

Información tafonómica e información paleobiológica: ¿Un falso dilema?

Taphonomic information and paleobiological information: A wrong dilemma?

Miquel DE RENZI

Departament de Geologia. Universitat de València.
CAMPUS DE BUJASSOT, Burjassot 46100 Valencia.
E-mail: miquel.dc.renzi@uv.es

ABSTRACT

Taphonomy has frequently been concerned with information losses in the fossil record. Although in the sixties Tasch argued the theoretical possibility for a complete removal of these informational gaps, paleontologists generally adopt the former viewpoint. A new way to deal with these problems has been the use of evolutionary taphonomy, as developed by Fernández-López. This author states that taphonomical information is gained by taphonomic systems, but this does not necessarily involve losses of biological information. There is a dilemma between the traditional point of view of fossilization as a destructive process and this new one, that involves a negentropic situation. The traditional point of view produces another dilemma as well: when taphonomic information increases, the possibilities to infer paleobiological information diminish. Here it is shown how taphonomical features, as derived from biological traits, can supply clues for paleobiological research; thus, there is not such a dilemma. Taphonomists have to interpret the ways by which a taphonomical feature has been derived from a biological trait and consequently, to infer this last one. Tasch's relationships between taphonomy and information theory play an important role in this discussion. Paleobiological inference obtained from taphonomic analysis has been cited in Jurassic crinoids and in Precambrian Vendobionta. A preliminary approach, in terms of mathematical set theory, for a future research in theoretical aspects of this topic is outlined.

Key words: Taphonomy, paleobiology, information theory, set theory, systems theory

RESUMEN

La tafonomía con frecuencia se ha reducido al estudio de problemas relacionados con pérdidas de información en el registro fósil. Aunque en la década de los sesenta Tasch argumentó la posibilidad teórica de una eliminación completa de estas lagunas de información, los paleontólogos adoptan generalmente el primer punto de vista. Un nuevo modo de enfocar estos problemas ha sido la tafonomía evolutiva, tal como la ha desarrollado Fernández-López. Este autor afirma que en un sistema tafonómico se gana información tafonómica, pero que esto no implica necesariamente pérdidas de información biológica. Hay un dilema entre la concepción tradicional (la fosilización es destructiva) y la nueva, que implica una situación negentrópica. El punto de vista tradicional produce también otro dilema: cuando aumenta la información tafonómica disminuyen las posibilidades de inferir información paleobiológica. Aquí se mostrará que los aspectos tafonómicos, en tanto que derivados de rasgos biológicos, pueden dar nuevas claves para la investigación paleobiológica; entonces, el dilema es más bien falso. Los tafonomistas han de interpretar las vías por las cuales un aspecto tafonómico ha sido derivado de un rasgo biológico y, de aquí, inferir este último. Se ha citado inferencia paleobiológica a partir de análisis tafonómicos en crinoideos jurásicos y Vendobionta precámbricos. Las relaciones establecidas por Tasch entre tafonomía y teoría de la información han jugado un importante papel en esta discusión. Se ha formulado, de una manera preliminar, una aproximación en los términos de la teoría de conjuntos para una futura investigación de los aspectos teóricos incluidos en esta temática.

Palabras clave: Tafonomía, paleobiología, teoría de la información, teoría de conjuntos, teoría de sistemas.

INTRODUCCIÓN

Entre las ciencias existen relaciones que, a menudo, son laberínticas. Esto se refleja en el pensamiento inicial de la tafonomía, que de acuerdo

con Efremov (1950), está influido por el famoso capítulo IX de *On the origin of species* (Darwin, 1859), el que lleva por título *On the imperfection of the geological record*. En él se discute sobre el carácter incompleto y episódico del registro fósil, y se califica a éste como de auténtico lastre a la hora de aportar pruebas a la teoría de la evolución. Pero esta idea no era original de Darwin, sino de Lyell, el cual, en nombre de la uniformidad de la naturaleza, declaró el cambio orgánico como un proceso con carácter gradual y tasa constante, en el cual no tenían cabida ni extinciones en masa ni aparición repentina de multitud de especies, que implicarían justamente variaciones bruscas en las tasas de renovación de la biota terrestre. Ahora bien, esta concepción uniformista de la Naturaleza tenía su origen en Newton; Hutton la introdujo en la geología y, de ahí, pasó a Lyell (*vide* Rudwick, 1972).

En este contexto, Efremov (op. cit.) afirma:

«Le matériel que les annales géologiques fournissent à la paléontologie est forcément *incomplet*.» (p. 1).

«L'ouvrage s'intéresse principalement à des processus de *destruction* géologique, dont, en général on ne tient pas beaucoup compte dans les définitions des termes de tectonique et de géomorphologie, qui eux se rapportent essentiellement à l'aspect *constructif* des processus géologiques.» (p. 4). Las itálicas en ambas citas son mías.

De esta manera, la tafonomía estaría, inicialmente, relacionada con procesos geológicos de carácter destructivo, ya que eliminarían parte de los materiales de origen biológico, por los cuales se interesa la paleontología. Y no sólo sería esto, sino que también las relaciones espacio-temporales que pudo haber entre los organismos originarios también podrían ser parcial o totalmente destruidas.

Sin embargo, la tafonomía puso sus primeras bases explícitas al mismo tiempo que otra disciplina, la teoría de la información, que pronto desbordaría su marco inicial de aplicación. Tasch (1965) fue uno de los primeros en aplicar los conceptos de esta teoría a la tafonomía y a la interpretación del registro fósil. A través de los fósiles buscamos obtener información paleobiológica (los organismos que los originaron, sus relaciones espacio-temporales, etc.). Conceptos de la teoría de la información tales como *redundancia* y *ruido* fueron usados por vez primera por Tasch en este contexto. Más tarde, Lawrence (1968) recogió este modo de ver las cosas, pero poniendo otra vez el énfasis en la imperfección del registro fósil. Ésta ahora podía ser considerada en conjunto como las *pérdidas de información a causa de los procesos «post-mortem»*; obviamente, se refería a pérdidas de información biológica. Así,

«An analysis of post-mortem *losses* of information should help us understand what information on life habits and life habitats can rightly be expected in the fossil record.» (p. 1316; las itálicas son mías).

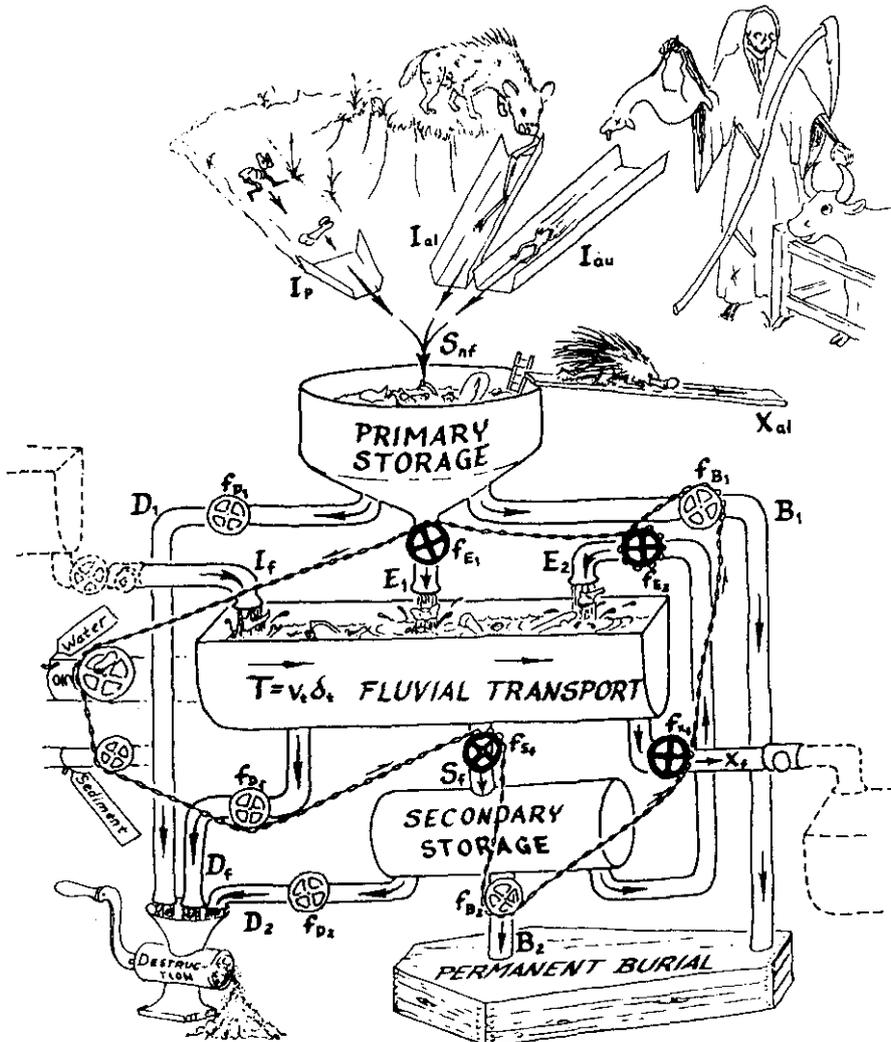


Fig. 1.—Los procesos tafonómicos, de acuerdo con la idea expresada en este esquema, dan origen a una pérdida irrecuperable de información paleobiológica (según Hanson, 1980).

