



Paleobotánica forense: Una aproximación a la tafonomía de plantas

Claudia Inés Serrano-Brañas^{1,*}, Paola Carolina Reyes-Luna²

¹ Posgrado en Ciencias de la Tierra, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, México, D.F.

² Earth and Planetary Sciences, McGill University, 3450 University Street, Montreal, Quebec, Canadá, H3A 0E8.

* claudiabran39@yahoo.com.mx

Resumen

Durante las últimas décadas, la tafonomía ha sufrido una serie de cambios substanciales dentro de su campo de estudio, particularmente en lo que concierne al entendimiento del registro fósil como una fuente importante de información sobre la génesis de materiales en diferentes escalas temporales. La tafonomía de plantas corresponde al estudio de la transición de los restos vegetales de la biósfera a la litósfera; dicha transición inicia con la abscisión inicial de dichos restos, seguida de un transporte hasta su eventual depósito, enterramiento y litificación posterior. Dentro de las etapas anteriores se pueden reconocer una serie de procesos y factores los cuales afectan la composición taxonómica y el tipo de yacimiento fósil resultante. El principal objetivo de este artículo es el de proveer una aproximación sobre las distintas etapas que conforman el proceso tafonómico en plantas, resaltando principalmente la acción de los diferentes potenciales de transporte, preservación, retrabajo y temporalidad, así como el papel que juegan los ambientes sedimentarios en la formación de los yacimientos. La naturaleza intrínseca de las plantas en conjunto con la discontinuidad espacial de los ambientes sedimentarios, su temporalidad y la variabilidad de los factores físicos, químicos y biológicos presentes durante la etapa de diagénesis, proveen una compleja interacción de procesos que resultan vitales para el entendimiento e interpretación de su registro fósil.

Palabras clave: tafonomía, preservación, yacimiento, fósil, plantas, temporalidad.

Abstract

Taphonomy has undergone substantial changes within its field of study during the last decades, particularly concerning the understanding of the fossil record as an important source of information about the genesis of materials that occurs over temporal scales. Plant taphonomy is the study of the transition of plant remains from biosphere to lithosphere; this transition begins with the initial abscission of plant organs, followed by transportation, eventual deposition, burial and final lithification. Among these taphonomical stages, different processes and factors affecting taxonomic composition and type of the resultant fossil deposit can be recognized. The main goal of this paper is to provide an approximation of the different stages of the plant taphonomic process, highlighting the influence of transport, preservation, reworking and temporality potentials, and the main role of different sedimentary environments in the formation of plant fossil assemblages. The intrinsic plant nature along with the spacial discontinuity of sedimentary settings, their temporality and the variability of physical, chemical and biological factors during diagenesis, provide a complex interaction, essential for the understanding and interpretation of their fossil record.

Keywords: taphonomy, preservation, assemblages, fossil, plants, temporality.

1. Introducción

Las plantas son los productores primarios de la vida en la Tierra, debido a que juegan un papel primordial dentro del escenario físico y biológico de la evolución de nuestro planeta. Durante el curso de su existencia, las plantas han desarrollado una enorme gama de adaptaciones, las cuales se han visto reflejadas en su medioambiente (Figura 1). Por esta razón, el tener una comprensión clara y precisa sobre la evolución de los linajes y las comunidades de plantas, así como también de los cambios en sus interacciones con su medio, resultan fundamentales para el entendimiento de los ecosistemas terrestres (Spicer, 1991).

En la actualidad, el registro de plantas fósiles es abundante y la señal ambiental que conlleva, está demostrando tener una enorme importancia en las reconstrucciones y estudios de cambio climático (Wolfe, 1979; Torres-Rodríguez *et al.*, 2012; Lozano-García *et al.*, 2013). Sin embargo, la señal climática primaria provista por la vegetación, puede verse distorsionada debido al transporte, enterramiento y diagénesis que ocurren durante el proceso de fosilización.

De esta manera, el conocimiento de los procesos



Figura 1. Las plantas durante el curso de su existencia, han desarrollado una enorme gama de adaptaciones, las cuales se reflejan en su medioambiente, lo cual les permite interpretar un papel primordial dentro de nuestro planeta.

tafonomícos que afectan la formación de los yacimientos de plantas, resulta esencial para llevar a cabo una interpretación adecuada de las señales paleoclimáticas que son reveladas por las comunidades de plantas del pasado (Spicer, 1991).

Ahora bien, se entiende por tafonomía, al estudio de la transición de los restos orgánicos de la biósfera a la litósfera (Efremov, 1940). Particularmente, la tafonomía de plantas, incorpora los procesos iniciales de abscisión de los diferentes órganos que las integran, su transporte (ya sea por aire y/o por agua) y su eventual depósito, seguido de un enterramiento y una litificación subsecuentes. De esta manera, dentro de cada una de las etapas por las que atraviesan los restos de plantas, existen una serie de factores que ejercen una gran influencia en las características del yacimiento fósil, así como también en la composición taxonómica del mismo. Dichos factores generan una mezcla taxonómica, la cual corresponde a un subconjunto composicional de la fuente original de las distintas comunidades de plantas (Greenwood, 1991).

Los análisis sedimentológicos de los paleoambientes y el estudio tafonomíco de los restos orgánicos de las plantas preservadas dentro de ellos, son los componentes esenciales de los estudios paleoecológicos. La sedimentología se encarga de proveer información suficiente sobre los escenarios físicos donde las plantas vivieron y quedaron preservadas, así como también, de las interacciones entre los componentes bióticos y abióticos de los ecosistemas ancestrales. Por su parte, la tafonomía detecta y establece los hiatos que afectan las reconstrucciones paleoecológicas y provee de información adicional sobre los procesos biológicos que estuvieron presentes en un yacimiento fósil. De esta manera, tanto la tafonomía como la sedimentología son necesarias para llevar a cabo la reconstrucción original de las relaciones ecológicas entre las plantas fósiles (Behrensmeier y Hook, 1991).

2. Naturaleza de los yacimientos de plantas

Se define como yacimiento fósil de plantas a la acumulación de las diferentes partes vegetales derivadas de uno o varios individuos, las cuales fueron enterradas dentro de un volumen determinado de sedimento depositado bajo las mismas condiciones (Spicer, 1989; Figura 2).

Ahora bien, los yacimientos de plantas dentro del registro fósil, poseen diferencias muy notables con los de la mayoría de animales. Esto se debe a que las plantas a lo largo de su ciclo de vida, producen una cantidad indeterminada de elementos y órganos modulares, los cuales son incorporados de manera individual dentro del ambiente sedimentario. De esta manera, los yacimientos fósiles se encuentran conformados por una gran cantidad de elementos desarticulados, los cuales a su vez, presentarán diferentes grados potenciales de transporte, preservación y de retrabajo (Tabla 1; Greenwood, 1991; Spicer, 1991).

