

REVISIÓN DE LA APLICACIÓN DE LA TAFONOMÍA A LOS INVERTEBRADOS BENTÓNICOS MARINOS (SIN INCLUIR ARTRÓPODOS)

Ma. Catalina Gómez Espinosa¹, Blanca E. Buitrón Sánchez²

Resumen

Se revisaron los trabajos publicados sobre tafonomía en revistas de circulación internacional y libros especializados donde se trata sobre diversos aspectos tafonómicos aplicados a los invertebrados marinos, tanto fósiles como recientes.

La revisión de los principales temas tafonómicos fueron sobre la necrólisis, biostratinomía, fosildiagénesis, tafofacies, grados tafonómicos, resolución temporal y fidelidad del registro fósil de invertebrados bentónicos marinos. Se consideraron siete taxa principales, con excepción de los artrópodos. El phylum Mollusca resultó ser el más representativo y el phylum Bryozoa el menos referido. En cuanto a los temas tafonómicos los más estudiados fueron la biostratinomía, la resolución temporal de las acumulaciones, la necrólisis (phylum Echinodermata) y menormente la fosildiagénesis porque es más del campo de la sedimentología y la petrología.

Palabras clave: Bentos, Invertebrados, Revisión, Tafonomía.

Abstract

Taphonomic topics on marine invertebrates, fossil and recent, were reviewed in papers of international magazines and specialized books.

The principal topics of taphonomy applied in marine invertebrates are necrosis, biostratinomy, fossilization, taphofacies models, taphonomic grades, time-averaging, and fidelity in the fossil record. It was considered seven principal taxa, Mollusca has been the phylum more studied than the Bryozoa has been the less cited.

Biostratinomy and time-averaging of the assemblages were the topics more studied, while the necrosis has been studied basically for the Echinodermata. Fossilization is the field less studied possibly because is more a sedimentologic and petrologic topic.

Key words: Benthos, Invertebrates, Review, Taphonomy.

Introducción

El término tafonomía fue definido por Efremov (1940) como el estudio de la transición de los restos animales de la biosfera a la litosfera, en un principio se le ubicó como una subdisciplina de la Paleoecología; fue en la década de 1970 cuando empezó a desarrollarse como una disciplina con identidad propia, dentro de las ciencias naturales y a partir de 1980, se inicia el auge de los estudio de tipo tafonómico. Behrensmeier y Kidwell (1985) definen entonces a la Tafonomía como “el estudio de los procesos de preservación y como éstos afectan la información del registro fósil”.

En los últimos años, los tafónomos han incrementado sus estudios enfocándose en la variación cuantificativa y los

probables daños “posmortem” entre diferentes ambientes, con la finalidad de mejorar la calidad de la interpretación paleoambiental considerando el estado de preservación de los restos orgánicos, los probables patrones de daño y el tipo de concentraciones esqueletales (Kidwell, *et al.*, 2001), orientados hacia los análogos modernos como medio de identificación y cuantificación de los procesos.

Los temas que recurrentemente se estudian en esta disciplina son la identificación de procesos específicos que dejan marca en los restos orgánicos (firmas tafonómicas y tafofacies), las circunstancias que preservan algunas especies y otras no en un conjunto fósil (representatividad y fidelidad), el transporte de los restos orgánicos y la cantidad de tiempo representado en un único conjunto fósil (tiempo promedio), (Behrensmeier, 1984).

Enfoques Tafonómicos

Algunos artículos teóricos han tenido como objetivo desarrollar la metodología e infraestructura conceptual de la disciplina (Behrensmeier y Kidwell, 1985; Brett

1. Unidad Académica de Procesos Oceánicos y Costeros, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, Ciudad Universitaria, 04510, México, D.F.
Email: catalina@cmarl.unam.mx

2. Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, Ciudad Universitaria, Copilco, 04510, México, D.F.
Email: blancab@unam.mx

y Baird, 1986; Fernández-López, 1991, 2000, 2004; Kowalewski, 1997; Moore y Norman, 2009), sin embargo aun no se cuenta con modelos universalmente aplicables (Kowalewski, 1997).

Se ha caracterizado y desarrollado el concepto de “tafocías” (Speyer y Brett, 1986; Tinsan, *et al.*, 1992) para reconocer el daño cualitativo o “firma tafonómica” (Davies *et al.*, 1989b), los “grados tafonómicos” como método para describir la calidad bioestratinómica de los fósiles en una facies particular (Brandt, 1989), los “tafogramas ternarios” como un método de representación gráfica (Kowalewski, *et al.*, 1995), y el “modelo tafonómico recíproco” para evaluar la intensidad de los agentes tafonómicos y los grados de retrabajo y bioturbación que determinan la calidad del registro fósil (Kowalewski, 1997), y se han caracterizado los patrones de acumulación de organismos bentónicos y sus consecuencias en los procesos de concentración (Kidwell, 1986a).

El análisis de tipo “Bootstrap” se ha aplicado a tafonomía comparada (Gahn y Baumiller, 2004), y la técnica de análisis de vecinos próximos (Neighbor proximity analysis, NPA) para calcular la asociación espacial en organismos sésiles (Leighton y Schneider, 2004), también se han utilizado métodos numéricos (Powell, *et al.*, 1989) y técnicas estadísticas multivariadas (Meldahl y Flessa, 1990) para definir tafocías.

Finalmente se ha considerado la generación de patrones ecológicos influenciados por el taxa a estudiar (Kidwell, *et al.*, 2001; Lazo, 2004; Behrensmeyer, *et al.*, 2005), el tamaño de los ejemplares (Kidwell, 2002; Kowalewski y Hoffmeister, 2003), el número de operadores que recolecta y evalúa las muestras (Rothfus, 2004), el tamaño de la muestra estudiada (Kidwell, *et al.*, 2001; Lockwood y Chastant, 2006) y el método de recolecta utilizado (Spamer, 1983).

Los estudios tafonómicos en invertebrados bentónicos marinos se han utilizado como herramienta para estimar la fidelidad del registro fósil (Kidwell y Bosence, 1991; Jiménez y Braga, 1993; Behrensmeyer, *et al.*, 2000; Cozar, 2002; Krause, Jr., 2004; Yesares-García y Aguirre, 2004), tanto en fidelidad espacial (Fürsich y Flessa, 1987; Leighton y Schneider, 2004) como en composición taxonómica (Tomasovych, 2006), para reconocer concentraciones autóctonas, alóctonas o paraautoctonas (Kidwell y Bosence, 1991; Jimenez y Braga, 1993; Cozar, 2002; Krause, Jr., 2004; Yesares-García y Aguirre, 2004), para saber qué factores afectaron la preservación fósil, ya sean extrínsecos (Kidwell y Bosence, 1991; Zuschin *et al.*, 2000; Kidwell, 2001; Tomasovych, 2004a) o intrínsecos (Meyer *et al.*, 1989; Pandolfi y Greenstein, 1997; Best y Kidwell, 2000b; Greenstein y Pandolfi, 2003; Zuschin *et al.*, 2003; Lazo, 2004), y para evidenciar lo inadecuado e imperfecto del registro fósil (Gilinsky y Bennington, 1994), así como para hacer extrapolaciones de la biodiversidad original en un conjunto fósil (Cherns *et al.*, 2008; Kidwell y Rothfus, 2010).

La diferencia de grados tafonómicos se ha aplicado para conocer la resolución temporal (Flessa, 1993; Martin, *et al.*, 1996; Walker y Goldstein, 1999), la reconstrucción de los ambientes de depósito (Kidwell, 1985; Norris, 1986; Fürsich y Aberhan, 1990; Speyer y Brett, 1986; Moffat y Bottjer, 1999), y también en la crono-litoestratigrafía (Kidwell, 1985; Norris, 1986; Fürsich y Aberhan, 1990).

En sedimentología los estudios bioestratinómicos sirven para identificar eventos deposicionales (Kondo, 1997) y para interpretar la dirección de flujo de las paleocorrientes (Johnson, 1957; Lever, 1958; Lever *et al.*, 1964).

La caracterización de tafocías se ha enfocado al desarrollo de firmas tafonómicas para utilizarlas en interpretaciones paleoambientales (Davies, *et al.*, 1989 a, b; Staff y Powell, 1990; Brachert *et al.*, 1998), interpretaciones paleoecológicas (Brett y Baird, 1986; Davies, *et al.*, 1989 a,b; Staff y Powell, 1990; Meldahl y Flessa, 1990; Feige y Fürsich, 1991; Kowalewski, *et al.*, 1994; Cuttler, 1995; Nebelsick, 1999 a,b; Best y Kidwell, 2000b; Callender *et al.*, 2002; Staff *et al.*, 2002; Oloriz *et al.*, 2002; Cózar, 2003; Yésares-García y Aguirre, 2004) y en la interpretación de gradientes ambientales (Brett y Baird, 1986; Davies *et al.*, 1989 a; Powell, *et al.*, 1989; Feige y Fürsich, 1991; Kowalewski, *et al.*, 1994; Nebelsick, 1999 a, b; Dominici, 2001; Parson-Hubard, 2005).