Fig. 1.—According to this schema from Hanson (1980), taphonomical processes would produce an irretrievable loss of paleobiological information.

A partir de este momento, la mayor parte de los autores se adhirieron al punto de vista de que los procesos de fosilización causarían pérdidas de información biológica (realmente, paleobiológica) de carácter irrecuperable. Así, la graciosa figura de Hanson (1980) que aquí se reproduce (fig. 1).

Posteriormente, en diversos trabajos Fernández-López (Fernández-López, 1984, 1986-87) recogió una parte importante de las relaciones que había trazado Tasch entre tafonomía y teoría de la información. La teoría de la información puede ser vista como algo inherente al concepto de sistema y, por tanto, integrable dentro de la teoría de sistemas (Bertalanffy, 1968); en ello insistió Fernández-López (1984), quien creó el concepto de sistema tafonómico (ver, asimismo, Sequeiros, 1992), consistente en un sistema dinámico integrado por una entidad registrada más el medio externo (el de antes —si se da— y el de después del enterramiento); de acuerdo con el tipo de entidad registrada que se considere (elementos conservados, poblaciones tafónicas o asociaciones registradas) tendremos una jerarquía de sistemas tafonómicos, cuyo nivel de organización será, a su vez, mayor de uno a otro: sistema elemental, sistema tafónico y tafosistema.

Según el mismo autor (Fernández-López, 1991a, b), el proceso de fosilización, entendido como un proceso dinámico que tiene lugar en un sistema tafonómico, consiste básicamente en la modificación de la información paleobiológica por los procesos tafonómicos y comporta un incremento de la información tafonómica. Por otra parte, el mismo autor insiste en que

«... la fosilización es un proceso no-paleobiológico, experimentado por entidades tafonómicas o por entidades conservadas, que *no implica pérdida o disminución de la información paleobiológica.*» (Fernández-López, 1991b; p. 23). Las *itálicas* son mías.

Esto significa que tal planteamiento está en contraposición con la noción clásica del proceso de fosilización como un proceso destructivo de la información paleobiológica. No hay pérdida de tal información por la sencilla razón de que las entidades registradas no son entidades biológicas que hayan cambiado de estado, sino que son de naturaleza diferente y carentes de funciones y atributos biológicos. Por tanto, tal pérdida es rechazada en términos lógicos por dicho autor (Fernández-López, 1991a, b).

La noción de información tafonómica, como algo distinto de información paleobiológica, plantea las dos cuestiones cuya respuesta será abordada en el presente trabajo: 1) ¿Qué relación hay entre información paleobiológica e información tafonómica? y 2) ¿La información tafonómica puede aportar claves para decodificar la información paleobiológica? Es obvio que la respuesta a la primera cuestión contiene los argumentos para responder a la segunda.

ACERCA DE LA TEORÍA DE LA INFORMACIÓN

Aquí volvemos a hallar esa relación laberíntica entre las ciencias de la que se hablaba al comienzo, ya que la teoría que nos ocupa no tenía nada que ver, en principio, con las ciencias naturales, puesto que surgió de los problemas que planteaba la ingeniería de las telecomunicaciones. La primera propuesta acerca de este tema vino de la mano de Shannon, en 1948, pero ya había precedentes en trabajos anteriores de Nyquist y Hartley, en la década de los 20 (*fide* Garriga y Marquet, 1987).

Aunque la teoría de la información es una teoría esencialmente matemática (concretamente estadística, con importantes aplicaciones, sobre todo en la optimización de los sistemas de telecomunicación), puede enunciarse de un modo puramente verbal cuáles son el tipo concreto de problemas que aborda y los presupuestos de los que parte. Su objeto de estudio inicial son los mensajes transmitidos a través de una línea telefónica, una emisora de radio, etc. y los problemas básicos a los que hace frente son los de la transmisión de mensajes y su modificación durante la misma, así como también su almacenamiento. Por tanto, la veracidad o la falsedad de los mismos no es algo que atañe a esta teoría, sino cómo llegan a su receptor una vez han sido emitidos.

En resumen, el mensaje *tiene una información* que se altera al transmitirlo (todos tenemos una experiencia exagerada de ello con teléfonos o televisores en días de tormenta). El concepto de información aparece como un concepto primitivo de la teoría, algo que no sería susceptible de ser definido, pero del cual sí se podría afirmar que se caracterizaría por la posesión de dos notas negativas: la información no sería ni materia ni energía. No implica aporte de materia, ni es materia; sin embargo, su transmisión requiere energía. Por esto mismo, los procesos de *pérdida* de información son semejantes a aquéllos en que hay *ganancia* de entropía (Wiener, 1971)¹, por lo cual, entropía (S) e información (I) son definidas como equivalentes, pero con signo cambiado: $I = -S$ (información como entropía negativa o neguentropía). Por tanto, igual que la entropía, será aditiva.

La información ha tenido diversas medidas, pero las expresadas en bits son las más conocidas. La más clásica remite formalmente a la entropía y se expresa como:

$$I = \sum_i p_i \log_2 p_i \quad (1)$$

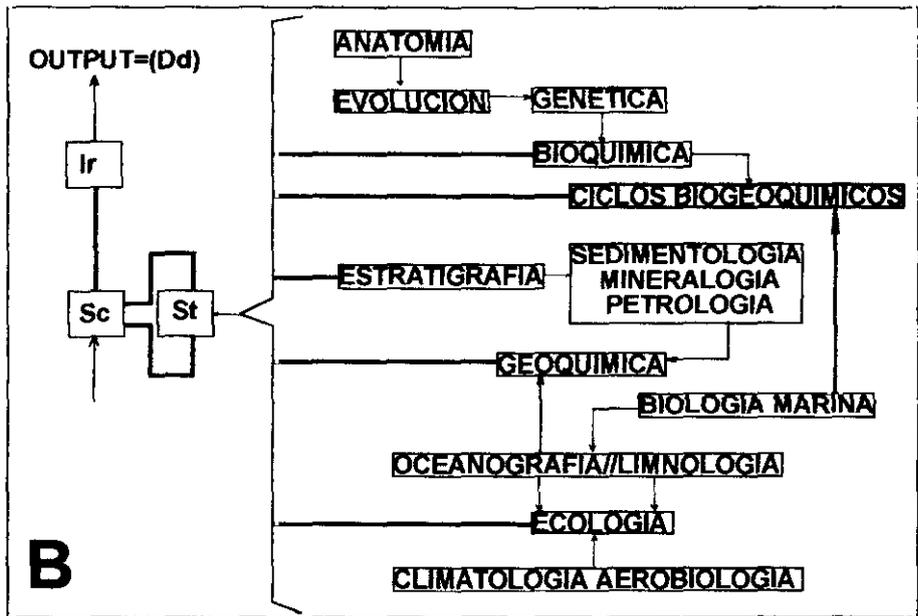
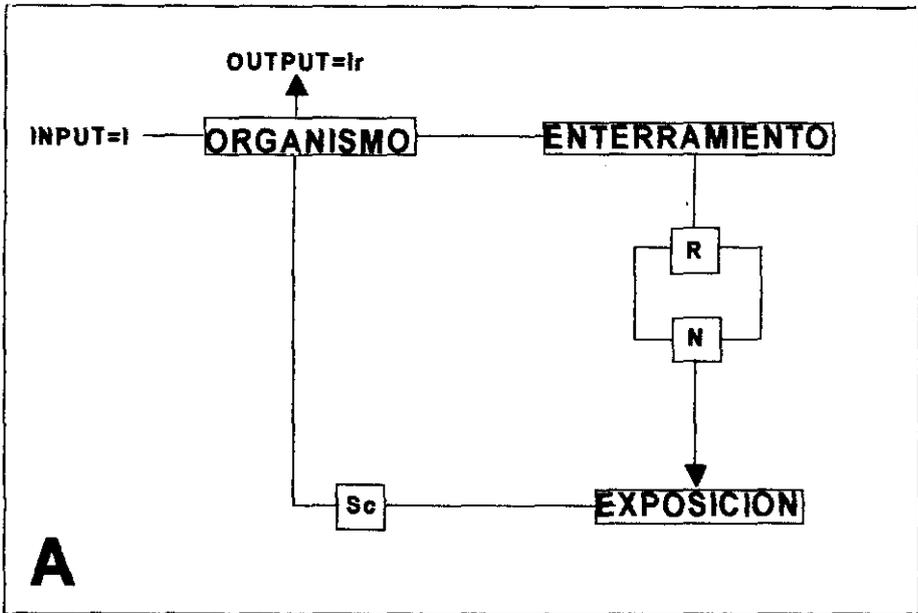
¹ La traducción que se ha utilizado es la del libro *Cybernetics or control and communication in the animal and the machine*; está indicado que es de los años 1948 y 1961.

