

*Tafonomía y paleoecología:  
reflexiones sobre un pacto necesario*

*Taphonomy and paleoecology:  
reflections on an unavoidable deal*

J. MARTINELL

Depto. de Geología dinámica, Geofísica i Paleontologia,  
Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona,  
C/ Martí i Franquès s/n, 08028 Barcelona.

RESUMEN

Se proponen algunas reflexiones sobre la incidencia de los procesos de fosilización sobre la interpretación paleoecológica de las concentraciones fósiles. La homogeneización temporal casi siempre está presente en estas concentraciones pero no invalida las inferencias paleoecológicas, sólo las matiza. La tasa, los mecanismos de sedimentación y el comportamiento de los organismos son factores que colaboran en la mezcla de restos esqueléticos producidos en lapsos temporales distintos. Por ello, la información tafonómica debe asimilarse cuando se interpretan los datos. Sólo de esa manera se obtendrán resultados plausibles.

**Palabras clave:** Tafonomía, Paleoecología, Homogeneización temporal, concentraciones.

ABSTRACT

Some thoughts concerning the influence of the fossilization processes on the paleoecological interpretation of fossil concentrations are proposed. Time-averaging is usually present in these concentrations, but it does not

invalidate the paleoecological inferences, it only varies them. The rates and mechanisms of sedimentation and the behaviour of the organisms are factors which collaborate in the mixing of skeletal remains produced in different time intervals. Because of that, the taphonomic information must be acquired when data are interpreted. Only in this way plausible results will be obtained.

**Key words:** Taphonomy, Paleoecology, Time averaging, Concentrations.

## INTRODUCCIÓN

En los últimos años, los paleontólogos han realizado grandes esfuerzos para cuantificar e interpretar las asociaciones fósiles con vistas a obtener información paleoambiental y paleoecológica, sin dejar de lado los aspectos más bioestratigráficos. Es aceptado de forma general que cualquiera de estos estudios implica el análisis tafonómico.

La tafonomía es imprescindible de manera previa a los estudios paleoecológicos y forma parte indisoluble de la interpretación paleoambiental, es decir, del estudio de los parámetros medioambientales que propiciaron la formación de una determinada capa fosilífera. El análisis de cuenca tal como se entiende hoy en día carece de sentido sin considerar los aspectos tafonómicos (Yébenes & Díaz-Molina, 1989). El artículo de Fürsich & Oschmann (1993) sería un ejemplo ya clásico de su aplicación.

Quisiera centrarme especialmente en algunos aspectos, en parte o en todo ya conocidos, que invitan a la reflexión sobre el grado de exactitud que reclamamos de las asociaciones fósiles, especialmente por lo que se refiere a los estudios paleoecológicos. En todo caso, no pretendo mostrar una actitud negativa frente a la información del registro fósil, sino simplemente resaltar la necesidad de un pacto —de un equilibrio— entre lo que nos dicen los estudios tafonómicos y lo que se puede interpretar desde el punto de vista paleoecológico o paleoambiental. La tafonomía informa de las limitaciones, y los estudios paleoecológicos y paleoambientales —si se asumen estas limitaciones— podrán decir mucho sobre las paleobiocecosis que un día existieron.

Dividiré estas reflexiones en dos grandes apartados que, como se verá, van íntimamente relacionados. En primer lugar me centraré en el tema de la promediación u homogeneización temporal (el llamado *time-averaging*), es decir, la mezcla de fósiles derivados de organismos que

vivieron en momentos temporales distintos pero que por motivos diversos se hallan en una misma capa. A continuación pasaré a comentar algunos aspectos que surgen en el estudio de las concentraciones fósiles, siendo la propia homogeneización temporal uno de los parámetros a considerar. No se trata aquí de hacer un estudio exhaustivo de cuestiones teórico-prácticas ligadas a la formación de concentraciones (para ello, véanse tratados como los de Allison & Briggs (eds.), 1991), sino de reflexionar sobre ciertos aspectos.

## LA HOMOGENEIZACIÓN TEMPORAL

Se cumplen actualmente los 25 años de la acuñación del término «*time-averaged*», propuesto por Walker & Bambach (1971), para calificar aquellas asociaciones bentónicas que no son ni transportadas ni mezcla de material indígena y transportado, sino más bien producidas a partir de la comunidad viviente local durante el tiempo necesario para depositarse el sedimento que las contiene. Este concepto pasó algo desapercibido al principio, pero en los últimos años ha tomando una gran significación, a juzgar por la bibliografía paleontológica más reciente, dándosele a la vez un sentido más amplio (Fürsich, 1978; Kidwell & Jablonski, 1983; Kidwell & Bosence, 1991; Kidwell, 1991).