Los estudios y experimentos de actuaotafonomía se utilizan como análogos modernos con el fin de comparar los estados de preservación de los organismos actuales con los organismos fósiles (Fürsich y Flessa, 1987; Meldahl y Flessa, 1990; Nebelsick, 1992, 1999 a,b; Feige y Fürsich, 1991; Flessa *et al.*, 1993; Murray y Alve, 1999a; Zuschin, *et al.*, 2000; Best y Kidwell, 2000a,b; Kidwell *et al.*, 2001; Kidwell, 2002; Zuschin y Stanton, Jr., 2001, 2002; Tomasovych, 2004 a,b) para entender la distorsión preservacional (Lawrence, 1968; Cummins *et al.*, 1986; Fürsich y Flessa, 1987), para explicar la información perdida en el registro fósil, de acuerdo a pérdidas y ganancias tafonómicas que afecten la representatividad (Walker y Carlton, 1995) y correlacionar gradientes ambientales (Powell, *et al.*, 1989; Meldahl y Flessa, 1990; Staff y Powell, 1990; Nebelsick, 1999 a,b).

La tafonomía ha sido determinante para estimar los efectos de la resolución temporal o tiempo promedio (“time-averaging”), como factor importante en las propiedades a nivel de comunidad (Flessa *et al.*, 1993;

Flessa y Kowalewski, 1994; Kidwell y Bosence, 1991; Olszewski y West, 1997; Meldahl, *et al.*, 1997; Kowalewski, *et al.*, 1998; Glenn-Sullivan y Evans, 2001; Carroll, *et al.*, 2003) para discernir si un conjunto de fósiles refleja la realidad biótica o es la respuesta a procesos tafonómicos, considerando las consecuencias negativas de la resolución temporal y la calidad del registro fósil (Fürsich y Aberhan, 1990; Kidwell, 1993; Kidwell y Bosence, 1991; Kowalewski, 1996) y la generación de falsos patrones (Kowalewski, 1996).

En la figura uno se puede apreciar de manera general el porcentaje de representatividad de trabajos por temas tafonómicos (Figura 1).

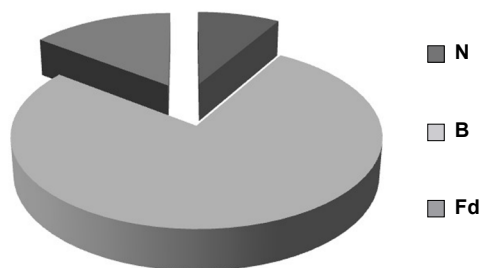


Figura 1. Representatividad porcentual de acuerdo a las subdivisiones tafonómicas. N, necrosis, B, biostratinomía, Fd, fosildiagénesis.

Estimación Por Taxa

Los estudios concernientes con las distribuciones a gran escala de tafofacies han sido realizados para faunas bentónicas completas y para elementos faunísticos específicos (Brett y Baird, 1986; Fürsich y Flessa, 1987; Davies *et al.*, 1989 a,b; Meldahl y Flessa, 1990; Staff y Powell, 1990; Feige y Fürsich, 1991; Jiménez y Braga, 1993; Callender, *et al.*, 1994; Kowalewski, *et al.*, 1994) y las firmas tafonómicas se han documentado para grupos bentónicos muy variados (equinoides, Nebelsick, 1999 a,b; crinoides Llewellyn y Messing, 1993; corales Pandolfi y Greenstein, 1997, Perry, 2006; briozoarios, Smith y Nelson, 1994; foraminíferos, Martin y Lindell, 1991). Los moluscos han sido el grupo más estudiado, seguido por los equinodermos y en menor cantidad los foraminíferos y braquiópodos, siendo las esponjas y los briozoarios los menos representados dentro de estos estudios (Figura 2).

Mollusca

Los restos de moluscos han recibido mayor atención, siendo principalmente los gasterópodos y los bivalvos objeto de numerosos estudios tafonómicos (Davies *et al.*, 1989 a,b; Staff y Powell, 1990; Meldahl y Flessa, 1990; Callender

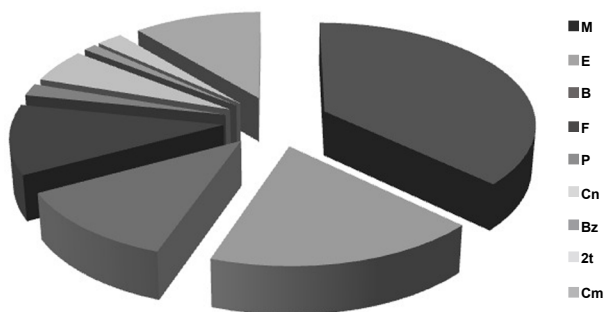


Figura 2. Representatividad de estudios tafonómicos por taxa. M, Moluscos, E, Equinodermos, B, Braquiópodos, F, Foraminíferos, P, Porifera, Cn, Cnidaria, Bz, Bryozoa, 2t, Dos taxa, Cm, Comunidades

et al., 1994; Kowalewski, *et al.*, 1994, 1995; Cutler, 1995; Meldahl, 1997; Aguirre y Farinati, 1999; Best y Kidwell, 2000a,b; Kidwell *et al.*, 2001; Aguirre *et al.*, 2011).

Dentro de los múltiples estudios aplicados a este taxón se tiene la prueba de sensibilidad de las firmas tafonómicas al muestreo en la generación de tafofacies, (Kidwell, *et al.*, 2001), la caracterización de tafofacies (Callender y Powell, 1994; Callender, *et al.*, 2002), los análisis bioestratinómicos cuantitativos (Davies *et al.*, 1989 b), el estudio de la degradación tafonómica (Clark II, 1999), así como el sesgo en la preservación (Lazo, 2004; Zuschin y Stanton, Jr. 2001, 2002) y fidelidad del registro fósil (Walker y Carlton, 1995; Lockwood y Chastant, 2006).

Los efectos de la resolución temporal en los moluscos está ampliamente documentada (Kidwell y Bosence, 1991; Flessa *et al.*, 1993; Flessa y Kowalewski, 1994; Kidwell y Flessa, 1995; Meldahl, *et al.*, 1997; Kowalewski, *et al.*, 1998; Behrensmeier *et al.*, 2002; Zuschin y Stanton, Jr., 2002; Kosnik, *et al.*, 2009; Krause, *et al.*, 2010), así como su utilidad en reconstrucciones sedimentológicas (Nichols, *et al.*, 1978; Beckvar y Kidwell, 1988; Kondo, 1997; Tomasovych, *et al.*, 2006), paleoambientales y paleoecológicas (Jiménez y Braga, 1993; Allmon, *et al.*, 1995; Cutler, 1995; Zuschin y Stanton, Jr., 2002; Cantalamessa, *et al.*, 2005), y en la interpretación de la dirección de las paleocorrientes (Johnson, 1957; Lever, 1958; Lever, *et al.*, 1964).

Echinodermata

Se ha propuesto que los equinodermos ofrecen ventajas inherentes para estudios tafonómicos debido a que su endoesqueleto se compone de múltiples partes (Donovan, 1991), puesto que los fragmentos pueden ser más sensibles que los especímenes completos a la comparación de procesos tafonómicos y son muy útiles para discernir patrones ecológicos (Perry, 1996; Brachert, *et al.*, 1998), aunque esto implica también limitaciones tafonómicas del registro fósil cuando se trata de estimar el número de

individuos (Gilinsky y Bennington, 1994). En algunos trabajos se ha estudiado el proceso de fragmentación en sí mismo y en otros se ha usado como base para comparaciones (Kidwell y Baumiller, 1990; Greenstein, 1991; Gordon y Donovan, 1992; Ausich y Baumiller, 1993; Lewellyn y Messing, 1993; Baumiller, *et al.*, 1995; Nebelsick, 1999 b). Hay un gran número de estudios concernientes a clases específicas de equinodermos y a los procesos tafonómicos que los afectan.