Por último, nos interesa hacer alusión, dentro de este marco, a tres conceptos básicos relacionados con la transmisión de los mensajes: son los conceptos de *emisor*, *receptor* y *canal de transmisión*. Podemos quedarnos con el concepto intuitivo de los dos primeros. Ahora bien, el éter o un cable son los canales de transmisión usados por el emisor para llegar al receptor. Un libro —o un disquete, por hablar de algo más moderno—, por otra parte, constituye un medio de almacenamiento de información, lo cual constituiría una parte del canal de transmisión, donde los mensajes pueden sufrir alteraciones (el libro puede quemarse o bien ser atacado por insectos y destruirse parcialmente, mancharse, etc.). Ello produciría modificaciones y pérdidas irrecuperables de información. Por analogía, se habla de *ruidos* introducidos en la transmisión. La pérdida, sin embargo, puede ser compensada transmitiendo una y otra vez el mensaje; es lo que en este contexto teórico se ha venido en llamar *redundancia* (se editan numerosos ejemplares del mismo libro).

Esta teoría constituyó, en su día, el punto de partida de la cibernética de Wiener (1971; ver nota 1). Más tarde, Bertalanffy (1968) reconoció la importancia de ambas para tratar con sistemas, una concepción contraria al mecanicismo newtoniano y reduccionista tácitamente aceptado en todas las ciencias de la naturaleza; la relación con la entropía jugó un papel muy importante. En un sistema hay transmisión de *información* entre sus partes, lo cual permite que, en general, haya *autorregulación*, lo cual es el puente de unión entre la Teoría de la Información y la Cibernética. Al poseer la mayor parte de los sistemas naturales estas características, la aplicación de los conceptos de ambas teorías (de la información, por una parte, y de la cibernética, por otra) fue algo que no se hizo esperar. Así, en Ecología, Margalef (*e.g.* Margalef, 1968) hizo uso de una concepción del ecosistema entendido como canal de información, y la medida expresada por la fórmula (1) la dio como una manera de cuantificar el concepto de diversidad, ya que a su vez cumplía con los requisitos básicos que ha de satisfacer todo índice de diversidad.

TAFONOMÍA Y TEORÍA DE LA INFORMACIÓN

Como ya se dijo, fue Paul Tasch (Tasch, 1965) quien por vez primera trató de relacionar ambos cuerpos de conocimiento. En su concepción (fig. 2A) hay un emisor, que es el organismo, el cual da origen a un *input* de información, que aquí denominaré *I*, para seguir con la formulación anterior (Tasch lo designaba por *S*, pero este símbolo se refiere a entropía; la información consiste en entropía negativa, como ya se dijo).



Por diversos canales, el mensaje pasa a ser almacenado en el registro fósil. Este jugaría un papel análogo, en sus características, al almacenamiento representado por el libro *y*, como tal, susceptible de ser alterado en cuanto al input o entrada original. Si seguimos el razonamiento de Tasch, desde el momento en que el organismo produce el *input* de información, ésta sufre pérdidas (*D*); de acuerdo con el esquema de la Tafonomía tradicional, se habría de incluir el tiempo anterior al enterramiento y el posterior al mismo, hasta la exposición. Pero durante el mismo período hay ruidos actuando (*N*) y redundancia (*R*). Para Tasch, *D* constituiría una pérdida irrecuperable de información. Aunque hoy día esto ha variado hasta recoger las manipulaciones del hombre (Behrensmeier & Kidwell, 1985), en lo esencial el razonamiento es válido.

De esta manera, la salida (*output*) de información paleobiológica vendrá expresada por:

$$I_r = (I - D - N) + R \quad (2)$$

Durante la exposición actúa un mecanismo decodificador (*scanning device*, *Sc*) que la recupera. Existe, además, un *almacén de información* (*St*). El mecanismo decodificador hace un uso dinámico de dicho almacén, ya que él mismo lo alimenta. La expresión (2) difiere de la propuesta por Tasch en que ésta última incluye el mecanismo aditivamente, con lo cual se están sumando magnitudes de distinta clase.

Tal como lo presenta Tasch, este *almacén* consistiría, en parte, en los distintos conocimientos que se obtienen a partir de una postura actualístico-metodológica (así, el carácter inalterable de las leyes de la materia, de la energía y de la vida; Gould, 1967; De Renzi, 1981). La anatomía comparada, por ejemplo, contiene aspectos legaliformes; la información paleobiológica presente nos permite, a través de la correlación orgánica, recuperar parte de la información paleobiológica perdida. Es así como deducimos, en una concha de bivalvo fósil, la presencia de dos sifones —per-

Fig. 2.—Tafonomía y Teoría de la Información. A) Esquema de la alteración que sufre la información paleobiológica en los procesos de fosilización y la recuperación de la misma por un mecanismo decodificador *Sc*. Para el significado de los símbolos, ver el texto. B) Esquema de la naturaleza del almacén de información *St* utilizable por el mecanismo decodificador *Sc*. Símbolos como en el texto y figura 2A. Ambas de Tasch (1965).

Fig. 2.—Taphonomy and information theory. A) Diagram showing how paleobiological information is altered during the fossilization processes and its retrieval by a scanning device *Sc*. See text for the meaning of symbols. B) Scheme of the information storage *St* that may be used by the scanning device *Sc*. Symbols as in the text and figure 2A. Both come from Tasch (1965).

didados para siempre—, y de aquí su carácter endobionte, gracias a la presencia de la huella del seno paleal.

De este modo, los bucles de retroalimentación que operan con el almacén *St* acaban alimentando en *Ir* un conjunto de bits derivados *Dd*. Tasch, con ello, pone en evidencia que:

$$Ir + Dd = I' - k(I - D) \quad (3)$$

siendo *I'* el número máximo de bits recuperables después de la fosilización. El mismo autor destaca que al aumentar *St* dinámicamente por la actividad de *Sc*, ello alimenta *Ir* a causa del constante incremento de *Dd*, con lo cual:

$$I - I' \rightarrow 0 \quad (4)$$

ya que *Dd* compensa parte de *D* y parte de *N*.

¿En qué consiste la información tafonómica?—Hasta aquí, la argumentación de Tasch, cuya importancia no ha sido suficientemente destacada, salvo en trabajos relativamente recientes, como Fernández-López (1984, 1986-87). Sin embargo, los conceptos desarrollados por este último autor llegan a conclusiones opuestas, de acuerdo con lo que se expondrá.

En primer lugar, todo sistema tafonómico gana información tafonómica a través del tiempo, sin implicar pérdida de información paleobiológica necesariamente (Fernández-López, 1991a, b); tal aumento de información tiene que ver con aporte de energía (cf. Margalef, 1981). Ahora bien, Fernández-López (1991a, b; 1995) ve las claves del aumento de información tafonómica en las funciones de estabilización, transformación y replicación propias de los elementos tafonómicos, así como en el desarrollo de las poblaciones tafónicas y en los procesos de tafonización (fig. 3). Pero no es únicamente eso: la estructura y la composición de las entidades conservadas pueden influir en el ambiente de fosilización y favorecer el aumento de información tafonómica.

Este mismo autor (Fernández-López, 1986-87) consideraría como información tafonómica la diferencia entre la información añadida por los diversos procesos que actúan durante la fosilización, que se enumerarán en seguida, y la información perdida. Los mencionados procesos son la redundancia, *R*; la ganancia de materia e información, *G*, y la transformación, *T*. El mismo autor pasa a definir los bits de información con los que contribuye cada proceso: *IR* son los debidos a redundancia; *IG* son los debidos a ganancia e *IT* son los debidos a transformación. Si se consideran los bits

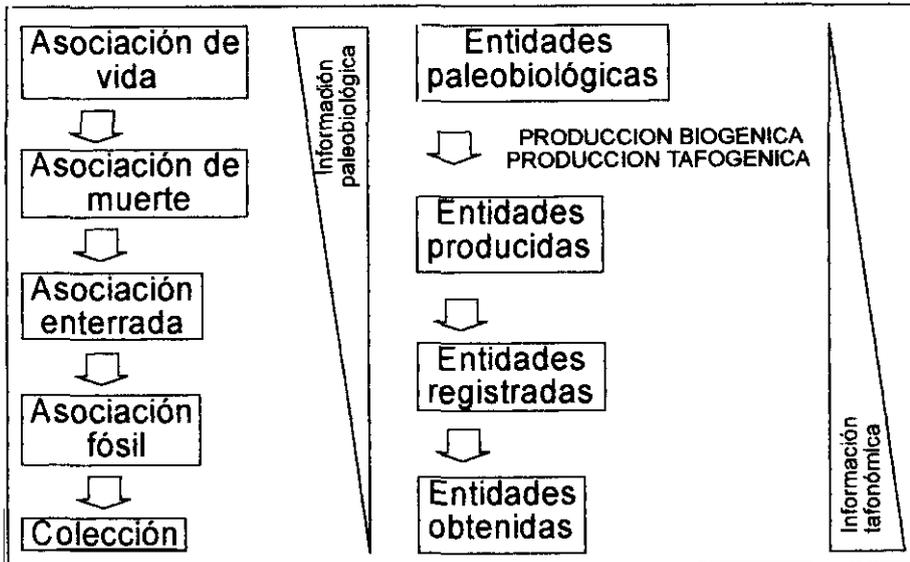


Fig. 3.—El modelo de modificación paleobiológica y destrucción selectiva (izquierda) respecto del modelo de modificación tafonómica y retención diferencial (derecha). Basado en Fernández-López (1991a).

