

La naturaleza del registro fósil y el análisis de las extinciones

The nature of the fossil record and the analysis of extinctions

Sixto Rafael FERNÁNDEZ-LÓPEZ¹

RESUMEN

El registro fósil es parcial, está sesgado y presenta desorden estratigráfico. Sin embargo, estas propiedades del registro fósil no disminuyen la utilidad de los datos paleontológicos para identificar e interpretar los sucesivos eventos de extinción. La información del registro fósil es la única información disponible sobre los taxones extinguidos y su orden de sucesión. Tanto la validez de los datos paleontológicos respecto a la información disponible en el registro fósil, como la parcialidad y el sesgo del registro fósil respecto a la información paleobiológica original, son susceptibles de contrastación con criterios independientes. La continuidad del registro fósil, al igual que la continuidad del registro estratigráfico, es de naturaleza operatoria y susceptible de contrastación. Las reducciones de diversidad taxonómica en el registro fósil, y la falta de registro de una o más especies, debidas a procesos de extinción biológica pueden ser distinguidas de las que se deben a otras causas como por ejemplo: las características del muestreo, los cambios en la conservación diferencial de los fósiles, la presencia de lagunas en el registro estratigráfico o las debidas a otros cambios paleobiológicos. El registro fósil contiene la información más relevante para formular hipótesis fundamentadas y contrastables respecto a los eventos de extinción biológica ocurridos en la biosfera durante la historia de la Tierra.

Palabras clave: Paleontología, Tafonomía, Fosilización, Pseudoextinción, Muestreo, Registro estratigráfico, Registro geológico.

ABSTRACT

The fossil record is incomplete, biased and it shows stratigraphical disorder. However, these features of the fossil record do not reduce the usefulness of the pa-

¹ Depto. y UEI de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas (UCM) e Instituto de Geología Económica (UCM-CSIC), 28040-Madrid, sixto@eucomax.sim.ucm.es.

laeontological data to identify and to interpret the successive extinction events. The information of the fossil record is the only one about the extinct taxa and their chronological order. The validity of the palaeontological data with respect to the available information in the fossil record, as well as the incompleteness and the bias of the fossil record with respect to the original palaeobiological information, are testable using independent criteria. The continuity of the fossil record, as well as the continuity of the stratigraphical record, are of operative nature and testable. The lack of evidence of one or several species in the fossil record, and the consequent reduction of taxonomic diversity, can be a result from processes of separate categories: sampling, differential preservation, stratigraphical gaps or palaeobiological changes. The fossil record contains the most relevant information to formulate testable hypothesis referring extinction events occurred during the history of the Earth.

Key words: Paleontology, Taphonomy, Fossilization, Pseudoextinction, Sampling, Stratigraphical record, Geological record.

INTRODUCCIÓN

La validez y las limitaciones de los datos paleontológicos para el estudio de los procesos de evolución orgánica ha sido continuamente un tema de discusión desde el inicio de las teorías evolucionistas hasta la actualidad. Por ejemplo, Charles Darwin (1859) dedicó el capítulo noveno de su libro titulado «El origen de las especies» a la imperfección del registro geológico, incluyendo el tema de la pobreza de las colecciones paleontológicas. Y la revista *Nature*, en el mes de noviembre de 1998, ha organizado a través de Internet un debate monográfico sobre la adecuación del registro fósil para reconstruir las relaciones filogenéticas. Después de más de un siglo de discusiones, el debate sigue abierto. En el presente trabajo intentaremos exponer brevemente las ideas paleontológicas que predominan en la actualidad respecto a la naturaleza del registro fósil y su adecuación para el análisis de extinciones. Sin embargo, antes de evaluar la actual adecuación del registro fósil para el análisis de extinciones es conveniente discernir entre las características del registro fósil y las características de nuestros conocimientos respecto al registro fósil.

LA VALIDEZ Y LAS LIMITACIONES DE LOS DATOS PALEONTOLÓGICOS

Los datos paleontológicos han aumentado y mejorado principalmente durante los dos últimos siglos hasta proporcionarnos una idea fundamenta-

da y contrastable, aunque parcial y sesgada, del registro fósil y de la historia de la biosfera (cf. PAUL, 1998; PAUL & DONOVAN, 1998). El conocimiento completo y total del registro fósil, de la biosfera actual, de los taxones extinguidos o de cualquier otro aspecto de la realidad es un ideal inalcanzable.