La homogeneización temporal se refiere a la mezcla de elementos esqueléticos de poblaciones o comunidades locales que no vivieron a la vez pero que sin embargo hallamos juntos en una misma capa. Esta homogeneización de los datos biológicos que representan decenas, centenas o incluso miles de años dentro de un plano temporal geológico único puede deberse a procesos muy distintos (ambientales, bióticos, diagenéticos) y como resultado altera en gran manera la calidad de los datos (Fürsich, 1978). Por ello, su reconocimiento y correcta interpretación resultan cruciales para todo estudio paleontológico posterior, incluyendo el bioestratigráfico.

Los factores que causan la homogeneización temporal en ambientes acuáticos son biológicos, sedimentológicos y, con menor frecuencia, diagenéticos. Entre los biológicos cabe destacar la bioturbación (bolsadas debidas a la actividad de peces, concentraciones causadas por la actividad excavadora de los crustáceos, etc.), mientras que entre los bioestratigráficos actúan las corrientes, las olas, las tasas de sedimentación bajas, etc. Entre los factores diagenéticos cabe destacar el papel de la reelaboración.

El tiempo implicado en la homogeneización temporal varía de acuerdo con el lugar donde se produce. En las zonas poco profundas como las marismas, las llanuras mareales o la plataforma proximal, se puede esperar una homogeneización que comprenda un lapso temporal relativamente corto (del orden de algunos centenares de años), pero el período puede ser significativamente mayor en la plataforma más profunda y en los ambientes de profundidad (entre diez mil y cien mil años). Igualmente, la mezcla esquelética puede corresponder a restos de organismos pertenecientes a un mismo ambiente (la llamada homogeneización temporal autóctona) o a ambientes diferentes (conocida como homogeneización temporal alóctona) (Fürsich & Aberhan, 1990).

## ALGUNOS EJEMPLOS PARA LA REFLEXIÓN

Cuando la tasa de sedimentación es entre moderada y alta en relación a la producción biogénica, entonces asumimos que las sucesivas biocenosis desarrolladas en una zona determinada quedan bien separadas en los sedimentos. Sería teóricamente el caso ideal para los estudios paleoecológicos. Sin embargo, la tafonomía en cierta forma enmascara la realidad puesto que no debemos asumir que todos los individuos de la biocenosis vivían en el mismo plano espacial. Más bien al contrario, los productores de aquellos fósiles que hallamos en un mismo plano espacial no tuvieron por qué haber vivido juntos. Veamos algunos ejemplos.

a) El deseo de escrupulosidad y precisión ha llevado en muchos casos a perder de vista que en paleontología tratamos con entidades derivadas de la actividad biológica, no con entidades matemáticas exactas. Por ejemplo, en trabajos de muestreo de yacimientos con vistas a estudios paleoecológicos se ha tendido a delimitar niveles de escasa potencia, con la idea de no mezclar tiempos distintos. Sin embargo, en cualquier fondo marino actual los organismos habitan diferentes estratos ecológicos: baste sólo mencionar la dualidad epibentos/endobentos y los distintos niveles ecológicos en cada una de estas categorías. Con pequeñas variaciones, esta estratificación también se ha dado en el pasado geológico (Bottjer & Ausich, 1986).

Al recoger muestras paleontológicas de sedimentos marinos para su preparación en el laboratorio, inevitablemente tomamos conjuntamente los restos de aquellos individuos que sólo están juntos a causa de la estrategia vital de uno de ellos, quien ocupó en vida una posición contigua al ya

producido, pero que no coexistieron. El resto esquelético de un infáunico profundo se hallará en el mismo nivel que el de, pongamos por caso, un infáunico superficial que vivió algunas decenas o centenas de años antes, cuando aún no se había depositado todo el sedimento que lo recubría al instalarse el organismo más reciente. Sin embargo, tendemos a estudiar estas muestras como una unidad temporal, lo cual sólo es cierto si a la unidad le damos la amplitud adecuada. Por mucho que la tafonomía nos indique la falta de transporte u otra alteración tafonómica, la homogeneización temporal existirá.

b) Otro agente productor de homogeneización es la exhumación de organismos infáunicos por causas diversas. Entre ellas, por actividad propia, por presión o actuación de un depredador, por actividad de organismos excavadores (cangrejos, peces, etc.) o por tensión anterior a la muerte. Este último parámetro ha sido observado repetidamente en condiciones de acuario, y no se descarta su existencia también en condiciones acuáticas naturales aunque su comprobación resulta difícil.

c) El desplazamiento y la posterior resedimentación de los restos también contribuye a la homogeneización temporal.

Tanto en el caso de la relación epibentos/endobentos como en el de la exhumación, como muchas veces en el del desplazamiento, existirá homogeneización temporal, causante de la mezcla de entidades derivadas de organismos que en realidad vivieron en lapsos temporales distintos y, quizás también, bajo circunstancias ambientales diferentes.