Por ejemplo, los granos de polen y las esporas, son

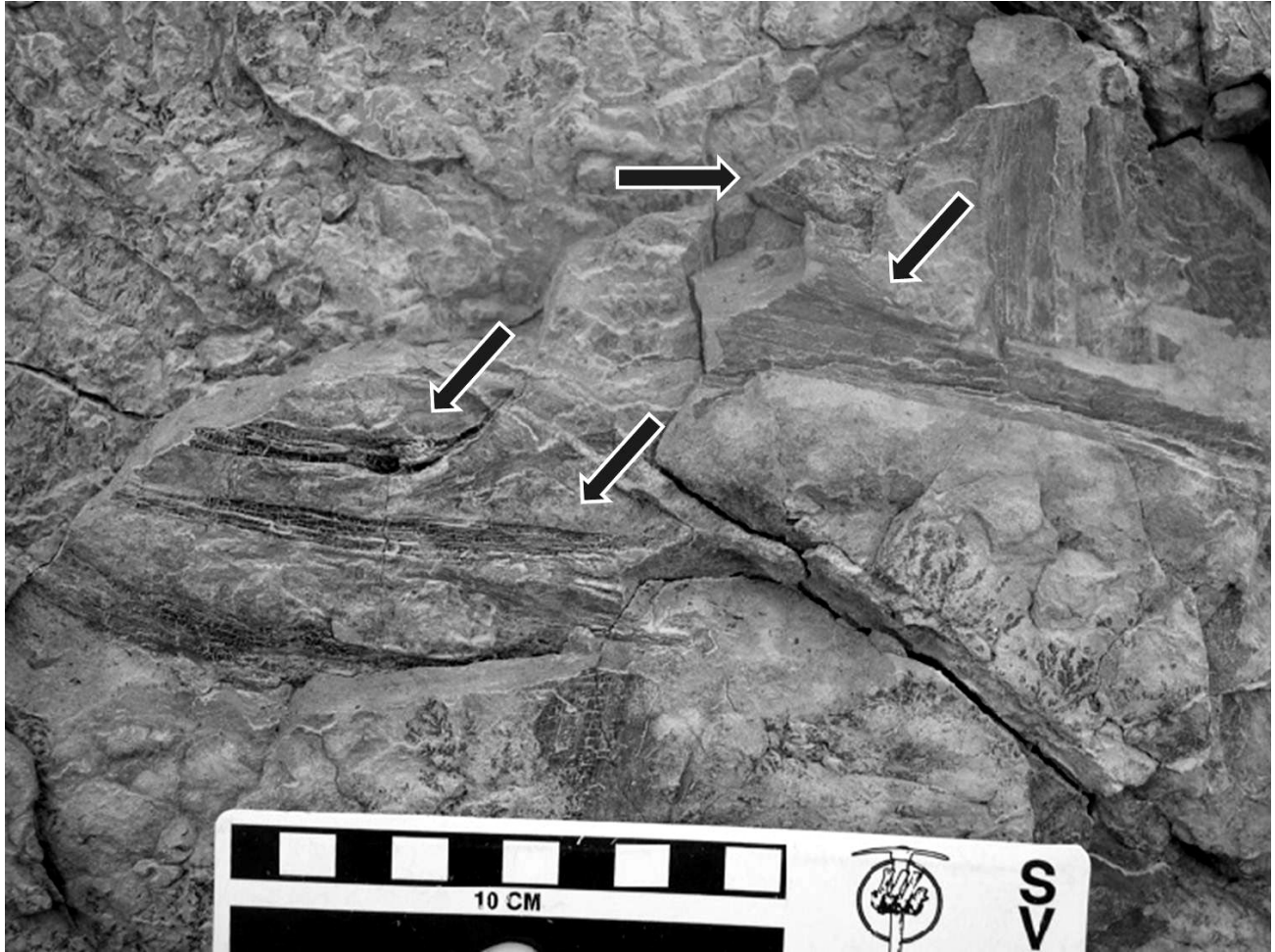


Figura 2. Fragmentos de madera fósil inmersos en areniscas de grano fino. Formación San Juan Raya (Cretácico Inferior), en las cercanías del poblado de Santa Ana Teloxtoc, Estado de Puebla, México.

Tabla 1. Características temporales de las diferentes partes de las plantas (Modificado de Burnham, 1993).

Órgano de la Planta	Tiempo de Crecimiento ¹	Producción Estacional	Tiempo de Descomposición ²	Potencial de Retrabajo	Tiempo mín/máx representado por las acumulaciones parautoctonas
Troncos	<10 - 500 años	Sin	6 meses – 150 años	Posible	<10 -520 años+
Cortezas	0.5 - 30 años	Con	2 meses – 10 años	Posible	0.5 – 40 años+
Ramas pequeñas	0.5 - 5 años	Sin / con	3 meses – 5 años	Posible	0.5 – 10 años+
Conos, frutos y semillas resistentes	2 meses - 2 años	Con	1 mes – 5 años	Posible	2 meses – 7 años
Conos, frutos y semillas frágiles	2 semanas – 1 año	Con	2 semanas – 3 años	Poco probable	2 semanas – 4 años
Hojas	6 meses – 3 años	Con	2 semanas – 5 años	Poco probable	6 meses – 8 años
Flores	2 semanas – 2 meses	Con	1 semana – 1 año	Poco probable	2 semanas – 1.2 años

¹ Valores promedio que incluyen periodos de crecimiento, decaimiento, transporte y enterramiento de los restos.

² Mayor potencial de preservación dentro de ambientes anóxicos.

estructuras de resistencia, de fácil dispersión y que por lo general se producen en cantidades abundantes (Figura 3). La gran durabilidad que poseen estas estructuras, permite que puedan ser depositadas, exhumadas y nuevamente depositadas en diversas ocasiones; inclusive, esto puede ocurrir en un lapso de millones de años, provocando así una mezcla de detritos palinológicos contemporáneos y/o de material proveniente de rocas de diferentes edades.

Por otro lado, los troncos y las semillas, aunque también son estructuras muy resistentes y pueden ser retrabajados en varias ocasiones antes de su depósito final, son producidos en cantidades menores en comparación con el polen y las esporas (Figura 4). Las hojas, por su parte, aunque pueden llegar a ser muy abundantes y tener una gran capacidad de preservación, carecen de un potencial de retrabajo (Figura 5).

Probablemente, la parte más efímera de la plantas corresponde a los órganos florales, ya que son estructuras delicadas las cuales se producen de manera estacional y se separan de la planta en un lapso de pocas semanas, lo que provoca que sean sumamente escasas dentro del registro fósil (Figura 6).

Debido a que es muy raro encontrar fósiles de plantas completos dentro de un yacimiento, el proceso de estudio que se sigue, consiste en asignar a cada una de las partes vegetales individuales un nombre diferente, hasta que puede lograrse una conexión entre ellas (Thomas y Spicer, 1987; Thomas, 1990).

De esta manera, el estudio del registro fósil de plantas puede resultar un proceso complicado y laborioso, el cual ha tenido que desarrollar diferentes estrategias taxonómicas y sistemáticas para la reconstrucción de las distintas plantas del pasado.

2.1. Tipos de yacimientos

Existen dos tipos de yacimientos principales de plantas fósiles, aquellos que se forman a través de la acumulación gradual de materiales *in situ* de plantas, denominados yacimientos autóctonos, y aquellos que corresponden a la acumulación de restos de plantas transportados o yacimientos alóctonos.

La distinción anterior, tiene una enorme importancia debido a las implicaciones tafonómicas a las que conlleva. Los yacimientos autóctonos permiten tener una visión general sobre las plantas que crecían dentro del sitio de depósito, así como también comprender el potencial de preservación *in situ* de restos completos o parcialmente completos de dichas plantas (Figura 7).

Los yacimientos alóctonos contienen materiales que pudieron haber sido transportados a partir de diferentes comunidades de plantas espacialmente separadas, dentro de la cuenca local de depósito. De esta manera, el sesgo tafonómico existente entre ambos tipos de yacimientos, resultaría mucho más profundo e intenso en el caso de los yacimientos alóctonos (Greenwood, 1991).

2.1.1. Yacimientos autóctonos

Los principales yacimientos autóctonos de plantas fósiles, se encuentran representados por las secuencias mesozoicas y cenozoicas de carbón, las cuales en su momento, se originaron a partir de turberas y pantanos (Greenwood, 1991).