La validez de los datos paleontológicos respecto a la información observable en el registro fósil puede ser estimada y contrastada teniendo en cuenta criterios de al menos cuatro categorías:

1. La tasa de descubrimiento de nuevos taxones en el registro fósil tiende a disminuir hasta alcanzar valores asintóticos al aumentar el número de ejemplares obtenidos (AGER, 1963), el área de estudio (CAIN, 1938) o el tiempo de investigación (PAUL, 1980) de un grupo taxonómico.
2. Para cada taxón considerado, la constancia estratigráfica (*i.e.*, la proporción de niveles estratigráficos entre el nivel de primera presencia y el nivel de última presencia en los que está representado el taxón) y la persistencia estratigráfica (*i.e.*, la proporción de niveles estratigráficos con representantes del taxón) tienden a aumentar con el desarrollo de los conocimientos (cf. SKELTON, 1993, p. 805).
3. La proporción de taxones monotípicos también ha sido utilizado como indicador de la parcialidad de nuestro conocimiento del registro fósil. Este índice presupone que la proporción de taxones conocidos de un único intervalo geocronológico o de una sólo localidad disminuirá al aumentar nuestro conocimiento del registro fósil (PAUL, 1980, 1982). Sin embargo, algunos taxones tuvieron una distribución espacio-temporal originalmente muy restringida.
4. La proporción de taxones monotípicos disminuye al aumentar los conocimientos. El argumento es que sólo se conocerán unas pocas especies de las categorías supraespecíficas más distanciadas entre sí cuando los datos sean muy escasos e incompletos, pero la proporción de géneros monoespecíficos y de familias monogénicas disminuirá al aumentar los conocimientos, aunque algunos taxones supraespecíficos fueron realmente monotípicos.

La parcialidad de los datos paleontológicos es una propiedad relativa cuyo valor depende del nivel de análisis utilizado: nivel de organización de las entidades biológicas investigadas (organismos, poblaciones, comunidades, etc.), nivel taxonómico (especies, géneros, familias, órdenes, etc.) y/o nivel de resolución espacio-temporal utilizado (zonaciones regionales, zonaciones estándar, edades, épocas, períodos, etc.). La parcialidad de los datos paleontológicos disminuirá al aumentar el grado de generalidad de los conceptos analíticos empleados. Por ejemplo, la proporción de taxones fósiles conocidos es mayor en los niveles taxonómicos más altos. Se estima que ya han sido

descubiertas más del 60% de las especies fósiles, y que se conocen más del 80% de los géneros fósiles y más del 90% de las familias fósiles. En los análisis de diversidad taxonómica también es importante tener en cuenta que la identificación de distintos taxones del mismo nivel taxonómico suele tener distinto grado de dificultad (SHIPMAN, 1981; MARTILL, 1998). La distribución espacio-temporal de los taxones que poseen elementos más fácilmente identificables puede ser estimada de manera más exacta y precisa. En cambio, los errores en la identificación de un taxón pueden llegar a falsear o enmascarar su distribución espacio-temporal y su extinción.

En la actualidad, la información obtenida del registro fósil está sesgada hacia los taxones de mayor utilidad bioestratigráfica y hacia los ejemplares mejor conservados, europeos y norteamericanos (KOCH, 1998). Los datos biocronológicos también están sesgados en favor de los taxones que tienen representantes actuales, porque la proporción de taxones descritos es mayor entre los taxones con representantes actuales que entre los taxones extinguidos, dando la sensación de un aumento de diversidad hacia los intervalos geocronológicos más recientes. Por otra parte, la mayor abundancia en los afloramientos actuales de sedimentos no consolidados del Cenozoico ha favorecido un mejor conocimiento de los taxones extinguidos más recientes respecto a los taxones extinguidos antes del Cenozoico. Este efecto ha sido denominado *the pull of the Recent* (RAUP, 1972, 1979; MCKINNEY, 1991; DE RENZI, 1992).

LA NATURALEZA DEL REGISTRO FÓSIL

El registro fósil proporciona información tafonómica, paleobiológica y biocronológica, entre otras. La información tafonómica nos permite averiguar las modificaciones experimentadas durante la fosilización por los restos y/o señales de entidades paleobiológicas. A partir de los fósiles podemos inferir caracteres paleobiológicos (morfología de los organismos, estructura de las poblaciones, biodiversidad de las comunidades, etc.), entidades paleobiológicas de diferente nivel de organización (organismos, poblaciones, comunidades, por ejemplo) y entidades paleobiológicas de distintos grupos taxonómicos. Además, la información biocronológica contenida en el registro fósil nos permite averiguar las relaciones espacio-temporales entre los fósiles y/o las entidades biológicas del pasado. El registro fósil permite establecer y contrastar el orden cronológico de origen y extinción de los taxones sucesivos. Las primeras o las últimas presencias de los taxones del pasado sólo pueden ser registradas en un orden falso, respecto al orden cronológico de los eventos bióticos, si los taxones fueron parcial o totalmente contemporáneos

(FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1997). Sin embargo, el registro fósil es parcial, está sesgado, y presenta desorden estratigráfico.