Fig. 3.—The model of paleobiological modification and selective destruction (left) compared with the model of taphonomical modification and differential retention (right). Based in Fernández-López (1991a).

de información perdidos, ID , y los bits de información original de entrada (input) contenidos en la entidad producida, I , tendremos una cantidad de información registrada, I_r , (Fernández-López, 1986-87):

$$I_r = I + IR + IG + IT - ID \quad (5)$$

Por información tafonómica, It , se entenderá, de acuerdo con lo que se acaba de decir:

$$It = IR + IG + IT - ID \quad (6)$$

y, en definitiva, $I_r = I + It$. El planteamiento difiere, pues, del de Tasch por cuanto la única información perdida es ID — D en la ecuación (2)—.

Hay que decir que ID consiste en una pérdida de información correspondiente a la entidad producida (que es una entidad tafonómica), y no de información paleobiológica; mientras que la información tafonómica es directa o empíricamente observable en las entidades registradas, la informa-

ción paleobiológica debe ser inferida o reconstruida a partir de la información tafonómica mediante el análisis tafonómico y paleobiológico, ya que era propia de las entidades paleobiológicas, que ya no existen; por eso mismo, no tiene sentido hablar de tal tipo de pérdida (cf. Fernández-López, 1981 y su fig. 2).

El ruido también comporta sustracción de información (N bits) en la expresión (2) de Tasch; los procesos causantes de ruido aquí son denominados *transformación* (Fernández-López, 1984); por ruido se entendería la interacción entre determinados elementos del input, I , y factores externos² actuantes sobre ellos desde el momento de la producción biogénica inicial; pero también el ruido puede ser debido a la interferencia entre algunas unidades de información del mismo mensaje. El ruido afecta a la materia y a la forma de las entidades producidas y a las relaciones espacio-temporales con respecto a los productores biogénicos y/o tafogénicos que las originaron.

Ahora bien, según Fernández-López (1986-87), la contribución en bits del ruido en el output de información tiene carácter positivo, puesto que añade nuevos bits de información registrada. Esto significa que el planteamiento de Tasch asume el aumento de entropía continuo (pérdida de información) tal como se sigue del enunciado del segundo principio de la termodinámica, que hace referencia a sistemas cerrados. Sin embargo, los sistemas tafonómicos son sistemas abiertos (ver nota 2); y esto es lo que afirma Fernández-López (1986-87). Tales sistemas, por efecto de la entrada de energía, incrementan su contenido en información, como ya se dijo más arriba; es decir, se hacen negentrópicos. Y este es el dilema que surge entre ambos planteamientos, tal como se recoge en la figura 3. En realidad, desde esta nueva perspectiva queda invalidada la noción de pérdida de información paleobiológica y de proceso destructivo; no sólo hay ganancia de información tafonómica, sino que, por las razones dadas, no tiene sentido hablar de información paleobiológica ni de su pérdida.

Un simple ejemplo nos permitirá ver, a nivel formal, cómo un aspecto del input I da lugar a un aspecto de información tafonómica; tendremos que distinguir el output de la misma dado por (5). Un bivalvo pretérito poseía una concha original de aragonito (I); a través de los procesos tafonómicos, la entidad producida por muerte poseía esa característica, pero acabó convertida en un fósil de bivalvo (I_r) con una pared de calcita; esto último representaría el efecto de un ruido y se convertiría en

² Estamos tratando siempre con sistemas abiertos (cf. también Sequeiros, 1992). Incluso en el caso más semejante a un sistema cerrado, como es el insecto atrapado por una gota de resina, el cuerpo del animal interacciona con microorganismos simbiotes, parásitos, etc. que habitan en él, e incluso con la propia resina que lo envuelve de un modo casi impermeable.

parte de H ; es decir, a cada aspecto (a_{PB}) de la entidad paleobiológica le corresponderá un aspecto transformado (a_F) —aunque sea del mismo tipo; en este caso, en un fósil aragonítico— en la entidad tafonómica, lo cual se puede expresar como $a_{PB} \rightarrow a_F$. Podemos decir también que a cada aspecto paleobiológico se le hará corresponder uno y sólo uno de los aspectos tafonómicos, pero que a un mismo aspecto tafonómico le pueden corresponder varios aspectos paleobiológicos. Desde un punto de vista matemático, esto no es más que una *aplicación*. La expresión formal de esto es como sigue: sea PB el conjunto de aspectos correspondientes a una entidad paleobiológica y F el conjunto de aspectos correspondientes a una entidad tafonómica derivada de la primera a través de los procesos de producción y fosilización. La existencia entre ambos de una relación T con carácter de aplicación se expresa así:

$$T : PB \rightarrow F \quad (6)$$

Otra cosa importante es la siguiente: en realidad, más que hablar de *elementos* (en términos de la teoría de conjuntos) sueltos, hablamos de conjuntos de elementos con propiedades comunes que serán subconjuntos de PB . Por otra parte, a cada elemento (o a cada subconjunto de PB) le corresponde un elemento (o un subconjunto) imagen en F . Por ejemplo, en PB podemos hablar del conjunto A de entidades paleobiológicas cuya concha es aragonítica o del conjunto B de entidades paleobiológicas que pertenecieron a la clase de los bivalvos; en F , del conjunto C' de conchas fósiles resultante de la alteración tafonómica de las entidades producidas por el conjunto K de todos los organismos formadores de conchas y cuya naturaleza es calcítica (se usará la notación con ' para denotar los subconjuntos de F). En ambos casos, nos podemos preguntar por los conjuntos B y B' de las formas atribuibles taxonómicamente al grupo de los bivalvos. El conjunto de los bivalvos exclusivamente aragoníticos de PB será $B \cap A$ y su imagen estará contenida, en parte, en $B' \cap C'$; lógicamente, no todos los bivalvos entrarán en esta intersección; quedarán fuera los de calcita y los de naturaleza bimineralica, ni tampoco se incluyen aquellas que se hayan conservado en aragonito. Únicamente entrarán los que hayan sufrido un neomorfismo en calcita. La parte superior de la fig. 4 ilustra algunos de los aspectos principales que se acaban de enunciar. Ahora bien, una formalización completa en este sentido desbordaría el propósito de este trabajo.

Esquemas de este tipo aparecen en teoría de la información y en los textos de probabilidad donde se presentan relaciones explícitas con aquélla,

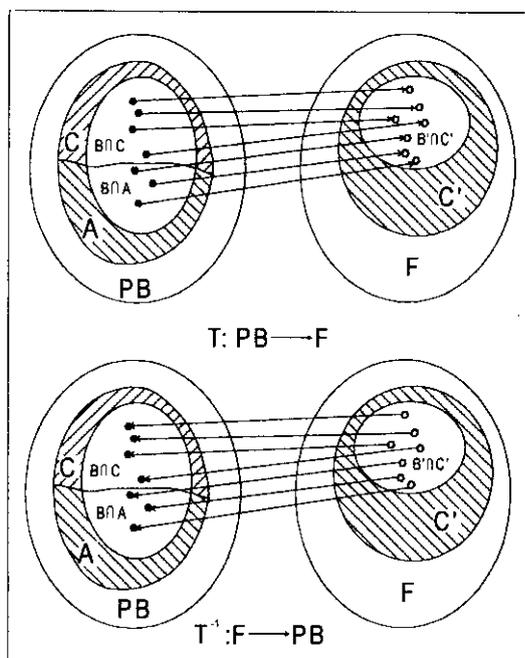


Fig. 4.—Modificaciones tafonómicas y aplicaciones. Los puntos negros y blancos representan elementos (en el sentido de la teoría de conjuntos). Se ha considerado el conjunto de los bivalvos B de una comunidad antigua en PB , que, por producción y fosilización, pasan a dejar un conjunto B' de evidencias registradas en F (para simplificar, no se incluyen casos de reclaboración ni de resedimentación con transporte horizontal, que implicarían diversas comunidades en el tiempo y/o el espacio). Sea, además, el subconjunto de entidades paleobiológicas que forman su esqueleto con carbonato cálcico. Dicho conjunto, a su vez, se puede ver como la unión de dos conjuntos disjuntos: el de los esqueletos aragoníticos (A) y el de los esqueletos calcífcos y bimineralícos (C). Los bivalvos aragoníticos serán representados por la intersección $B \cap A$, mientras que los bivalvos calcífcos y bimineralícos constituirán el conjunto $B \cap C$. Esto hace que el conjunto de los bivalvos que alguna vez vivieron y cuyas evidencias ahora hallamos en la misma asociación sea contemplable como la unión de ambas intersecciones, que a su vez es disjunta. Vamos a suponer —simplificando mucho— que en este caso concreto todo bivalvo aragonítico sufrió un neomorfismo a calcita; los bivalvos calcífcos o bimineralícos retuvieron la calcita o modificaron su aragonito a calcita. Entonces, los fósiles de la asociación registrada, y derivados de entidades con esqueleto de carbonato cálcico, son todos calcífcos C' ; el conjunto de los bivalvos fósiles B' , en cuanto a constitución mineralógica, también lo será: $B' \cap C'$. Cada bivalvo de PB que dejó registro dio lugar a un elemento en F (en orden a la claridad, no se considera tampoco la redundancia; ahora bien, aquéllos que estén familiarizados con la teoría de conjuntos pueden integrarla fácilmente: habría que considerar la redundancia biogénica —cada valva ha de ser considerada un elemento del conjunto B — y la tafogénica); la representación formal es la aplicación $T: PB \rightarrow F$, tal como se muestra en la parte superior de la figura. Al contrario, el mecanismo decodificador actuaría en sentido inverso, de acuerdo con $T^{-1}: F \rightarrow PB$. En este caso, el conjunto imagen remite a la unión de los dos conjuntos disjuntos $(B \cap C) \cup (B \cap A)$ en el conjunto objeto como se muestra en la parte inferior de la figura.

