Bol.SEA, 16 (1996), PaleoEntomología: 31-42.

FOSILES Y FOSILIZACION: PROCESOS Y RESULTADOS DE LA LARGA HISTORIA SUBTERRANEA

Alfonso Pardo[1, 2]

[1] Dept. of Geological Sciences, Princeton University, Princeton, NJ 08544, USA.
[2] Departamentos de Ciencias de la Tierra (Paleontología). Universidad de Zaragoza. E-50009 Zaragoza, ESPAÑA.

1. Introducción: seres vivos, fósiles y tafonomía.

Casi todo el mundo tiene una cierta noción de lo que es un fósil. La idea popular del animal o planta 'petrificado' sirve para caracterizar de una forma un tanto simple pero acertada una parte de lo que los paleontólogos consideramos fósiles. En Paleontología la noción de fósil tiene un alcance muy superior[1], ya que con esa palabra se designa cualquier resto, molde o huella de un organismo o de su actividad biológica conservada en el sedimento.

Durante el ciclo vital de un ser vivo son muchos los restos que éste produce susceptibles de fosilizar (e.g., mudas del exoesqueleto, huevos, heces fecales...) pero además existen huellas de su propia actividad vital que también son susceptibles de fosilizar (e.g., sus huellas de locomoción, predación, nidos...). De hecho, hay seres cuyo modo de vida depende directamente de la removilización del sedimento, ya que en él encuentran su alimento y en él excavan sus madrigueras, sin olvidar la relación tan obvia y directa que existe entre los vegetales y el suelo en el que crecen. A lo largo de su vida todos estos organismos generan innumerables huellas en el sedimento que, en el caso de que encuentren las condiciones favorables, pueden terminar fosilizando.

Por último, y tras toda una vida dejando tras de sí rastros de su existencia y de su actividad vital, el organismo muere. Y es entonces cuando, si la muerte se produce en determinadas circunstancias y en el ambiente sedimentario idóneo, existe la posibilidad de que el propio cadáver acabe también fosilizado. Pero merece la pena señalar que la fosilización es la excepción de la norma. Lo usual es que el organismo o las huellas producidas por él durante su ciclo vital terminen destruyéndose en un período de tiempo relativamente corto. No hay más que sentarse en una playa, junto a la rompiente, para ver como las huellas dejadas por las aves o los paseantes en la arena van desapareciendo unas tras otras con el vaivén de las olas. Y esa propia arena que puede estar formada por minúsculos fragmentos de lo que una vez fueron conchas y caparazones de organismos marinos, sin que apenas sean reconocibles vestigios de las más mínimas estructuras orgánicas, puede ser una buena muestra de la degradación que sufre la mayoría de los restos orgánicos por la simple erosión mecánica.

Cuando la paleontología comenzó a tomar cuerpo como ciencia, y se empezó a estudiar el registro fósil de una manera sistemática, se hizo necesario conocer qué mecanismos son los que conducen a un resto orgánico a fosilizar o a desaparecer, cuáles son las características diferenciadoras de los distintos tipos de fósiles y los procesos de fosilización que dan lugar a los mismos y, por supuesto, qué tipo de información se puede obtener de cada uno de estos tipos de fósiles. La respuesta fue el nacimiento de una nueva ciencia geológica: la tafonomía[2].

La tafonomía es una ciencia multidisciplinar que estudia lo que ocurre con estos restos y huellas de actividad vital, y con los organismos tras su muerte, y puede dividirse en neocrolysis[3] que estudia la muerte y descomposición del organismo, biostratonomía[4] que se ocupa de la historia del fósil tras el enterramiento, y fosildiagénesis, que trata de las alteraciones físico-químicas que experimenta el fósil dentro del sedimento (Seilacher, 1976; Cadée, 1991). Es ésta toda una compleja serie de procesos de alteración, reestructuración y degradación del material biogénico original en su adaptación a las condiciones del ambiente sedimentario que puede dar como resultado final la obliteración total de los restos o su perfecta conservación en forma de fósiles.

En este artículo vamos a revisar sucintamente los principales procesos de fosilización, los distintos tipos de fósiles que se estudian en Paleontología, así como algunas nociones básicas del tipo de información que se puede obtener de ellos.

2. Procesos de fosilización y tipos de preservación.

El primer paso para que un resto orgánico o una huella de actividad biológica inicie su camino hacia la fosilización es su enterramiento rápido. Raros son los casos de fósiles que se pueden producir fuera del sedimento (e.g. momificación, congelación) y en cualquier caso siempre suponen una drástica alteración de las condiciones físico-químicas que permiten la vida. Podemos decir que los ambientes que favorecen el desarrollo de la vida son los menos indicados para que un resto orgánico llegue a fosilizar. La razón es muy sencilla: la vida tiende a reciclar y a aprovechar

cualquier tipo de residuo orgánico, destruyéndolo en su proceso de asimilación. Por tanto, la premisa inicial para que se inicie el proceso de preservación es el aislamiento del medio ambiente original. Esto se consigue con una alta tasa de sedimentación. El sedimento cubre el resto, alejándolo de los organismos carroñeros y aislándolo de la acción degradadora del oxígeno. Este tipo de ambientes hipóxicos, suelen presentar además otra característica que favorece la preservación de los fósiles: la mínima energía del medio inhibe la destrucción mecánica o la dispersión de los restos. En general, la propia compactación del sedimento impedirá que la pieza enterrada siga desarticulándose por acción de los agentes erosivos externos pero causará frecuentemente deformaciones y aplastamientos en la geometría original del fósil[5] (Lám. 1, Fig. 1e).

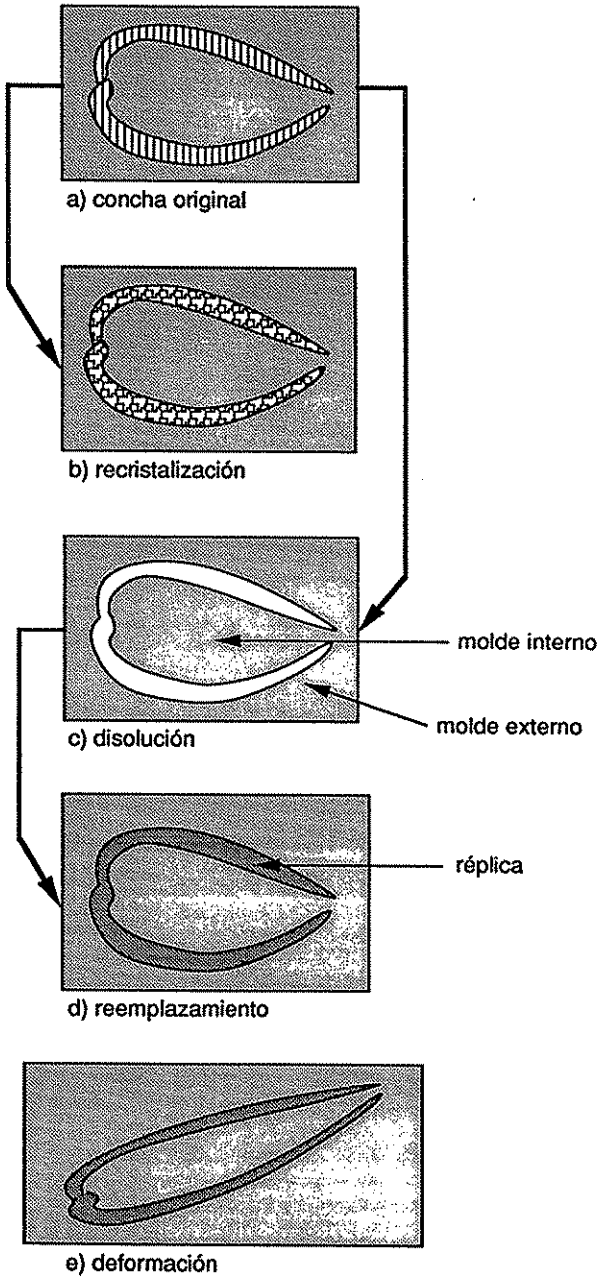


Figura 1: Posibles procesos de fosilización que pueden experimentar un fósil dentro del sedimento. En el texto se ofrece una explicación detallada de ellos (modificado de Clarkson, 1979).