Estas circunstancias son habituales actualmente, y debieron serlo en muchos casos en el pasado geológico. Cuando los parámetros tafonómicos nos indican la existencia de una tafocenosis derivada de una antigua paleobiocenosis, nos aprestamos a realizar estudios paleoecológicos, sin tener a veces en cuenta que de hecho las muestras corresponden a una mezcla de poblaciones sucesivas, pocas o muchas, que compartieron a lo largo del tiempo el mismo espacio físico. Proporciones o relaciones tróficas como las propuestas por Scott (1976) sólo deben interpretarse en el marco de la homogeneización temporal.

En resumidas cuentas, la homogeneización temporal promedia las estructuras de las sucesivas comunidades y, si ha habido cambios a lo largo del tiempo, éstos no quedan reflejados. De hecho, las características promedio que nos proporcionan estas asociaciones dan una idea general de los parámetros ecológicos y ambientales que a largo término nos muestran tendencias globales, pero enmascaran la evolución en períodos de tiempo que no por cortos dejan de tener su importancia.

## CONCENTRACIONES

Cuando las tasas de sedimentación son bajas en relación a la producción biogénica, el resultado con el tiempo es la formación de concentraciones. Una concentración fósil se define como cualquier asociación relativamente densa de fósiles, indiferentemente de su composición taxonómica, el estado de conservación de sus componentes, de su tamaño o del grado de modificación tafonómica (Fürsich, 1990). Las concentraciones de fósiles son asociaciones casi exclusivamente formadas por restos esqueléticos. Por tanto se habla de acumulaciones tanto en referencia a arrecifes coralinos como a capas con huesos de vertebrados, de macroforaminíferos o de restos vegetales.

Los niveles con concentraciones esqueléticas reciben nombres diversos, como coquinas, lumaquelas, pavimentos, o biocalciruditas, y sus dimensiones (tanto en potencia como en extensión) son muy variables. Además, los procesos de concentración tienen duraciones muy distintas, desde instantáneos hasta geológicamente largos. Esta variedad se refleja claramente en los distintos sistemas usados para su clasificación (clasificaciones genéticas, descriptivas, interpretativas, etc.). Kidwell (1986), Kidwell, Fürsich & Aigner (1986), entre otros, han presentado diversas propuestas para la interpretación dinámica de las concentraciones.

Las concentraciones son bases de documentación paleontológica y paleoambiental, a veces complejas. Los esqueletos proporcionan información ecológica y bioestratigráfica, pero en el caso de los resedimentados (así como en el de los reelaborados) los ambientes deposicionales pudieron ser otros distintos a los de su hábitat original. Además, en una sola capa pueden mezclarse representantes de diversas biocenosis sucesivas que no tuvieron por qué haber vivido bajo las mismas condiciones ambientales, bien sea por cambios generales o porque, por ejemplo, los esqueletos de una biocenosis anterior proporcionaron un sustrato distinto al previo (es decir, pueden ser tafocenosis homogenizadas por el tiempo *time-averaged*).

Sin embargo, trabajando con detalle y combinando datos tafonómicos con estratigráficos se pueden reconstruir muchos aspectos de la historia de una determinada acumulación.

Las características bioestratinómicas de los elementos esqueléticos como la biofábrica, la articulación, la selección, la fragmentación, la abrasión, la bioerosión y la incrustación proporcionan datos suplementarios sobre el tiempo de residencia de los restos en el fondo marino, la influencia de las olas en relación a la de las corrientes, el grado de resedimentación o la falta de sedimentación.

Basándose en la interpretación genética, Kidwell (1991) clasificó las concentraciones esqueléticas en cuatro amplios tipos, cuyas características resumimos a continuación.

El tipo más sencillo correspondería a las concentraciones episódicas (*event-concentrations*), cuya escala es de láminas y capas individuales, registrando episodios de concentración únicos y breves.

Otros dos tipos, más complejos genéticamente, constituyen las concentraciones compuestas o multiepisódicas (*composite or multiple-event concentrations*) y las de hiato o condensadas (*hiatal or condensed concentrations*), cuyas dimensiones van desde capas centimétricas hasta facies bioclásticas de escala hectométrica. Estas concentraciones tienen historias más complejas (y normalmente más largas) que las anteriores, registrando la mezcla de diversas generaciones y/o concentraciones episódicas.

Finalmente, están las concentraciones de revestimiento (*lag-concentrations*), consistentes en acumulaciones delgadas, residuales, asociadas a superficies de truncación estratigráfica significativa.

Como ya he dicho, las concentraciones de fósiles son un elemento útil en el análisis de cuencas, puesto que proporcionan información sobre batimetría, tasa de sedimentación, régimen hidrodinámico y gradientes ambientales. El predominio de algún tipo particular de ellas (por ejemplo, las producidas por tempestades) y su recurrencia a través del tiempo permite realizar inferencias sobre la configuración y la evolución de la cuenca. El caso más evidente correspondería al de ambientes someros de playa, en los que dominan las concentraciones de origen sedimentológico, las cuales son reemplazadas gradualmente por concentraciones biológicas en áreas más profundas.