En los equinodermos se ha realizado tafonomía descriptiva (Donovan y Gordon, 1993; Sumrall, 2001; Donovan y Clements, 2002; Cornell, *et al.*, 2003; Twichett, *et al.*, 2005; Wetzel y Meyer, 2006), comparación del potencial de preservación (Meyer *et al.*, 1989), caracterización de grados tafonómicos, tafofacies (Nebelsick, 1999 a,b) y gradientes ambientales (Ausich y Sevastopulo, 1994; Kroh y Nebelsick, 2003; Gahn y Baumiller, 2004). Se ha usado la tafonomía como herramienta para reconstrucciones morfológicas y funcionales (Baumiller y Hagdorn, 1995), y para discutir si lo que se observa en el registro fósil es reflejo de restricciones paleoambientales (Dornbos y Botjer, 2001) o patologías (Schneider, 1989), o si es el resultado de procesos tafonómicos. En el campo de la actuotafonomía se han llevado a cabo experimentos para entender la descomposición y la desarticulación en este taxón (Kidwell y Baumiller, 1990; Greenstein, 1991; Ausich y Baumiller, 1993; Baumiller, *et al.*, 1995). La resolución temporal en los equinodermos no ha sido estimada. Entre los equinodermos el grupo más investigado ha sido el de los crinoides, existiendo una sola investigación sobre bioestratinomía y fidelidad espacial de los helicoplacoides.

Brachiopoda

Este grupo al igual que el de los moluscos ha sido utilizado frecuentemente, se han realizado consideraciones tafonómicas respecto a la resistencia mecánica y desarticulación de las valvas (Sheehan, 1978; Alexander, 1990), a la influencia de la ornamentación y estructura en los patrones de fractura que experimentan (Alexander, 1989; Tomasovych y Rothfus, 2005), y en su función hidrodinámica dependiendo de la forma de las valvas (Noble y Logan, 1981; Alexander, 1986, 1989; Alexander y Gibson, 1993; Savarese, 1994; Messina y LaBarbera, 2004). También se han realizado reconstrucciones de tafofacies (Tomasovych, 2004b) y se ha incluido temas sobre tafonomía descriptiva (Feldman, 2005).

Además se ha considerado la fidelidad del conjunto fósil (Krause, Jr., 2004; Tomasovych y Rothfus, 2005) y su resolución temporal (Olsewski y West, 1997; Carroll, *et al.*, 2003).

Rhizopoda Foraminiferida

Para foraminíferos bentónicos fósiles existen pocos trabajos, se ha estudiado el daño bioestratinómico por depredadores en fusulinidos (Hageman y Kaesler, 2002), y se ha caracterizado la bioestratinomía y fosildiagénesis de fusulinidos (Hageman, *et al.*, 2004), y la diagénesis de endotíridos (Cozar, 2003), y existe un trabajo sobre las microfacies de foraminíferos bentónicos (Reolid, *et al.*, 2007).

En actuotafonomía se ha investigado su bioestratinomía (Murray y Alve, 1999a, b; Richardson-White y Walker, 2011) en relación al transporte y la resedimentación (Holcova, 1999). Se ha estudiado ampliamente la influencia de la resolución temporal en conjuntos de estos organismos (Kotler, *et al.*, 1992; Martin, 1993; Glenn-Sullivan y Evans, 2001) y su relación con la fidelidad en el registro fósil (Martin y Wright, 1988; Martin y Liddell, 1991; Murray y Alve, 1999b). Se han caracterizado modelos de tafofacies (Kotler, *et al.*, 1992) con aplicación a interpretaciones paleoecológicas (Jorissen y Wittling, 1999; Glenn-Sullivan y Evans, 2001; Gutterres-Vilela, 2003).

Coelenterata Anthozoa

Los estudios tafonómicos en corales se han utilizado para determinar la intensidad de la energía del ambiente (Greenstein y Pandolfi, 2003; Perry y Smithers, 2006) y para delinear zonas batimétricas relacionándolas con ambientes y subambientes (Perry, 1996, 1998; Pandolfi y Greenstein, 1997; Greenstein y Pandolfi, 2003). Se encontró un solo estudio sobre la bioestratinomía y fosildiagénesis de corales rugosos (Rodríguez, 2004), y otro que caracteriza las firmas tafonómicas de los corales en zonas de turbidez (Perry y Smithers, 2006).

La resolución temporal ha recibido menos atención en ambientes carbonatados, por lo que es poco estudiada en arrecifes coralinos (Scoffin, 1992; Greenstein y Pandolfi, 2003; Pandolfi y Greenstein, 1997; Zuschin *et al.*, 2000), siendo escasos los estudios de esta índole con estimación cuantitativa de la diversidad (Edinger, *et al.*, 2001). La información tafonómica de los endolitos activos y pasivos se ha usado como herramienta para estudiar de forma indirecta el ambiente de crecimiento de los corales fósiles (Scoffin y Bradshaw, 2000).

Porifera

Se ha interpretado la bioestratinomía de estromatoporoideos en relación a la sedimentación y turbulencia (Kershaw, 1990) y hay dos trabajos más sobre bioestratinomía de esponjas (Olóriz, *et al.*, 2003; Reolid, 2007); la Clase Stromatoporoidea se han utilizado para

realizar interpretaciones paleoambientales en bancos carbonatados y arrecifes (Kershaw y Brunton, 1999), comparando las tafofacies de los estromatoporoides con las de los arrecifes coralinos actuales. También se han estudiado las microtafofacies en espongiolíticos (Reolid y Gaillard, 2007).

Bryozoa

En los briozoarios se ha estudiado la bioestratinomía (Smith y Nelson, 1994) y se han caracterizado los gradientes tafonómicos (Anstey y Rabbio, 1989).

Coocurrencia de dos taxa

La comparación de firmas y grados tafonómica entre taxa coocurrentes se ha realizado entre bivalvos y foraminíferos (Martín, *et al.*, 1996), en tanto que la fidelidad cuantitativa de un conjunto bentónico marino se ha estimado entre braquiópodos y moluscos (Kowalewski, *et al.*, 2003) y el grado de frecuencias de perforación se ha comparado entre asociaciones recientes de moluscos y braquiópodos (Simoes *et al.*, 2007).

Comunidades bentónicas

Han sido varios los autores interesados en el estudio del comportamiento de las partes duras de invertebrados bentónicos, así como en la utilidad de la tafonomía para evaluar las diferencias de conservación entre diferentes grupos de organismos (Brett y Baird, 1986). La convergencia ecológica entre los ecosistemas bentónicos actuales y los ecosistemas paleozoicos poscámbricos ha sido utilizada para comparar el potencial de preservación y la representatividad paleoecológica (McKinney, 2003). Se han investigado las consecuencias de la sedimentación por tormentas o tempestades en organismos bentónicos (Boyajian y Thayer, 1995; Davies *et al.*, 1989b; Nebelsick y Kroh, 2002), y el transporte en invertebrados de fondo suave (Olsewski y West, 1997). Se han establecido modelos tafonómicos reconociendo patrones en comunidades epibentónicas marinas (Zuschin, *et al.*, 1999) y tafofacies para correlacionarlas en contexto paleoecológico (Malinky y Heckel, 1998) y dinámica deposicional (Dominici, 2001), caracterizando la distribución espaciotemporal de fósiles de acuerdo a variables paleoambientales en patrones estratigráficos (Webber, 2005), y dependencia e interdependencia de especies para definir tipos de paleocomunidades (Olsewski y Patzkowsky, 2001). La resolución temporal y los relojes tafonómicos en sistemas marinos han sido ampliamente explorados (Fürsich y Aberhan, 1990; Flessa, *et al.*, 1993; Flessa y Kowalewski, 1994; Meldahl, *et al.*, 1997; Kowalewski, *et al.*, 1998).

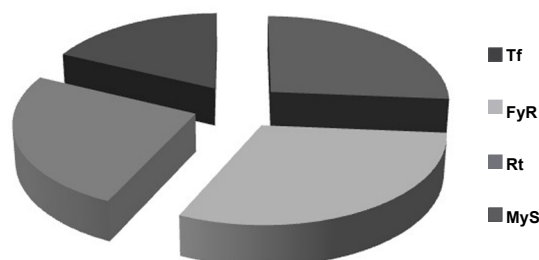


Figura 3. Representatividad porcentual por tipo de enfoque tafonómico. Tf, tafofacies, FyR, fidelidad y representatividad, Rt, resolución temporal, MyS métodos y simulaciones

Las investigaciones tafonómicas subdivididas de acuerdo a aspectos de investigación fundamentales como son necrólisis, bioestratinomía, fosildiagénesis, tafofacies, fidelidad, tiempo promedio, resolución espacial y metodología y simulaciones tafonómicas con respecto a los taxa se presenta en la tabla anexa. En esta puede observarse que la mayor cantidad de trabajos se centra en estudios sobre la bioestratinomía de los organismos bentónicos, siendo muy importante en los moluscos la estimación de la resolución temporal en los moluscos y la necrólisis en los equinodermos, y muy pocos los métodos y simulaciones en todos los taxa (Figura 2 y 3).

