

AMMONITES, CLINOS TAFONÓMICOS Y AMBIENTES SEDIMENTARIOS

Sixto FERNÁNDEZ-LÓPEZ

Depto. y UEI de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas (UCM), e Instituto de Geología Económica (CSIC-UCM). 28040-Madrid.

Fernández-López, S. 1997. Ammonites, clinos tafonómicos y ambientes sedimentarios. [Ammonites, taphonomic clines and sedimentary environments]. *Revista Española de Paleontología*, **12** (1), 102-128. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

The preservation state and the distribution of the recorded associations of ammonites allow to interpret the sedimentary environments of the Mesozoic epicontinental platforms. However, neither the abundance nor the concentration of ammonite shells in the sediments of the epicontinental platforms can be used as a proportional bathymetric indicator to the depth of the sedimentary environment. During the reelaboration processes in inter- to supratidal environments, ammonite shells could be submitted to several successive phases of sedimentary infilling and early cementation separated by phases of dissolution. These processes would lead to the development of concretionary internal moulds devoid of septa. Half-ammonites and half-concretions had to undergo early fossilization phases in confined environments, near the water/sediment interface, but half-concretions require carbonate supply and do not represent undersaturated environments or deep waters. Condensed associations formed in deep environments of distal platform can be distinguished from those developed in shallow platforms on the basis of several taphonomic features displayed by preserved elements and taphonic populations that compose them, although both are included in condensed sections.

Key words: Taphonomy, fossilization, taphonomic condensation, taphonomic reelaboration, carbonate platforms, intertidal environments, half-ammonites.

RESUMEN

El estado de conservación y la distribución de las asociaciones registradas de ammonites permiten interpretar los ambientes sedimentarios de las plataformas epicontinentales mesozoicas. Sin embargo, la abundancia o la concentración de conchas de ammonites en los sedimentos de las plataformas epicontinentales no puede ser utilizada como un indicador batimétrico directamente proporcional a la profundidad del ambiente sedimentario. Durante los procesos de reelaboración en ambientes inter- a supramareales, las conchas de ammonites pudieron ser sometidas a varias fases sucesivas de relleno sedimentario y cementación temprana, separadas por fases de disolución, y se formaron moldes internos concrecionales desprovistos de septos. Los hemiammonites y las hemiconcreciones debieron de tener las primeras fases fosildiagenéticas en ambientes confinados, cerca de la interfase agua/sedimento, pero la formación de hemiconcreciones requiere el suministro de carbonatos y no representa ambientes subsaturados o de aguas profundas. Las asociaciones condensadas formadas en ambientes distales de plataforma pueden ser distinguidas de las de plataforma proximal teniendo en cuenta algunas propiedades de los elementos y las poblaciones tafónicas que las componen, aunque ambas se encuentran en secciones condensadas.

Palabras clave: Tafonomía, fosilización, condensación tafonómica, reelaboración tafonómica, plataformas carbonáticas, ambientes intermareales, hemiammonites.

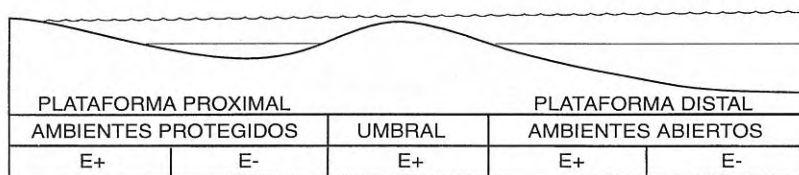
INTRODUCCIÓN

La importancia cronológica de los ammonites para estimar la antigüedad de las rocas mesozoicas es conocida desde el siglo pasado, pero solo una escasa proporción de las publicaciones sobre ammonites hacen referencia a la utilidad de estos fósiles como indicadores paleoecológicos, de facies o de paleoambientes (cf. Scott,

1940; Arkell *et al.*, 1957; Kauffman, 1967; Ziegler, 1967, 1981; Bayer, 1970; Geyer, 1971; Sturani, 1971; Wendt, 1971; Hallam, 1975; Mutvei, 1975; Kennedy y Cobban, 1976; Lehmann, 1976; Tanabe, 1979; Enay, 1980; Tintant *et al.*, 1982; Bayer y McGhee, 1985; Elmi, 1985, 1990; Hewitt y Westermann, 1987; Dommerges y Marchand, 1988; Morton, 1988; Thierry, 1988; Batt, 1989; Mignot y Elmi, 1990; Westermann, 1990, 1993,

AMBIENTES SEDIMENTARIOS

50 km



MECANISMOS DE ALTERACIÓN TAFONÓMICA y resultados:

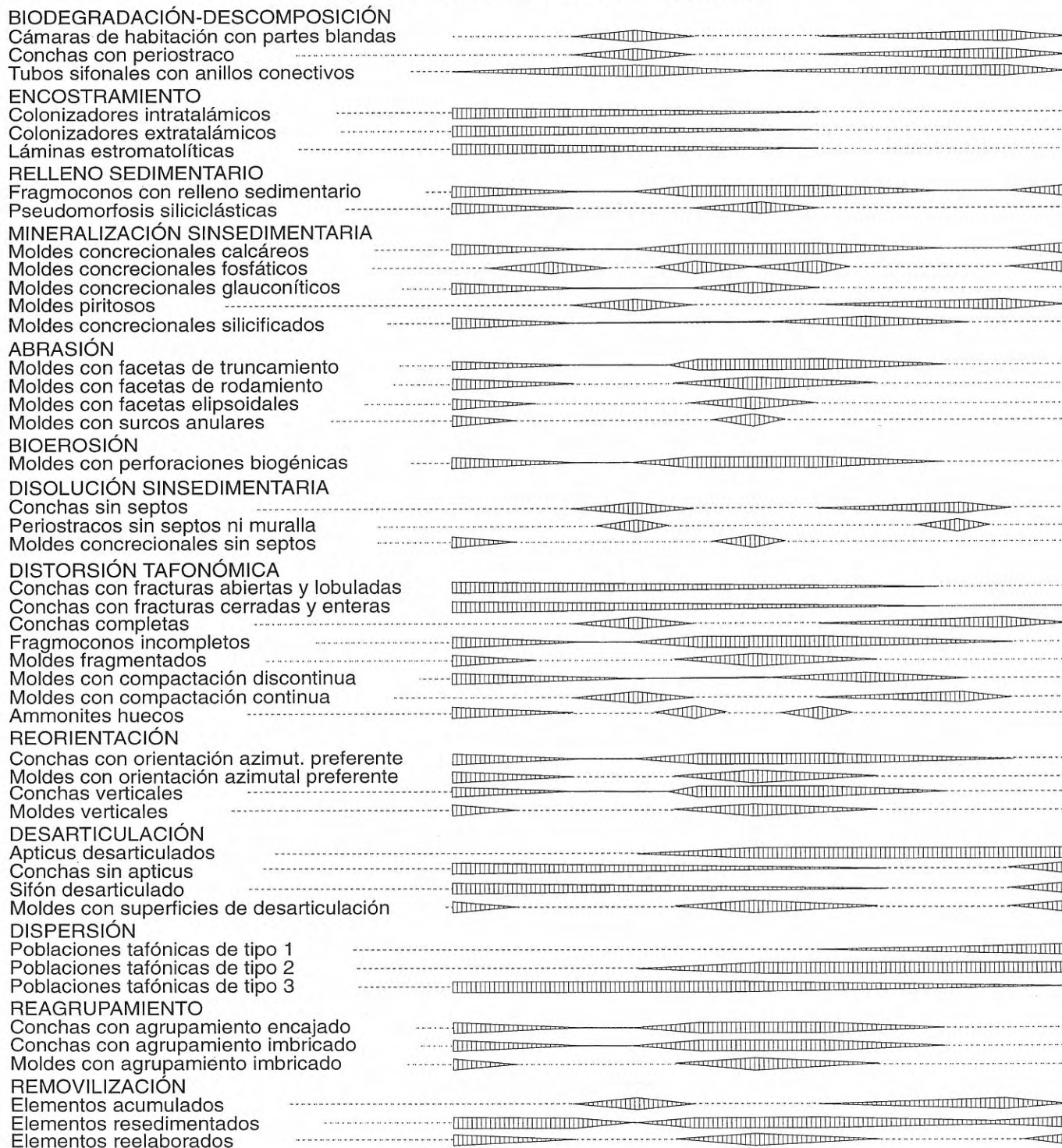


Figura 1. Clinotafonómicos desarrollados en las asociaciones registradas de ammonites a lo largo de una plataforma epicontinental somera, teniendo en cuenta principalmente datos procedentes del Jurásico Medio de la Cuenca Ibérica.

1996; Olóriz *et al.*, 1991, 1995a, b, 1996; Cecca, 1992; Marchand, 1992; Wang y Westermann, 1993; Reboulet, 1995). La presencia de restos de ammonites en los sedimentos de las plataformas epicontinentales suele ser utilizada para identificar ambientes marinos abiertos, de salinidad normal, por ser restos de organismos estenohalinos. Algunos geólogos interpretan incluso las variaciones en la abundancia o la concentración de conchas de ammonites de los sedimentos de plataforma como directamente proporcionales a las variaciones en la profundidad del fondo marino (cf. Benke, 1981; Mensink y Mertmann, 1984; Norris y Hallam, 1995). Sin embargo, estas interpretaciones no tienen en cuenta los efectos de la deriva necroplanctónica, presuponen la autoctonía tafonómica de los ammonites y consideran que los cambios relativos del nivel del mar, los cambios del potencial de acomodación de los sedimentos o las distintas tasas de sedimentación que han influido en la organización de los sistemas biosedimentarios no han afectado a los sistemas tafonómicos.