Fig. 4.—Taphonomical modifications and maps. Black and white dots represent elements (in the sense of set theory). The set of bivalves B of an ancient community is considered in PB . Production and fos-

como por ejemplo en Bonet (1975), que ha sido el punto de partida para el desarrollo de esta idea con referencia a la Tafonomía. Con esto, se responde a la primera cuestión que proponía este trabajo de un modo afirmativo: existe una relación definida entre el input de información paleobiológica y el output de información tafonómica.

LA DECODIFICACIÓN DE LA INFORMACIÓN TAFONÓMICA

Los fósiles son vectores de información paleobiológica. Los conceptos contenidos en el almacén *St* permiten decodificar parte de esa información, como ya se hizo ver antes. Técnicas puramente empíricas ponen en evidencia fósiles —y por tanto, nos remiten a entidades paleobiológicas— que de otro modo no podrían ser apreciados; esos mecanismos decodificadores puramente empíricos entran también a formar parte de *St*. Por ejemplo, la aplicación de luz ultravioleta puso en evidencia la presencia de una larva de crustáceo decápodo gracias a la fluorescencia producida por pequeñas concentraciones de materia orgánica, invisibles a la luz ordinaria (Raup & Stanley, 1971; pp. 32-33). Del mismo modo que hay avance conceptual, hay avances tecnológicos que permiten la decodificación. Sin embargo, el almacén *St* no contiene un elemento esencial. Este es la Tafonomía; el esquema de *St* de Tasch modificado, incluyendo la Tafonomía, se muestra en la figura 5. Y la cuestión estriba, como ya se dijo al principio, en si el análisis tafonómico añade nueva información paleobiológica o es una sim-

silization are the origin of a set B' of recorded evidences in F (reelaboration and/or resedimentation cases involving lateral displacement and thus, several communities in time and/or space, are not included by the reason of simplicity). Let consider the subset of paleobiological entities building their skeleton with calcium carbonate. This set can be considered as the union of two sets without common elements: that of the aragonitic skeletons (A) and that of the calcitic plus bimineralic ones (C). Aragonitic bivalves will be represented by $B \cap A$, whereas the calcitic plus bimineralic bivalves will be represented by $B \cap C$. Then, the set of bivalves that sometime lived (as inferred from their fossil evidences observed in the same association) can be seen as the union of both intersections (they have no common elements). Let suppose (by simplicity) a neomorphic alteration to calcite for every aragonitic bivalve, whereas the calcitic bivalves have retained their calcite and the bimineralic ones have only altered their aragonitic layers into neomorphic calcite. Then, the fossils from the recorded association are calcitic C' when derived from entities with calcium carbonate skeleton. In F there will only be $B \llcorner C'$ for bivalves. Each bivalve in PB , with a record of itself, originated an element of F (redundancy is not considered for simplicity as well, but those who are familiar with the set theory can easily integrate it: biogenic redundancy —each valve is an element of B — and taphogenic redundancy would have to be considered). The formal representation is the map $T: PB \rightarrow F$, as it is shown at the upper part of this figure. On the contrary, the scanning device would operate inversely, according with $T^{-1}: PB \rightarrow F$. The original set in PB would be the union of $(B \cap C) \cup (B \cap A)$, as it is shown at the lower part of the figure.

ple comprobación de los límites que pueden alcanzar nuestras investigaciones en ese sentido.

El concepto matemático de aplicación desarrollado antes para facilitar la comprensión de las transformaciones de los distintos aspectos de las entidades paleobiológicas en aspectos de entidades registradas contiene los presupuestos formales necesarios para decodificar la información tafonómica a información paleobiológica. Desde este punto de vista, ello radica en la inversa de la aplicación T , que se designa por T^{-1} (ver la parte inferior de la fig. 4). Su definición es como sigue:

$$T^{-1}: F \rightarrow PB \quad (7)$$

Entonces, podemos decir que todo elemento (o subconjunto) de F tiene una anti-imagen en PB . El desarrollo formal de la teoría de las aplicaciones podría permitir obtener una potente herramienta deductiva en el proceso de decodificación de la información tafonómica; sin embargo, tal desarrollo sobrepasa los fines de este trabajo, como ya se dijo anteriormente. Es evidente que la inversión se hará en función del contenido del almacén St . Unos ejemplos muy triviales nos ayudarán a comprender lo dicho; a continuación, se darán otros casos en que la trivialidad desaparece para dar paso a un aporte de información paleobiológica relevante.

Un primer ejemplo de carácter muy simple es el siguiente: los bivalvos han construido siempre sus conchas con dos minerales básicos: la calcita y el aragonito, que se ordenan de acuerdo con unas pocas microestructuras muy características que sería muy improbable que se produjeran por procesos inorgánicos naturales, por no decir imposible. La mayoría de los bivalvos construyen una concha exclusivamente formada por aragonito, mientras que los restantes la construyen con calcita de bajo contenido en Mg o con ésta y aragonito (bimineralicos). Todo el mundo asume, a causa del monofiletismo del grupo, que no hay otros minerales usados en la formación de dichas conchas, y que la posesión de calcita constituye un carácter derivado. Lo dicho forma parte de St . El hallar conchas de bivalvos fósiles silíceas siempre ha sido, casi instintivamente, interpretado como producto de diagénesis. Por tanto, un conjunto de bivalvos silíceos en F se interpreta como teniendo como anti-imagen la unión del conjunto de bivalvos de concha exclusivamente aragonítica con el conjunto de bivalvos cuya concha contiene calcita de bajo contenido en Mg y con el de las formas bimineralicas.

Otro ejemplo sencillo, pero más interesante, es el siguiente: el aragonito es mucho más inestable y soluble que la calcita de bajo contenido en Mg en las mismas condiciones. Lo normal es que los bivalvos aragoníticos ten-

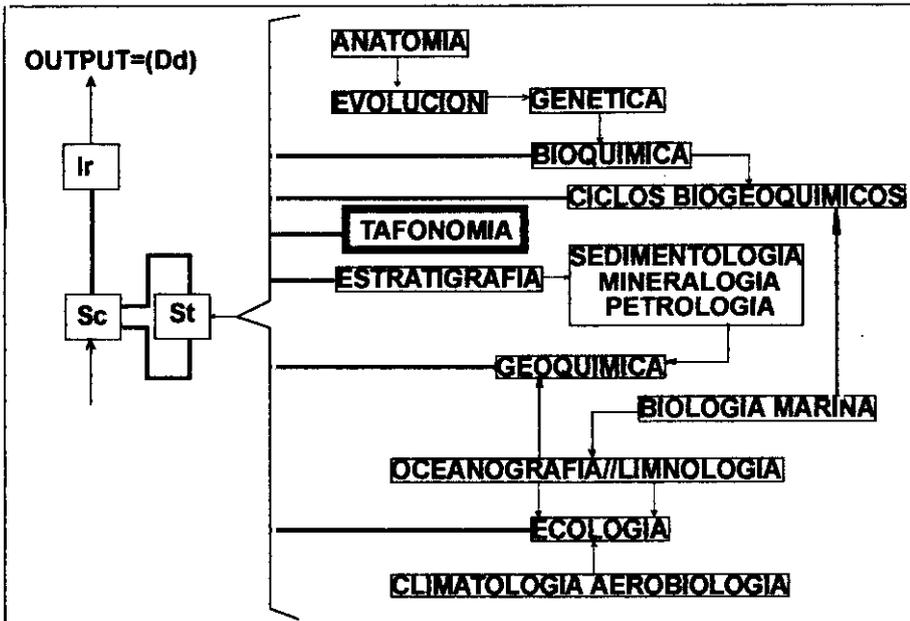


Fig. 5.—El almacén de información St ha de contener explícitamente el cuerpo de conocimientos de la Tafonomía. Modificado de Tasch (1965).