El carácter de una tafocenosis (y, por tanto, de la asociación fósil resultante) depende en gran manera del factor tiempo. El enterramiento rápido *in situ* de lo que era una tanatocenosis produce una tafocenosis que en principio debería registrar fielmente la composición específica y la estructura de edad de los organismos con partes duras, dando una concentración episódica. Bajo circunstancias normales, sin embargo, las tafocenosis representan relictos promediados temporalmente de asociaciones de vida previas (concentraciones compuestas, quizás las más frecuentes).

En las asociaciones fósiles promediadas no se pueden reconocer las variaciones a lo largo del tiempo de las comunidades sucesivas ni los parámetros ambientales que las pudieron condicionar. Por ejemplo, si en una comunidad dominó ocasionalmente una especie oportunista, al estudiar la asociación promediada esta prevalencia no tiene por qué ponerse de ma-

nifiesto, o puede hacerlo de forma muy atenuada. Por otra parte, este tipo de tafocenosis son más uniformes aunque también más ricas en especies que las comunidades vivientes (exceptuando los organismos de cuerpo blando) de las cuales derivan.

Fürsich & Aberhan (1990) estudiaron de forma teórica la incidencia del *time-averaging* sobre distintos parámetros biológicos, como pueden ser la diversidad o la estructura trófica de las comunidades, en función de la constancia o variabilidad de los parámetros ambientales a lo largo del tiempo y su reflejo en las concentraciones resultantes (Fig. 2). Coincidiendo con estos autores, puesto que la homogeneización temporal depende de los parámetros ambientales, su intensidad y frecuencia variará de forma considerable según varíen ellos, con lo que su detección y caracterización en el registro geológico tendría que permitir la reconstrucción paleoambiental. La dificultad radica precisamente en discriminar este tipo de procesos y evaluar su incidencia, pero ésta es la labor que ha de emprender el paleontólogo si desea evitar una mala interpretación de las concentraciones.

## ESTUDIO DE CONCENTRACIONES ESQUELÉTICAS ACTUALES

### INTRODUCCIÓN

Sólo en el caso del estudio de comunidades actuales tenemos la oportunidad de comparar las poblaciones que están viviendo en un momento determinado con la tanatocenosis formada en la misma zona a lo largo de un cierto lapso temporal.

Un ejemplo claro de concentraciones son las asociaciones de esqueletos de invertebrados (especialmente moluscos) que se producen actualmente en la plataforma más proximal. En estas zonas la tasa de sedimentación es baja, mientras que la producción de restos es elevada (obtendremos por tanto una concentración). En esta situación, se mezclan en un mismo nivel esqueletos de organismos que han vivido en momentos temporales diferentes (de cientos a miles de años de diferencia en algunos casos), siendo susceptibles de fosilizar juntos en un momento dado. Este tipo de concentraciones (episódicas o, más frecuentemente, multiepisódicas) han sido estudiadas con casos actuales, siendo bien conocidos algunos ejemplos de las costas pacífica y atlántica de Norteamérica, donde los procesos bioestratinómicos se ven acentuados debido a la

acción de las corrientes de marea, a la actividad de la fauna carcínica, o la de las aves, por ejemplo. Un ejemplo de estudio exhaustivo en ambientes actuales y pretéritos es el publicado por Fürsich y Flessa (eds.) (1991) referido a ciertas malacofaunas pleistocenas y actuales del norte del Golfo de California.

Por otra parte, Staff & Powell (1988) realizaron un estudio sobre la incidencia de la homogeneización temporal y la conservación diferencial en el valor de la diversidad en tanatocenosis actuales de macroinvertebrados. En sus conclusiones resaltan la necesidad de datos adicionales que permitan distinguir entre asociaciones ricas en especies debido a la homogeneización temporal en hábitats ambientalmente variables y aquéllas debidas a las sucesivas comunidades desarrolladas en hábitats menos variables.

#### EJEMPLOS PROCEDENTES DE LAS COSTAS MEDITERRÁNEAS

En las costas mediterráneas no existen mareas, pero sí pueden estudiarse las concentraciones a diferentes batimetrías. Este estudio lo hemos iniciado en la zona del Delta del Ebro, tomando muestras manualmente sobre la playa, y a 1 m de profundidad y mar adentro (15 m de profundidad máxima) mediante dragas de pesca. Los datos obtenidos se reflejan en las Tablas 1-3.