2.1. Fósiles inalterados

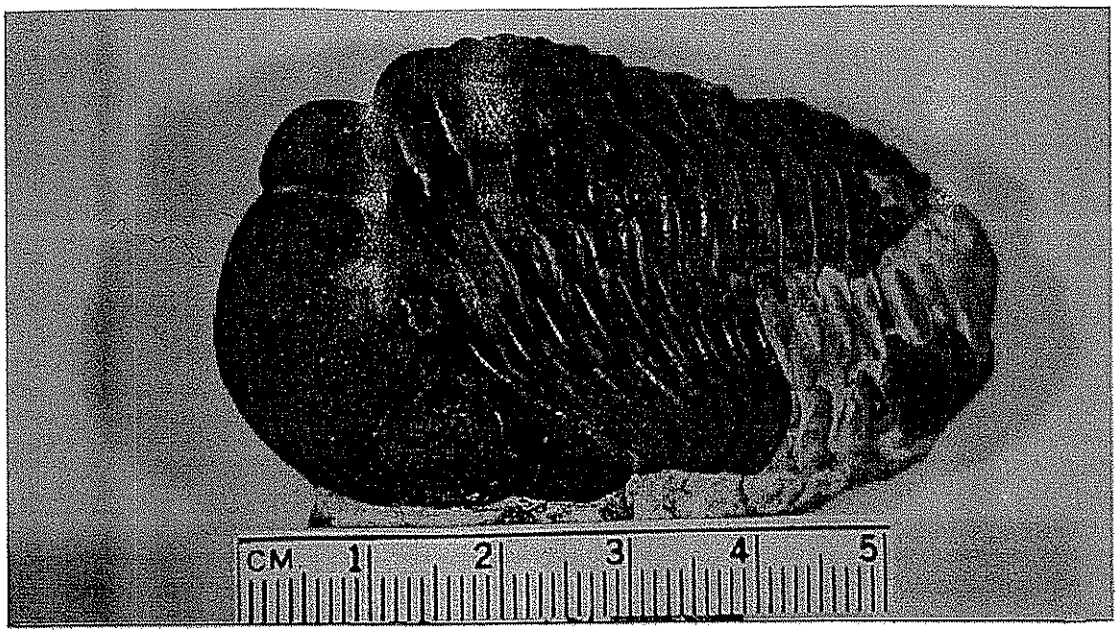
Si bien es cierto que el proceso de fosilización normalmente conlleva cambios importantes en la estructura y composición originales de la materia orgánica, también pueden darse casos excepcionales en los que estos cambios sean mínimos o incluso nulos. Esta clase de restos son los denominados fósiles inalterados. Ejemplos clásicos de este tipo de preservación excepcional son los insectos embebidos en resina de coníferas, que al transformarse en ámbar preserva el espécimen de una forma excepcional. También los granos de polen y las esporas, gracias a su resistente cutícula exterior, suelen preservarse libres de alteraciones.

Muy similar a la preservación en ámbar de insectos es la preservación en brea[6] o en turberas[7] pues el ambiente anóxico de estos medios impide los procesos de descomposición ordinarios. En medios hipóxicos se produce otro fenómeno de espectaculares resultados, si bien éste sí que conlleva una cierta degeneración o alteración química de los tejidos originales: es la saponificación[8], en la que los tejidos grasos cuando se hallan en un medio ambiente alcalino se transforman en jabón que envuelve y preserva el resto de las estructuras orgánicas. Otra forma de inhibir la degradación de los tejidos es mediante la desecación, ya que los mecanismos de descomposición orgánica suelen requerir una alta tasa de humedad. Esto es lo que se consigue con la momificación, proceso que requiere ambientes muy secos y moderadamente fríos. Pero quizá, desde el punto de vista biológico, el caso más interesante de fosilización inalterada se obtenga por congelación. Tan solo unos pocos animales del Pleistoceno y Plioceno han logrado conservarse de esta forma, incluyendo mamuts, rinocerontes lanudos, uros y algún ser humano[9]. En general, casi todos estos mecanismos logran una preservación durante períodos que suelen oscilar entre unos cientos y varios miles de años; plazos relativamente cortos si se compara con las decenas o incluso centenares de millones de años que se consiguen con otros procesos de fosilización.

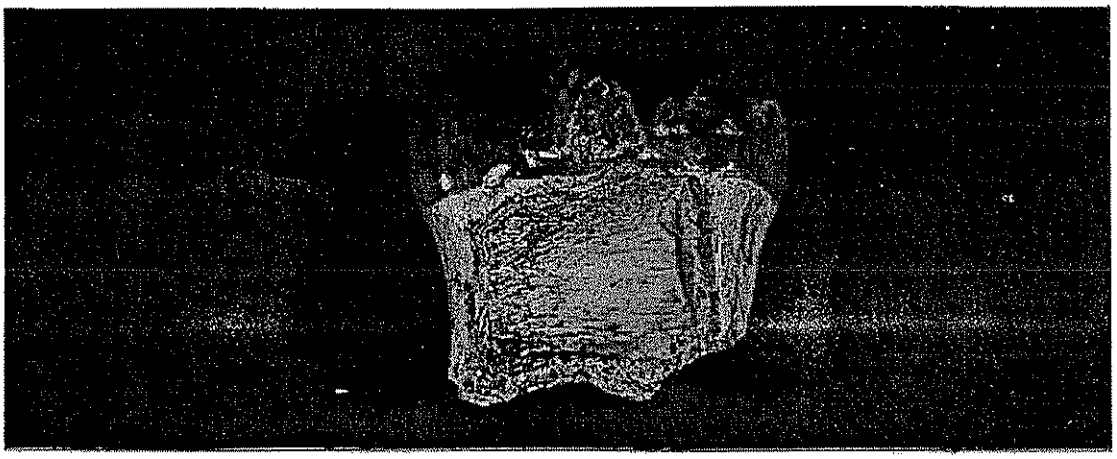
2.2. Fósiles alterados.

Es fácil compender lo excepcional de los casos de preservación hasta ahora descritos, y que lo ususal sea que durante el proceso de fosilización los restos orgánicos hayan sufrido cambios estructurales o químicos. Estos procesos están relacionados con aquellos que transforman el sedimento blando e inconsolidado en roca y son los que se engloban dentro del término diagénesis. Es por ello que los cambios experimentados por el fósil suelen reflejar la historia diagenética de la roca que los contiene.

Muy frecuentemente las alteraciones comienzan con la adición y crecimiento de nuevos minerales[10] en los poros y cavidades de los huesos, conchas, etc. justo tras el enterramiento de los mismos. Este proceso de impregnación del material original por sales minerales es conocido por permineralización (Lám. 2), y suele aumentar considerablemente el potencial de fosilización del resto orgánico al aumentar su dureza y densidad.



1



2

3

Lámina 1: Fósil de trilobites phacópido con evidente deformación debida al aplastamiento litostático o a tensiones de origen tectónico (fot. A. Pardo).
Lámina 2: Molar fósil; el esmalte de los dientes es uno de los materiales más estables y resistentes a los procesos tafonómicos y diagenéticos, y su estructura microcristalina suele conservarse prácticamente inalterada. La coloración oscura es debida a los procesos de permineralización (fot. A. Pardo).
Lámina 3: Fósiles de braquiópodos; las huellas de recristalización de la calcita son evidentes en las valvas de los tres ejemplares (fot. A. Pardo).

Organismos	Mineralogía			
	Aragonito	Calcita (-Mg)	Calcita (+Mg)	Aragonito+ calcita
Moluscos:				
Bivalvos	x	x		x
Gasterópodos	x			(x)
Pterópodos	x			
Cefalópodos	x		(x)	
Braquiopodos		x	(x)	
Corales:				
Escleractinios	x			
Rugosos		x	x	
Tabulados		x	x	
Esponjas	x	x	x	
Briozoos	x		x	x
Equinodermos			x	
Ostrácodos		x	x	
Foraminíferos:				
Bentónicos	(x)		x	
Planctónicos		x		
Algas:				
Cocolitoforidos		x		
Rodoficeas	x		x	
Clorofitas	x			
Carofitas		x		

Tabla 1: Composición mineralógica de las conchas y esqueletos de los principales grupos de invertebrados y organismos unicelulares (tomado de Tucker, 1990).