En la Tabla 1 se encuentran enlistados los estudios por tipo de organismo y enfoque tafonómico.

Conclusiones

Las investigaciones tafonómicas al enfocar los problemas de la representatividad del registro fósil hacia los patrones evolutivos y eventos biológicos importantes en la historia de la tierra (radiaciones y extinciones), ayuda a la reconstrucción de la diversidad a través del tiempo y al entendimiento de los patrones biológicos actuales.

Los estudios tafonómicos en invertebrados bentónicos marinos son extensos y variados, sin embargo hay un sesgo en las investigaciones que se inclina hacia los organismos macroscópicos con exoesqueleto carbonatado, principalmente moluscos (gasterópodos y bivalvos), de los cuales se ha caracterizado la bioestratinomía y fosildiagénesis. Los braquiópodos aun contando con valvas han sido objeto de menor número de estudios, por lo que debería ponerse más atención a ellos ya que a pesar de contar con una menor representación en ambientes actuales fueron organismos dominantes durante el Paleozoico. Otro taxón ampliamente estudiado es el de los equinodermos en donde se ha puesto énfasis en la necrólisis como generadora de patrones bioestratinómicos. En tanto que los foraminíferos y corales han sido objeto principalmente de estudios actuotafonómicos. Los demás taxa de invertebrados bentónicos marinos considerados en este escrito cuentan con una representatividad mínima en la investigación tafonómica, siendo los briozoarios los menos representados

Tabla Anexa. Listado de los estudios por tipo de organismo y enfoque tafonómico.

| Taxa | Necrólisis | Biostratonomía | Fosildiagénesis | Tafociés, grados y firmas tafonómicas | Fidelidad y representatividad | Resolución temporal | Métodos y simulaciones |
|----------|--|---|--|---|--|--|---|
| Mollusca | Best, <i>et al.</i> , 1999; Clark, 1999; Clark II, 1999; Walker, 1990. | Aguirre y Farinati, 1999; Aguirre <i>et al.</i> , 2011; Allmon, <i>et al.</i> , 1995; Baumiller, <i>et al.</i> , 2010; Beckvar y Kidwell, 1988; Best y Kidwell, 1989, 1995, 2000a,b; Boyajian y Thayer, 1995; Cutter, 1995; Cantalamessa, 2005; Cherno, <i>et al.</i> , 2008; Davies, <i>et al.</i> , 1989; Feige y Fürsich, 1991; Flessa, <i>et al.</i> , 1992; Fürsich y Flessa, 1987; Fürsich, <i>et al.</i> , 2009; Glover y Kidwell, 1993; Gómez-Espinosa, <i>et al.</i> , 2010; Gordillo, 2007; Hauser, <i>et al.</i> , 2008; Ishokawa y Kase, 2007; Jiménez y Braga, 1993; Johnson, 1957; Kidwell, 2008; Kidwell y Rothfus, 2010; Kosnik, <i>et al.</i> , 2009; Kondo, 1997; Lazo, 2007; Lever, 1958; Lever, <i>et al.</i> , 1964; ; Lescinsky y Edinger, 1996; Lescinsky <i>et al.</i> , 2002; López-Martínez, y Rojas-Consuegra, 2008; Meldahl y Cuttler, 1992; Nehm y Hickman, 2008; Palmovist, 1991; Parras y Casadio, 2005; Powell, <i>et al.</i> , 2008, 2010, 2011; Zuschin y Stanton, Jr., 2001, 2002; Sakakura, 2002; Sawyer y Zuschin, 2011; Schneider-Storz, <i>et al.</i> , 2008; Smith, 2008; Sorensen y Surllyk, 2011; Yocheelson y Copeland, 1974; Zuschin y Stachowitsch, 2007; Zuschin, <i>et al.</i> , 1999, 2003. | Best, <i>et al.</i> , 1999; Behrensmeier, <i>et al.</i> , 2005; Gómez-Espinosa, <i>et al.</i> , 2010; Palmovist, 1991; Szczepanik y Sawlowicz, 2008. | Callender y Powell, 1994; Callender, <i>et al.</i> , 1994, 2002; Davies, <i>et al.</i> , 1989 b; Hauser, <i>et al.</i> , 2008; Powell, <i>et al.</i> , 2010, 2011; Kidwell, <i>et al.</i> , 2001; Kowalewski, <i>et al.</i> , 1994; Meldahl y Flessa, 1990; Norris, 1986; Parson-Hubbard, 2005; Simoes y de Freitas Torrello, 2003. | Beckvar y Kidwell, 1988; Behrensmeier, <i>et al.</i> , 2000; Behrensmeier, <i>et al.</i> , 2005; Cherno, <i>et al.</i> , 2008; Flessa, <i>et al.</i> , 2008; Flessa, <i>et al.</i> , 2008; Kidwell y Flessa, 1995; Kidwell y Rothfus, 2010; Kowalewski, <i>et al.</i> , 2009, 1998; Lockwood y Chastant, 2006; Meldahl, <i>et al.</i> , 1997; Smith, 2008; Walker y Carlton, 1995; Zuschin y Stanton, Jr. 2001; Zuschin, <i>et al.</i> , 2000, 2005. | Kidwell y B o s e n c e , 1991; Davies <i>et al.</i> , 1989 a; Flessa y K o w a l e w s k i , 1994; Flessa, 1993; Flessa, <i>et al.</i> , 1993; K i d w e l l , 1998 ; Kosnik, <i>et al.</i> , 2009, K o w a l e w s k i , 1998; Lazo, 2004; Meldahl, <i>et al.</i> , 1997 ; | Hallman, <i>et al.</i> , 1996; Kidwell, 2002; Lescinsky y Edinger, 1996; Lescinsky <i>et al.</i> , 2002; Powell, <i>et al.</i> , 2008, 2011; Messina y LaBarbera, 2004; Tomasovych, <i>et al.</i> , 2006; Walker y Carlton, 1995. |

Tabla Anexa. Listado de los estudios por tipo de organismo y enfoque tafonómico. (continuación)

| Taxa | Necrólisis | Biostratinomía | Fosildiagénesis | Tafofacies, grados y firmas tafonómicas | Fidelidad y representatividad | Resolución temporal | Métodos y simulaciones | |
|---------------|--|--|---|---|---|--|------------------------|-------------------------|
| Echinodermata | Ausich y Baumiller, 1993; Baumiller y Hagdorn, 1995; Baumiller, 1995; Baumiller, Kidwell y Baumiller, 1990; Schneider, 1989. | Ausich y Sevastopulo, 1994; Ausich, et al., 2002; Banno, 2008; Carter y McKinney, 1992; Cornell, et al., 2003; Deline, 2008; Donova, 1991, 1997; Donovan y Clements, 2002, 2001; Nebelsick, 2001; Nebelsick, Donovan y Gordon, 1993; Dornbos y Boijjer, 2001; Gordon y Donovan, 1992; Greenstein, 1989, 1991; Donovan y Lewis, 2010; Lin, 2009; Lin, et al., 2008; Meyer, 1990; Meyer y Meyer, 1986; Meyer, et al., 1989; Moffat y Bottjer, 1999; Nebelsick, 1999 a; Nebelsick y Kroh, 2002; Oji y Amemiya, 1998; Radwanski y Wysocka, 2001; Schneider, 1989; Sumrall, 2001; Taylor y Brett, 1996; Twitchert, et al., 2005; Wetzel y Meyer, 2006; Zamora, et al., 2008; Zátón, et al., 2007, 2008. | Ausich y Sevastopulo, 1994; Brett et al., 1997; Dornbos y Bottjer, 2001; Nebelsick, 1999 b; Taylor y Brett, 1996. | Brett, et al., 1997; Nebelsick, 1999 b. | | | | Gahn y Baumiller, 2004. |
| Brachiopoda | Alexander, 1986; Sheehan, 1978. | Alexander, 1986, 1989, 1990; Alexander y Gibson, 1993; Brett, et al., 2006; Brett y Bordeaux, 1991; Chen, et al., 2010; Motchurova-Dekova, 2009; Feldman, 2005; Holland, 1988; Kowalewski, 1996; Noble y Logan, 1981; Radcliffe, 1991; Rodrigues et al., 2008; Sánchez, et al., 1991; Savarese, 1994; Shen et al., 2001; Simoes, et al., 2009; Tomasovych, 2004 a; Tomasovych y Rothfus, 2005; Tomasovych, et al., 2006; Watkins, 2000; Tomasovych y Zuschin, 2009; Zabini, et al., 2010; Zhifei Zhang, 2011. | | | Tomasovych y Zuschin, 2009; Zabini, et al., 2010. | Olsewski y West, 1997; Tomasovych, 2004 b, 2006. | Carroll, et al., 2003. | |