El registro fósil es parcial porque sólo contiene parte de la información de algunos caracteres de algunas entidades biológicas del pasado. Por ejemplo, los rangos estratigráficos de los taxones evidenciados en el registro fósil sólo representan una parte y una proporción desconocida de los intervalos de existencia de las correspondientes entidades paleobiológicas. El registro fósil no tiene información referente a todas las entidades paleobiológicas o los grupos taxonómicos del pasado. Incluso en los yacimientos de conservación, que contienen restos con una inusitada calidad de conservación (cf. SEILACHER *et al.*, 1985), no hay registro de todas las especies locales. Sin embargo, la parcialidad del registro fósil puede ser estimada teniendo en cuenta varios criterios (PAUL, 1980, 1982):

1. La proporción de lagunas de registro de cualquier taxón, a una escala geocronológica particular, disminuye al disminuir la parcialidad del registro fósil. Un taxón presenta una laguna de registro en un intervalo estratigráfico o geocronológico particular cuando el taxón está registrado en intervalos anteriores y posteriores pero no en el intervalo considerado. La proporción de lagunas de registro de cada taxón es inversamente proporcional a la calidad de su registro. La consistencia de la primera y la última presencia de un taxón, así como la constancia de su distribución estratigráfica o geocronológica, son otros tres indicadores directamente proporcionales a la calidad de su registro (GRADSTEIN *et al.* 1985; GRADSTEIN & AGTERBERG, 1998).
2. Los taxones que presentan laguna de registro en un intervalo geológico se denominan taxones lázaro en dicho intervalo. La proporción de taxones lázaro en cada intervalo geológico aumenta al aumentar la parcialidad del registro fósil. La proporción de taxones lázaro en cada intervalo geológico es inversamente proporcional a la calidad de su registro. La proporción de taxones del mismo grupo en intervalos geocronológicos consecutivos ha sido utilizado para estimar el número de taxones actuales fosilizables o la parcialidad de nuestro conocimiento del registro fósil (NICOL, 1977).
3. La proporción de taxones monotópicos también ha sido utilizada como indicador de la parcialidad del registro fósil. La persistencia estratigráfica y geográfica de los taxones será mayor cuanto más completo sea el registro fósil. Este índice presupone que la proporción de taxones conocidos de un único intervalo geocronológico o de una sola localidad disminuirá al disminuir la parcialidad del registro fósil. Sin embargo, algunos taxones tuvieron una distribución espacio-temporal originalmente restringida.

4. La proporción de taxones monotípicos tiende a ser menor en los grupos taxonómicos con registro más completo. Cuanto más completo sea el registro menor será la proporción de especies de categorías supra-específicas más distanciadas entre sí, disminuyendo la proporción de géneros monoespecíficos y de familias monogénicas.

El registro fósil, además de ser parcial, está sesgado. Comparando el registro de los yacimientos de conservación con el registro que se encuentra en los depósitos usuales (los que no tienen evidencias de partes blandas o de animales de cuerpo blando) puede estimarse la parcialidad y el sesgo del registro fósil en los distintos intervalos geológicos. Por ejemplo, los yacimientos de conservación son relativamente más frecuentes en los sistemas Cámbrico y Jurásico (ALLISON & BRIGGS, 1993). La disminución en la proporción de yacimientos de conservación en intervalos post-cámbricos del registro geológico parece ser debida al aumento en la diversidad y la profundidad de los organismos bioturbadores durante el Fanerozoico. En cambio, la mayor frecuencia de episodios deficitarios en oxígeno debió favorecer el desarrollo de yacimientos de conservación, por ejemplo durante el Jurásico.

Una idea bastante aceptada entre los paleontólogos actuales es que el sesgo del registro fósil suele afectar con menor intensidad a los restos esqueléticos mineralizados, de organismos que poblaron substratos blandos, que eran más abundantes, de hábitats con más registro estratigráfico, que tuvieron mayor extensión geográfica y mayor duración, entre otros factores favorables (JABLONSKI *et al.*, 1986). Algunos autores distinguen incluso entre taxones conservables y taxones no-conservables, afirmando que las especies conservables durante el Fanerozoico representan menos del 10% del valor total. Sin embargo, en estas afirmaciones se aceptan, implícita o explícitamente, algunas ideas erróneas.