Las conchas o exoesqueletos de muchos invertebrados marinos (e.g., gasterópodos, cefalópodos) están compuestos por una forma inestable de carbonato cálcico: el aragonito (Tabla 1; Clarkson, 1979; Tucker, 1990). Este mineral biogénico es inestable fuera del ambiente marino, por lo que tras el enterramiento, el aragonito suele recristalizar en una forma más estable para el nuevo ambiente llamada calcita. Este proceso de recristalización suele obliterar gran parte de la delicada estructura original de la concha, ya que los cristales de calcita suelen ser mayores y de muy diferente geometría a los originales (Fig. 1b; Lám. 3). Algunas plantas y animales tienen conchas y esqueletos compuestos por ópalo, una variedad microcristalina de la sílice. Este tipo de restos también son susceptibles de recristalizar. En general, podemos decir que la recristalización, si bien no altera la composición química o la apariencia externa del fósil, sí que provoca la degradación de su estructura microcristalina.

Dependiendo de las condiciones físico-químicas del medio sedimentario, el material original puede ser disuelto completamente, dando lugar a una cavidad (Fig. 1c). Estas cavidades son denominadas moldes fósiles, si bien, y tal y como veremos en el siguiente capítulo, no todos los moldes fósiles son cavidades. Posteriormente, estas oquedades pueden rellenarse con sedimento o la precipitación de otro mineral completamente diferente del que originalmente constituía la pieza disuelta. Este proceso es conocido como reemplazamiento, y su resultado es la formación de una réplica que conserva los rasgos morfológicos externos (la fidelidad y detalle de la réplica dependerá del tamaño del grano del sedimento o mineral reemplazante). Pero el reemplazamiento puede darse sin que exista una disolución previa, o más exactamente mediante un proceso de disolución-precipitación casi simultáneo a una escala prácticamente molecular[11]. En este tipo de reemplazamientos llega a conservarse un reflejo de la estructura celular original. Los minerales reemplazantes pueden ser muy diversos, tales como calcita (CO_3Ca), sílice (SiO_2), pirita (FeS_2), siderita ($FeCO_3$) o limonita (FeO) entre otros (Tucker y Nield, 1985).

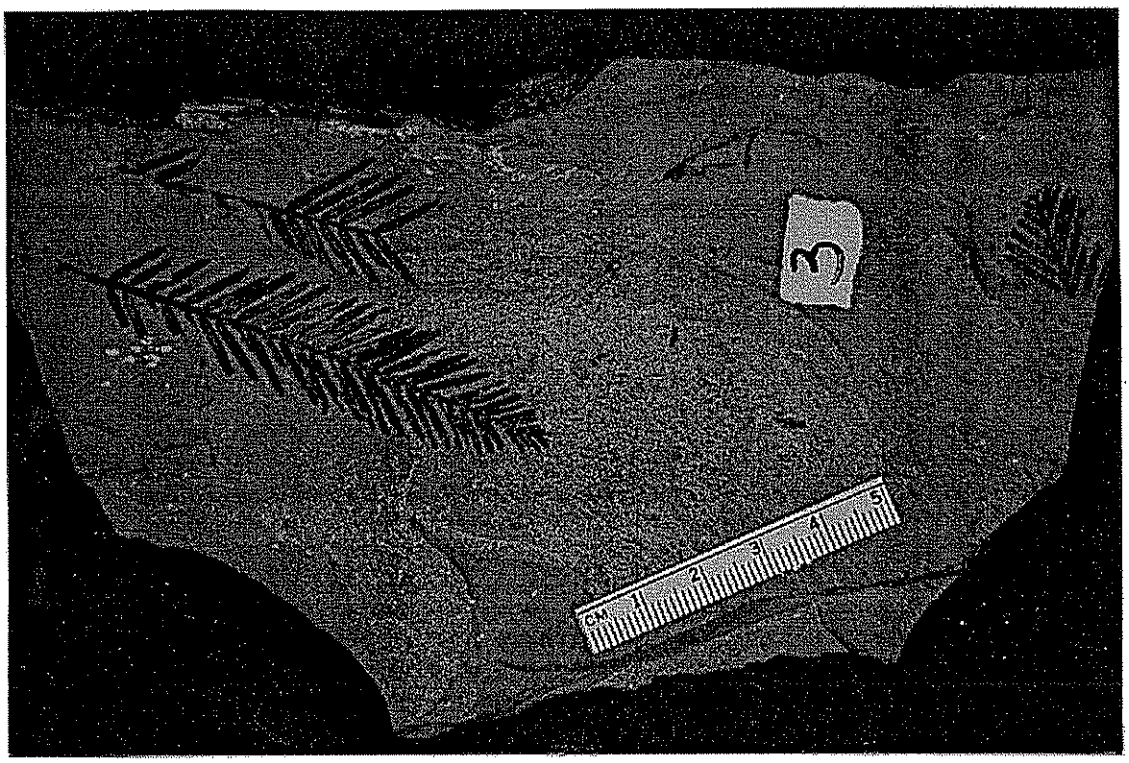
Otro tipo de proceso que permite la preservación de restos fósiles es la carbonización[12]. Se trata de un enriquecimiento en carbono, asociado con una deshidratación y empobrecimiento de materias volátiles[13] causado por el aumento de temperatura y presión debido a la carga litostática del sedimento suprayacente o, si este aumento es de suficiente entidad, a la acción de los procesos metamórficos[14]. La carbonización se da principalmente en plantas[15] (Lám. 4), pero también es frecuente observarla en fósiles de peces y de organismos de cuerpo blando.

Es importante tener presente que todos estos procesos descritos con anterioridad no suelen actuar aisladamente ni han de ser excluyentes entre sí, y lo usual es que los fósiles hallados en un yacimiento sean el resultado de la interacción de varios de estos mecanismos de preservación y alteración (Lám. 5).

3. Réplicas y moldes.

Hasta ahora hemos hablado de los diferentes tipos de fósiles corporales, dejando aparte de forma intencionada los que se conocen como réplicas y moldes fósiles. Conviene detenerse un momento en estos conceptos que pueden resultar ambiguos y que, de hecho, son a veces mal usados por los propios paleontólogos, llegando la confusión incluso a los textos de geología (e.g., Wicander y Monroe, 1993, pp. 89 y Fig. 4.26 b).

La Figura 1 nos muestra una serie de alteraciones que pueden ocurrir durante la diagénesis de un fósil, en este caso la concha de un bivalvo. Ya sabemos que uno de los primeros procesos que se producen tras el enterramiento es el relleno de las cavidades presentes en la pieza original. En nuestro ejemplo, el sedimento percolará a través de las valvas entreabiertas al interior del fósil. Existe sedimento rodeando la concha en el exterior que reproducirá un negativo[16] de las formas y texturas superficiales de la cara externa de la concha, y sedimento rellenando su interior que reproducirá un negativo de los detalles superficiales y la forma de la cara interna de las valvas. Si, tal y como sugiere la Figura 1c, la concha original se disuelve, obtenemos un molde fósil de la misma, molde que puede dividirse en dos clases: el que refleja la morfología externa del organismo será el molde externo, y es una cavidad (Lám. 6); el que refleja la morfología interna es por tanto un molde interno[17] y es un relieve o más propiamente una pieza (Lám. 7), siendo éste el motivo de la confusión que genera entre no poca gente. Pero si tenemos en cuenta que se trata de un molde de lo que en el original es una cavidad interna, y que como tal molde muestra las