En la actualidad, se sabe que las turberas se forman a partir de la acumulación a largo plazo de materiales de plantas, como por ejemplo, semillas y frutos, así como

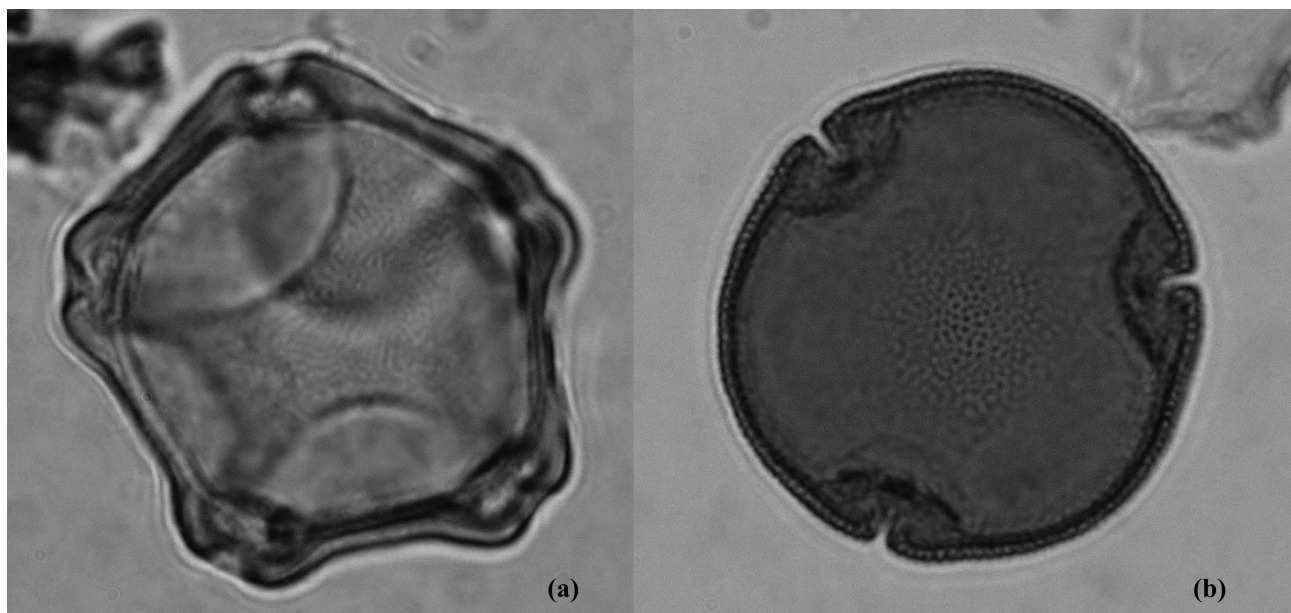


Figura 3. Granos de polen: (a) *Alnus* sp. y (b) *Tilia* sp. (Foto cortesía de M. en C. Esperanza Torres Rodríguez).



Figura 4. Los troncos aunque son muy resistentes y pueden ser retrabajados en varias ocasiones, antes de su depósito final, son producidos en cantidades menores en comparación con otras estructuras de resistencia (polen y las esporas).



Figura 5. Las hojas aunque pueden llegar a ser muy abundantes dentro de un ambiente y tener una gran capacidad de preservación, carecen de un potencial de retrabajo.

también por los sistemas de raíces y algunos tallos de la vegetación local. El material de hojas, por lo general tiende a ser escaso. Usualmente se presentan cuando existe una interrupción en el proceso de decaimiento dentro del subsuelo y en los horizontes húmicos de los suelos. De esta manera, las condiciones necesarias para el desarrollo de turberas corresponden con niveles elevados de agua y la presencia de condiciones anóxicas (Moore, 1989).

Las comunidades de plantas que dan origen a las turberas y los pantanos, pueden ser de tres tipos principales, de acuerdo con el tipo de vegetación dominante (Greenwood, 1991):

(1) Turberas de briofitas (principalmente por *Sphagnum*) y pteridofitas.

(2) Pantanos de monocotiledóneas herbáceas.

(3) Pantanos de vegetación arbórea.

Tanto las turberas como los pantanos, pueden desarrollarse dentro de diferentes ambientes sedimentarios (Flores, 1981; Gastaldo *et al.*, 1987; Gastaldo, 1988; Moore, 1989); por ejemplo, aquellos que se forman dentro planicies aluviales, los márgenes de los lagos, en los deltas y los manglares, por lo general tienden a la acumulación de macrodetritos pertenecientes a la vegetación *in situ* (Gastaldo, 1988).

2.1.2. Yacimientos alóctonos

De manera general, los yacimientos alóctonos de plantas, se pueden formar dentro de diferentes tipos de sistemas sedimentarios, principalmente los fluviales, los lacustres y los deltaicos. Los sistemas fluviales, pueden subdividirse en distintas facies de depósito: de canal, borde lateral (*levée*), de abanico de desborde, de planicie de inundación y de relleno de canal (estanques de herradura).

Particularmente, los depósitos de canal en los sistemas fluviales meándricos, se clasifican en depósitos de barra de punta y de *lag* de canal (Collinson, 1986). Ahora bien, es muy raro encontrar yacimientos microfósiles de plantas dentro de los *lag* de canal, sin embargo, algunos restos pueden llegar a acumularse (Scheihing y Pfefferkorn,

1984; Wing, 1988). Por su parte, los depósitos superiores de barras de punta, típicamente tienden a conservar hojas, flores y otro tipo de estructuras delicadas; mientras que en los inferiores, por lo general los restos son sumamente escasos (Wing, 1988).

Los depósitos de bordes laterales (*levée*) y de abanico de desborde, se caracterizan por presentar una gran cantidad de raíces; además, tradicionalmente se les ha considerado como sitios muy pobres para la preservación de macrorestos. Sin embargo, en los abanicos de desborde, se pueden llegar a encontrar detritos, troncos y plantas herbáceas (Scheihing y Pfefferkorn, 1984; Gastaldo, 1986; Gastaldo *et al.*, 1987).

Las planicies de inundación, pueden contener una enorme concentración de raíces provenientes de la vegetación *in situ*, pero en aquellas zonas que permanecen anegadas la mayor parte del año, pueden preservar una gran cantidad de detritos de plantas (Wing, 1984; Wing, 1988; Spicer, 1989). Por otro lado, los rellenos de canal abandonados, son una fuente excelente para la preservación de macrorestos de plantas, ya que éstos por lo general, quedan fosilizados como compresiones, impresiones y silificaciones (Christophel y Greenwood, 1987; Ambrose *et al.*, 1979; Greenwood *et al.*, 1990).

3. ¿Cómo se forman los yacimientos de plantas? Mecanismo de transporte

El transporte de los diferentes órganos que conforman las plantas (especialmente de las hojas), puede llegar a constituir una fuente potencial de sesgo tafonómico. Por lo general, el transporte inicia a través del aire, sin embargo, en la mayoría de los casos alguna fuente de agua se ve involucrada en algún momento. Ahora bien, el tamaño, la forma, la estructura (principalmente de las hojas) y la densidad de los tejidos de las plantas, ejercen una influencia en el transporte de los órganos, ya que corresponden a una serie de factores intrínsecos de las mismas (Spicer, 1981; Spicer, 1989; Ferguson, 1985).



Figura 6. Las flores corresponden a la parte más efímera de las plantas, lo que provoca que sean sumamente escasas dentro del registro fósil.



Figura 7. Restos vegetales parciales incluidos en areniscas (Foto cortesía de Ing. Bethania Palacios).

3.1. Transporte aéreo

El transporte a través del aire de los diferentes restos de plantas, ya sea por caída libre o por el viento, representa la primera etapa del paso de dichos restos desde la biosfera a la litosfera. Ahora bien, aunque la gran mayoría de los estudios se han enfocado principalmente en la dispersión de frutos o semillas, las hojas son las que han recibido la mayor atención tafonómica por parte de los especialistas, debido a su gran abundancia dentro del registro fósil y a que presentan una señal climática inherente (Figura 8; Spicer, 1989; Allison y Briggs, 1991).

