar los sesgos del registro fósil y sus polaridades, aunque no sea posible medir la magnitud de dichos sesgos. En cualquier caso, las explicaciones tafonómicas deberían hacer referencia tanto a las modificaciones funcionales como a las modificaciones evolutivas.

Estas diferentes disciplinas tafonómicas son tan operativas como, y compatibles con, las disciplinas paleobiológicas habitualmente utilizadas en la actualidad. El número de posibles disciplinas tafonómicas es ilimitado si sólo son establecidas con criterios operativos, pero todas ellas pertenecen a un único sistema conceptual. Más aún, no debe olvidarse que la Tafonomía y la Paleobiología son dos sistemas conceptuales interrelacionados. Los conocimientos tafonómicos se refieren a entidades ge-

neradas en última instancia por entidades paleobiológicas, y cualquier referencia paleobiológica necesita de evidencias tafonómicas. La Tafonomía sólo es un subsistema conceptual de la Paleontología, que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil. La Tafonomía, la Paleobiología y la Biocronología desarrollan diferentes cuerpos de conocimientos cuya integración permite lograr, en las investigaciones paleontológicas, los conocimientos de máximo nivel de generalidad respecto a las entidades biológicas del pasado (Fig. 4). Estos conocimientos desarrollados con fines cognoscitivos constituyen lo que puede ser llamado Paleontología básica. Los conocimientos de Paleontología aplicada son útiles para el desarrollo de otros campos científicos, en particular de la Geología y la Biología, no sólo porque suministran datos respecto a las entidades paleobiológicas, las entidades conservadas y sus respectivos ambientes del pasado, sino también porque permiten interpretar la génesis de algunos componentes del registro geológico y su cronología.

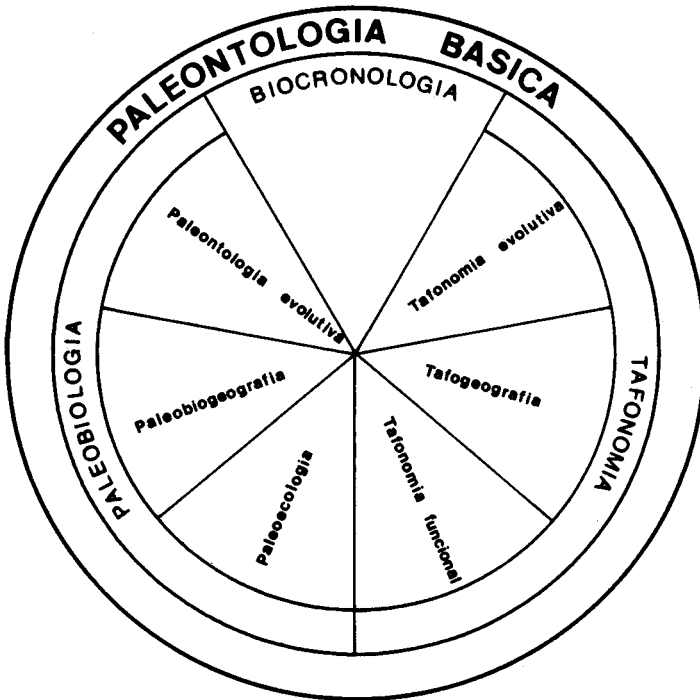


Fig. 4. Esquema de los diferentes subsistemas conceptuales de la Paleontología básica, teniendo en cuenta una concepción dinamicista de los fósiles. Los conocimientos tafonómico-paleobiológicos, una vez integrados entre sí y con los biocronológicos, constituyen los conocimientos de máximo nivel de generalidad respecto a las entidades paleobiológicas.

7. Consideraciones finales

Las ideas expuestas en los capítulos anteriores son suficientes para afirmar que las investigaciones tafonómicas pueden ser realizadas con dos concepciones radical-

mente diferentes; cada una de estas concepciones permite desarrollar un sistema conceptual que necesita de términos propios para que las denotaciones no sean ambiguas. Ignorar las relaciones tafonómicas y las interacciones ambientales puede ser justificable por razones operativas, en función de los objetivos prácticos que se desee lograr. Pero la utilización de un planteamiento mecanicista e individualista o globalista, aceptando que los fósiles son organismos que han cambiado de estado, obligaría a modificar algunos principios biológicos, aduciendo razones tafonómicas, lo cual es inaceptable desde el punto de vista biológico; y afirmar que los fósiles son entidades paleobiológicas que han cambiado de estado conduce a un razonamiento circular, en el que se presupone lo que necesita ser inferido.