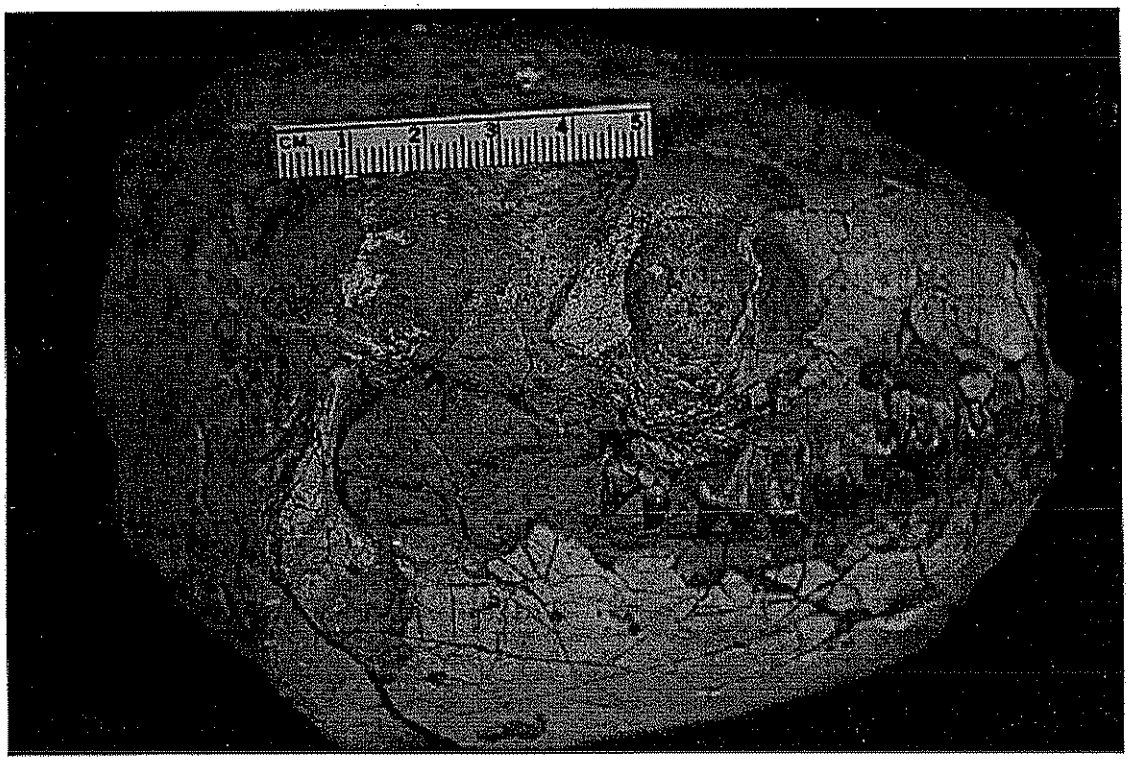


Lámina 4: Efecto de la carbonización de un fósil vegetal. El enriquecimiento en carbono es fácilmente reconocible por la típica coloración negra que produce en el fósil (fot. A. Pardo).
Lámina 5: Fósil incluido en matriz; éste suele ser el aspecto de muchas piezas que se encuentran en los yacimientos. La interacción de distintos procesos de fosilización es evidente: la permineralización ha actuado sobre el esmalte de los dientes oscureciéndolos, el hueso ha sufrido permineralizaciones, recristalización y posiblemente reemplazamiento, las cavidades han sido rellenadas con sedimento que en caso de disolución darían lugar a los correspondientes moldes (fot. A. Pardo).

estructuras en inverso al original, se comprende que al hueco interno le corresponda un molde que sea macizo.

Los moldes internos son de gran interés para los especialistas en grupos de organismos como los moluscos bivalvos, los cefalópodos (Lám. 8) o los braquiópodos (Lám. 7), ya que la mayor parte de la anatomía de estos organismos se encuentra encerrada en el interior de las valvas o concha, y el estudio de las impresiones o estructuras en su interior es fundamental desde el punto de vista sistemático, evolutivo y fisiológico. Vemos pues como los moldes fósiles pueden proporcionar una estimable información que de otra manera sería de difícil acceso.

En el caso de los moldes externos, fundamentalmente, muchos paleontólogos prefieren elaborar sus propias réplicas, es decir positivos, de forma que la comparación con los ejemplares de fósiles corporales sea más sencilla. Para ello se suelen emplear latex, escayola u otros materiales disponibles en el mercado y unas sencillas técnicas de moldeo (cf., Pardo, 1991).

Siguiendo con el proceso diagenético ilustrado en la Figura 1, tras la disolución del material original, el molde fósil puede ser rellenado por medio de la precipitación de un nuevo mineral, tal y como se describía en el capítulo anterior. En este caso se obtiene una réplica fósil, es decir, una copia de la pieza original, en la que las convexidades y concavidades lo son tanto en el original como en la réplica, a diferencia de lo que ocurría en el molde fósil (Fig. 1d).

4. Fósiles corporales e icnofósiles.

En la introducción ya hemos marcado de alguna manera una división fundamental dentro de los fósiles, pues hemos señalado cómo este concepto comprende dos grupos de restos susceptibles de fosilizar: los restos del propio organismo y las huellas de su actividad biológica. Así, los primeros darán lugar a lo que se denominan fósiles corporales, que son un reflejo de variable calidad, pero de indudable valor, de la morfología original del organismo preservado. Los segundos son los denominados icnofósiles, y nos proporcionan una valiosísima información acerca del comportamiento de los organismos que las produjeron. Estas son las dos herramientas básicas que empleamos los paleontólogos en el estudio de la historia de la vida.

4.1. Fósiles corporales

Los fósiles corporales son el material con el cual se reconstruyen morfologías de los seres vivos que habitaron en el pasado, lo cual sirve para clasificar los organismos en morfoespecies[18] al comparar los diseños anatómicos de diferentes especímenes. Las asociaciones de estos mismos fósiles corporales en la vertical y en la horizontal[19] nos proporcionan una valiosa información adicional. En el primer caso, esta información se refiere a las posibles pautas de radiación evolutiva y a las diferentes estrategias adaptativas (a través de estudios morfométricos, esto es, del cambio en las formas) y de las relaciones filogenéticas dentro de las distintas líneas evolutivas, es decir, de la relación ancestro-descendiente. En el segundo caso, la información obtenida está relacionada con las asociaciones paleoecológicas de los diferentes grupos de organismos que compartieron un mismo hábitat y sus posibles interrelaciones (e.g., jerarquización de la cadena trófica, variedad de nichos ecológicos). Los fósiles corporales son, en definitiva, el único medio de que disponemos para inferir la riqueza y variedad de la vida en el pasado geológico, y de ellos se obtiene la información fundamental de la evolución orgánica en la historia de la vida.

Pero quizá, el primer uso que se dio a los fósiles y que provocó que la paleontología avanzase y se desarrollase como ciencia a gran velocidad en sus inicios fue el de datadores biostratigráficos. Si tenemos en mente que los fósiles son restos de organismos extintos y que cada especie vive un determinado período y después desaparece, es fácil comprender que cada especie fósil representa y marca un pequeño segmento de la línea del tiempo geológico. Así pues, encontrando en los estratos restos fósiles de determinadas especies[20] es posible datar de una forma más o menos aproximada la antigüedad de dichos sedimentos.

Sin embargo, tanto para los estudios en el tiempo como en el espacio hay que tener en cuenta que en general los fósiles corporales son piezas asimiladas al resto del sedimento. Los propios procesos tafonómicos se encargan de hacer una gran selección del material original, y desde la muerte del organismo hasta que el paleontólogo recupera el fósil del sedimento una gran variedad de procesos han tenido lugar. Entre ellos muy posiblemente haya ocurrido un transporte del cadáver desde el lugar de vida y muerte hasta el lugar de enterramiento que a veces supone una gran distancia y el ambiente de sedimentación poco o nada tiene que ver con el ambiente de vida. Eso mismo puede suceder y de hecho sucede no con especímenes aislados sino con grupos enteros de organismos de muy diferentes procedencias, que terminan siendo enterrados en lugares donde las condiciones energéticas del medio lo permiten, y por tanto en compañía de otros organismos con los que no tuvieron relación ecológica alguna en vida[21].

Otro factor a tener en cuenta cuando se estudian las asociaciones de fósiles de un mismo yacimiento, o tafocenosis, es que los propios procesos de transporte, erosión, sedimentación y diagénesis, conllevan una importante selección del material de partida, y que la asociación preservada representará tan sólo una fracción, tanto en variedad de especies como en número de especímenes, de la asociación biológica original que tal y como hemos visto puede estar contaminada con restos fósiles alóctonos o incluso, como veremos a continuación, con fósiles de organismos que no coexistieron en una misma época.