La conservación diferencial de los fósiles se debe a un conjunto de factores paleobiológicos, productivos y alterativos que varían según la naturaleza de las entidades paleobiológicas productoras y de las entidades tafonómicas producidas, así como en función de las propiedades de los ambientes externos a los que han estado sometidos. Las entidades tafonómicas pudieron ser generadas por entidades paleobiológicas pero las entidades de estos dos tipos poseen propiedades distintivas. Por tanto, la conservabilidad de los restos y señales de cualquier grupo taxonómico no es una propiedad absoluta de cada grupo taxonómico e independiente del ambiente externo. Dicha conservabilidad es una propiedad relativa según los grupos tafonómicos y disposicional respecto a los ambientes externos a los que sean sometidos. Puede hablarse de la conservabilidad de los distintos grupos tafonómicos, y puede hablarse de los taxones productores de elementos tafonómicos (restos y/o señales) con mayor o menor conservabilidad en los ambientes particulares

más frecuentes, pero la distinción entre taxones conservables y no-conservables carece de justificación teórica.

La conservabilidad durante la fosilización tampoco es una propiedad absoluta de los restos o señales paleobiológicos, sino una propiedad relativa y disposicional de las entidades tafonómicas supraelementales. Existen entidades tafonómicas de diferente nivel de organización (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1991). Las entidades tafonómicas elementales son los elementos conservados. Las entidades tafonómicas supraelementales son las poblaciones tafónicas y las asociaciones conservadas. La conservabilidad de un grupo tafonómico no está determinada, ni puede ser estimada, por la dureza o la estabilidad físico-química de sus elementos conservados más resistentes. Al igual que los organismos poseen distinta capacidad de aclimatación, con independencia de la capacidad de adaptación de las distintas poblaciones biológicas o de las distintas especies a las que corresponden, los elementos tafonómicos tienen diferente durabilidad con independencia de la capacidad de conservación de los distintos grupos tafonómico o de los distintos tafones a los que corresponden. La conservabilidad de un grupo tafonómico no es el resultado de la durabilidad de sus elementos, del mismo modo que la adaptabilidad de un grupo taxonómico no es el resultado de la capacidad de aclimatación de sus organismos constituyentes. Intentar distinguir entre taxones conservables y taxones no-conservables es tan absurdo como pretender distinguir entre taxones adaptables y taxones no-adaptables.

Por otra parte, no es cierto que los yacimientos de conservación (*kon-servat Lagerstätten*) contienen fundamentalmente restos de taxones endémicos o eudémicos del paleoambiente de sedimentación. Tampoco es cierto que las evidencias de partes blandas que aparecen en los yacimientos de conservación garantizan que los restos mineralizados tengan en dichos yacimientos un sesgo menor que en los yacimientos de concentración (cf. SEILACHER *et al.*, 1985). Los valores de durabilidad y conservabilidad de cada grupo tafonómico han sido distintos en los ambientes de formación de yacimientos de conservación, pero dichos valores no han de ser necesariamente mayores que en los yacimientos de concentración. En los ambientes más anaerobios, por ejemplo, los procesos de biodegradación-descomposición de partes blandas suelen retardarse y atenuarse mientras que los procesos de disolución de restos esqueléticos suelen ser más rápidos e intensos que en los ambientes aerobios.

Además de ser parcial y estar sesgado, el registro fósil presenta desorden estratigráfico y promedio temporal. Desorden estratigráfico porque el registro de algunos eventos paleontológicos está cronológicamente desordenado en el registro estratigráfico (CUTLER & FLESSA, 1990; FLESSA *et al.*, 1993;

KOWALEWSKI, 1996), y promedio temporal porque dos o más eventos diacrónicos pueden aparecer registrados juntos en la misma posición estratigráfica (*time-averaging* in WALKER & BAMBACH, 1971; N.A.C.S.N., 1983. FÜRSICH & ABERHAN, 1990; KIDWELL & FLESSA, 1996). Tampoco se puede presuponer que las asociaciones-registradas estratigráficamente sucesivas representan necesariamente entidades paleobiológicas cronológicamente sucesivas (SPICER, 1991). El registro fósil y el registro estratigráfico de un mismo intervalo geológico pueden representar ambientes diferentes e intervalos temporales distintos. La parcialidad o la continuidad del registro fósil (entendida como la proporción de intervalos geocronológicos representados) no está condicionada ni está limitada por la del registro estratigráfico. La continuidad del registro fósil, al igual que la continuidad del registro estratigráfico, es de naturaleza operatoria y susceptible de contrastación. El registro fósil y el registro estratigráfico deberían ser considerados como dos componentes disociables del registro geológico (Fig. 1; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1997).