Se ha observado que de todas las características que presentan las hojas, el peso por unidad de área, corresponde al factor más importante para la determinación de la velocidad de caída (Ferguson, 1985; Spicer, 1989). Dicha velocidad, establece el tiempo en que una hoja permanecerá suspendida dentro de la columna de aire y la fuerza necesaria que deberán poseer las corrientes ascendentes para mantenerla en ese estado. Por lo tanto, las hojas que poseen una estructura mucho más ligera, tendrán una mayor dispersión en comparación con las que son más pesadas.

La forma de las hojas, ejerce poca influencia en cuanto a la capacidad de dispersión de las mismas y ésta sólo es significativa en aquellas que presentan formas alargadas y delgadas, las cuales pueden ir rotando sobre su eje de longitud primario dentro de la columna de aire, extendiendo así su tiempo de caída. Aunado a lo anterior, se ha visto que las hojas de tamaños más grandes, tienden a quedar atrapadas más fácilmente y con mayor frecuencia entre el espacio de las ramas y troncos, en comparación con las hojas más pequeñas.

3.2. Transporte acuático

A diferencia del transporte aéreo, la entrada de los restos de plantas dentro de un sistema acuático, puede llevarse a cabo de diferentes maneras. Por ejemplo, durante la

acción de eventos catastróficos como tormentas seguidas de inundaciones repentinas dentro de la comunidad, pueden provocar la separación y transporte de cualquier órgano de las plantas, para su posterior incorporación dentro de un sistema fluvial o lacustre (Figura 9). La entrada de material también puede ser provocada por procesos menos violentos, como el socavamiento de los bancos de un río (Figura 10).

Por lo general, el material vegetal que entra al sistema acuático es bastante fresco; sin embargo, la erosión generada por las corrientes de agua durante las lluvias intensas, puede ocasionar una remoción del suelo donde la comunidad de plantas se encuentra establecida, permitiendo de esta manera la entrada de detritos que se encuentran en diferentes etapas de decaimiento y saturación (Figura 11; Allison y Briggs, 1991).

Ahora bien, el transporte por agua de los diferentes órganos de las plantas, al parecer se encuentra controlado principalmente por la tasa de anegación del tejido vegetal, sus propiedades hidrodinámicas y por la turbulencia del flujo (Spicer, 1989). Aunado a lo anterior, la tasa de decaimiento también contribuye fuertemente al potencial de transporte y de preservación del material.

Se ha observado, que en el caso de las hojas, la tasa de anegación se encuentra influenciada por el grosor de la cutícula, la frecuencia y el tamaño de los estomas, el daño que presenta la lámina de la hoja o el peciolo y las condiciones del agua (temperatura y química del agua), que en conjunto afectan los tiempos de flotabilidad del material (Greenwood, 1991).

El material fresco puede presentar distintos rangos de flotabilidad, el cual varía desde horas hasta varias semanas (Figura 12; Spicer, 1981; Ferguson, 1985). Estudios de laboratorio han demostrado que en el caso de las hojas, es posible establecer algunas tendencias generales, por ejemplo hojas con cutículas delgadas, con numerosos estomas, poca lignificación o que han sufrido de una desecación o degradación extensa, rápidamente se ven anegadas. De esta manera, las hojas deciduas cartáceas se hunden primero, ya que sólo permanecen a flote por algunos días, mientras que



Figura 8. Transporte aéreo de hojas.



Figura 9. Transporte acuático de plantas durante eventos de inundaciones en las cercanías del poblado de Santa Ana Teloxtoc, Estado de Puebla, México.

las especies perennifolias coriáceas (con cutículas gruesas o cerosas), pueden flotar dentro del medio acuático durante semanas (Ferguson, 1985; Spicer, 1981; Greenwood, 1991).

En el caso de las esporas, éstas exhiben una mayor flotabilidad a la de las hojas, inclusive aquellas que corresponden a la misma especie (Collinson, 1983); sin embargo, se ha observado que los troncos son las estructuras que pueden presentar el mayor tiempo de flotación dentro de un ambiente acuático, el cual puede extenderse hasta varios años (Spicer, 1989; Coffin, 1983).

Finalmente, debido a las formas tan diversas que presentan los frutos, las semillas y las flores, estas estructuras presentan una gran variación en cuanto a sus tiempos de flotación (Collinson, 1983; Spicer, 1989). De esta manera, los depósitos constituidos principalmente por semillas y frutos, podrían haberse formado a través de una biodegradación selectiva de materiales menos resistentes, por ejemplo de hojas y flores (Collinson, 1983).

Por último, las grandes acumulaciones de detritos de plantas que por lo general se presentan en las desembocaduras de los ríos, junto con partes más resistentes como troncos, ramas, semillas y frutos, probablemente son resultado del transporte de dichos materiales a grandes distancias, provenientes desde río arriba hasta su sitio final de depósito. De esta manera, los órganos de las plantas que presentan una mayor flotabilidad podrán ser transportados a mayores distancias en comparación con aquellas estructuras que se hundían rápidamente.

4. Decaimiento

El proceso de decaimiento, puede ser sumamente variable dependiendo de la naturaleza de los tejidos vegetales, de las especies de plantas y del tipo de ambiente sedimentario. De manera general, este proceso ocurre debido a la actividad de organismos como bacterias y hongos, que a su vez



Figura 10. Transporte acuático de plantas por el socavamiento de bancos en el Río Sabinas (Foto cortesía de PASAC).

predisponen los tejidos de las plantas al ataque de diversos tipos de invertebrados, particularmente insectos (Martin, 1999). Al parecer, la entrada de microorganismos dentro de los tejidos, es a través de los estomas y de las terminaciones de los peciolos; las cutículas que son más gruesas por lo regular permanecen intactas aunque los tejidos de celulosa y lignina hayan sido destruidos. Sin embargo, cuando la cutícula ya ha comenzado a degradarse, ésta comienza en el límite existente entre la superficie original que se encuentra en contacto con las células de la pared de la epidermis (Spicer, 1981; De Vries *et al.*, 1967).

La degradación aeróbica se produce de manera secuencial, de manera que conduce primeramente a la pérdida de proteínas, azúcares y grasas que se encuentran en el citoplasma, seguida de la celulosa, lignina, la cutícula y finalmente de la esporopolenina en el caso del polen y esporas.

Debido a que el decaimiento es un proceso de índole biológica, factores tales como la humedad y la temperatura, ejercen un control directo sobre la tasa y tipo de decaimiento que puede llevarse a cabo. Por ejemplo, en zonas de baja humedad y elevada temperatura, la tasa de decaimiento de los órganos de una planta es sumamente lenta; sin embargo, en lugares que presentan una gran humedad y una temperatura elevada, la tasa de decaimiento es extremadamente rápida (Spicer, 1989; Greenwood, 1991).

Aunado a lo anterior, los órganos de las plantas que son ricos en sustancias biominerales, pueden ser degradados de manera selectiva por los organismos (Ferguson, 1985). Por ejemplo, en lagos oligotróficos la degradación de especies es altamente selectiva, mientras que por el contrario, en lagos eutróficos existe una probabilidad elevada de que todas las especies se encuentren representadas dentro del

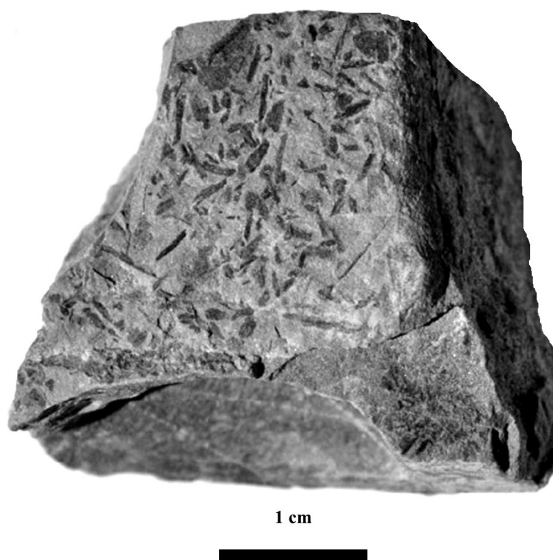


Figura 11. Detritos de plantas que se encuentran en diferentes etapas de decaimiento y saturación. Formación San Juan Raya (Cretácico Inferior), cerca del poblado de Santa Ana Teloxtoc, Estado de Puebla, México.