Dada la magnitud de la escala geológica del tiempo y la ciclicidad de los fenómenos geológicos no es nada infrecuente que los procesos de removilización del sedimento se den más de una vez. Variaciones drásticas del nivel del mar, movimientos tectónicos y otros muchos mecanismos son los causantes de la

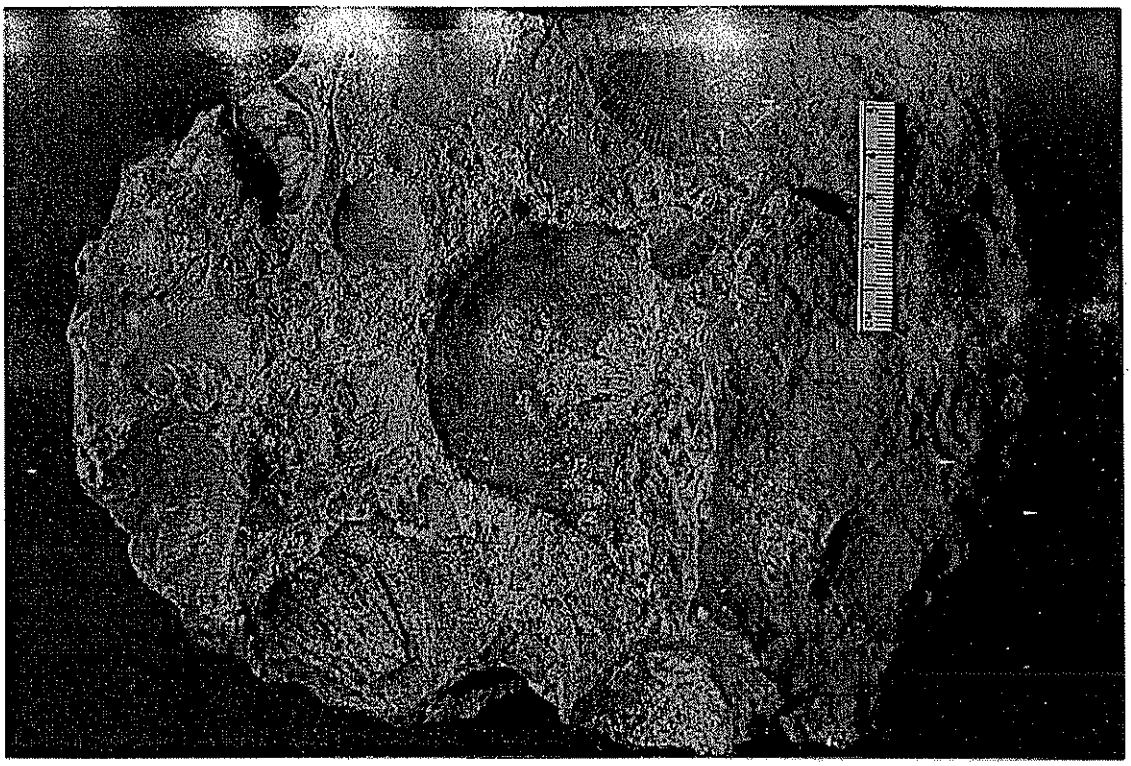


Lámina 6: Moldes externos de varios ejemplares de braquiópodos. Obsérvese la reproducción en negativo de los detalles textuales y estructurales del exterior de las conchas (fot. A. Pardo).
Lámina 7: Moldes internos (o Steinkern) de dos gasterópodos y un braquiópodo. Obsérvese en el molde del braquiópodo las hendiduras correspondientes al aparato apofisario (o brachidium) que es el soporte rígido del lofóforo, órgano de filtración completamente recluido en el interior de las valvas (fot. A. Pardo).

erosión, removilización y posterior depósito de grandes cantidades de material sedimentario de la corteza terrestre. El resultado puede ser la resedimentación de fósiles de diferentes edades en un mismo nivel por lo que, aparentemente, podría parecer que especies que de hecho nunca convivieron en una misma época lo hubiesen hecho.

Estos son algunos de los problemas a los que se enfrenta el paleontólogo a la hora de realizar sus estudios e interpretaciones. Y si bien en algunos casos, estas aparentes 'trampas' que la naturaleza parece tender a los investigadores son fácilmente detectables, en otros casos no lo son y es ahí donde los estudios de tipo tafonómico y diagenético pueden ser de gran ayuda.

4.2. Icnofósiles

Los icnofósiles, también conocidos genéricamente como pistas fósiles, son huellas de la actividad vital de los organismos como resultado de su interacción con el sedimento o con otros organismos. Gran cantidad de pistas fósiles se producen en la interfase de dos medios: más frecuentemente entre el sedimento y la columna de agua, ya que las condiciones del medio subacuático favorecen la fosilización, mientras que las pistas que se producen en ambientes subaéreos suelen fosilizar muy raramente. Otras pistas, en cambio, se producen por la actividad del organismo dentro del propio sedimento. En algunos casos la actividad de los organismos en el sedimento es tan intensa que el resultado es la removilización casi completa del mismo, obliterando la estructura sedimentaria original y las propias pistas dejadas con anterioridad. Este tipo de perturbaciones de origen biológico en el sedimento reciben el nombre de bioturbación[22]. Otro tipo de icnofósiles, que en este caso no tienen relación directa con el sedimento, son los coprolitos. Se trata de heces fecales fósiles, casi siempre en la forma de réplicas, y la información que proporcionan suele estar relacionada con el tamaño y dieta del organismo productor.

Si hemos dicho que los fósiles corporales pueden ser movilizados, no sucede lo mismo con los icnofósiles. Por su propia naturaleza, si durante el proceso de fosilización el sedimento que los constituye se removilizase, la huella se destruiría. Por este motivo el icnofósil (salvo algunas excepciones, como puede ser el caso de los coprolitos) siempre es hallado *in situ*, esto es en el ambiente donde se produjo. Como se podrá imaginar, el que una estructura tan delicada llegue a preservarse y a fosilizar es realmente difícil y requiere que el sedimento reúna unas características de cohesión y estabilidad muy determinadas, así como un tamaño de grano muy fino para conservar el máximo número de detalles, que el ambiente sedimentario sea de mínima energía, y que la tasa de sedimentación sea elevada, de forma que la marca quede cubierta y protegida antes de que llegue a desaparecer por acción de los agentes erosivos.

La gran mayoría de las pistas son cavidades, surcos o perforaciones en el sedimento. Cuando estas huellas son cubiertas por una lámina de sedimento, éste tenderá a deslizarse de forma espontánea por las oquedades y depresiones formando un molde de la huella original, que en este caso será un relieve positivo. Si bien es cierto que cuando se separan dos estratos por su junta es posible encontrar la pista fósil y su molde positivo, también lo es que en muchas ocasiones el molde es lo que suele resistir mejor el paso del tiempo, y gran parte de las pistas fósiles se estudian en moldes.

Una de las primeras utilidades que los estratígrafos dieron a las pistas fósiles fue como criterio de polaridad de estratos. Los movimientos tectónicos son capaces de deformar y plegar intensamente los estratos, hasta el punto de poder llegar a invertir completamente una serie de capas. Una forma práctica de saber si un estrato está invertido o no es buscar pistas fósiles en alguna de sus superficies. Sabiendo que originalmente las pistas son cavidades o surcos, al encontrar en la superficie superior de la capa una pista fósil de relieve positivo el estratígrafo podrá verificar que el estrato, y por tanto la serie que lo contiene está invertida.

Pero a los paleontólogos nos interesa la información que los icnofósiles nos proporcionan acerca de los organismos productores y de sus comportamientos. Por este motivo, Seilacher (1964) comenzó el estudio de las pistas fósiles desde el punto de vista etológico, y diseñó una clasificación de icnofósiles en relación con los comportamientos que implicaban. Esta clasificación ha sido variada y ampliada con el tiempo, y en la actualidad comprende siete clases básicas de estructuras (Ekdale *et al.*, 1984; Pemberton *et al.*, 1990):

1) Pistas de locomoción, llamadas *Repichnia*; se trata de hileras de huellas dejadas en la superficie del sedimento por los apéndices de los organismos al desplazarse (Lám. 9).