EL ANÁLISIS DE LAS EXTINCIONES CON DATOS PALEONTOLÓGICOS

Se llama extinción biológica a la desaparición de una especie que representa la terminación de su linaje o de su clado. La transformación de una especie primitiva en otra especie derivada no se considera como un caso de extinción y se denomina pseudoextinción. Los eventos de extinción masiva corresponden a breves intervalos de tiempo geológico, normalmente de duración inferior a varios millones de años, durante los cuales desaparece un inusitado número de taxones que representan la terminación de su linaje o de su clado (SEPKOSKI, 1986). El patrón de los eventos de extinción puede variar en función de la intensidad, duración, frecuencia y variabilidad de las extinciones involucradas. En particular, se suele distinguir dos patrones: extinciones de fondo y extinciones masivas.

Durante los eventos de extinción masiva, la desaparición de especies da lugar al agrupamiento de los datos de última presencia en el registro geológico, y pueden causar una reducción de la diversidad taxonómica. En una extinción masiva es probable que haya una correlación inversa entre el orden de extinción y la abundancia taxonómica relativa. Los taxones más escasos tendrán mayor probabilidad de desaparecer antes. Sin embargo, en una extinción más gradual no hay motivo para suponer que el orden de extinción de dos o más taxones deba estar correlacionado con su abundancia relativa o con la consistencia de su registro fósil.

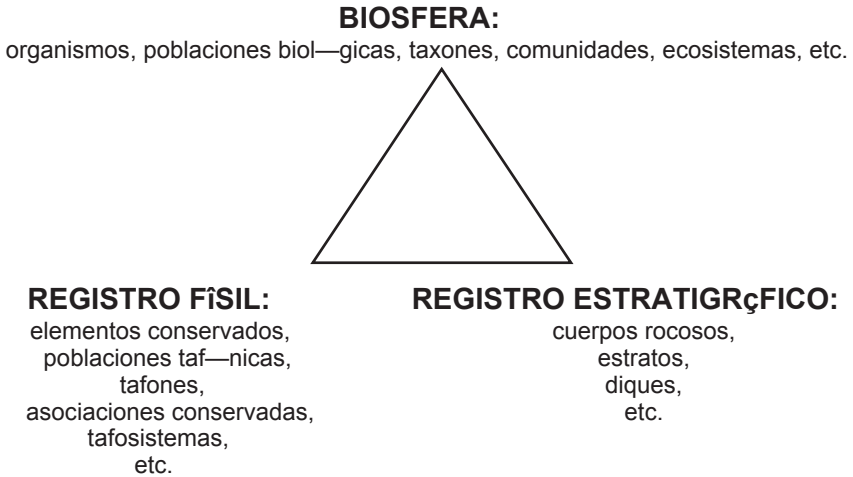


Figura 1.—Entidades de distinta naturaleza que son reconocidas en las investigaciones paleontológicas. El registro fósil y el registro estratigráfico deberían ser considerados como dos componentes disociables del registro geológico. El registro fósil contiene evidencias observables de entidades biológicas del pasado y de taxones extinguidos. Sin embargo, las entidades registradas de diferente nivel de organización que se encuentran en el registro geológico (elementos conservados, poblaciones tafónicas, tafones, asociaciones conservadas, tafosistemas, etc.), no deben ser confundidas con sus productores paleobiológicos (organismos, poblaciones biológicas, taxones, comunidades, ecosistemas, etc.).

Figure 1.—Entities of different nature, which are recognized in the palaeontological researches. The fossil record and the stratigraphical record should be considered two components from the geological record. The fossil record include evidence about palaeobiological entities and extinct taxa. However, the recorded entities from the fossil record (preserved elements, taphonic populations, tafa, preserved associations, taphosystems, etc.) and their palaeobiological producers (organisms, biological entities, taxa, communities, ecosystems, etc.) are of different nature.

La desaparición de especies, el agrupamiento de los datos de última presencia y la reducción de la diversidad taxonómica en un intervalo del registro geológico puede deberse a otros factores diferentes de la extinción, que estén relacionados con el muestreo, la fosilización, la continuidad del registro estratigráfico o con otros procesos paleobiológicos.