Figura 12. Diferentes rangos de flotabilidad de hojas.

yacimiento fósil.

5. Depósito y enterramiento

Los restos de plantas al encontrarse suspendidos, ya sea en la columna de aire o de agua, pueden verse sujetos a sufrir un atrapamiento por la acción de obstáculos y posteriormente de un enterramiento final. De manera general, un enterramiento rápido de los restos, incrementa las posibilidades de preservación de los mismos.

Diversos experimentos han demostrado la importancia del papel que juegan los diferentes tipos de estructuras sedimentarias primarias durante las etapas de depósito y enterramiento de los detritos de plantas, ya que sólo aquellos elementos vegetales que posean un tamaño comparable con la escala a la cual se producen dichas estructuras sedimentarias, podrán ser capturados y enterrados. Por ejemplo, se ha observado que en la zona de sotavento de las ondulitas montantes que miden alrededor de 1 cm, las agujas de las coníferas son fácilmente preservadas, sin embargo, elementos mucho más grandes, como las hojas de las angiospermas, son eliminadas del sistema de

depósito (Martin, 1999). De esta manera, se deberá tener mucho cuidado durante el estudio e interpretación de los yacimientos de plantas fósiles, ya que éstos pueden poseer sesgos tafonómicos importantes sobre la fuente de la vegetación circundante.

El relleno de estructuras huecas como tallos (*pith cast*) por sedimentos, varía de acuerdo con la longitud y el diámetro de los mismos, la velocidad de la corriente, del sedimento que se encuentra en suspensión, de la carga de fondo y de la orientación que presente el tallo con respecto a la dirección de la corriente (Rex, 1985).

Los sedimentos finos como los limos y las arcillas, en comparación con sedimentos más gruesos (arenas), exhiben diferentes procesos de relleno de las estructuras vegetales. En el caso de los primeros, debido a que poseen tamaños de grano muy pequeños, éstos son capaces de penetrar hasta las cavidades más diminutas de los restos vegetales. Por el contrario, los sedimentos gruesos, en la gran mayoría de los casos, sólo permiten el relleno parcial de las estructuras, dejando de esta manera regiones huecas las cuales se ven sujetas a una distorsión y un colapso posterior durante la compactación de los restos. Lo anterior conlleva a una serie de dificultades durante la etapa de reconstrucción de la morfología original de la planta, en su comprensión biológica y durante su asignación taxonómica (Rex, 1985).

6. Preservación y diagénesis

Diversos trabajos de paleobotánica, han resaltado la importancia que existe con respecto a la variación del potencial de preservación de los diferentes órganos que conforman las plantas (Gastaldo, 1988; Spicer, 1989). En estos trabajos, se ha planteado que en el caso de aquellos tejidos que se encuentran altamente lignificados, como por ejemplo la madera y algunos frutos, la velocidad de decaimiento que presentan es mucho menor en comparación con estructuras más delicadas, como en el caso de las flores, y por lo tanto poseen un potencial de preservación mayor.

Aunado a lo anterior, se ha observado, a través de diversos experimentos, que los diferentes órganos que integran las plantas tienen en general, un potencial de preservación menor en comparación con las partes duras de los animales (por ejemplo, huesos y conchas). De esta manera, el grado de retrabajo al que pueden verse sometidas es relativamente muy bajo (con algunas excepciones, como es el caso de la madera petrificada, el polen y las esporas; Kemp, 1972; Hill y Macphail, 1983). Finalmente, resulta fundamental considerar, que el potencial de preservación varía enormemente entre los diferentes taxa de plantas, lo que constituye un gran sesgo dentro del registro fósil (Greenwood, 1991).

Las plantas fósiles por lo general se preservan principalmente en sedimentos clásticos y volcánico-clásticos, ya sea en forma de compresiones carbonosas e impresiones, como fusain o carbón y también como permineralizaciones

o petrificaciones (Schopf, 1975; Scott, 1990; Greenwood, 1991). Estos tipos de fosilización no son mutuamente excluyentes, por lo que un mismo ejemplar puede presentar intergradaciones entre dos o más de estos procesos.

En el registro fósil se pueden encontrar numerosos ejemplos de los diferentes tipos de preservación de plantas, los cuales pueden ir desde restos silicificados transportados hasta el hallazgo de comunidades *in situ* (Peters y Christophel, 1978; Greenwood *et al.*, 1990; Knoll, 1985).

Finalmente, los ambientes sedimentarios también representan un factor crucial para la preservación de los restos de plantas. Debido a que las paredes celulares de los tejidos se encuentran conformadas principalmente por celulosa, ésta por lo general sólo se preserva bajo condiciones anóxicas y ácidas. Dichas condiciones de preservación, usualmente sólo se encuentran en el fondo de los lagos, canales de ríos abandonados, pantanos y deltas. De esta manera, como se puede observar, el registro fósil de plantas es azaroso y se encuentra fuertemente sesgado hacia ambientes relacionados con este tipo de cuerpos de agua (Greenwood, 1991).

6.1. Preservación de los tejidos: Procesos de fosilización

6.1.1. Compresiones e impresiones carbonosas

La mayor parte de los macrorestos de plantas, se preservan en la forma de compresiones e impresiones (Figura 13). Las compresiones carbonosas se originan cuando los tejidos vegetales se compactan por el peso de los sedimentos y dan lugar a una fina película de carbón. El proceso de compactación provoca la pérdida de agua y gases (por ejemplo, dióxido de carbono y metano) a nivel intracelular, originando así la destrucción de rasgos anatómicos importantes; sin embargo, dicha destrucción varía de acuerdo con el grado de compactación de los restos. Ahora bien, conforme la temperatura y la presión

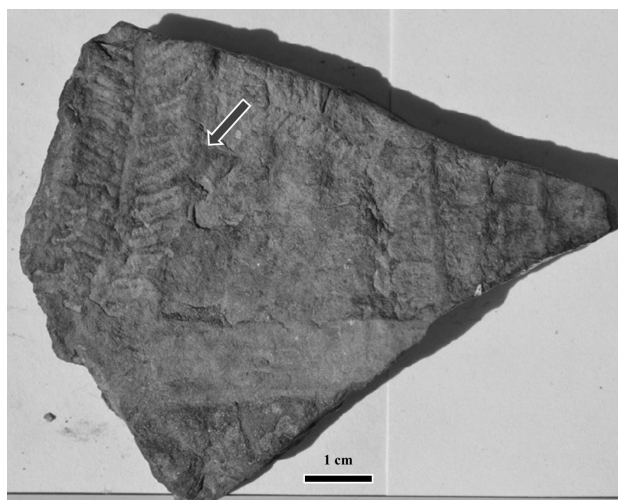


Figura 13. Preservación de restos de plantas a través de impresiones: helechos fósiles.

aumentan durante este proceso, el porcentaje de carbono se va incrementado, así como también el rango de materia orgánica presente y su resistencia al proceso de decaimiento; de esta manera, el carbono se preserva en la forma de una película, al ser el elemento más estable de los componentes celulares (Spicer, 1991).

Las impresiones de plantas por su parte, se forman cuando la roca en la que se encontraba la compresión carbonosa se intemperiza, provocando así la oxidación de la materia orgánica y dejando solamente su impresión. Ahora bien, la película mineral más común que se forma durante este proceso, es de óxido/hidróxido de hierro, la cual es producida por acción bacteriana. Dicha película a su vez, funciona como una limitante para la degradación de la materia vegetal por organismos fitófagos. Existen otro tipo de impresiones, las cuales se producen cuando los restos de plantas (especialmente las hojas) se depositan en sedimentos finos -como arcillas o cenizas volcánicas-, donde el material original se pierde, dejando impresiones (moldes) de alta resolución (Spicer, 1991).