Tabla Anexa. Listado de los estudios por tipo de organismo y enfoque tafonómico.

| Taxa | Necrólisis | Biostratinomía | Fosildiagénesis | Tafofacies, grados y firmas tafonómicas | Fidelidad y representatividad | Resolución temporal | Métodos y simulaciones |
|----------------------|--|---|-------------------------------------|--|---|---|---|
| Foraminiferida | Hageman y Kaesler, 2002; Hageman, et al, 2004; Kotler, et al, 1992; Martin y Wright, 1998. | Alve y Murray, 1997; Cozar, 2002, 2003; Denne y Gupta, 1989; Gutterres-Vilela, 2003; Hageman, et al, 2004; Holikova, 1999; Ishman y Webb, 2003; Jorissen y Wittling, 1999; Martin y Wright, 1998; Murray y Alve, 1999 a; Peebles, 1988; Reolid, 2008; Reolid et al., 2007; Richardson-White y Walker, 2011; Severin y Lipps, 1989; Shroba, 1993; Trosper y Douglas, 1986; Yordano y Hohenegger, 1998, 2002; | Cozar, 2003; Haggeman, et al, 2004. | | Murray y Alve, 1999b. | Glenn-Sullivan y Evans, 2001; Martin, et al, 1995. | Kotler, et al, 1992; Richardson-White y Walker, 2011; Shroba, 1993. |
| Porifera | | Brunton, 1999; Kershaw, 1990; Kershaw y Reolid, 2007; Reolid y Gaillard, 2007. | | Olóriz, et al, 2003. | | | |
| Cnidaria Anthozoa | Scoffin y Bradshaw, 2000. | Edinger, et al, 2001; Greenstein, 2007; Greenstein y Moffat, 1996; Greenstein y Pandolfi, 2003; Pandolfi y Greenstein, 1997; Perry y Hepburn, 2008; Reolid et al., 2009; Rodriguez, 2004; Scoffin, 1992; Scoffin y Bradshaw, 2000; Westphall y Ginsburg, 1985. | | Perry y Hepburn, 2008; Perry y Smithers, 2006. | | Perry, 1996. | |
| Bryozoa | | Anstey y Rabbio, 1989; Jackson y Key Jr., 2007; Smith y Nelson, 1994. | | | | | |
| Dos taxa | | Braquiópodos y moluscos, Simoes et al., 2007; Corales y estromatoporoideos, Tapanila, et al., 2004; Moluscos y foraminíferos Walker y Goldstein, 1999. | | Foraminíferos y bivalvos, Martin, et al, 1996. | Braquiópodos y moluscos, Kowalewski, 2003. | Martin, et al, 1996; | Braquiópodos y moluscos, Simoes et al., 2007; Foraminíferos y moluscos, Walker y Goldstein, 1999. |
| Comunidades | Kowalewski y LaBarbera, 2004. | Boyd y Newell, 1972; Brett, 1995; Bret y Baird, 1986; Dominici, 2001; McKinney, 2003; Olsewski y Patzkowsky, 2001; Olsewski y West, 1997; Olóriz, et al., 2008; Powell, et al, 1989; Moore y Norman, 2009. | Boyd y Newell, 1972. | Brachert, et al, 1998; Brandt, 1989; Olóriz et al, 2002, 2003; Speyer y Brett, 1986. | Bonuso y Bottjer, 2006; Cummins, et al, 1986; Kidwell, et al, 2001; Tomasových y Kidwell, 2009; Yésares-García y Aguirre, 2004. | Fürsich y Aberhan, 1990; Kidwell, 1986, 1993; Kidwell y Behrensmeier, 1993. | Nichols, et al, 1978; Soja, 1999. |

Agradecimientos

Las autoras agradecen a las doctoras Ana Bertha Villaseñor del Instituto de Geología, UNAM, a Erika Ortiz Martínez de la Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza, UNAM y al Dr. Reinaldo Rojas Consuegra del Museo Nacional de Historia Natural de la Habana, Cuba el haber revisado críticamente el manuscrito.

La primera autora agradece la beca otorgada por el Programa de Becas Posdoctorales de la UNAM en el ICMYL.

Referencias bibliográficas

- Aguirre, M.L., Farinati, E., 1999, Taphonomic processes affecting late Quaternary molluscs along the coastal area of Buenos Aires Province (Argentina, Southwestern Atlantic): *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 143 (2), 283-304.
- Aguirre, L.M., Richiano, S., Farinati E., Fucks, E., 2011, Taphonomic comparison between two bivalves (*Mactra* and *Brachidontes*) from Late Quaternary deposits in northern Argentina: Which intrinsic and extrinsic factors prevail under different palaeoenvironmental conditions?: *Quaternary International*, 233 (2), 113-129.
- Alexander R.R., 1986, Life orientation and post-mortem reorientation of Chesterian brachiopod shells by paleocurrents: *Palaaios*, 1(3), 303 – 311.
- Alexander, R.R., 1989, Influence of valve geometry, ornamentation, and microstructure on fractures in Late Ordovician brachiopods: *Lethaia* 22 (2), 133-147.
- Alexander, R.R., 1990, Disarticulated shells of Late Ordovician Brachiopods: Inferences on strength of hinge and valve architecture: *Journal of Paleontology* 64 (4), 524-532.
- Alexander R.R., Gibson M.A., 1993, Paleozoic brachiopod autecology based on taphonomy: example from the Devonian Ross Formation of Tennessee (USA): *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 100 (1-2), 25-35.
- Allmon W.D., Spizuco M.P., Jones D.S., 1995, Taphonomy and paleoenvironment of two turritellid-gastropod-rich beds, Pliocene of Florida: *Lethaia*, 28 (1), 75-83.
- Anstey R.L., Rabbio S.F., 1989, Regional bryozoan biostratigraphy and taphonomy of the Edenian stratotype (Kope Formation, Cincinnati area): graphic correlation and gradient analysis: *Palaaios*, 4 (6), 574–584.
- Ausich, W.I., Baumiller T.K., 1993, Taphonomic method for determining muscular articulations in fossil crinoids: *Palaaios*, 8 (5), 477-484.
- Ausich W.I., Sevastopulo G.D., 1994, Taphonomy of Lower Carboniferous crinoids from the Hook Head Formation, Ireland: *Lethaia*, 27 (3), 245-256.
- Baumiller T.K., Hagdorn H., 1995, Taphonomy as a guide to functional morphology of *Holocrinus*, the first post-Paleozoic crinoids: *Lethaia*, 28 (3), 221-228.
- Baumiller, T.K., Llewellyn G., Messing C.G., Ausich W.I., 1995, Taphonomy of isocrinid stalks; influence of decay and autotomy: *Palaaios*, 10 (1), 87–95.
- Beckvar, N., Kidwell S.M., 1988, Hiatal shell concentrations, sequence analysis, and sea level history of a Pleistocene coastal alluvial fan, Punta Chueca, Sonora: *Lethaia*, 21 (3), 257-270.
- Behrensmeyer, A.K., 1984, Taphonomy and the fossil record: *American Scientist*, 72 (4), 558-565.
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell S.M., 1985, Taphonomy's contributions to paleobiology: *Paleontological Society*, 11 (1), 103-147.
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M., Gastaldo R.A., 2000, Taphonomy and Paleobiology: *Paleobiology*, 26 (4), 103-147.
- Behrensmeyer, A.K., Fürsich F.T., Gastaldo R.A., Kidwell S.M., Kosnik M.A., Kowalewski M., Plotnick R.E., Roger R.R., Alroy J., 2005, Are the most durable shelly taxa also the most common in the marine fossil record?: *Paleobiology*, 31(4), 607-623.
- Best M.R., Kidwell S.M., 2000a, Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. I. Environmental variation in shell condition: *Paleobiology*, 26 (1), 80–102.
- Best M.R., Kidwell S.M., 2000b, Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings; II, Effect of bivalve life habits and shell types: *Paleobiology*, 26 (1), 103-115.
- Boyajian, G.E., Thayer C.W., 1995, Clam calamity: a recent supratidal storm-deposit as an analog for fossil shell beds: *Palaaios*, 10 (5), 484-489.
- Brachert, T.T., Betzler, C., Braga, J.C., Martin, J.M., 1998, Microtaphofacies of a warm-temperate carbonate ramp (Uppermost Tortonian/Lowermost Messinian, Southern Spain): *Palaaios* 13 (5), 459-475.
- Brandt, D.S., 1989, Taphonomic grades as a classification for fossiliferous assemblages and implications for paleoecology: *Palaaios*, 4 (4), 303-309.
- Brett C.E., Baird G.C., 1986, Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation: *Palaaios*, 1 (3), 207–227.
- Callender, W.R., Powell E.N., Staff G.M., 1994, Taphonomic rates of molluscan shells placed in autochthonous assemblages on the Louisiana continental slope: *Palaaios*, 9 (1), 60-73 p.
- Callender, W.R., Staff G.M., Parsons-Hubbard K.M., Powell E. N., Rowe G.T., Walker S.E., Brett C.E., Raymond A., Carlson D.D., White S., Heise E.A., 2002, Taphonomic Trends Along a Foreereef Slope: Lee Stocking Island, Bahamas. I. Location and Water Depth: *Palaaios*, 17 (1), 50–65.