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

8. Bibliografía

- Abel, o. (1911): *Grundzüge der Paleobiologie der Wirbeltiere*. 708 p. (Schweizerbart'sche Verlag) Stuttgart.
- Babin, Cl. (1971): *Eléments de Paléontologie*. 408 p. (Colin) París.
- Beerbower, J. R., and Jordan, D. (1969): Application of information theory to paleontologic problems: taxonomic diversity. *J. Paleontology*, 43: 1184-1198.
- Behrensmeier, A. K. (1982): Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. *Paleobiology*, 8: 211-227.
- Behrensmeier, A. K., and Hill, A. P. (eds.) (1980): *Fossils in the Making*. Vertebrate Taphonomy and Paleocology. 338 p. (Univ. Chicago) Chicago.
- Boucot, A. J. (1953): Life and Death Assemblages among Fossils. *Amer. Journ. Sci.* 251: 25-40.
- Brower, A. (1967): *General Paleontology*. 216 p. (Oliver & Boyd) Edinburgh.
- Campbell, D. T. (1974): La «causación descendente» en los sistemas biológicos jerárquicamente organizados. En: F. J. Ayala & Dobzhansky (Eds.) *Estudios sobre la filosofía de la biología*: 236-245 (Ariel, trad. 1983) Barcelona.
- Chave, K. E. (1964): Skeletal Durability and Preservation. En: J. Imbrie & N. Newell (Eds.) *Approches to Paleocology*. 377-387. (Wiley & Sons) New York.
- Cloud, P. E. (1959): Palaeocology: Retrospect and prospect. *J. Paleontology*, 33: 926-962.
- Craig, G. Y. (1954): Fossil Communities and assemblages. *Amen. Jour. Sci.*, 251 (1953): 547-548.
- Craig, G. Y. (1966): Concepts in palaeontology. *Earth-Sci. Rev.* 2: 127-155.
- Craig, G., and Hallam, A. (1963): Size-frequency and growth-ring analyses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule*, and their palaeoecological significance. *Palaeontology*, 6: 731-750.
- Davitashvili, L. Sh. (1949): Cenoses of living organisms and organic remains. *Course in Paleontology* (1949). *Coll. Acad. Sci. Georgian SSR*, 7 (1954).
- Deecke, W. (1923): *Die Fossilisation*. 216 p. (Borntraeger) Berlin.
- De Renzi, M. (1981): Some philosophical questions about Paleontology and their practical consequences. *Acta Geológica Hispánica*, 16: 7-23.
- De Renzi, M.; Martinell, J., and Reguant, S. (1975): Biostratigrafía, tafonomía y paleoecología. *Acta Geológica Hispánica*, 10: 80-86.