6.1.2. Carbonización (*fusain-carbón*)

Este tipo de proceso se presenta principalmente en los tejidos vegetales leñosos, en los cuales las paredes celulares se transforman en carbón cuando se ven expuestos a temperaturas muy elevadas ocasionadas ya sea por incendios o cuando son enterrados dentro de flujos piroclásticos (Figura 14). Aunque existe una disminución de los tejidos entre un 20% y un 50% (dependiendo del tipo de pared celular y de la temperatura), este tipo de proceso permite la preservación de los tejidos en 3 dimensiones. Además de la madera, existen otro tipo de restos que pueden conservarse por carbonización, por ejemplo las hojas y las flores (Martin, 1999).

6.1.3. Permineralización

Las permineralizaciones y petrificaciones ocurren por el relleno y precipitación de minerales disueltos en solución, en los espacios intercelulares e intracelulares de los tejidos vegetales, provocando así una transformación química de los restos de plantas, con poco o nada de la materia orgánica original (Figura 15). La mineralización temprana de los tejidos, evita la compactación de los mismos y por lo tanto, permite la preservación de las plantas en tres dimensiones (3D).

Generalmente, la mineralización de los restos vegetales, es altamente dependiente del tipo de ambiente sedimentario y de la presencia de depósitos secundarios de sílice, carbonato o pirita (Schopf, 1975; Brack-Haynes, 1978; Scott, 1990).

6.1.3.1. Silificación.

Este proceso se presenta por lo general en terrenos volcánicos, en los cuales existen fluidos ricos en sílice que permean los espacios intercelulares e intracelulares de los tejidos vegetales, permitiendo su preservación con un alto



Figura 14. Preservación de restos de plantas por carbonización: (a) tronco fósil; (b) fusain. Formación San Juan Raya (Cretácico Inferior), cerca del poblado de Santa Ana Teloxtoc, Estado de Puebla, México.



Figura 15. Preservación de tejidos por permineralización: madera fósil encontrada en la Región Carbonífera de Sabinas, Coahuila, México. Formación Olmos, Cretácico Superior-Maastrichtiano (Foto cortesía de PASAC).

grado de detalle (por ejemplo, la flora de Rhynie Chert).

6.1.3.2. Mineralización por carbonatos

La mineralización por carbonatos, puede ocurrir tanto en ambientes marinos como continentales durante las etapas tempranas de la diagénesis. Con el inicio del decaimiento de los tejidos, la precipitación del carbonato de calcio se incrementa, por lo que éste tiende a formar núcleos alrededor de la materia orgánica (Raiswell, 1976). En los yacimientos de carbón, la formación de concreciones de carbonatos, ha recibido el nombre de “bolas de carbón” (Spicer, 1991).

6.1.3.3. Piritización

Este tipo de proceso es bastante común en el registro de plantas, principalmente en madera y semillas preservadas dentro de sedimentos marinos (Allison, 1988). Por lo general, la pirita se forma como bioproductos resultantes de la acción de bacterias sulfato-reductoras dentro de ambientes anóxicos (Allison, 1988).

7. Temporalidad de los yacimientos de plantas

De manera general, las plantas fósiles han sido consideradas como taxa que tienen la capacidad de proporcionar una de las mejores estimaciones sobre la temporalidad (Tabla 1; Burnham, 1993; Kowalewski, 1997). Esta resolución, es el resultado de la conjugación de varios factores, entre los que se encuentran: un tiempo de residencia corto de los restos en el sedimento (baja durabilidad); la producción estacional de los diferentes órganos que componen a las plantas (lo cual ayuda a restringir su cronología) y la presencia de climas cálidos y húmedos que aceleran el decaimiento de los restos y por consiguiente disminuyen su tiempo de residencia. Sin embargo, nunca se deberá perder de vista, que la dispersión y los potenciales de preservación de las diferentes partes de las plantas, son sumamente variables y por lo tanto afectarán las estimaciones en la temporalidad (Martin, 1999).

Aunado a lo anterior, la temporalidad de los yacimientos de plantas fósiles también dependerá de la tasa de sedimentación, la cual es altamente variable de acuerdo con el tipo de ambiente de depósito (Johnson, 1993). Inclusive, las acumulaciones de restos de plantas se pueden formar dentro de una gran gama de ambientes sedimentarios, los cuales poseen distintos potenciales para la evaluación de dicha temporalidad.

7.1. Yacimientos en sedimentos Volcaniclasticos

Este tipo de yacimientos poseen una temporalidad de 0-1 año y pueden registrar detalladamente vegetaciones previas al momento de la erupción (Burnham y Spicer, 1986; Gastaldo, 1992; Burnham, 1993).

7.2. Yacimientos en sistemas fluviales

Los sedimentos fluviales pueden ser capaces de preservar yacimientos de plantas de corta duración. Por ejemplo, las barras de punta (*point bars*) pueden contener acumulaciones de restos alóctonos (hojas, semillas, troncos) formadas en lapsos entre 1 y 3 años (Burnham, 1993). Lo anterior, puede deberse a la naturaleza altamente episódica de depósito que poseen dichas barras. De esta manera, los criterios que se utilizan para el reconocimiento de eventos individuales o de corta duración, incluyen la presencia de troncos con raíces finas unidas a ellos, ausencia de capas de sedimento entre los mismos y la presencia de materia orgánica orientada en el sedimento (Burnham, 1993; Martin, 1999).

7.3. Yacimientos en planicies de inundación

Las planicies de inundación representan una fuente bastante común para el hallazgo de yacimientos de plantas. En estas zonas, es posible llevar a cabo una estimación bastante detallada sobre la temporalidad de dichos yacimientos, incluso dentro de un rango anual. Por lo general, este tipo de depósitos se encuentran asociados con cinturones de meandros y pueden contener detritos transportados, así como también restos de la vegetación local. Ahora bien, debido a que estos depósitos son de índole episódica, los yacimientos de plantas pueden cambiar de un estrato a otro, por lo que la determinación de la resolución temporal es sumamente crítica y es necesario emplear diversos tipos de herramientas sedimentológicas para hacer una distinción entre estratos diferentes (por ejemplo, el reconocimiento de discontinuidades estratigráficas; Martin, 1999).

7.4. Yacimientos en pantanos y turberas

Los pantanos que se encuentran asociados con depósitos fluviales o de estuarios, representan excelentes sitios para la preservación de los restos de plantas, ya que se caracterizan por presentar una depositación rápida (Wnuk y Pfefferkorn, 1984; Burnham, 1993). Sin embargo, la estimación de la temporalidad en estos sitios resulta complicada debido a que la sedimentación es altamente episódica. Por otro lado, las turberas poseen las temporalidades más extensas de los yacimientos de plantas terrestres, debido a la baja tasa de decaimiento de la materia orgánica (Martin, 1999).

7.5. Yacimientos en lagos

Al igual que en el caso de las turberas, la formación de yacimientos de plantas fósiles presentes dentro de los sistemas lacustres es de extensa duración. Dichos yacimientos, se encuentran conformados, en general, por acumulaciones de restos de diferentes comunidades de plantas que habitaron las orillas de los lagos durante largos periodos de tiempo. Se ha observado, que aquellos lagos

que poseen en sus márgenes depósitos de alta energía, presentan temporalidades mucho más bajas en comparación con los de baja energía; lo anterior, se debe a que en el caso de los primeros, existe un depósito bastante rápido de las diferentes partes de las plantas, mientras que en los segundos el depósito de los restos es mucho más lento, por lo que pueden proporcionar una mejor estimación sobre la distribución de la fuente de la vegetación (Spicer y Wolfe, 1987; Martín, 1999).