Fig. 5.—The information storage St needs explicitly to include the body of knowledge of taphonomy. Modified from Tasch (1965).

gan una mayor tendencia que los calcíticos de bajo contenido en Mg a alterarse o desaparecer por disolución. En una misma asociación registrada, podemos tener fósiles de espondílicos, de ostreidos o de pectínidos perfectamente conservados con material calcítico, pero los venéridos y otros grupos están en forma de moldes; si reconocemos que las entidades no han sido reelaboradas, en general esto se interpreta como conservación diferencial a causa de la mayor inestabilidad del aragonito en las mismas condiciones. Los datos de *St* nos dicen, fiablemente, que los espondílicos, ostreidos o pectínidos han construido sus conchas con calcita de bajo contenido en Mg; el estudio mineralógico y microestructural nos lo confirma. Por otra parte, la misma fuente nos dice que los venéridos, por ejemplo, son aragoníticos. Por tanto, al conjunto de moldes internos de bivalvos de una asociación con tales características, les atribuimos inmediatamente unas entidades producidas biogénicamente, derivadas de organismos que construyeron su concha exclusivamente con aragonito. De esta manera, por las características tafonómicas llegamos a discriminar claramente tres con-

juntos anti-imagen de bivalvos (aragoníticos exclusivos, calcíticos y bimineralíticos; además, estos últimos son frecuentemente reconocibles por las microestructuras producidas por diagénesis en la capa originalmente aragonítica), que pueden ser relacionados de un modo preciso con los dos conjuntos de bivalvos fósiles en *F* (fósiles con concha de calcita y moldes). Pero hay algo más: los moldes de bivalvos pueden poner en evidencia un grupo extinguido y de afinidades difíciles de establecer, algo distinto de lo que aquí se habla; entonces una información que podemos adquirir es que sus conchas fueron aragoníticas con toda probabilidad, y esto, taxonómicamente hablando, ya sería un dato muy valioso. Estos ejemplos analizan una actividad interpretativa que en realidad no es trivial, pero sí que es muy frecuente entre paleontólogos de invertebrados y tal vez, por demasiado asumida, pueda parecernos irrelevante. Sin embargo, sirve para poner de manifiesto los mecanismos mediante los cuales razonamos desde la evidencia tafonómica hasta el dato paleobiológico del cual deriva. Los otros tres ejemplos seleccionados van mucho más allá e impulsan a un mayor uso de la tafonomía no ya como un límite de nuestros conocimientos de las entidades vivientes pretéritas, sino como una manera de ampliarlos.

Deducción del modo de vida de un organismo pretérito por investigación tafonómica.—El caso que voy a desarrollar aquí se debe a Seilacher *et al.* (1968) y se refiere a la investigación del modo de vida de *Seirocrinus subangularis*, un enorme crinoideo jurásico, con características que poco tienen que ver con otras formas fósiles o actuales de la misma clase. Se trata de un animal cuya columna, en algunos casos, llegó a alcanzar los 15 m de longitud, mientras que el conjunto del cáliz y los brazos podía llegar a los 80 cm de diámetro. Sus fósiles son propios de las facies bituminosas del Toarciense (Lías ϵ), conocidas en Alemania como pizarras de Posidonia.

El primer problema que plantean estos organismos es de incompatibilidad entre su enorme tamaño y su aparente medio y modo de vida. Desde un punto de vista general, los crinoideos siempre han sido considerados como formas bentónicas típicas, pero se hace difícil pensar que un animal pudiera desarrollarse tanto en un medio prácticamente anóxico, siendo que el metabolismo animal necesita del oxígeno, que es indispensable para el crecimiento. Por tanto, cabe preguntarse si realmente formó parte del bentos. La suposición más plausible hacía referencia a un modo de vida pseudoplanctónico, en el que los organismos estarían fijos a troncos de madera flotantes (fig. 6A).

En la dilucidación del modo de acumulación —los ejemplares están maravillosamente articulados— está la respuesta, y esto es *análisis tafonómico*. La predicción es como sigue: si el animal colgaba de un tronco y

éste, a causa del peso del organismo ya muy desarrollado, iba descendiendo progresivamente hacia el fondo, cabe esperar que los cálices tocaran fondo *primero* y la columna lo hiciera luego *encima* de ellos (fig. 6C). En

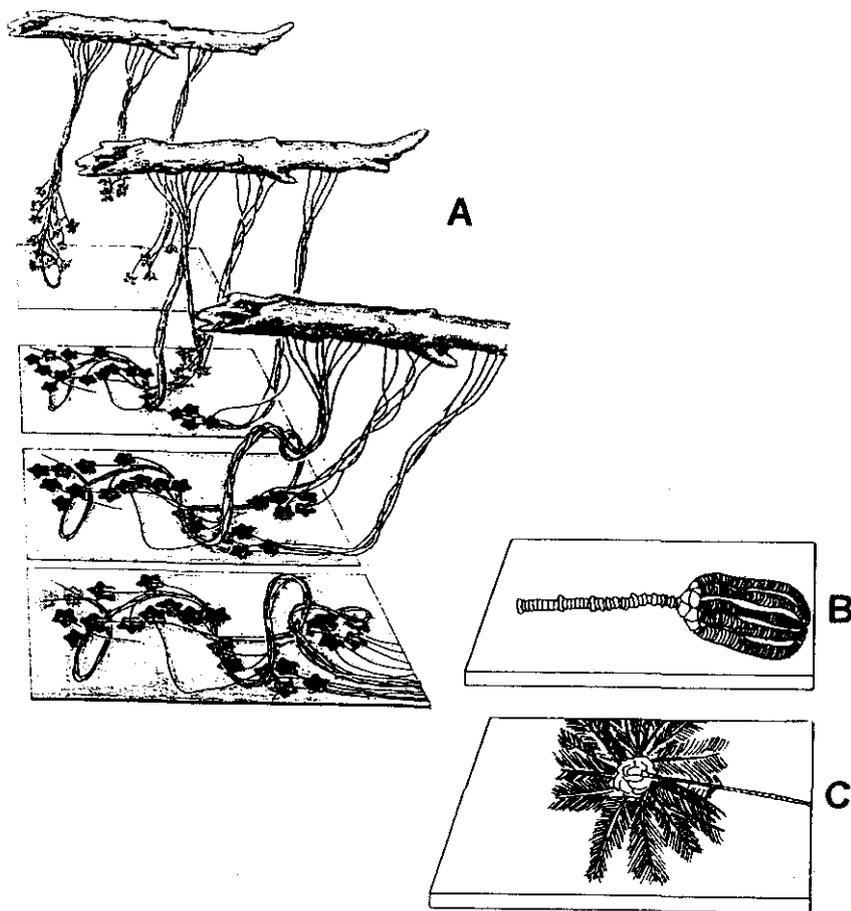


Fig. 6.—Modo de vida de *Seirocrinus*. A) Se postula para este crinoideo un modo de vida pseudo-planctónico, de la manera como está representado aquí. La verificación de la hipótesis pasa por hallar dos tipos distintos de acumulación: B) un crinoideo bentónico se acumularía sobre el fondo como un árbol derribado; C) un crinoideo viviendo como A) tendría la columna encima del caliz. Esto último es lo que se ha observado en *Seirocrinus*. Todo se basa en el esquema y las fotografías —aquí redibujadas— de Seilacher *et al.* (1968).

Fig. 6.—*Seirocrinus* mode of life. A) A pseudoplanktic mode of life is postulated for this crinoid. In order to test this hypothesis, accumulation must be analyzed. A benthic crinoid (B) would be accumulated on the floor such as a fallen tree, but a crinoid living like A) would show the stem on the calyx (C). This last of preservation is observed in *Seirocrinus*. This figure is based on the schema and pictures —here redrawn— of Seilacher *et al.* (1968).

cambio, una forma bentónica se comportaría como un árbol derribado (fig. 6B). Adicionalmente, se podría pedir evidencias del tronco a la deriva *superpuesto* a ambos, cáliz y columna. Las grandes superficies de estratificación analizadas muestran la primera disposición para el cáliz y la columna; por tanto, tal disposición, lograda en el proceso de acumulación (proceso tafonómico), nos remite a un modo de vida pseudoplanctónico y no bentónico en lo referente a la entidad paleobiológica, y esta conclusión, insisto, ya no es trivial. A partir de aquí, se buscaron las modificaciones funcionales que tal modo de vida debió imprimir a la morfología del animal, pero el mencionado análisis bioestratinómico fue previo a toda otra búsqueda de certezas, ya que era la evidencia firme acerca de cómo vivían estos animales. En cuanto a la predicción adicional, si bien en los materiales alemanes no se cumple, sí lo hace en formas afines inglesas como es el *Pentacrinus briareus*, de Lyme Regis. Aquí se ha visto, y de un modo regular, cómo los ejemplares se hallan *bajo* el tronco de madera lignitizado, que era lo previsto para tal modo de vida.