- Cantalamesa, G., Di Celma C., Ragani L., 2005, Sequence stratigraphy of the Punta Ballena Member of the Jama Formation (Early Pleistocene, Ecuador): insights from integrated sedimentologic, taphonomic and paleoecologic analysis of molluscan shell concentrations: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 216 (1), 1-25.
- Carroll, M., Kowalewski M., Simoes M. G., Goodfriend G. A., 2003, Quantitative estimates of time-averaging in terebratulid brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf: *Paleobiology*, 29 (3), 381-402.
- Cherns, L., Wheeley, J. R., Wright, 2008, Taphonomic windows and molluscan preservation: *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 270 (3-4), 220-229.
- Clark II, G. R., 1999, Organic matrix taphonomy in some molluscan shell microstructures: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149 (2), 305-312.
- Cornell, S. R., Brett C. E., Sumrall C. D., 2003, Paleoecology and Taphonomy of an Edrioasteroid-Dominated Hardground Association from Tentaculitid Limestones in the Early Devonian of New York: A Paleozoic Rocky Peritidal Community: *Palaaios*, 18 (3), 212-224.
- Cozar, P., 2002, Recognition of allocthonous Mississippian foraminiferal assemblages using taphonomical alterations: *Lethaia* 38(1), 59-66.
- Cozar, P., 2003, Taphonomical analysis of the infilling and early mineralization in endothyroids (foraminiferida, Mississippian): *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 193 (3-4), 561-574.
- Cummins, H., Powell E. N., Stanton, R. J., Staff, G., 1986, The rate of the taphonomic loss in modern benthic habitats: how much of the potentially preservable community is preserved?: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 53 (3-4), 291-320.
- Cutler, A. H., 1995, Taphonomic implications of shell surface texture in Bahia la Choya, northern Gulf of California: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114 (2-4), 219-240.
- Davies, D. J., Powell E. N., Stanton, Jr. R. J., 1989a, Relative rates of shell dissolution and net sediment accumulation - a commentary: can shell beds form by the gradual accumulation of biogenic debris on the sea floor?: *Lethaia* 22 (2), 207-212.
- Davies, D. J., Powell, E. N., Stanton, R. J., 1989b, Taphonomic signature as a function of environmental process: shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet on the Texas Coast: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 72 (4), 317-356.
- Dominici S., 2001, Taphonomy and Paleoecology of Shallow Marine Macrofossil Assemblages in a Collisional Setting (Late Pliocene-Early Pleistocene, Western Emilia, Italy): *Palaaios*, 16 (4), 336-353.
- Donovan S. K., 1991, The taphonomy of echinoderms: calcareous multi-element skeletons in the marine environment in Donovan, S. K., (ed) *The processes of fossilization*, New York, NY, Columbia Univ. Press, 241-269.
- Gahn, F. J., Baumiller T. K., 2004, A Bootstrap Analysis for Comparative Taphonomy Applied to Early Mississippian (Kinderhookian) Crinoids from the Wassonville Cycle of Iowa: *Palaaios*, 19 (1): 17-38.
- Gilinsky, N. L., Bennington, J. B., 1994, Estimating numbers of whole individuals from collections of body parts: a taphonomic limitation of the paleontological record: *Paleobiology*, 20 (2), 245-258.
- Glenn-Sullivan E. C., Evans I., 2001, The Effects of Time-Averaging and Taphonomy on the Identification of Reefal Sub-Environments using Larger Foraminifera: Apo Reef, Mindoro, Philippines: *Palaaios*, 16 (4), 399-408.
- Gómez-Espinosa, C., Buitrón, B. E., Vachard, D., 2010, Tafonomía del gasterópodo cf. *Donaldina robusta* (Heterobranchia: Streptacididae) del Pensilvánico Medio, Formación La Joya, Sonora, México: *Revista de Biología Tropical*, 58 (1), 183-194.
- Gordon C. M., Donovan S. K., 1992, Disarticulated echinoid ossicles in paleoecology and taphonomy: the last interglacial Falmouth Formation of Jamaica: *Palaaios*, 7(2): 157-166.
- Greenstein B. J., 1991, An integrated study of echinoid taphonomy: predictions for the fossil record of four echinoid families: *Palaaios*, 6 (6), 519-540.
- Greenstein, B. J., Pandolfi J. M., 2003, Taphonomic Alteration of Reef Corals: Effects of reef Environmental and Coral Growth form II: The Florida Keys: *Palaaios*, 18 (4), 495-509.
- Gutterres-Vilela, C., 2003, Taphonomy of benthic foraminiferal tests of the Amazon shelf: *Journal of Foraminiferal Research*, 33(2), 132-143.
- Hageman, S. A., Kaesler R. L., 2002, Fusulinids: Predation damage and repair of tests from the Upper Pennsylvanian of Kansas: *Journal of Paleontology*, 76 (1), 181-184.
- Hageman, S. A., Kaesler R. L., Broadhead T. W., 2004, Fusulinid Taphonomy: encrustation, corrosion, compaction, and dissolution: *Palaaios*, 19 (6), 610-617 p.
- Jimenez A. P., Braga J. C., 1993, Occurrence and taphonomy of bivalves from the Nijar reef (Messinian, Late Miocene, SE Spain): *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 102 (3), 239-251.
- Johnson, R. G., 1957, Experiments on the burial of shells: *Journal of Geology*, 65 (5), 527-535.
- Jorissen F.J., Wittling I., 1999, Ecological evidence from live-dead comparisons of benthic foraminiferal faunas off Cape Blanc