7.6. Yacimientos en deltas

Por lo general, los yacimientos de plantas en sistemas deltaicos, están conformados por una serie de restos de plantas mezclados provenientes de diferentes hábitats (Burnham, 1993). De esta manera, dichos yacimientos poseen una naturaleza tanto local como regional. Por su parte, las bahías de interdistribución, aportan evidencias acerca de las floras regionales, mientras que los pantanos y los lóbulos deltaicos abandonados, tienden a preservar evidencias acerca de la vegetación local (Gastaldo *et al.*, 1987).

7.7. Yacimientos en estuarios

La diversidad de plantas en este ambiente sedimentario, es baja debido a la presencia de aguas salobres, las cuales generan un estrés hídrico y ambiental para este tipo de organismos (Burnham, 1993, Baird *et al.*, 1986; Gastaldo y Huc, 1992). Por lo general, los restos de plantas se encuentran altamente dispersos dentro de sedimentos de grano fino y las duraciones temporales son relativamente grandes debido a la acción de las mareas y a una lenta acumulación del sedimento.

8. Papel de los ambientes sedimentarios en la formación de los yacimientos de plantas

Los ambientes sedimentarios son superficies de la tierra que se caracterizan por presentar una combinación única de procesos físicos, químicos y biológicos. Dichos ambientes, presentan una variación tanto espacial como temporal, lo que genera una heterogeneidad expresada en la formación de diferentes tipos de facies sedimentarias, dentro de las cuales es posible llegar a reconocer distintos conjuntos característicos de plantas (Spicer, 1989; Fichter y Poché, 1993).

Las facies de depósitos de canal dentro de los ambientes fluviales, por lo general contienen grandes concentraciones homogéneas de detritos de plantas, así como también, troncos y semillas (Spicer, 1989; Spicer y Wolfe, 1987). Por el contrario, los yacimientos de plantas en los bordes de los canales son más diversos y heterogéneos, por lo que contienen una mejor representación de la flora local (Gastaldo, 1989; Gastaldo *et al.*, 1989).

Por otro lado, los depósitos de abanicos de desborde, contienen macrorestos que pueden preservarse *in situ*, especialmente en áreas pantanosas (por ejemplo las raíces y bases de árboles), aunque también pueden estar mezclados con vegetación alóctona, la cual es transportada por el cauce del río (Gastaldo *et al.*, 1989; Spicer, 1989).

Los sedimentos de las planicies de inundación, generalmente contienen restos de plantas pobremente preservados, ya que la presencia de interfluvios provoca que el material sea frecuentemente oxidado y tienda a destruirse (Scheihing y Pfefferkorn, 1984). Sin embargo, en los estanques con forma de herradura (*oxbows*), debido a que éstos poseen una sedimentación de aguas tranquilas, se pueden llegar a formar yacimientos favorables para la preservación de restos autóctonos sumamente frágiles. Inclusive, en este tipo de estanques, se ha llegado a registrar la sucesión de facies de canal en facies lacustres (Martín, 1999).

En los ambientes lacustres existen diferentes factores que afectan la preservación de las plantas: la energía del ambiente, la tasa de sedimentación, la cantidad de nutrientes, el porcentaje de oxígeno disuelto en el agua, entre otros. Aquellos lagos que presentan una energía ambiental baja, los restos autóctonos de plantas se concentran en los sedimentos del fondo y debido a la presencia de una tasa de sedimentación baja, dichos restos se encuentran sujetos a una mayor degradación biológica; por el contrario, los materiales alóctonos tienden a depositarse en las partes superiores del lago y se caracterizan por presentar una forma angulada producto de la degradación mecánica (Spicer, 1989).

9. Conclusiones

La naturaleza intrínseca de las plantas en conjunto con la discontinuidad espacial de los ambientes sedimentarios, su temporalidad y la variabilidad de los factores físicos y químicos presentes durante la etapa de diagénesis, proveen una compleja interacción de procesos, los cuales resultan vitales para el entendimiento e interpretación de su registro fósil.

Los distintos órganos que conforman a estos organismos, poseen diferentes potenciales de preservación, los cuales indirectamente influirán en el tipo de yacimiento fosilífero que se forme (autóctono vs. alóctono). Ahora bien, dichos potenciales dependerán tanto de la composición química de los restos vegetales, así como también de una serie de factores físicos, químicos y biológicos presentes en los diferentes ambientes de depósito.

De manera general, se ha considerado a las plantas fósiles como excelentes indicadores temporales debido a que poseen una producción estacional de diferentes órganos y presentan un tiempo de residencia corto en el sedimento (baja durabilidad), lo que a su vez, restringe su cronología. Sin embargo, no se debe perder de vista que la

dispersión de los restos dentro de los diferentes ambientes sedimentarios y sus distintos potenciales de preservación, son factores cruciales en el cálculo de las estimaciones en la temporalidad.

Agradecimientos

Las autoras desean agradecer al Dr. Sergio Cevallos Ferriz y a la Dra. Laura Calvillo Canadell por invitarnos a participar en esta publicación especial. También, queremos agradecer a la M. en C. Esperanza Torres Rodríguez, a la Ingeniera Bethania Palacios y a la Asociación de Paleontólogos Aficionados de Sabinas, Coahuila (PASAC), por permitirnos utilizar parte de su material fotográfico.