Un horizonte de truncamiento de los rangos estratigráficos de dos o más taxones puede representar la posición estratigráfica donde se ha interrumpido el muestreo. Para detectar estos horizontes es necesario explicitar el tamaño de las muestras obtenidas y su posición estratigráfica. Además debe

tenerse en cuenta que la probabilidad de encontrar evidencias de un taxón en un intervalo estratigráfico no solo es directamente proporcional al tamaño y a la esfericidad de los ejemplares, a la abundancia relativa y a la persistencia estratigráfica del taxón, sino que también aumenta con el tamaño de la muestra obtenida y con el número de niveles muestreados por encima y por debajo del intervalo estratigráfico considerado. El efecto Signor-Lipps reconoce que las desapariciones rápidas de taxones pueden quedar registradas como graduales, simplemente como un resultado del muestreo realizado o por la conservación parcial, en particular con respecto a los taxones más escasos (SIGNOR & LIPPS, 1982; RAUP, 1986; JABLONSKI, 1997). Análogamente, el efecto Jaanusson o el llamado efecto Sppil-Rongis reconoce que las primeras apariciones simultáneas de un conjunto de taxones en una región pueden aparecer registradas sucesivamente, debido a la parcialidad del registro fósil o del muestreo (JAANUSSON, 1976; BOLTOVSKOY, 1988). Esta desaparición más precoz de los taxones más escasos, así como su aparición más tardía, puede deberse exclusivamente a factores de muestreo, en vez de a un declive paleobiológico. Si la abundancia relativa de cada taxón disminuye al aproximarnos al evento de extinción, la probabilidad de encontrar registro manteniendo el tamaño de la muestra también disminuirá. Por razones análogas, un declive catastrófico puede aparecer registrado como gradual porque la probabilidad de encontrar registro será menor para los taxones más escasos.

Los cambios en la conservación diferencial de los fósiles pueden dificultar el análisis de las extinciones. En particular, los cambios en la tasa de sedimentación y en el grado de condensación de las asociaciones registradas pueden enmascarar el verdadero patrón de extinción. Un evento de extinción gradual puede aparecer registrado en una sola asociación condensada de un mismo nivel estratigráfico, dando el aspecto de un evento de extinción catastrófica. En cambio, por reelaboración puede haber fósiles incluidos en sedimentos más recientes que las entidades paleobiológicas productoras, que falseen el rango biocronológico de los taxones productores y que pueden enmascarar eventos de extinción (ARGAST *et al.*, 1987; EATON *et al.*, 1989; LOFGREN *et al.*, 1990). Por esta razón, una de las tareas más importantes en el estudio de las extinciones es establecer con la máxima precisión y exactitud el orden de sucesión de los taxones extinguidos, diagnosticando con criterios tafonómicos los procesos de condensación y reelaboración, sin utilizar criterios biocronológicos apriorísticos.

Una discontinuidad en el registro estratigráfico puede ocasionar un agrupamiento de los datos de última presencia de los taxones registrados por debajo de la discontinuidad, aunque dichos taxones no desaparecieran de manera catastrófica ni simultáneamente (NEWELL, 1982). El horizonte de

truncamiento de los rangos estratigráficos de dos o más taxones representa en estos casos la presencia de una laguna estratigráfica en el registro geológico. Para contrastar la presencia de una discontinuidad estratigráfica se pueden utilizar otros criterios paleontológicos, además del agrupamiento de los datos de última presencia de los taxones registrados. Por ejemplo:

1. criterios bioestratigráficos (presencia de lagunas bioestratigráficas, de lagunas en el registro estratigráfico, o yuxtaposición abrupta de biofacies muy diferentes);
2. criterios biocronológicos (presencia de lagunas registráticas; es decir, presencia de lagunas en el registro fósil);
3. criterios tafonómicos (truncamiento de fósiles en la superficie sedimentaria que corresponde a la discontinuidad estratigráfica o yuxtaposición abrupta de taforregistros muy diferentes);
4. criterios paleobiológicos (presencia de restos de organismos cementantes o señales de organismos perforantes en la superficie sedimentaria que corresponde a la discontinuidad estratigráfica).

El agrupamiento de los datos de última presencia y la reducción de la diversidad taxonómica en un intervalo del registro geológico también puede deberse a otros factores paleobiológicos (ecológicos, paleobiogeográficos o evolutivos) diferentes de la extinción. Por ejemplo, la desaparición de una especie por pseudoextinción puede ser confundida con una extinción cuando el cambio evolutivo de un linaje está asociado a un cambio morfológico brusco (DONOVAN, 1989). La desaparición de taxones en un intervalo geocronológico dado también puede deberse a cambios paleobiogeográficos y paleoecológicos asociados a cambios paleoambientales (JABLONSKI *et al.*, 1986; KAUFFMAN & ERWIN, 1995).