- Dodd, J. R., and Stanton, R. J. (1981): *Paleoecology, Concepts and Applications*. 559 p. (Wiley & Sons) New York.
- d'Orbigny, A. (1849): *Cours élémentaire de Paléontologie et de Géologie stratigraphiques*. Premier volume: 1-157. (Masson) Paris.
- Efremov, I. A. (1950): Taphonomie et annales géologiques. *Trad. Ann. Centre d'etud. doc. Paleont. Paris*, 1953; 196 p.
- Fagerstrom, J. A.: (1964): Fossil communities in paleoecology: their recognition and significance. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 75: 1197-1216.
- Fernández López, S. (1982): La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat.*, (Geol.), 79 (1981): 243-254.
- Fernández López, S. (1984): Nuevas perspectivas de la Tafonomía evolutiva: tafosistemas y asociaciones conservadas. *Estudios Geol.*, 40 (1983): 215-224.
- Fernández López, S. (1985): Criterios elementales de reelaboración tafonómica en ammonites de la Cordillera Ibérica. *Acta Geológica Hispánica*, 19 (1984): 105-116.
- Fernández López, S. (1986): Sucesiones paleobiológicas y sucesiones registráticas (nuevos conceptos paleontológicos). *Rev. Española de Paleontología*, 1: 29-45.
- Fernández López, S. (1988): La Tafonomía: un subsistema conceptual de la Paleontología. *COL-PA 41* (1986-87): 9-34.
- Gratacap. L. P. (1896-1897): Fossils and Fossilization. *American Naturalist*, 30-31; 359 (902-912), 360 (993-1003), 361 (16-33), 363 (191-199), 364 (285-293).
- Guthrie, R. D. (1967): Differential preservation and recovery of Pleistocene large mammal remains in Alaska. *J. Paleontology*, 41: 243-246.
- Hecker, R. F. (1965): *Introduction to Paleoecology*. 166 p. (Elsevier) New York.
- Hill, A., and Walker, A. (1972). Procedures in vertebrate taphonomy; notes on a Uganda Miocene fossil locality. *Jl. geol. Soc. Lond.*, 128: 399-406.
- Holtzman, R. C. (1979): Maximum likelihood estimation of fossil assemblage composition. *Paleobiology*, 5: 77-89.
- Janin, B. T. (1983): *Osnovy Talonomii*. 184 p. (Nedra) Moscú.
- Johnson, R. G. (1960): Models and methods for analysis of the mode of formation of fossil assemblages. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 71: 1075-1086.
- Kauffman, E. G. (1981): Ecological Reappraisal of the German Posidonienschiefer (Toarcian) and the Stagnant Basin Model. En: J. Gray; A. J. Boucot, & W. B. N. Berry (Eds.). *Communities of the past*: 311-381 (Ross) Stroudsburg.
- Kauffman, E. G., and Scott, R. W. (1976): Basic concepts of community ecology and palaeoecology. En: R. W. Scott & R. R. West (Eds.). *Structure and classification of Paleocommunities*: 1-28 (Hutchison & Ross) Stroudsburg.
- Kidwell, S. M. (1986): Taphonomic Feedback in Miocene Assemblages: Testing the Role of Death Hardparts in Benthic Communities. *Palaios*, 1: 239-255.
- Kidwell, S., and Jablonsky, 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*: 195-248. (Plenum) New York.
- Kidwell, S. M., and Aigner, T. (1985): Sedimentary Dynamics of Complex Shell Beds: Implications for Ecologic and Evolutionary Patterns. En: U. Bayer & A. Seilacher (Eds.). *Sedimentary and Evolutionary Cycles*: 382-395. (Springer) Berlin.
- Kidwell, S. M.; Fürsich, F. T., and Aigner, Th. (1986): Conceptual Framework for fue Analysis and Classification of Fossil Concentrations. *Palaios*, 1: 228-238.
- Lawrence, D. R. (1968): Taphonomy and Information losses in fossil Communities. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 79: 1315-1330.
- Lawrence, D. R. (1971): The nature and structure of Paleoecology. *J. Paleontology*, 45: 593-607.
- Lawrence, D. R. (1979): Taphonomy. Biostratiny. Diagenesis of Fossils-Fossilidiagenese. En: R. W. Fairbridge & D. Jablonski (Eds.). *The encyclopedia of Paleontology*: 793-799, 99-102, 245-247. (Hutchinson & Ross) Stroudsburg.
- Martinson, A. (1955): Studies on the ostracode family Primitiopsidae. *Geol. Inst. Unir. Uppsala Bull.*, 36: 1-33.
- Mellet, J. S. (1974): Scatological origins of microvertebrate fossil accumulations. *Science*, 185: 349-350.