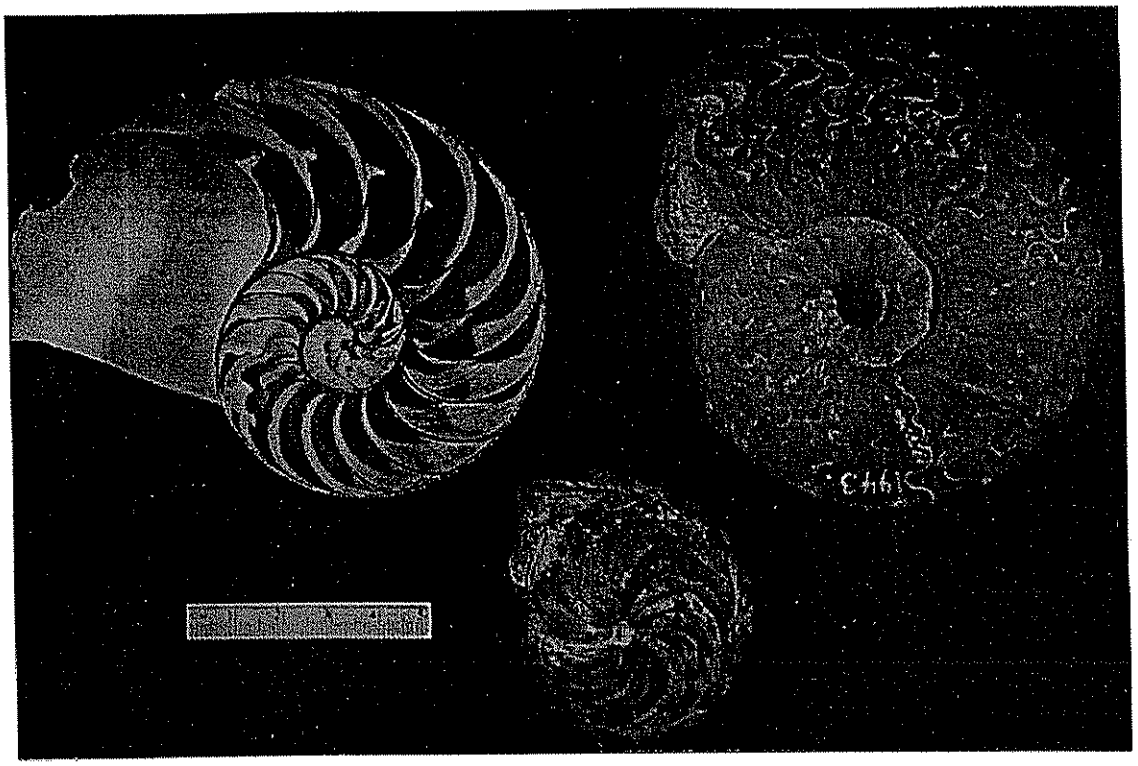
2) Huellas de descanso, denominadas *Cubichnia*; producidas al apoyarse o enterrarse el organismo en el sedimento.

3) Huellas de apacentamiento, o *Pascichnia*; son huellas horizontales laberínticas o de trazado cuasi geométrico que tratan de explotar la superficie del sedimento con la máxima eficacia y ahorro energético; son debidas a organismos sedimentívoros durante la removilización del sedimento en busca de alimento (Lám. 10).

4) Huellas de alimentación, llamadas *Fodichnia*; se trata de excavaciones realizadas por organismos sedimentívoros perforadores; existe toda una clasificación morfológica basada en la geometría y diseños de estas galerías (Frey, 1976).

5) Estructuras de habitáculo, denominadas *Domichnia*; se trata de perforaciones permanentes generalmente de organismos suspensívoros[23].

6) Estructuras de fuga, o *Fugichnia*; son perforaciones verticales producidas por organismos endobentónicos[24] al aumentar drásticamente la tasa de sedimentación para prevenir ser enterrados. Se puede dar la actitud contraria, es decir la excavación en profundidad de la galería en períodos de erosión, ya que este tipo de organismos suelen preferir una profundidad muy determinada dentro de la columna sedimentaria (Goldring, 1962).



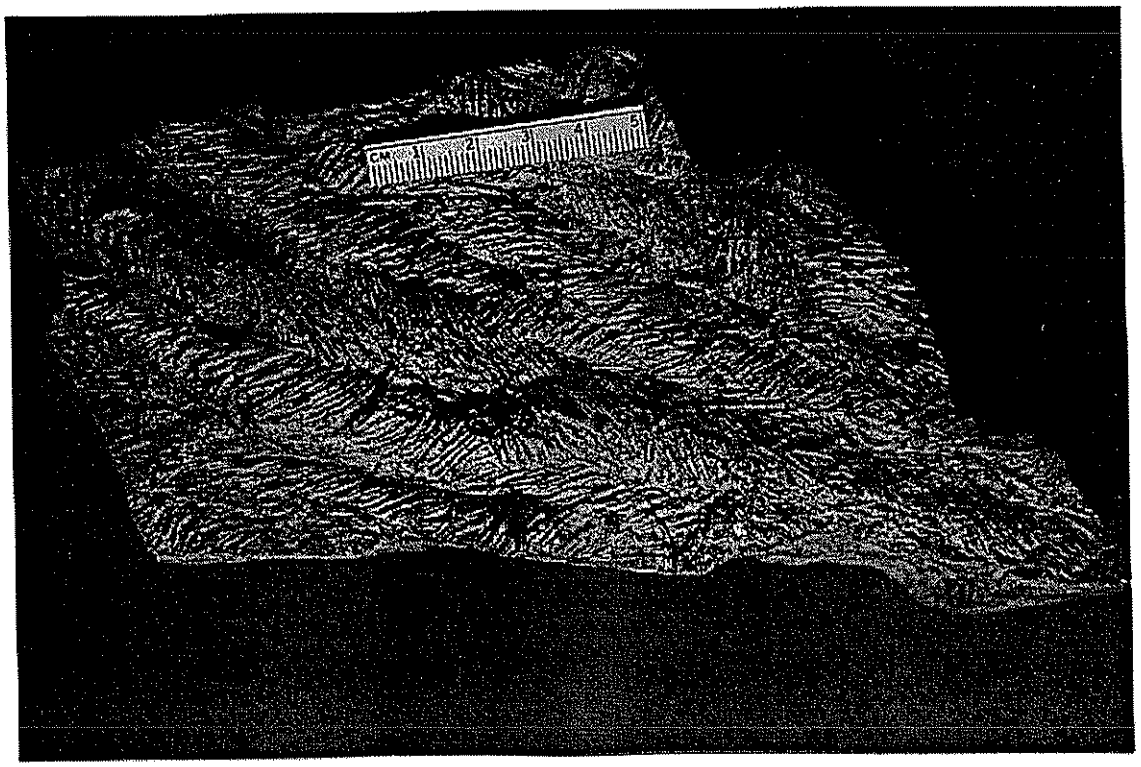


Lámina 8: Comparación entre la estructura interna de un nautiloideo actual con el reflejo de la estructura interna en los moldes internos de dos ammonoideos fósiles mostrando las líneas de sutura de los tabiques de las diferentes cámaras. La morfología de estas líneas de sutura es un criterio fundamental en la clasificación de este grupo de fósiles (fot. A. Pardo).
Lámina 9: Cruziana, pista fósil de la categoría Repichnia. En este caso, el que la pista sea un relieve positivo nos informa de que se trata de un molde de la huella original. Este tipo de icnofósil bilobulado de locomoción son producidos por trilobites y otros organismos epibentónicos (fot. A. Pardo).

7) Estructuras de cultivo, denominadas *Agrichnia*; son huellas generalmente laminares, producidas por el desarrollo de cultivos bacterianos o algales.

La primera información ecológica que se obtiene de la presencia de icnofósiles en el sedimento es, obviamente, la existencia de vida, lo que implica un medio ambiente con alto nivel de oxígeno capaz de soportarla. También es posible estimar las tasas de sedimentación en función de la densidad de pistas fósiles, y de la longitud y formas de ciertos icnofósiles en particular, pues hemos visto anteriormente como el desarrollo de algunas de estas estructuras está estrechamente ligada al aporte de sedimento.

Desde el punto de vista ecológico las asociaciones de icnofósiles varían con la profundidad, por lo que existe una zonación vertical de dichas asociaciones que sirven para indicar variaciones batiométricas (Seilacher, 1967). En aguas someras existe una gran necesidad de protección debido a la turbulencia del medio y a los propios depredadores; por este motivo la gran mayoría de las pistas fósiles corresponden a formas Cubichnia y Domichnia. Al incrementar la profundidad del fondo, la menor energía del medio permite el desarrollo y conservación de pistas Fodichnia y Repichnia. Por fin, a grandes profundidades, y en ausencia casi completa de luz, el desarrollo en la superficie del sedimento de gran cantidad de bacterias favorece la aparición de pistas de tipo Pascichnia. Además, se ha observado como dentro de cada asociación de icnofósiles existen distintos niveles de colonización desde la superficie y aumentando en profundidad dentro del sedimento, dando lugar a grupos de icnoespecies que ocupan las mismas posiciones y representan las mismas conductas dentro de cada uno de los diferentes niveles (Bromley, 1990).