Referencias

- Allison, P.A., 1988, Taphonomy of the Eocene London Clay biota: *Palaeontology*, 31, 1079-1100.
- Allison, P.A., Briggs, D.E.G., 1991, Taphonomy of nonmineralized tissues, *en* Allison, P.A., Briggs, D.E.G. (eds.), *Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record*: Plenum Press, Nueva York, 25-70.
- Ambrose, G.J., Callen, E.A., Flint, R.B., Lange, R.T., 1979, Eucalyptus fruits in stratigraphic context in Australia: *Nature*, 280(5721), 387-389.
- Baird, G.C., Sroka, S.D., Shabica, C.W., Kuecher, G.J., 1986, Taphonomy of Middle Pennsylvanian Mazon Creek area fossil localities, northeast Illinois: Significance of exceptional fossil preservation in syngenetic concretions: *Palaios*, 1, 271-285.
- Burnham, R.J., 1993, Time resolution in terrestrial macrofloras: Guidelines from modern accumulations, *en* Kidwell, S.M., Behrensmeyer, A.K. (eds.), *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*: Paleontological Society Short Courses in Paleontology, 6, 57-78.
- Burnham, R.J., Spicer, R.A., 1986, Forest litter preserved by volcanic activity at El Chichón, Mexico: A potentially accurate record of the pre-eruption vegetation: *Palaios*, 1, 158-161.
- Behrensmeyer, A.K., Hook, R.W., 1991, Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes, *en* Allison, P.A., Briggs, D.E.G. (eds.), *Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record*: Nueva York, Plenum Press, 15-180.
- Brack-Haynes, S.D., 1978, On the megagametophytes of two lepidodendracean cones: *Botanical Gazette*, 139, 140-146.
- Christophel, D.C., Greenwood, D.R., 1987, A megafossil flora from the Eocene of Golden Grove, South Australia: *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 111(3), 155-162.
- Coffin, H.G., 1983, Erect floating stumps in Spirit Lake Washington: *Geology*, 11, 298-299.
- Collinson, M.E., 1983, Accumulations of fruits and seeds in three small sedimentary environments in southern England and their palaeoecological implications: *Annals of Botany*, 52, 583-592.
- Collinson, J.D., 1986, Alluvial sediments, *en* Reading, H.G. (ed.), *Sedimentary environments and facies*: Oxford, Blackwell Scientific Publications, 20-62.
- De Vries, H., Bredemeijer, G., Heinen, W., 1967, Decay of cutin and cuticular compounds by soil microorganisms in their natural environment: *Acta Botánica*, 16, 102-110.
- Efremov, I.A., 1940, Taphonomy: a new branch of paleontology: *The Pan-American Geologist*, 74, 81-93.
- Ferguson, D.K., 1985, The origin of leaf-assemblages – new light on an old problem: *Review of Palaeobotany and Palynology*, 46, 117-188.
- Fichter, L.S., Poché, D.J., 1993, Ancient environments and the interpretation of geologic history: Nueva York, Macmillan Publishing Company, 269 p.
- Flores, R.M., 1981, Coal deposition in fluvial palaeoenvironments of the Paleocene Tongue River Member of the Fort Union Formation, Powder River area, Wyoming and Montana, *en* Ethridge, F.G., Flores, R.M. (eds.), *Modern and ancient nonmarine depositional environments*, Special Publication of the Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, 31, 169-190.
- Gastaldo, R.A., 1986, Implications on the paleoecology of autochthonous Carboniferous lycopods in clastic sedimentary environments: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 53, 191-212.
- Gastaldo, R.A., 1988, *Conspectus of phytotaphonomy*, *en* Dimichelle, W.A., Wing, S.L. (eds.), *Methods and applications of plant palaeoecology*, Paleontological Society Special Publication, 3, 14-28.
- Gastaldo, R.A., 1992, Taphonomic considerations for plant evolutionary investigations: *Palaeobotanist*, 41, 211-223.
- Gastaldo, R.A., 1989, Preliminary observations on phytotaphonomic assemblages in a subtropical/temperate Holocene bayhead delta: Mobile Delta, Gulf Coastal Plain, Alabama: *Review of Palaeobotany and Palynology*, 58, 61-83.
- Gastaldo, R.A., Bearce, S.C., Degges, C.W., Hunt, R.J., Peebles, M.W., Violette, D.L., 1989, Biostratigraphy of a Holocene oxbow lake: a backswamp to mid-channel transect: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 58, 47-59.
- Gastaldo, R.A., Douglass, D.P., McCarroll, S.M., 1987, Origin, characteristics and provenance of plant macrodetritus in a Holocene crevasse splay, Mobile delta, Alabama: *Palaios*, 2, 229-240.
- Gastaldo, R.A., Huc, A.Y., 1992, Sediment facies, depositional environments and distribution of phytoclasts in the Recent Mahakam River Delta, Kalimantan, Indonesia: *Palaios*, 7, 574-590.
- Greenwood, D.R., 1991, The taphonomy of plants macrofossils, *en* S.K., Donovan (ed.), *The processes of fossilization*: Londres, Belhaven Press, 141-169.
- Greenwood, D.R., Callen, R.A., Alley, N.F., 1990, Tertiary macrofloras and Tertiary stratigraphy of Poole Creek palaeochannel, Lake Eyre Basin (resumen), *en* 10th Australian Geological Congress: Hobart, Australia, Abstracts volume, 69.
- Hill, R.S., MacPhail, M.K., 1983, Reconstruction of the Oligocene vegetation at Pioneer, northeast Tasmania: *Alcheringa*, 7, 281-299.
- Johnson, K.R., 1993, Time resolution and the study of Late Cretaceous and early Tertiary megafloras, *en* Kidwell S.M., Behrensmeyer, A.K. (eds.), *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*: Paleontological Society, Short Courses in Paleontology, 6, 210-227.
- Kemp, E.M., 1972, Reworked palynomorphs from the west Ice Shelf area, east Antarctica, and their possible geological and palaeoclimatological significance: *Marine Geology*, 13, 145-157.
- Knoll, A., 1985, Exceptional preservation of photosynthetic organisms in silicified carbonates and silicified peats, *en* Whittington, H.B., Morris, S.C. (eds.), *Extraordinary fossil biotas: Their ecological and evolutionary significance*: Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B311, 111-122.
- Kowalewski, M., 1997, The reciprocal taphonomic model: *Lethaia*, 30, 86-88.
- Lozano-García, S., Torres-Rodríguez, E., Ortega, B., Vázquez, G., Caballero, M., 2013, Ecosystem response to climate and disturbances in western central Mexico during late Pleistocene and Holocene: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 370, 184-195.
- Martin, R.E., 1999, *Taphonomy: A process approach*: Cambridge, Cambridge University Press, *Paleobiology Series* 4, 27-152 y 186-227.
- Moore, P.D., 1989, The ecology of peat-forming processes: a review, *en* Lyons, P.C., Alpern, B. (eds.), *Peat and coal: Origin, facies and depositional models*: *International Journal of Coal Geology*, 12, 89-103.
- Peters, M.D., Christophel, D.C., 1978, *Austrosequoia wintonensis*, a new taxodiaceous cone from Queensland, Australia: *Canadian Journal of Botany*, 56, 3119-3128.
- Raiswell, R., 1976, The Growth of Cambrian and Liassic concretions: *Sedimentology*, 17, 147-171.

- Rex, G., 1985, A laboratory flume investigation of the formation of fossil stem fills: *Sedimentology*, 32, 245-255.
- Scheiing, M.H., Pfefferkorn, H.W., 1984, The taphonomy of land plants in the Orinoco Delta: a model for the incorporation of plant parts in clastic sediments of Late Carboniferous age of Euramerica: *Review of Palaeobotany and Palynology*, 41, 205-240.
- Schopf, J.M., 1975, Modes of fossil preservation: *Review of Palaeobotany and Palynology*, 20, 27-53.
- Scott, A.C., 1990, Anatomical preservation of plants, *en* Briggs, D.E.G., Crowther, P.R. (eds.), *Palaeobiology: A synthesis*: Oxford, Blackwell Scientific, 266-270.
- Spicer, R.A., 1981, The sorting and deposition of allochthonous plant material in a modern environment at Silwood Lake, Silwood Park, Berkshire, England: *US Geological Survey Professional Paper*, 1143, 1-77.
- Spicer, R.A., 1989, The formation and interpretation of plant fossil assemblages: *Advances in Botanical Research*, 16, 96-191.
- Spicer, R.A., 1991, Plant Taphonomic Processes, *en* Allison, P.A., Briggs, D.E.G. (eds.), *Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record*: Nueva York, Londres, Plenum Press, *Topics in Geobiology*, 9, 71-113.
- Spicer, R.A., Wolfe, J.A., 1987, Plant taphonomy of late Holocene deposits in Trinity (Clair Engle) Lake, northern California: *Paleobiology*, 13, 227-245.
- Thomas, B.A., 1990, Rules of nomenclature: disarticulated plant fossils, *en* Briggs, D.E.G., Crowther, P.R. (eds.), *Palaeobiology: A synthesis*: Oxford, Blackell Scientific, 421-423.
- Thomas, B.A., Spicer, R.A., 1987, The evolution and palaeobiology of land plants: *Londres, Croom Helm*, 1-309.
- Torres-Rodríguez, E., Lozano-García, S., Figueroa-Rangel, B.L., Ortega-Guerrero, B., Vázquez, G., 2012, Cambio ambiental y respuestas de la vegetación de los últimos 17,000 años en el centro de México: El registro del lago de Zirahuén: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29, 764-778.
- Wing, S.L., 1984, Relation of paleovegetation to geometry and ciclicity of some fluvial carbonaceous deposits: *Journal of Sedimentary Petrology*, 54, 52-66.
- Wing, S.L., 1988, Depositional environments of plant bearing sediments, *en* DiMichelle, W.A., Wing, S.L. (eds.), *Methods and applications of plant paleoecology*: *Paleontological Society Special Publication*, 3, 1-11.
- Wnuk, C., Pfefferkorn, H.W., 1984, The life-habits and paleoecology of Middle Pennsylvanian medullosan pteridosperms based on an in situ assemblage from the Bernice Basin (Sullivan County, Pennsylvania, USA): *Review of Palaeobotany and Palynology*, 41, 329-351.
- Wolfe, J.A., 1979, Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia: *US Geological Survey Professional Paper*, 1106, 1-37.

Manuscrito recibido: Febrero 11, 2013.

Manuscrito corregido recibido: Abril 15, 2013.

Manuscrito aceptado: Junio 10, 2013.