CONCLUSIONES

El registro fósil es parcial, está sesgado y presenta desorden estratigráfico. Sin embargo, estas propiedades del registro fósil no disminuyen la utilidad de los datos paleontológicos para identificar e interpretar los sucesivos eventos de extinción. Con el desarrollo de los conocimientos paleontológicos, como ocurre con el resto de los conocimientos científicos, los problemas son cada vez más numerosos, profundos y generales; no obstante, los datos paleontológicos pasan a estar cada vez más fundamentados y pasan a ser más contrastables (confirmables y/o refutables). El registro fósil contiene la información más relevante para formular hipótesis fundamentadas y contrastables respecto a los eventos de extinción biológica ocurridos en la biosfera durante la historia de la Tierra.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo corresponde a la ponencia de igual título presentada por el autor en el curso sobre «Teorías de la extinción: perspectiva y prospectiva», dirigido por los profesores M. DE RENZI (Dpto. Geología, Univ. Valencia) y A.I. MILLER (Depto. Geology, Univ. Cincinnati), y organizado por la Universidad Internacional Menéndez Pelayo en Valencia durante el mes de octubre de 1999.

Recibido el día 13 de enero de 2000

Aceptado el día 20 de marzo de 2000

BIBLIOGRAFÍA

- AGER, D.V. 1963. *Principles of paleoecology*. 371 págs. McGraw-Hill. New York.
- ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E.G. 1993. Exceptional fossil record: distribution of soft-tissue preservation through the Phanerozoic. *Geology*, 21: 527-530.
- ARGAST, S., FARLOW, J.O., GABET, R.M. & BRINKMAN, D.L. 1987. Transport-induced abrasion of fossil reptilian teeth: implications for the existence of Tertiary dinosaurs in Hell Creek Formation, Montana. *Geology*, 15: 927-930.
- BOLTOVSKOY, D. 1988. The range-through method and first-last appearance data in paleontological surveys. *Journal of Paleontology*, 62: 157-159.
- CAIN, S.A. 1938. The species-area curve. *American Midland Naturalist*, 19: 573-581.
- CUTLER, A.H. & FLESSA, K.W. 1990. Fossils out of sequence; computer simulations and strategies for dealing with stratigraphic disorder. *Palaaios*, 5: 227-235.
- DE RENZI, M. 1992. Evolución tafonómica: sobre la posibilidad de lectura de la evolución orgánica a través del registro fósil. In: *Conferencias de la reunión de tafonomía y fosilización*. S. FERNÁNDEZ LÓPEZ, Coord. págs.63-85. Editorial Complutense. Madrid.
- DONOVAN, S.K. 1989. Paleontological criteria for the recognition of mass extinction. In: London. Mass extinctions: processes and evidence. S.K. DONOVAN, Ed. págs. 19-36. Belhaven Press.
- DONOVAN, S.K. & PAUL, C.R.C. (eds). 1998. *The adequacy of the fossil record*. 312 págs John Wiley and Sons. London.
- EATON, J.E., KIRKLAND, J.I. & DOI, K. 1989. Evidence of reworked Cretaceous fossils and their bearing on the existence of Tertiary dinosaurs. *Palaaios*, 4: 281-286.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1991. Sistemas tafonómicos: función y evolución. *Revista Española de Paleontología*, n.º Extraordinario: 21-34.
- 1997. Fósiles de intervalos sin registro estratigráfico: una paradoja geológica. In: *Registros fósiles e Historia de la Tierra*. E. AGUIRRE, J. MORALES & D. SORIA, Eds. págs. 79-105. Editorial Complutense. Madrid.