- Müller, A. H. (1951): Grundlagen der Biostratonomie. *Abt. dr. Akad. Wiss. Berlin, 1950:* 1-147.
- Müller, A. H. (1963): *Lehrbuch der Paläozoologie*. I. Allgemeine Grundlagen. C. Die Fossilisationslehre: 17-134. (Fischer) Jena.
- Müller, A. H. (1979): Fossilization (Taphonomy). En: R. A. Robinson & C. Teichert (Eds.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part A. Introduction: 2-78 (Soc. Geol. America & Univ. Kansas) Boulder.
- Müller, A. H., and Zimmermann, H. (1962): *Aus Jahrmillionen*. Tiere der Vorzeit. 409 p. (Fischer) Jena.
- Newell, N. D. (1959): Adequacy of the fossil record. *J. Paleontology*, 33: 488-499.
- Orlov, Yu. A. (Ed.) (1959). *Fundamentals of Paleontology*. 728 p. (Israel Prog. Sc. Transl. 1965), Jerusalem.
- Purdy, E. G. (1968): Carbonate diagenesis: An environmental survey. *Geol. Roman*, 7: 183-228.
- Queenstedt, W. (1927): Beiträge zum Kapitel Fossil und Sediment vor und bei der Einbettung. *N. Jb. Miner. Geol. Paläont.*, 58: 353-432.
- Richter, R. (1928): Aktuopaläontologie und Paläobiologie, eine Abgrenzung. *Senckenbergiana*, 10 285-292.
- Richter, R. (1929): Gründung und Aufgaben der Forschungsstelle für Meeresgeologie "Senckenber" in Wilhelmshaven. *Natur und Museum*, 59: 1-30.
- Rolfe, W. D. L., and Brett, D. W. (1969): Fossilization Processes. En G. Eglinton & M. T. J. Murphy (Eds.). *Organic Geochemistry: Methods and Results*: 213-244. (Springer) Berlin.
- Rudwick, M. J. S. (1972): *The Meaning of Fossils*. Episodes in the History of Palaeontology. 287 p. (Elsevier, 1985) New York.
- Schäfer, W. (1972): *Ecology and Palaeoecology of Marine Environments*, 568 p. (Chicago Univ. Press) Chicago.
- Seilacher, A. (1973): Biostratonomy: The sedimentology of biologically standardized particles. En: R. N. Ginsburg (Ed.). *Evolving Concepts in Sedimentology*: 159-177 (Hopkins Univ.) Baltimore.
- Seilacher, A. (1984): Sedimentary structures tentatively attributed to seismic events. *Marine Geology*, 55: 1-12.
- Shelford, V. E. (1913). *Animal communities in temperate America*. 368 p. (Univ. Chicago Press) Chicago.
- Shipman, P. (1981): *Life History of a Fossil*. An Introduction to Taphonomy and Paleocology. 222 p. (Harvard Univ. Press) Cambridge.
- Simpson, G. G. (1960): The History of Life. En: S. Tax (Ed.). *Evolution after Darwin*. I. The Evolution of life: 117-180. (Univ. Chicago Press) Chicago.
- Simpson, G. G. (1983): *Fósiles e Historia de la Vida*. 240 p. (Labor, 1985), Barcelona.
- Sloss, L. L. (1958): Paleontologic and lithologic associations. *J. Paleontology*, 32: 715-729.
- Stanton, R. J. (1976): Relationship of fossil communities to original communities of living organisms. En: R. W. Scott & R. R. West (Eds.). *Structure and Classification of Paleocommunities* 107-142 (Hutchinson & Ross) Stroudsburg.
- Tasch, P. (1965): Communications Theory and the Fossil Record of Invertebrates. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 68: 322-329.
- Tasch, P. (1969a): Diversity Index and Information Concepts. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 72: 192-194.
- Tasch, P. (1969b). Information Theory Applied to Invertebrate Fossils. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 72: 195-202.
- Tasch, P. (1973): *Paleobiology of the Invertebrates*. Data retrieval from fue Fossil Record. 975 p. (Wiley & Sons) New York.
- Voigt, E. (1962): Johannes Weigelt als Paläontologe. *Hamburg. Geol. Staat. Mitteil.*, 31: 25-50.
- Wasmund, E. (1926): Biocoenose und Thanatocoenose. Biosoziologische Studie über Lebensgemeinschaften und Totengesellschaften. *Arch. Hydrobiol.* 17: 1-116.
- Weigelt, J. (1919): Geologie und Nordsee fauna. *Der Steinbruch*, 14: 228-231, 244-246.
- Weigelt, J. (1927): Ueber Biostratonomie. Eine Betrachtung zu Dollo's siebzigstem Geburtstag. *Der Geologe*, 42: 1069-1076.
- Wolff, E. (1954): Taxionomie, Stratigraphie und Stratonomie (nicht Taxonomie, Stratographie und Stratonomie) und Verkürzungen wie Palichnologie, Palökologie. *Senckenbergiana Lethaea*, 35 115-117.
- Zittel, K. A. (1883): *Traité de Paléontologie* (Trad. Ch. Barrois; Colin) Paris.