Para cada una de las muestras obtenidas se contabilizaron por separado el número de especies y de individuos de gasterópodos y bivalvos vivos y los correspondientes a individuos muertos. Se calcularon los valores de la diversidad (H) y de la equitabilidad (o equidad) (E) para los gasterópodos y los bivalvos vivos; para los gasterópodos y los bivalvos muertos; para la suma de moluscos (bivalvos más gasterópodos) vivos; para la suma de moluscos (bivalvos más gasterópodos muertos) y, finalmente, para el conjunto total de bivalvos y gasterópodos, vivos y muertos. Estos últimos valores son de especial interés, puesto que corresponden a la hipotética tanatocenosis que podría llegar a preservarse en el registro fósil. El uso de los índices ecológicos H y E se circunscribe a su utilidad para la comparación entre las diferentes muestras, representando la diversidad tafonómica. No se pretende con ellos realizar ningún tipo de inferencias ecológicas o ambientales, puesto que hay que ser consciente de la parcialidad de los datos, debida entre otros motivos tafonómicos a que para su cálculo se usan solamente los taxones esqueléticos (la misma parcialidad que se comete al utilizarlos en el registro fósil, si bien en paleontología son igualmente válidos para las comparaciones).

<b>Bivalvos vivos</b>		<b>n°</b>
Especies		8
especies suspensívoras		8
individuos		2432
Diversidad		0,13
Equitabilidad		0,04

<b>Bivalvos muertos</b>		<b>n°</b>
especies		24
especies suspensívoras		20
especies detritívoras		4
individuos		18278
Diversidad		2,01
Equitabilidad		0,44

<b>Gasterópodos vivos</b>		<b>n°</b>
Especies		2
especies carnívoras		1
especies basureras		1
individuos		40
Diversidad		0,47
Equitabilidad		0,47

<b>Gasterópodos muertos</b>		<b>n°</b>
Especies		11
especies carnívoras		4
especies basureras		4
especies herbívoras		3
individuos		82
Diversidad		2,36
Equitabilidad		0,68

<b>Bivalvos + Gast. (vivos)</b>		<b>n°</b>
Diversidad		0,26
Equitabilidad		0,08

<b>Bivalvos + Gast. (muertos)</b>		<b>n°</b>
Diversidad		2,06
Equitabilidad		0,4

**Bivalvos + Gasterópodos (vivos y muertos)**

Diversidad	1,93
Equitabilidad	0,35

Tabla 1.- Número total de especies y de individuos y valores de la diversidad y la equitabilidad (o equidad) en la muestra tomada mar adentro (15 m de profundidad).

Table 1.-Total number of species and individuals and values of diversity and equitability in off-shore samples (15 m depth).

En el caso de los muestreos mar adentro y a 1 m de profundidad, los valores de H y E calculados para los organismos vivos (ya fueran gasterópodos solos, bivalvos solos, o moluscos conjuntos) son inferiores a las de organismos muertos o incluso al conjunto de moluscos vivos y muertos.

Los valores correspondientes a H y E de la muestra tomada en la playa, es decir, calculados a partir de especímenes muertos y transportados, también son mayores a los de la muestra de vivos.

Al agrupar las diferentes especies de moluscos muestreadas según sus hábitos tróficos (suspensívoras, detritívoras, carnívoras y carroñeras) los valores más altos correspondieron asimismo a las concentraciones de individuos muertos.

Todas estas observaciones actualistas vienen a corroborar y explicar por qué los valores de los índices calculados son mayores en el caso de las ta-

<b>Bivalvos vivos</b>		<b>n°</b>
Especies		9
especies suspensívoras		8
especies detritívoras		1
individuos		3274
Diversidad		0,59
Equitabilidad		0,19

<b>Bivalvos muertos</b>		<b>n°</b>
especies		17
especies suspensívoras		14
especies detritívoras		3
individuos		662
Diversidad		3,06
Equitabilidad		0,74

<b>Gasterópodos vivos</b>		<b>n°</b>
Especies		2
especies carnívoras		1
especies basureras		1
individuos		9
Diversidad		0,5
Equitabilidad		0,5

<b>Gasterópodos muertos</b>		<b>n°</b>
Especies		9
especies carnívoras		3
especies basureras		2
especies herbívoras		4
individuos		26
Diversidad		2,85
Equitabilidad		0,9

<b>Bivalvos + Gast. (vivos)</b>		<b>n°</b>
Diversidad		0,62
Equitabilidad		0,18

<b>Bivalvos + Gast. (muertos)</b>		<b>n°</b>
Diversidad		3,29
Equitabilidad		0,33

<b>Bival. + Gast. (vivos y muertos)</b>		<b>n°</b>
Diversidad		1,39
Equitabilidad		0,29

Tabla 2.—Número total de especies y de individuos y valores de la diversidad y la equitabilidad (o equidad) en la muestra tomada a 1 m de profundidad.

Table 2.—Total number of species and individuals and values of diversity and equitability in a 1 m depth sample.