- (Northwest Africa): Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 149 (2): 151-170.
- Kershaw S., 1990, Stromatoporoid palaeobiology and taphonomy in a Silurian biostrome on Gotland, Sweden: *Palaeontology*, 33 (3), 681-705.
- Kershaw, S., Brunton, F.R., 1999, Paleozoic stromatoporoid taphonomy: ecologic and environmental significance: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149 (3), 313-328.
- Kidwell, S.M., 1985, Paleobiological and sedimentological implications of fossil concentrations: *Nature*, 318, 457-460.
- Kidwell, S.M., 1986, Models for fossil concentrations: Paleobiological implications: *Paleobiology*, 12 (1), 6-24.
- Kidwell, S.M., 1998, Time-averaging in the marine fossil record: overview of strategies and strategies: *Geobios*, 30 (7), 977-995.
- Kidwell, S.M., 2001, Preservation of species abundance in marine death assemblages: *Science*, 294, 1091-1094.
- Kidwell, S.M., 2002, Mesh-size effects of the ecological fidelity of death assemblages: a meta-analysis of molluscan live-dead studies: *Geobios*, 24 (1), 107-119.
- Kidwell, S.M., Baumiller T., 1990, Experimental disintegration of regular echinoids: roles of temperature, oxygen, and decay thresholds: *Paleobiology* 16 (3), 247-271.
- Kidwell S.M., Bosence, D.W.J., 1991, Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas in Allison, P.A. y Briggs, D. E. G., *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*: New York, NY, United States, Plenum Press, 115-209.
- Kidwell, S.M., Rothfus, T.A., 2010, The living, the dead, and the expected dead: variation in life span yields little bias of proportional abundances in bivalve death assemblages: *Paleobiology*, 36(4), 615-640.
- Kidwell, S.M., Rothfus T.A., Best M. R., 2001, Sensitivity of taphonomic signatures to sample size, sieve size, damage scoring system, and target taxa: *Palaios*, 16(1), 26-52.
- Kondo Y., 1997, Inferred bivalve response to rapid burial in a Pleistocene shallow-marine deposit from New Zealand: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 128 (1), 87-100.
- Kosnik, M.A., Hua, Q., Kaufman, D.S., Wüst, R.A., 2009, Taphonomic bias and time-averaging in tropical molluscan death assemblages: differential shell half-lives in Great Barrier Reef sediment: *Paleobiology*, 35 (4), 565-586.
- Kotler, E., Martin, R.E., Liddell W.D., 1992, Experimental analysis of abrasion and dissolution resistance of modern reef-dwelling foraminifera: implications for the preservation on biogenic carbonate: *Palaios*, 7 (3), 244-276.
- Kowalewski M., 1996, Taphonomy of a living fossil: the lingulide brachiopod *Glottidia palmeri* Dall from Baja California, Mexico: *Palaios*, 11 (3): 244-265.
- Kowalewski, M., 1997, The reciprocal taphonomic model: *Lethaia*, 30 (1), 86-88.
- Kowalewski M. y Hoffmeister A., 2003, Sieves and Fossils: Effects of mesh Size on paleontological Patterns: *Palaios*, 18 (5), 460-469.
- Kowalewski, M., Flessa, K.W., Aggen J.A., 1994, Taphofacies analysis of recent shelly cheniers (beach ridges), Northeast Baja California, Mexico: *Facies*, 31 (1), 209-242.
- Kowalewski, M., Flessa, K.W., Hallman, D.P., 1995, Ternary taphograms: Triangular Diagrams applied to taphonomic analysis: *Palaios*, 10(5), 478-483.
- Kowalewski, M., Goodfriends, G.A., Flessa, K.W., 1998, High-resolution estimates of temporal mixing within shell beds: the evils and virtues of time averaging: *Paleobiology*, 24(3), 287-304.
- Kowalewski, M., Carrol M., Casazza L., Gupta N.S., Hannisdal B., Hendy A., Krause Jr. R.A., LaBarbera M., Lazo D.G., Messine C., Puchalski S., Rothfus T.A., Sälgeback J., Stempien J., Terry R.C., Tomasovich A., 2003, Quantitative fidelity of Brachiopod-mollusk assemblages from Modern subtidal environments of San Juan Islands, USA: *Journal of Taphonomy*, 1: 43-65.
- Krause Jr., R.A., 2004, An Assessment of morphological fidelity in the sub-fossil record of a terebratulide brachiopod: *Palaios*, 19 (5), 460-476.
- Krause Jr, R.A., Barbour, S.L., Kowalewski, M., Kaufman, D.S., Romanek, C.S., Simoes, M.G., Wehmiller, J.F., 2010, Quantitative comparisons and models of time-averaging in bivalve and brachiopod shell accumulations: *Paleobiology*, 36(3), 428-452.
- Kroh, A., Nebelsick J.H., 2003, Echinoid assemblages as a tool for palaeoenvironmental reconstruction—an example from the Early Miocene of Egypt: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 201 (1-2), 157-177.
- Lawrence D.R., 1968, Taphonomy and information losses in fossil communities: *Geological Society of America Bulletin*, 79 (10), 1315-1330.
- Lazo D.G., 2004, Bivalve Taphonomy: Testing the Effect of Life Habits on the Shell Condition of the Littleneck Clam *Protothaca* (*Protothaca*) *staminea* (Mollusca: Bivalvia): *Palaios*, 19 (5): 451-459.
- Leighton, L.R., Schneider C.L., 2004, Neighbor Proximity Analysis, A Technique for Assessing Spatial Patterns in The Fossil Record: *Palaios*, 19 (4), 396-407.

- Lever, H., 1958, Quantitative beach studies, 1. The “Left-right” phenomenon: sorting of lamellibranch, valves on sandy beaches: *Basteria*, 22, 21-51.
- Lever, J., Van Den Bosch, M., Cook, H., Van Dijk, T., Thiadens, A. J., Thijssen, R., 1964, Quantitative beach research, 2. The “role effect”: *Netherlands Journal of Sea Research*, 2 (3), 458-492.
- Llewellyn, G., Messing, C.G., 1993, Compositional and taphonomic variation in modern crinoid-rich sediments from the deep water margin of a carbonate bank: *Palaios*, 8(6): 554-573.
- Lockwood, R., Chastant, L.R., 2006, Quantifying taphonomic bias of compositional fidelity, species richness, and rank abundance in molluscan death assemblages from the Upper Chesapeake Bay: *Palaios*, 21 (4), 376-383.
- Malinky, J.M. y Heckel P.H., 1998, Paleocology and taphonomy of faunal assemblages in gray “core” (offshore) shales in Midcontinent Pennsylvanian cyclothems: *Palaios*, 13 (4), 311-334.
- Martin, R.E., 1993, Time and Taphonomy: Actualistic evidence for time-averaging of benthic foraminiferal assemblages in Kidwell, S. M. y Behrensmeier A. K. (ed), *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages: Short courses in paleontology*, No. 6, A, USA Publication of the Paleontological Society, 34-56.
- Martin, R.E. y Liddell, W.D., 1991, The taphonomy of foraminifera in modern carbonate environments: implications for the formation of foraminiferal assemblages, in Donovan, S. K., (ed) *The processes of fossilization*, New York, NY, United States, Columbia Univ. Press, 170-193.
- Martin, R.E., Wright, R.C., 1998, Information loss in the transition from life to death assemblages of foraminifera in back reef environments, Key Largo, Florida: *Journal of Paleontology*, 62 (3), 399-410.
- Martin, R.E., Wehmiller, J.F., Harris, M.S., Liddell, W.D., 1996, Comparative taphonomy of bivalves and foraminifera from Holocene tidal flat sediments, Bahia la Choya, Sonora, Mexico (Northern Gulf of California): taphonomic grades and temporal resolution: *Paleobiology*, 22 (1), 80-90.
- McKinney, F. K., 2003, Preservation potential and paleoecological significance of epibenthic suspension feeder-dominated benthic communities (Northern Adriatic Sea): *Palaios*, 18 (1), 47-62.
- Meldahl, K.H., 1987, Sedimentologic and taphonomic implications of biogenic stratification: *Palaios*, 2(4), 350-358.
- Meldahl, K.H., Flessa, K.W., 1990, Taphonomic pathways and comparative biofacies and taphofacies in a recent intertidal/shallow shelf environments: *Lethaia*, 23 (1), 43-60.
- Meldahl, K.H., Flessa, K.W., Cutler, A.H., 1997, Time-averaging and post-mortem skeletal survival in benthic fossil assemblages: Quantitative comparisons among Holocene environments: *Paleobiology*, 23 (2), 207-229.
- Messina, C., LaBarbera, M., 2004, Hydrodynamic Behavior of Brachiopod shells: experimental estimates and Field Observations: *Palaios*, 19 (5), 441-450.
- Meyer, D.L., Meyer, K.B., 1986, Biostratigraphy of Recent crinoids (Echinodermata) at Lizard Island, Great Barrier Reef, Australia: *Palaios*, 1 (3), 294-302.
- Meyer, D.L., Ausich, W.I., Terry, R.E. 1989, Comparative taphonomy of echinoderms in carbonate facies: Fort Payne Formation (Lower Mississippian) of Kentucky and Tennessee: *Palaios*, 4 (6), 533-552.
- Moffat, H.A., Bottjer, D.J., 1999, Echinoid concentration beds: two examples from the stratigraphic spectrum: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149(3), 329-348.
- Moore, J.R., Norman, D.B., 2009, Quantitatively evaluating the sources of taphonomic biasing of skeletal element abundances in fossil assemblages: *Palaios*, 24 (9), 591-602.
- Murray, J.W., Alve E., 1999a, Natural dissolution of modern shallow water benthic foraminifera: taphonomic effects on the palaeoecological record: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 146 (2), 195-209.
- Murray, J.W., Alve, E. 1999b, Taphonomic experiments on marginal marine foraminiferal assemblages; how much ecological information is preserved?: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*: 149(2),183-197.
- Nebelsick, J., 1999a, Taphonomic comparison between Recent and fossil sand dollars: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149 (4), 349-358.
- Nebelsick, J.H., 1999b, Taphonomy of Clypeaster fragments: preservation and taphofacies: *Lethaia*, 32(3), 241-252.
- Nebelsick, J.H., Kroh A., 2002, The Stormy Path from Life to Death Assemblages: The Formation and Preservation of Mass Accumulations of Fossil Sand Dollars: *Palaios*, 17 (4), 378 – 393.
- Nichols, J., Rowe A.G.T., Clifford C.H., Young R.A., 1978, In situ experiments on the burial of marine invertebrates: *Journal of Sedimentary Petrology*, 48 (2), 419-425.
- Noble, J.P.A., Logan, A., 1981, Size-frequency distributions and taphonomy of brachiopods: a recent model: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 36(1), 87-105.
- Norris, R.D., 1986, Taphonomic gradients in shell fossil assemblages: Pliocene Purisima Formation, California: *Palaios*, 1 (3), 256-270.