Los niveles con abundantes icnofósiles son indicativos de la gran actividad biológica que en ellos se desarrollaba. Y es muchas veces toda esa actividad trófica junto con los altos niveles de oxigenación del medio los que producen la desaparición de los restos orgánicos que podrían haber dado lugar, en otras circunstancias, a fósiles corporales que proporcionasen información concreta sobre la asociación faunística y por tanto de los productores de pistas. Por ello, no es infrecuente que en niveles con alta densidad de icnofósiles no se encuentren restos de organismos fosilizados. Pero esta ausencia de fósiles corporales en muchos niveles ricos en icnofósiles suele deberse asimismo a que los propios procesos diagenéticos que destruyen los primeros, resaltan y aumentan la preservabilidad de los segundos.

El problema que se suele encontrar el etólogo al estudiar el material paleoicnológico es que no siempre se tiene la certeza del organismo productor de una determinada pista, con lo que la información inferida no siempre puede tener la aplicabilidad deseada. Por otra parte, es común que a iguales comportamientos y actividades correspondan huellas muy similares, por lo que un mismo tipo de icnofósil puede haber sido producido por diferentes especies animales.

Lo que hace de la ichnología una ciencia de sumo interés para los estudios paleontológicos, paleoecológicos y paleoetológicos son las características propias de los icnofósiles que podrían resumirse en (Pemberton *et al.*, 1990):

1) Continuidad en largos intervalos temporales; ya que reflejan actividades idénticas, pero que pueden provenir de diferentes organismos. Esto permite la comparación paleoambiental de rocas de diferentes edades.

2) Rangos de facies muy estrechos; pues en general las respuestas de los organismos son similares dentro de unas determinadas condiciones ambientales, pero varían al hacerlo éstas.

3) No hay desplazamientos secundarios; es decir, se encuentran en el mismo ambiente en que se formaron.

4) Se pueden encontrar en ambientes sedimentarios que carezcan de fósiles corporales; esto tal y como hemos comentado puede ser debido a la propia acción biológica o consecuencia de la diagénesis.

5) Son el único registro de multitud de organismos de cuerpo blando y por tanto incapaces de fosilizar, pero que representan en muchos ambientes la mayor parte de la biomasa.

Estas mismas características que hacen de las pistas fósiles herramientas muy útiles para los estudios paleoecológicos hacen, sin embargo, que sean muy raramente utilizados como datadores bioestratigráficos. Su íntima relación con las particularidades ambientales del medio sedimentario impide las correlaciones y su larga permanencia en el registro fósil hacen que las estimaciones temporales sean de muy baja resolución.

5. Conclusión

Se ha comparado muchas veces la labor de los paleontólogos con las de los restauradores de las filmotecas: tratando de recomponer el metraje y montaje original de antiguas películas a partir de tiras de celuloide inconexas procedentes de los archivos más dispares y con muy diferentes estados de conservación. Llevando este símil un poco más allá podríamos decir que los fósiles corporales se asemejarían a la imagen contenida en cada fotograma, proporcionando información directa sobre la apariencia de los actores y las relaciones espaciales con el escenario y entre sí. Los icnofósiles podrían asimilarse, pues, a la banda sonora con sus diálogos, que nos informan en detalle del argumento y de las reacciones y relaciones más íntimas de los personajes dentro de la historia[25]. La suma de ambos es lo que proporciona entidad y unidad a la película.

En la paleontología actual sucede lo mismo. Atrás quedaron los tiempos en los que los paleontólogos se dedicaban únicamente a recolectar y describir piezas fósiles, independientemente de su entorno geológico, en una suerte de coleccionismo erudito y pseudocientífico. De hecho, muchos museos están llenos de antiguas colecciones de fósiles que en un sentido estrictamente científico son prácticamente inútiles: se trata de piezas de gran belleza sobre las que nadie se molestó en recopilar la información

relacionada con el ambiente sedimentario en el que fueron desenterradas, por lo que resulta casi imposible extraer cualquier información que no sea la meramente morfológica.

Hoy en día, los paleontólogos hemos aprendido a obtener información de los procesos tafonómicos inherentes a la fosilización, y las variaciones en la calidad de preservación ya no son interpretadas como una pérdida de información sino como un nuevo tipo de información muy valiosa que puede ayudar a situar los fósiles en el contexto geológico y evolutivo adecuado con mucha mayor precisión. La tarea de la paleontología actual es, de hecho, mucho más ambiciosa. Por medio de las observaciones en los fósiles y su entorno se pretende reconstruir la historia de la vida y, a través de ella, tratar de entender la evolución climática y geológica del propio planeta. Para la consecución de esta ambiciosa empresa no se escatiman medios y se recurre a gran variedad de estudios y análisis morfométricos, sedimentológicos, tafonómicos, diagenéticos, geoquímicos, paleoecológicos y paleoetológicos entre otros, tratando de que los fósiles vuelvan a ser organismos 'vivos' y no solamente aquellos animales o plantas 'petrificados' que parecían ser, encerrados en las vitrinas de los viejos museos como antes lo habían estado en los estratos de la corteza terrestre.

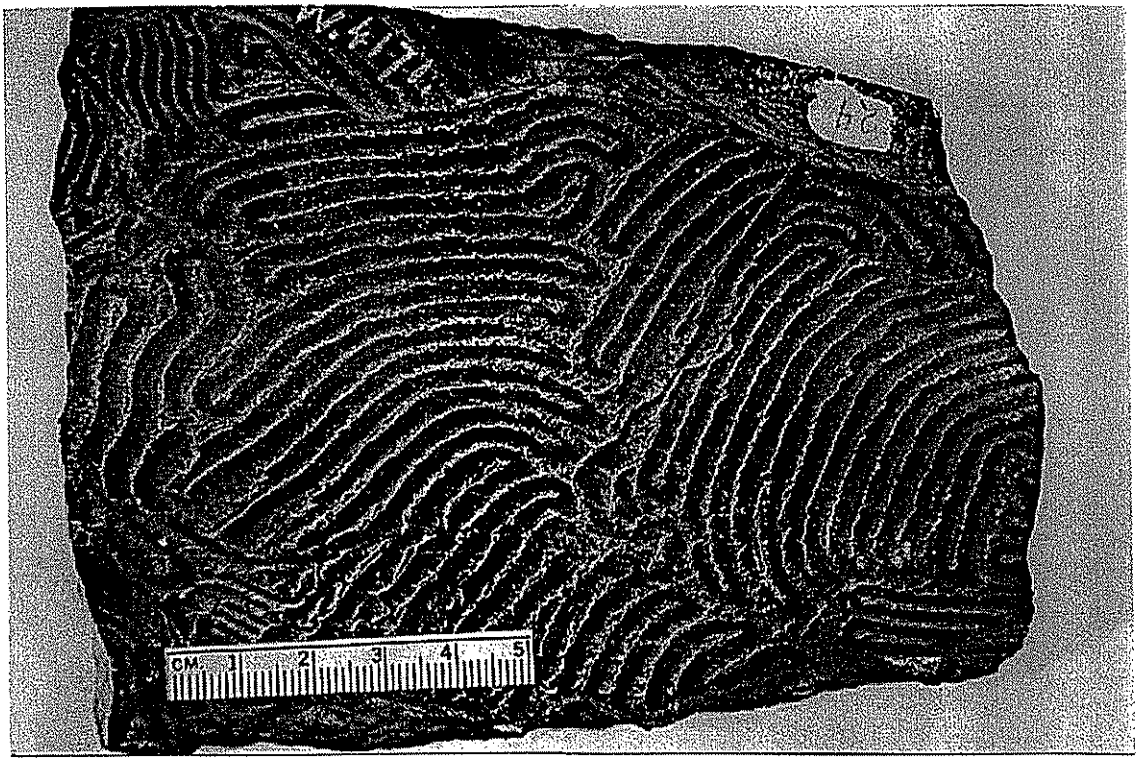


Lámina 10: Helminthoida, pista fósil de tipo Pascichnia. Obsérvese el aprovechamiento de la superficie y la eficacia del trazado: la huella nunca cruza sobre sí misma con el consiguiente ahorro energético y de tiempo que ello supone (fot. A. Pardo).