<b>Bivalvos muertos</b>		<b>n°</b>
Especies		12
especies suspensívoras		10
especies detritívoras		2
individuos		962

<b>Gasterópodos muertos</b>		<b>n°</b>
Especies		6
especies carnívoras		4
especies basureras		1
especies herbívoras		1
individuos		16

<b>Bivalvos + Gasterópodos</b>		<b>n°</b>
Diversidad		2,26
Equitabilidad		0,54

Tabla 3.—Número total de especies y de individuos y valores de la diversidad y la equitabilidad (o equidad) en la muestra tomada sobre la playa.

Table 3.—Total number of species and individuals and values of diversity and equitability in the beach sample.

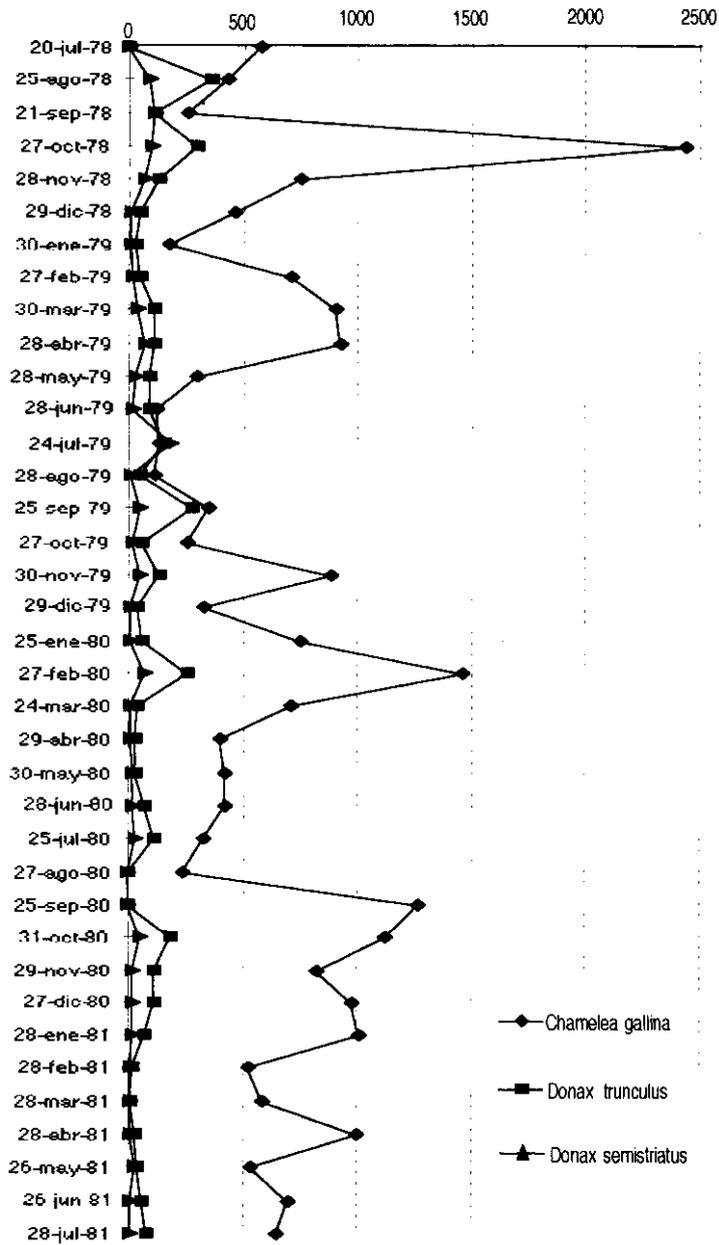


Fig. 1.—Variaciones mensuales en el número de individuos de las 3 principales especies de bivalvos a lo largo de 3 años en las concentraciones de la Platja Larga de Salou, Tarragona.

Fig. 1.—Monthly variations in the number of individuals of the three main bivalve species in the concentrations of Platja Larga (Salou, Tarragona).

natocenosis. Estas asociaciones son el resultado de la acumulación a través del tiempo de los restos esqueléticos de sucesivas comunidades, no forzadamente todas ellas iguales en cuanto a composición, taxonómica o numérica.

Un factor también a considerar es la influencia de la estacionalidad y los ciclos vitales. Las muestras estudiadas en el Delta del Ebro corresponden a un solo lapso temporal, pero las relaciones pueden variar en gran manera según la época del año en que se realice la recolección. Por ejemplo, en muestras recogidas a lo largo de tres años sobre las tafocenosis de una playa cercana (Platja Llarga, Salou, Tarragona), las variaciones en las proporciones de diversas especies cambian a lo largo de los meses de forma significativa (Fig. 1).