- Olóriz, F., Reolid, M., Rodríguez-Tovar, F.J., 2003, A Late Jurassic Carbonate Ramp Colonized by sponges and benthic microbial communities (External Prebetic, Southern Spain), *Palaios*, 18 (6), 528-545.
- Olszewski, T.D., Patzkowsky, M.E., 2001, Measuring recurrence of marine biotic gradients: A case study from the Pennsylvanian-Permian Midcontinent: *Palaios*, 16 (5), 444-460.
- Olszewski T., West R.R., 1997, Influence of transportation and time-averaging in fossil assemblages from the Pennsylvanian of Oklahoma: *Lethaia*, 30 (4), 315-329.
- Pandolfi, J.M., Greenstein, B.J., 1997, Taphonomic alteration of reef Corals: effects of reef environment and coral growth form I: The Great Barrier Reef: *Palaios*, 12 (1): 27-42.
- Perry, C., 1996, The rapid response of reef sediments to change in community composition: implications for time averaging and sediments accumulation: *Journal of Sedimentary Research, Section A* 66 (3), 459-467.
- Perry, C.T., Smithers S.G., 2006, Taphonomic signatures of turbid-zone reef Development: Examples from Paluma Shoals and Luggier Shoal, inshore central Great Barrier Reef, Australia: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 242 (1), 1-20.
- Powell, E.N., Staff, G.M., Davies, D.J., Callender, W.R., 1989, Macrobenthic death assemblages in modern marine environments: formation, interpretation, and application: *Aquatic Science*, 1, 555-589.
- Reolid, M., 2007, Taphonomy of the Oxfordian-Lowermost Kimmeridgian Siliceous Sponges of the Prebetic Zone (Southern Iberia): *Journal of Taphonomy*, 5 (2): 71-90.
- Reolid, M., Gaillard, C., 2007, Microtaphonomy of bioclasts and paleoecology of microencrusters from the Upper Jurassic spongiolithic limestones (External Prebetic, southern Spain): *Facies*, 53 (1), 97-112.
- Richardson-White, S., Walker, S.E., 2011, Diversity, taphonomy and behavior of encrusting foraminifera on experimental shells deployed along a self-to-slope bathymetric gradient, Lee Stocking Island, Bahamas: *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*, en prensa.
- Rodríguez, S., 2004, Taphonomic alterations in Upper Visean disseminated rugose corals from the Sierra del Castillo unit (Carboniferous, Córdoba, Spain): *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 214 (2), 135-153.
- Rothfus, T.A., 2004, How Many Taphonomists Spoil the Data? Multiple Operators in Taphofacies Studies: *Palaios*, 19 (5), 514-519.
- Savarese, M., 1994, Taphonomic and paleoecologic implications of flow-induced forces on concavo-convex articulate brachiopods: an experimental approach: *Lethaia*, 27 (4), 301-312.
- Schneider J.A., 1989, An anomalous specimen of the unstalked Cretaceous crinoid *Uintacrinus socialis* Grinnell, 1876: regeneration or taphonomy?: *Journal of Paleontology*, 63 (6), 897-900.
- Scoffin, T.P., 1992, Taphonomy of coral reefs: A review: *Coral Reefs*, 11 (2), 57-77.
- Scoffin, T.P., Bradshaw C., 2000, The taphonomic significance of endoliths in dead –versus live- coral skeleton: *Palaios*, 15 (3), 248-254.
- Sheehan, P.M., 1978, The hinging mechanism brachiopods-taphonomic consideration: *Journal of Paleontology*, 52 (3), 748.
- Simoes, M.G., Rodrigues, C.S., Kowalewski, M., 2007, Comparative analysis of drilling frequencies in recent brachiopod-mollusk associations from the southern brazilian shelf, *Palaios*, 22 (2), 143-154.
- Smith A.M., Nelson C.S., 1994, Selectivity in sea-floor processes: taphonomy of bryozoans in Hayward, P. J., Ryland, J. S. y Taylor, P. D. (eds) *Biology and palaeobiology of bryozoans*, Fredensborg, Denmark, Olsen & Olsen, 177-180.
- Spamer E.E., 1983, Taphonomy: how not to collect fossils: *Delaware Valley Paleontological Society*, 5 (5), 5-6.
- Speyer, S.E., Brett, C.E., 1986, Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63 (1-2), 225-262.
- Staff, G.M., Powell E.N., 1990, Local variability of taphonomic attributes in a parautochthonous assemblages: can taphonomic signature distinguish a heterogeneous environment?: *Journal of Paleontology*, 64 (4), 648-658.
- Sumrall, C.D., 2001, Paleocology and taphonomy of two new edrioasteroids from a Mississippian hardground in Kentucky: *Journal of Paleontology*, 75 (1), 136-146.
- Tinshan Z., Fanghao H., Shaoxian F., 1992, Introduction and comment on comparative taphonomy and taphofacies: *Acta Sedimentologica Sinica*, 10 (1), 36-46.
- Tomasovych, A., 2004a, Effect of extrinsic factors on biofabric and Brachiopod Alteration in a shallow Intraplatform Carbonate Setting (Upper Triassic, West Carpathians): *Palaios*, 19 (4), 349-371.
- Tomasovych, A., 2004b, Postmortem Durability and Population Dynamics Affecting the Fidelity of Brachiopod Size-Frequency Distributions: *Palaios*, 19 (5), 447-496.
- Tomasovych A., Rothfus T. A., 2005, Differential taphonomy of modern brachiopods (San Juan Islands, Washington State): effect of intrinsic factors on damage and community-level abundance: *Lethaia*, 38 (3), 271-292.

- Tomasovych, A., Fürsich, F.T., Olszewski, T.D., 2006, Modeling shelliness and alteration in shell beds: variation in hardpart input and burial rates leads to opposing predictions: *Paleobiology*, 32 (2), 278-298.
- Twitchett, R.J., Feinberg, J.M., O'Connor, D.D., Alvarez, W., McCollum L.B., 2005, Early Triassic Ophiuroids: Their Paleocology, Taphonomy, and Distribution: *Palaaios*, 20 (3), 213-223.
- Walker, S.E., Carlton, J.T., 1995, Taphonomic losses become taphonomic gains: an experimental approach using the rocky shore gastropod, *Tegula funeralis*: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114 (2), 197-217.
- Walker, S.E., Goldstein, S.T., 1999, Taphonomic tiering: experimental field taphonomy of molluscs and Foraminifera above and below the sediment-water interface: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149 (3), 227-244.
- Webber, A.J., 2005, The effects of spatial Patchiness on the Stratigraphic signal of biotic composition (Type Cincinnati series: Upper Ordovician): *Palaaios*, 20(1), 37-50.
- Wetzel, A., Meyer C.A., 2006, The Dangers of High-Rise Living on a Muddy Seafloor: An Example of Crinoids from Shallow-Water Mudstones (Aalenian, Northern Switzerland): *Palaaios*, 21 (2), 155-167.
- Yesares-García, J., Aguirre J., 2004, Quantitative taphonomic analysis and taphofacies in lower Pliocene temperate carbonate-siliciclastic mixed platform deposits (Almería-Níjar basin, SE Spain): *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207 (1), 83-103.
- Zuschin, M., Stanton, Jr., R.J., 2001, Experimental measurement of shell strength and its Taphonomic Interpretation: *Palaaios*, 16 (2), 161-170.
- Zuschin, M., Stanton, Jr., R.J., 2002, Paleocommunity reconstruction from shell beds: A case study from the Main Glauconite Bed, Eocene, Texas: *Palaaios*, 17 (6), 602-614.
- Zuschin, M., Hohennege, J., Steininger, F.F., 2000, A comparison of living and dead molluscs on coral reef associated hard substrata in the northern Red Sea-implications for the fossil record: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 159 (2), 167-190.
- Zuschin, M., Stachowitsch, M., Stanton Jr, R.J., 2003, Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments: *Earth-Science Reviews*, 63 (1), 33-82.
- Zuschin, M., Stachowitsch, M., Pervesler, P., Kollman, H., 1999, Structural features and taphonomic pathways of a high-biomass epifauna in the northern Gulf of Trieste, Adriatic Sea: *Lethaia*, 32 (4), 299-320.
-