Notas:

[1] Aunque se ha abandonado hace tiempo aquel significado decimonónico en el que cualquier cosa extraida del suelo o de una roca era llamado fósil, pues etimológicamente el vocablo latino *fossilis* significa extraido de la tierra; así, bajo esta antigua definición un mineral era considerado también un fósil. Sin embargo, como adjetivo, 'fósil' es empleado en un sentido geológico más amplio haciendo referencia a objetos inorgánicos, y no es raro oír hablar de volcanes fósiles o dunas fósiles.

[2] Este término fue acuñado por J.A. Efremov en un artículo publicado en 1940. La etimología de la palabra proviene del griego *taphos*, tumba y *nomos*, ley.

[3] También llamada necrosis o necrobiosis.

[4] O biostratinomía.

[5] No sólo la presión litostática es responsable de la deformación de los fósiles. Otros mecanismos generadores de deformaciones son las tensiones y compresiones de origen tectónico.

[6] Quizá el yacimiento más famoso sea el de los pozos de brea de La Brea en el sur de California (EE.UU.) de donde se ha recuperado gran cantidad de fauna de mamíferos del Pleistoceno.

[7] De la turbera de Tollund Fend en Dinamarca se han extraído algunos restos humanos con un grado de preservación excepcional de alrededor de 2000 años de antigüedad. Quizá el más famoso de estos fósiles humanos es el de un hombre ahorcado que todavía conserva la soga alrededor de su cuello (cf. Danmarks Nationalmuseet).

[8] En el Museo Mütter de Filadelfia (Pensilvania, EE.UU.,

inaugurado en 1858 con la colección particular del Dr. Thomas Dent Mütter) se conserva la 'soap lady', el cadáver saponificado de una mujer.

[9] Sin duda es ya famoso el fósil humano encontrado en septiembre de 1991 en los Alpes tiroleses, en la frontera entre Austria e Italia y datado con una antigüedad de unos 5000 años. Quizá no tan conocidos, pero sin duda igual de espectaculares, son los restos congelados de tres marineros de la expedición de Sir John Franklin para encontrar el pasaje norte entre el Atlántico y el Pacífico, y que acabó trágicamente con la vida de todos sus miembros en tierras árticas canadienses en 1848 (Beattie y Geiger, 1987).

[10] El proceso de crecimiento de nuevos minerales en el sedimento recibe el nombre de autigénesis.

[11] Es el caso del reemplazamiento de los tejidos orgánicos carbonosos de ciertos vegetales leñosos por sílice o más raramente por calcita, dando lugar a lo que comúnmente se conoce como troncos 'petrificados'.

[12] También llamada carbonificación.

[13] Que implican pérdidas en oxígeno e hidrógeno.

[14] El metamorfismo es la transformación de una roca en estado sólido debida a la elevación por encima de un cierto umbral de la temperatura y presión, con la cristalización de nuevos minerales y la variación de sus texturas y estructuras.

[15] Este proceso de carbonización es el que da lugar a los carbones, cuya clasificación se basa en su contenido en carbono.

[16] Por analogía con los negativos fotográficos: en este caso las convexidades del original serán concavidades en el negativo y viceversa.

[17] También llamado *steinkern*, que en alemán significa semilla de piedra.

[18] El propio material de trabajo limita mucho el concepto de especie en Paleontología, y por razones obvias nunca se podría emplear un concepto de especie biológica, si bien en la sistemática biológica actual el concepto de morfoespecie sigue siendo muy usado.

[19] No hay que olvidar que a diferencia de los biólogos (o neontólogos) cuyo campo de investigación se limita tan sólo a dos dimensiones (la espacial u *horizontal*), en Paleontología se añade una tercera dimensión (el tiempo o *vertical*, en clara referencia al principio de superposición de los estratos).

[20] No todas las especies son recomendables como fósiles índice, esto es, como datadores biostratigráficos; se preferirán idealmente aquellas especies cosmopolitas y por tanto presentes en un gran número de ambientes y de distribución global, que sean frecuentes en el registro fósil, con una morfología fácilmente reconocible y que su período de existencia haya sido corto, con lo que se conseguirán dataciones correlacionables de gran calidad y de alta resolución.

[21] Así se diferencia entre biocenosis (conjunto de organismos fosilizados en su hábitat de vida), tanatocenosis (conjunto de organismos fósiles que habiendo compartido el mismo biotopo son transportados y depositados lejos de él) y symmigia (conjunto de organismos fósiles de diversa procedencia depositados en un mismo lugar; Foucault y Raoult, 1985); si bien ciertos autores utilizan el concepto de tanatocenosis para hacer referencia a asociaciones de fósiles tanto autóctonas como alóctonas, puesto que este término no fue originalmente definido (Wasmund, 1926).

[22] Si bien la bioturbación está formada por multitud de pistas fósiles, el sedimento bioturbado no se considera una pista fósil *per se*; sin embargo la presencia de bioturbación intensa en ciertos niveles suele ser indicativa de ambientes oxigenados con gran cantidad de nutrientes.

[23] Es decir, que se alimentan filtrando las partículas transportadas en suspensión por el agua.

[24] Esto es, que viven dentro del sedimento.

[25] Antes de la irrupción del cine sonoro, estos icnofósiles serían aquellas viñetas escritas que se intercalaban entre planos para dar cuerpo a la historia.

Bibliografía

BEATTIE, O. y GEIGER, J.G., 1987.- *Frozen in Time: the Fate of the Franklin Expedition.* Bloomsbury Publishing, London, 179 pp.

BROMLEY, R.G., 1990.-Trace fossils: biology and taphonomy. *Special Topics in Paleontology.* Unwin Hyman, London, 280 pp.

CADÉE, G.C., 1991.-History of taphonomy. In *The processes of fosilization*, DONOVAN, S.K. (ed.), Columbia University Press, New York, pp. 3-21.

CLARKSON, E.N.K., 1979.-*Invertebrate Paleontology and Evolution.* Chapman & Hall, London, 434 pp.

EFREMOV, J.A., 1940.-Taphonomy: a new branch of paleontology, *Pan-American Geologist*, 74(2): 81-93.

EKDALE, A.A., BROMLEY, R.G. y PEMBERTON, S.G., 1984.-Ichnology: trace fossils. In *Sedimentology and Stratigraphy.* Society of Economic Paleontologist and Mineralogist. Short course notes, n. 15.

FOULCAULT, A. y RAOULT, J.F., 1985.-*Dictionnaire de Géologie*, Masson, París, 316 pp.

FREY, R.W. (ed.), 1976.-*The study of Trace Fossils.* Springer-Verlag, Berlín.

GOLDRING, R., 1962.-Trace fossils and the sedimentary surface in shallow water and marine sediments. In: *Deltaic and Shallow Marine Deposits*, Van Straaten, L.J.M.U. (ed.), Elsevier, Amsterdam.

PARDO, A., 1991.-*Técnicas de replicado para piezas paleontológicas.* Prensas Universitarias de Zaragoza, 66 pp.

PEMBERTON, S.G., FREY, R.W. y SAUNDERS, T.D.A., 1990.- Trace Fossils. In: *Palaeobiology: a synthesis*, Briggs, D.E.G. and Crowther, P.E. (ed.), Blackwell Scientific, Oxford, pp: 355-362.

SEILACHER, A., 1964.-Biogenic sedimentary structures. In: *Approaches to Palaeocology*, Imbrie, J. y Newell, N.D. (eds.), Wiley, New York.

SEILACHER, A., 1967.-Bathymetry of trace fossils. In: *The study of Trace Fossils*, Frey, R. W. (ed.), Springer-Verlag, Berlín, pp.: 39-54.

SEILACHER, A., 1976.-Sonderforschungsbereich 53, 'Palökologie': Arbeitsbericht 1970-1975, Zentralblatt für Geologie und Mineralogie, II, 1976(5/6): 203-494.

TUCKER, V.C.T. y NIELD, E.W., 1985.-*Paleontology: an introduction.* Pergamon Press, Oxford, 178 pp.

TUCKER, M.E., 1990.-Diagenesis: Skeletal carbonates. In: *Palaeobiology: a synthesis*, Briggs, D.E.G. and Crowther, P.E. (ed.), Blackwell Scientific, Oxford, pp: 247-250.

WASMUND, E., 1926.-Biocoenose und Thanatocoenose. *Archiv für Hydrobiologie*, 17(1): 1-116.

WICANDER, R. y MONROE, J.S., 1993.-*Historical Geology: Evolution of the earth and life through time.* West Publishing Co., Minneapolis/Saint Paul, 640 pp.