Los procesos tafonómicos que afectan a unas entidades pueden poner en evidencia la existencia de otras, que de otro modo no se podrían inferir.—Se trata de otra argumentación tomada de Seilacher (1989, 1995a, 1996), y esta vez sobre unos fósiles muy conocidos y de gran importancia, ya que aportan luz acerca de algunos de los pasos implicados en el origen de la multicelularidad al final de los tiempos precámbricos: la biota de Ediacara. Dejando aparte si son metazoos asignables a los filos ya conocidos, formaron parte de un fflum distinto o de cualquier otra cosa, lo primero que hay que decir es que se trata de seres sin esqueleto mineralizado, cuyas impresiones, bajo la forma de relieves invertidos, aparecen generalmente en la base de las capas de tormenta de aguas someras o de turbiditas de aguas profundas. Ahora bien, en el plano superior de estratificación de la capa subyacente no se halla ninguna impresión, lo cual es contrario a lo que cabría esperar. Hay, pues, una *fosilización anómala* que requiere una explicación, lo cual constituye un problema tafonómico.

Lo primero que salta a la vista es que esto tiene que ver con las condiciones de pre-enterramiento; es decir, con los procesos bioestratinómicos. La manera de impedir la impresión sobre la superficie descubierta de la capa precedente es que ésta estuviera cubierta por un revestimiento rígido o tapiz biótico (*biomat*) no mineralizado, con lo cual no dejaría rastro de ningún tipo; lo más lógico es que se tratara de un tapiz microbiano (fig. 7C).

Este análisis bioestratinómico tan simple muestra como ha sido puesta de manifiesto la presencia de unas potentes colonias de cianobacterias, una

vez desechada la cementación de la superficie externa de la capa precedente por falta de evidencias. Las características de la fosilización son consecuencia de sucesos paleobiológicos que, mediante la información derivada *Dd*, pueden ser inferidos.

Por otra parte, las facies negras (*black shales*) del Jurásico muestran típicas alineaciones de muy distintos tipos de fósiles (ammonites, rostros de belemnites, etc.) debidas a corrientes, lo cual, de acuerdo con Seilacher (1995b) sería muy difícil de conciliar con un fondo pastoso, ya que tales alineaciones requieren transporte sobre un fondo rígido; al mismo tiempo, la conservación de la fina laminación es otra evidencia de resistencia a la erosión por parte de los mismos materiales sedimentarios. Para este autor, estos casos serían explicables también por la existencia de tapices microbianos. Por tanto, la orientación de los macrofósiles —aspecto tafonómico— conduce a la inferencia de la presencia del tapiz microbiano —aspecto paleobiológico.

Inferencias acerca del modo de vida de los Vendobionta.—La presencia del tapiz microbiano permite, *junto con otros datos tafonómicos*, comprender algo más acerca de la paleobiología de estos organismos tan importantes desde un punto de vista evolutivo, pero tan alejados del cómodo punto de vista actualista en cuyo marco han sido normalmente interpretados (cf. Seilacher, 1989). Ello implica ya un bucle de retroalimentación. Seilacher (1995a) ha puesto de manifiesto en una placa procedente de la localidad de Mistaken Point (Terranova, Canadá), que las formas afines a *Charniodiscus* (figs. 7A, B) conservadas en ella poseen orientación común (análisis bioestratinómico). Esta capa es una turbidita y la corriente de turbidez causante de su sedimentación lo fue también de tal orientación; la dirección de la corriente se deduce de sus estructuras sedimentarias. Pero los fósiles presentan, a su vez, un patrón que recuerda las inclinaciones de los árboles después de un huracán (análisis bioestratinómico), lo cual indica que en vida estuvieron anclados al fondo, con los frondes erectos en la columna de agua y no a la deriva suspendidos de un objeto flotante. Al mismo tiempo, los discos circulares ya no pueden ser concebidos como mecanismos de fijación a sedimento suelto, ya que nunca se les ve desenraizados (observación tafonómica). La mejor manera de dar razón de estas observaciones es la presencia de un tapiz microbiano correoso (lo suficientemente sólido, por tanto) para poder permitir la adherencia.

Por otra parte, otras formas de este grupo sobre la misma superficie presentan orientaciones al azar (análisis bioestratinómico). La acción de la corriente de turbidez debiera haberlos orientado. Ello implica, pues, la adherencia al sustrato rígido (tapiz microbiano) y, por tanto, la inmovilidad de todo el cuerpo del organismo (fig. 7C).

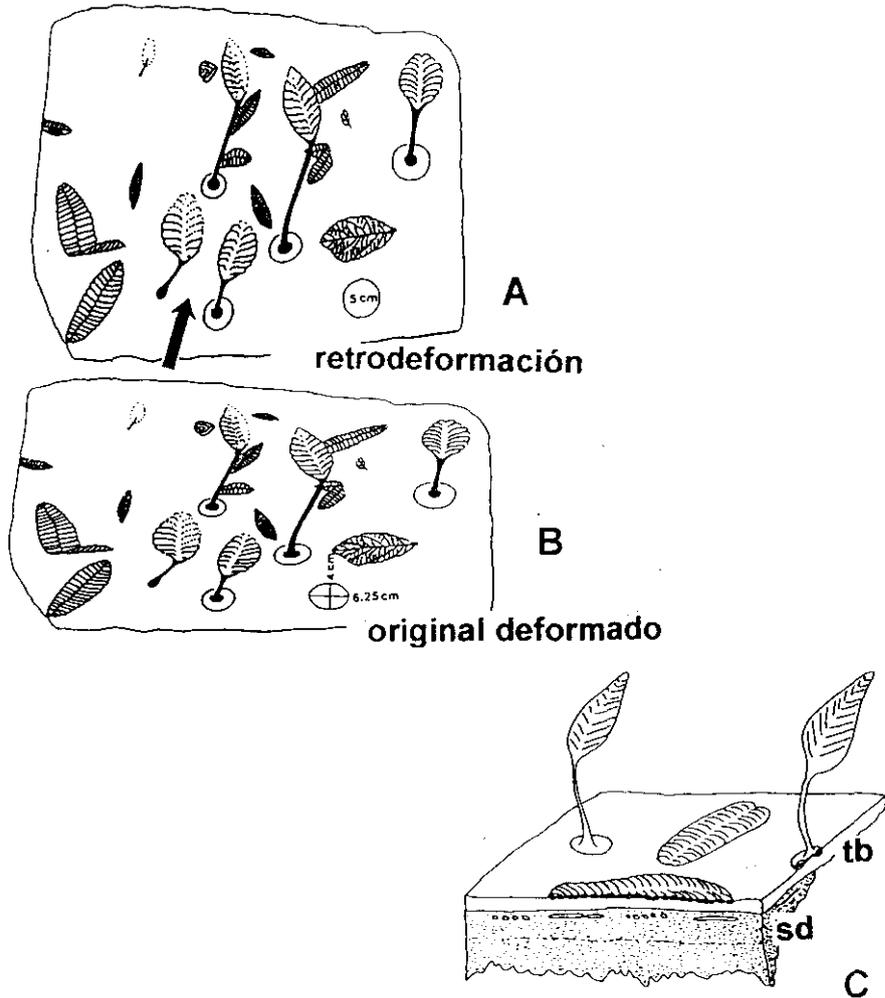


Fig. 7.—Inferencia de un tapiz microbiano y el modo de vida en Vendobionta. B) la deformación tectónica dio origen a la situación actual de los fósiles en la roca; por retrodeformación se pasa al esquema que representaría la situación paleobiológica inicial A). El aspecto de árboles abatidos de las formas dotadas de «tronco» y disco basal muestra que este último actuaba como un elemento de fijación a un sustrato rígido, que a su vez se infiere que pudo ser, con toda probabilidad, un tapiz microbiano. C) Esquema de modos de vida de algunos Vendobionta: tanto las formas con tronco y disco basal, como las formas exclusivamente foliares (recostados planos; *flat recliners* en en la terminología de Seilacher, 1995a) vivieron fijadas al sustrato; las primeras sólo mediante el disco, como ya quedó claro en A); los recostados planos vivieron probablemente fijados íntegramente; la ausencia de orientaciones, tal como aquí se muestra esquemáticamente, en un contexto de corrientes sería una de las razones básicas para pensarlo. *tb*, tapiz microbiano; *sd*, sedimento. Tomadas de Seilacher (1995a) y Seilacher (1996) modificada.

Fig. 7.—Inference of a microbial biomat and Vendobionta mode of life. B) Tectonical deformation produced the current situation of the fossils on the rock surface. A) The initial paleobiological situation is

CONCLUSIONES

La primera conclusión es que los procesos tafonómicos, que dan origen a bits de información tafonómica, actúan sobre rasgos poseídos por las entidades producidas; esta alteración se produce en virtud de interacciones entre dichos rasgos y factores externos (pero también internos), desde el momento en que se origina biogénicamente la entidad producida hasta el descubrimiento de la entidad registrada. Dados los conocimientos válidos que los paleontólogos hemos ido adquiriendo (el almacén de información de que dispone, y alimenta dinámicamente, el mecanismo decodificador, en términos de Teoría de la Información), tales procesos se pueden poner en evidencia y, por tanto, llegar a inferir algo acerca del rasgo paleobiológico que estaba en el origen de la característica tafonómica que observamos.