- FLESSA, K. W., CUTLER, A. H. & MELDAHL, K. H. 1993. Time and taphonomy; quantitative estimates of time-averaging and stratigraphic disorder in a shallow marine habitat. *Paleobiology*, 19: 266-286.
- FÜRSICH, F.T. & ABERHAN, M. 1990. Significance of time-averaging for paleocommunity analysis. *Lethaia*, 23: 143-152.
- GRADSTEIN, F.M. & AGTERBERG, F.P. 1998. Uncertainty in stratigraphic correlation. *In: Sequence Stratigraphy - concepts and applications*. F.M. GRADSTEIN; K.O. SANDVIK & N.J. MILTON Eds. págs. 9-29. Elsevier Science. Amsterdam.
- GRADSTEIN, F.M., AGTERBERG, F.P., BROWER, J. & SCHWARZACHER, W.S. (eds.) 1985. *Quantitative Stratigraphy*. 598 págs. Reidel Publ. Co. Dordrecht.
- JAANUSSON, V. 1976. Faunal dynamics in the Middle Ordovician (Viruan) of Baltoscandia. *In: The Ordovician System: Proceedings of a Palaeontological Association Symposium*. M.G. BASSET, Ed. págs. 301-326. University of Wales Press and National Museum of Wales. Cardiff.
- JABLONSKY, D. 1997. Progress at the K-T boundary. *Nature*, 387: 354-355.
- JABLONSKI, D., GOULD, S.J. & RAUP, D.M. 1986. The nature of the fossil record: a biological perspective. *In: Patterns and processes in the history of life*. D.M. RAUP & D. JABLONSKI, Eds. págs. 7-22. Springer Verlag. Berlin.
- KAUFFMAN, E.G. & ERWIN, D.H. 1995. Surviving mass extinctions. *Geotimes*, 14: 14-17.
- KIDWELL, S.M. & FLESSA, K.W. 1996. The quality of the fossil record: populations, species and communities. *Annual Review Earth and Planetary Science*, 24: 433-464.
- KOCH, C.F. 1998. «Taxonomic barriers» and other distortions within the fossil record. *In: The adequacy of the fossil record*. S.K. DONOVAN & C.R.C. PAUL, Eds. págs. 189-206. John Wiley. New York.
- KOWALEWSKI, M. 1996. Time-averaging, overcompleteness, and the geological record. *The Journal of Geology*, 104: 317-326.
- LOFGREN, D.L., HOTTON, C.L. & RUNKEL, A.C. 1990. Reworking of Cretaceous dinosaurs into Paleocene channel deposits, upper Hell Creek Formation, Montana. *Geology*, 18: 874-877.
- MARTILL, D.M. 1998. Resolution of the fossil record: the fidelity of preservation. *In: The adequacy of the fossil record*. S.K. DONOVAN & C.R.C. PAUL, Eds. págs. 55-74. John Wiley. New York.
- MCKINNEY, M.L. 1991. Completeness of the fossil record: an overview. *In: The processes of fossilization*. S.K. DONOVAN, Ed. págs. 66-83. Belhaven Press. London.
- NEWELL, N.D. 1982. Mass extinctions - illusions or realities? *In: Geological implications of impacts of large asteroids and comets on the Earth*. L.T. SILVER & P.H. SCHULTZ, Eds. *Special Paper of the Geological Society of America*, 190: 257-263.
- NICOL, D. 1977. The number of living animal species likely to be fossilized. *Florida Scientist*, 40: 135-139.
- NORTH AMERICAN COMMISSION ON STRATIGRAPHIC NOMENCLATURE 1983. North American Stratigraphic Code. *Bull. A.A.P.G.*, 67: 841-875.
- PAUL, C.R.C. 1980. *The natural history of fossils*. 292 págs. Weidenfeld's. London.

- 1982. The adequacy of the fossil record. En: *Problems of phylogenetic reconstruction*. K.A. JOYSEY & A.E. FRIDAY, Eds. págs. 75-117. Academic Press. London.
- 1992. How complete does the fossil record have to be? *Revista Española de Paleontología*, 7: 127-133.
- 1998. Adequacy, completeness and the fossil record. In: *The adequacy of the fossil record*. S.K. DONOVAN & C.R.C. PAUL, Eds. págs. 1-22. John Wiley. New York.
- PAUL, C.R.C. & DONOVAN, S.K. 1998. An overview of the completeness of the fossil record. In: *The adequacy of the fossil record*. S.K. DONOVAN & C.R.C. PAUL, Eds. págs. 111-131. John Wiley. New York.
- RAUP, D.M. 1972. Taxonomic diversity during the Phanerozoic. *Science*, 177: 1065-1071.
- RAUP, D.M. 1979. Biases in the fossil record of species and genera. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 13: 85-91.
- 1986. Biological extinction in earth history. *Science*, 231: 1528-1533.
- SEILACHER, A., REIF, W.E. & WESTPHAL, F. 1985. Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 311B: 5-23.
- SEPKOSKI, J. J., JR. 1986. Phanerozoic overview of mass extinction. In: *Patterns and processes in the history of life*. D.M. RAUP & D. JABLONSKY, Eds. págs. 277-295. Springer Verlag. Berlin.
- SHIPMAN, P. 1981. *Life history of a fossil*. 222 págs. Harvard University Press. Harvard.
- SIGNOR, P.W. & LIPPS, J.H. 1982. Sampling bias, gradual extinction patterns, and catastrophes in the fossil record. In: *Geological Implications of impacts of large asteroids and comets on the Earth*. L.T. SILVER & P.H. SCHULTZ, Eds. *Geological Society of America Special Paper*, 190: 291-296.
- SKELTON, P. (ed.). 1993. *Evolution*. 1064 págs. The Open University. Milton Keynes.
- SPICER, R.A. 1991. Plant taphonomic processes. In: *Taphonomy. Releasing the data locked in the fossil record*. P.A. ALLISON & D.E.G. BRIGGS, Eds. págs. 72-113. Plenum Press. London.
- WALKER, K.R. & BAMBACH, 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.