En el registro fósil es prácticamente imposible poder diferenciar cambios mensuales en las proporciones relativas de distintas especies. Las muestras que estudiamos representan, en general, lapsos de tiempo más largos y, sin embargo, estas oscilaciones debidas a los ciclos vitales de cada especie habrán también existido en el pasado. Esto debe tenerse en cuenta al interpretar datos paleontológicos.

Una última reflexión. Hemos hablado de las acumulaciones y de la homogeneización de datos. Estos resultados variarían si nos desplazáramos lateralmente por cada uno de estos ambientes ya que no existe uniformidad. Valga como ejemplo el caso de los cambios del valor de la diversidad y la equitabilidad a lo largo de un mismo nivel, en apariencia con una distribución bastante homogénea de los fósiles en dos unidades de un yacimiento del Plioceno marino del NE de la Península (Fig. 2).

## CONCLUSIONES

La homogeneización temporal es una característica común a las concentraciones esqueléticas, actuales y del registro fósil, pero también se presenta aún sin la existencia de concentración. La estratificación ecológica y la actividad vital de ciertos organismos lo pueden también propiciar.

El reconocimiento de una promediación temporal es un pre-requisito inexcusable para el análisis paleoecológico, puesto que influencia sustancialmente parámetros comunitarios. Si no se tiene en cuenta la homogeneización por el tiempo, la interpretación de la diversidad (tanto en el sentido de riqueza específica como en el de índice paleoecológico) y la de otros parámetros como la composición taxonómica y las proporciones hábito trófico/hábito de vida llevará a conclusiones erróneas.

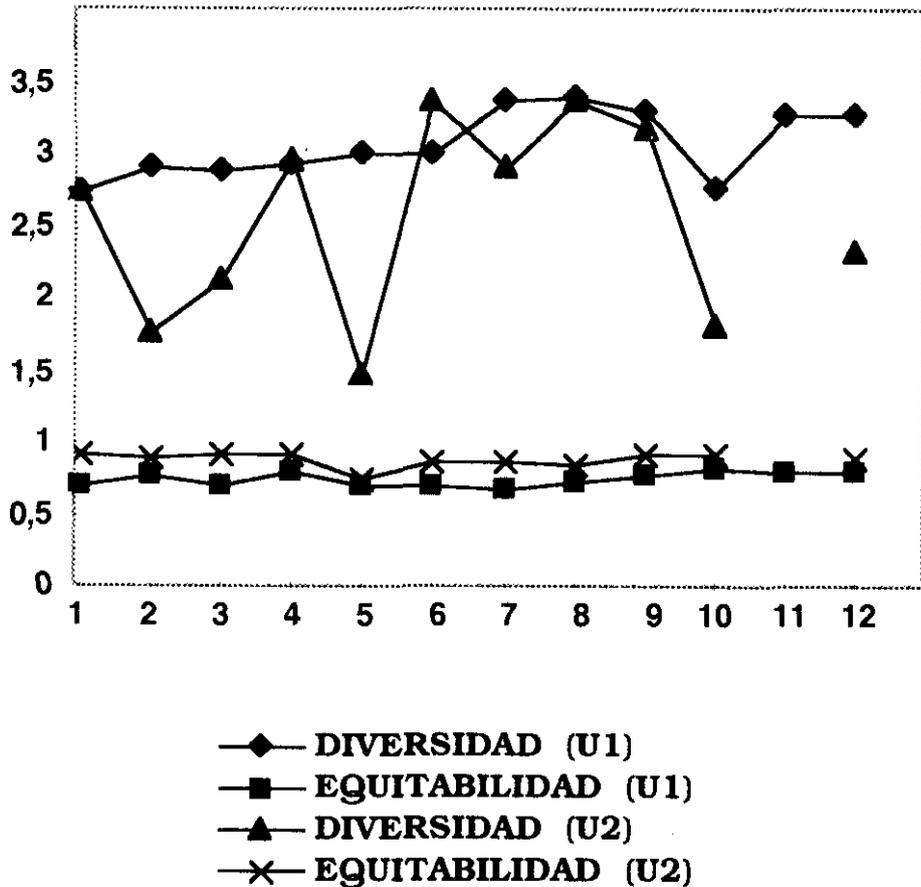


Fig. 2.—Variaciones laterales de los valores de la diversidad (H) y de la equitabilidad (o equidad) (E) para los moluscos de los niveles  $U_1$  y  $U_2$  del yacimiento plioceno del Cementiri de Siurana (Alt Empordà) (nótese que no se pudo muestrear el punto 11 del nivel  $U_2$ ).

Fig. 2.—Lateral variations of the molluscs diversity and equitability values in the  $U_1$  and  $U_2$  levels of the Pliocenic outcrop of Cementiri de Siurana (Alt Empordè, Catalonia) (remark that point 11 of  $U_2$  level could not be sampled).