La segunda conclusión nos muestra que, formalmente, se trata de una relación entre dos conjuntos: el conjunto de los aspectos de una entidad paleobiológica y el conjunto de los aspectos de la entidad tafonómica resultante de la primera a través de los procesos de producción y fosilización. Por tanto, es perfectamente lícito suponer que a cada aspecto de la entidad paleobiológica le corresponde un único aspecto derivado en la entidad tafonómica; esto no es otra cosa que lo que en Matemáticas se denomina una aplicación. De este modo, el conjunto de aspectos de la entidad tafonómica contendrá las imágenes de los aspectos de la entidad paleobiológica. La operación formal ejecutada por el paleontólogo para llegar a estos últimos es la equivalente a la transformación inversa de la aplicación, que casi nunca tiene carácter de aplicación o, dicho en términos matemáticos: a un mismo elemento imagen le pueden corresponder varios elementos antiimagen (o a un mismo aspecto tafonómico le pueden corresponder varios aspectos paleobiológicos).

En consecuencia, los procesos estudiados por la tafonomía no hay que tomarlos como una limitación para nuestras investigaciones paleobiológicas. Tales procesos, desde el punto de vista de Fernández-López (1986-87),

inferred when retrodeformed. The tree falling patterns of the specimens after a storm with «stem» and basal disc show that this last one would work for attachment to a rigid substrate. A microbial biomat is the most probable rigid substrate from the available sedimentological and tafonomical evidence. C) Scheme of modes of life of some Vendobionta. Stalked specimens and *flat recliners* (Seilacher, 1995a) lived attached to the substrate. The former were attached by the disc, as it is shown in A). Flat recliners lived probably attached through their whole surface. The absence of orientations in the evidence of currents would be the main argument for this conclusion. *tb*, microbial biomat; *sd*, sediment. This drawings come from Seilacher (1995a) and Seilacher (1996; modified).

no conducen a una situación de equilibrio termodinámico (máxima entropía), sino que al darse en sistemas abiertos con aporte de energía, hacen que estos adquieran más y más información y, por tanto, hay un cambio negentrópico. En este sentido, hay un dilema con la concepción destructiva clásica que queda negada. Pero también un falso dilema, por cuanto muchos paleontólogos, al aceptarla, ven en los procesos tafonómicos esa nota de destrucción: a mayor cantidad de información tafonómica, menor posibilidad de inferir información paleobiológica. Sin embargo, y como ha destacado Seilacher, en grupos tan interesantes desde el punto de vista evolutivo como son los Vendobionta, pero tan alejados, por sus características, del contexto uniformista y actualista en que se mueven los paleontólogos, una información paleobiológica importante se obtiene al estudiar la conservación (información tafonómica). Los ejemplos tomados de dicho autor y expuestos aquí son prueba de ello.

Se puede concluir, pues, que la información tafonómica puede poner de manifiesto información paleobiológica que sería difícil o imposible de obtener por otros procedimientos contenidos en el almacén de información *St.* Además, el análisis de los procesos tafonómicos que afectan a unas entidades producidas biogénicamente nos puede revelar la presencia de entidades paleobiológicas que, en condiciones distintas, no serían detectables (pérdidas irrecuperables de información paleobiológica).

AGRADECIMIENTOS

Tengo que dar las gracias, en primer lugar, a los Dres. Guillermo Meléndez (Depto. de Geología, Universidad de Zaragoza) y Sixto Fernández López (Depto. de Paleontología, Universidad Complutense) por las conversaciones con ellos mantenidas, que han permitido ampliar el alcance de este trabajo. También al Dr. Leandro Sequeiros (ICE de Córdoba), que actuó como revisor del mismo, por sus sugerencias para mejorarlo. La presente publicación tiene su origen en la conferencia invitada pronunciada en Zaragoza en 1996 con ocasión de la II Reunión sobre Tafonomía y Fossilización, estando vigente el Proyecto de DGICYT PB91-0644.

REFERENCIAS

- BEHRENSMEYER, A. K. & KIDWELL, S. M. (1985): «Taphonomy's contributions to paleobiology», *Paleobiology*, 11(1): 105-119.
- BERTALANFI, L. VON (1968): *Teoría general de los sistemas. Fundamentos, desarrollo, aplicaciones*. (Trad. castellano 1976). Fondo de Cultura Económica, México, Madrid, Buenos Aires, 311 pp.
- BONET, E. (1975): *Espais de probabilitat finits* (2ª edición corregida), Editorial Teide, S.A. Barcelona, 182 pp.

- DARWIN, C. (1859): *On the Origin of Species*. (Facsimil de la ed. original, 1964), Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts and London, England, 515 pp.
- DE RENZI, M. (1981): «Some philosophical questions about paleontology and their practical consequences», *Acta Geológica Hispánica. Concept and Method in Paleontology* (J. Martinell, ed.), 16 (1-2): 7-23.
- EFREMOV, I. A. (1950): «Taphonomie et annales géologiques (Première partie), (Trad. francés 1953)», *Annales du Centre d'Études et de Documentation Paléontologiques*, núm. 4. París, 164 pp.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. (1981): «La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista)», *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)*, 79: 243-254.
- (1984): «Nuevas perspectivas de la tafonomía evolutiva: tafosistemas y asociaciones conservadas», *Estudios Geológicos*, 40: 215-224.
- (1986-87): «La Tafonomía: un subsistema conceptual de la Paleontología». *COL-PA*, 41: 9-34, Editorial Universidad Complutense, Madrid.
- (1991a): «Taphonomic concepts for a theoretical biochronology», *Revista Española de Paleontología*, 6(1): 37-49.
- (1991b): «Sistemas tafonómicos: función y evolución», *Revista Española de Paleontología. El Estudio de la Forma Orgánica y sus consecuencias en Paleontología Sistemática, Paleoecología y Paleontología Evolutiva*, núm. Extr.: 21-34.
- (1995): «Taphonomie et interprétation des paléoenvironnements», *Géobios*, M. S. 18:137-154.
- GARRIGA, J. & MARQUET, L. (1987): Artículo «Informació. 6 teoria de la informació», *Gran Enciclopèdia Catalana* (2ª edición), v. 13: 93.
- GOULD, S. J. (1967): «Is Uniformitarianism Useful?», en P. CLOUD (ed.), *Adventures in Earth History*, W. H. Freeman and Company, San Francisco: 51-53.
- JANSON, C. B. (1980): «Fluvial Taphonomic Processes: Models and Experiments» en A. K. BEHRENSMEYER & A. P. HILL (eds.), *Fossils in the Making. Vertebrate Taphonomy and Paleocology*, The University of Chicago Press, Chicago and London: 156-181.
- LAWRENCE, D. R. (1968): «Taphonomy and Information Losses in Fossil Communities», *Geological Society of America Bulletin*, 79: 1315-1330.
- MARGALEF, R. (1968): *Perspectives in Ecological Theory*, (3ª reimpresión 1970), The University of Chicago Press, Chicago and London, 111 pp.
- (1981): «Asimetrías introducidas por la operación de la energía externa en secuencias de sedimentos y poblaciones», *Acta Geológica Hispánica. Concept and Method in Paleontology* (J. Martinell, ed.), 16(1-2): 35-38.
- RAUP, D. M. & STANLEY, S. M. (1971): *Principles of Paleontology*, W. H. Freeman and Company, San Francisco, 388 pp.
- RUDWICK, M. J. S. (1972): *The Meaning of Fossils. Episodes in the History of Palaeontology*, Macdonald, London and American Elsevier Inc., New York, 287 pp.
- SEILACHER, A. (1989): «Vendozoa: Organismic construction in the Proterozoic biosphere», *Lethaia*, 22(3): 229-239.
- (1995a): *Fossile Kunst. Albumblätter der Erdgeschichte*, Goldschneck-Verlag, W. K. Weider, Korb, 48 pp.
- (1995b): «Black-Shale Models: An Observational Approach», *Europal*, 8: 23-25.
- (1996): «Explosive evolution in the Precambrian/Cambrian transition» en E. MOLINA (ed.), *Evolución: aspectos interdisciplinares, Cuadernos Interdisciplinares* núm. 6. Seminario Interdisciplinar de la Universidad de Zaragoza, Zaragoza: 65-78.

- SEILACHER, A.; DROZDZWSKI, G & HAUDE, R. (1968): «Form and function of the stem in a pseudoplanktonic crinoid», *Palaeontology*, 11(2): 275-282.
- SEQUEIROS, L. (1992): «Estatuto epistemológico de la Tafonomía», *Revista Española de Paleontología*, 7(1): 80-86.
- TASCH, P. (1965): «Communications Theory and the Fossil Record of Invertebrates», *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 68(2): 322-329.
- WIENER, N. (1971): *Cibernética*, Guadiana de Publicaciones, Madrid, 314 pp.

Manuscrito recibido: 10-04-97

Manuscrito aceptado: 24-05-97