Las tafocenosis promediadas temporalmente tienen unas características diferentes a las de las comunidades vivientes, por lo cual no pueden ser comparadas estrictamente. Por otra parte, estas tafocenosis homogenizadas registran las condiciones ambientales a gran escala, de manera que indican mejor las tendencias a largo plazo que las comunidades vivientes. Numerosos estudios han demostrado que las tafocenosis reflejan la estructura ambiental amplia y dan una relación, aunque desigual, de los taxones con par-

tes duras dominantes que allí vivían y que serían característicos de estos ambientes.

La tafonomía nos informa de la existencia de homogeneización, pero esto no significa que debamos actuar de forma pesimista y concluir que prácticamente nunca se podrá efectuar un estudio paleoecológico. Es imprescindible asimilar lo que nos dice la tafonomía e interpretar los datos a la luz de los procesos detectados, juntamente con la idea clara de que no trabajamos casi nunca con individuos de comunidades coetáneos en el pasado, sino con asociaciones homogeneizadas a causa de la sedimentación, de la propia forma de vida de las distintas especies o de la acción de otros organismos.

## AGRADECIMIENTOS

Sin la colaboración teórica y práctica de R. Domènech, J.M. de Gibert y M. Solsona (Lab. de Paleontología, Univ. de Barcelona) me habría sido mucho más difícil plasmar estas reflexiones tal como han quedado formuladas. Los acertados comentarios de dos revisores, F. Fürsich y M. De Renzi, han contribuido asimismo a mejorar los razonamientos expuestos. Para todos ellos mi sincero agradecimiento.

Este trabajo se ha realizado en el marco de la Ayuda a la Investigación PB94-0946 del Ministerio de Educación y Ciencia.

## REFERENCIAS

- ALLISON, P. A. & BRIGGS, D. E. G. (eds.), (1991): *Taphonomy, releasing the data locked in the fossil record*, Plenum, New York, 560 pp.
- BOTJER, D. J. & AUSICH, W. I., (1986): «Phanerozoic development of tiering in soft substrate suspension-feeding communities», *Paleobiology*, 12: 400-420.
- FÜRSICH, F. T., (1978): «The influence of faunal condensation and mixing on the preservation of fossil benthic communities», *Lethaia*, 11: 243-250.
- (1990). «Fossil Concentrations and Life and Death Assemblages». In: D. E. G. BRIGGS & P. R. CROWTHER (eds.), *Palaeobiology: a synthesis*, Blackwell Scient. Publ., Cambridge: 235-239.
- & ABERHAN, M. (1990): «Significance of time-averaging for paleocommunity analysis», *Lethaia*, 23: 143-152.
- & FLESSA, K. W. (eds.) (1991): «Ecology, taphonomy, and paleoecology of Recent and Pleistocene molluscan faunas of Bahía la Choya, northern Gulf of California», *Zitteliana*, 18, 180 pp.
- & OSCHMANN, W. (1993): «Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic of Kachchh, western India», *Journal of the Geological Society*, 150: 169-185.

- KIDWELL, S. M., (1986): «Models for fossil concentrations: Paleobiologic implications». *Paleobiology*, 12: 6-24.
- (1991). «The stratigraphy of shell concentrations». In: P. A. ALLISON & D. E. G. BRIGGS (eds.), *Taphonomy, releasing the data locked in the fossil record*, Plenum, New York: 211-290.
- & JABLONSKI, D. (1983): «Taphonomic feedback: Ecological consequences of shell accumulation». In: J. S. TEVESZ & P. L. MCCALL (eds.), *Biotic Interactions in Recent and fossil benthic communities*, Plenum, New York: 195-248.
- FÜRSICH, F. T. & AIGNER, T. (1986): «Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations», *Palaios*, 1: 228-238.
- & BOSENCE, D. W. J. (1991): «Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas». In: P. A. ALLISON & D. E. G. BRIGGS (eds.), *Taphonomy, releasing the data locked in the fossil record*, Plenum, New York: 115-209.
- SCOTT, R. W. (1976): «Trophic classification of benthic communities». In: R. W. SCOTT and R. R. WEST (eds.), *Structure and classification of Paleocommunities*, Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania: 29-66.
- STAFF, G. M. & POWELL, E. N., (1988): «The paleoecological significance of diversity: the effect of time averaging and differential preservation on macroinvertebrate species richness in death assemblages», *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63 (1-3): 73-89.
- WALKER, K. R. & BAMBACK, R. K. (1971): «The significance of fossil assemblages from fine grained sediments: time-averaged communities», *Geological Society of America, Abstracts with Programs*, 3: 783-784.
- YÉBENES, A. & DÍAZ-MOLINA, M (1989): «Interés de la Paleontología en el análisis de cuencas». In: E. AGUIRRE (coord.), *Paleontología. Nuevas tendencias*, C.S.I.C.: 237-258.

*Manuscrito recibido: 01-03-97*

*Manuscrito aceptado: 24-05-97*