El objetivo principal del presente trabajo es mostrar que el estado de conservación y la distribución de las asociaciones registradas de ammonites permiten interpretar los ambientes sedimentarios de las plataformas epicontinentales mesozoicas en los que se han formado.

AMMONITES, MECANISMOS DE ALTERACIÓN TAFONÓMICA Y CLINOS TAFONÓMICOS

Las variaciones geográficas de las condiciones paleoambientales han causado variaciones geográficas en el estado de conservación de los fósiles, y han dado lugar a gradientes tafonómicos. Sin embargo, los gradientes tafonómicos del registro fósil pueden ser el resultado de variaciones en la composición, la estructura y el comportamiento de los elementos conservados. Los gradientes tafonómicos son el resultado no solo de las variaciones en las condiciones paleoambientales sino también de las diferencias entre las distintas entidades conservadas. Para interpretar gradientes paleoambientales a partir de datos tafonómicos, en vez de gradientes tafonómicos, es preferible tener en cuenta clinos tafonómicos, es decir, las variaciones espaciales en el estado de conservación de los fósiles del mismo grupo tafonómico, del mismo tafón, o de grupos tafonómicos filéticamente relacionados (Fernández-López, 1995; Fernández-López y Meléndez, 1995b).

Los restos de ammonites, por su amplia distribución geográfica y su frecuencia relativamente alta, constituyen uno de los grupos tafonómicos más adecuados para evidenciar clinos tafonómicos y para interpretar gradientes paleoambientales en los sedimentos de las plataformas epicontinentales mesozoicas (Fig. 1). Entre los distintos mecanismos de alteración tafonómica por los cuales los restos de ammonites han experimentado modificaciones en su composición, estructura y/o ubicación espacio-temporal en las plataformas epicontinentales cabe distinguir los siguientes:

biodegradación-descomposición, encostramiento, relleno sedimentario, mineralización sinsedimentaria (más concretamente, los procesos de concreción, cementación de cavidades y neomorfismo), abrasión, bioerosión, disolución, distorsión tafonómica y los distintos procesos de necrocinesis (reorientación, desarticulación, dispersión, reagrupamiento y removilización o remoción) que serán tratados a continuación.

Biodegradación-descomposición

Las partes blandas, el periostraco, los anillos conectivos del sifón y la trama protídica de las conchas de los ammonites presentaron respectivamente valores crecientes de resistencia frente a la biodegradación-descomposición (cf. Andalib, 1972; Bayer, 1975; Lehmann, 1976; Müller, 1979; Birkelund, 1981; Westermann, 1982; Hagdorn y Mundlos, 1983; Hewitt y Westermann, 1983; Checa, 1994; Seilacher y Labarbera, 1995; Maeda y Seilacher, 1996). En las aguas marinas oxigenadas, todos estos componentes orgánicos de los restos de ammonites pudieron ser metabolizados y destruidos antes de iniciarse el enterramiento de las conchas. En cambio, la escasez o la ausencia de oxígeno (en ambientes anóxicos o en materiales de escasa permeabilidad como los lodos arcillosos) debió retardar los procesos de biodegradación-descomposición. Se conocen ejemplares de ammonites que debieron de tener partes blandas en la cámara de habitación, periostraco y anillos conectivos cuando fueron enterrados en ambientes anóxicos o disóxicos (Fig. 2). Los ejemplares que tenían partes blandas cuando fueron enterrados no suelen presentar relleno sedimentario en las porciones más internas de la cámara de habitación. Durante la biodegradación-descomposición de las partes blandas, el relleno sedimentario parcial de las porciones más externas de la cámara de habitación, en muchos casos fue consolidado con cemento fosfático cuando los ejemplares se encontraban todavía cerca de la interfase agua/sedimento.

Por otra parte, tanto el grado de bioturbación como la actividad microbiana disminuyen rápidamente al aumentar la profundidad de enterramiento, al mismo tiempo que el Eh pasa a tener valores menores y aumenta el pH (Allison y Briggs, 1991). El mantenimiento de la materia orgánica, y la probabilidad de enterramiento, de los restos de ammonites también depende de la tasa de sedimentación y de la tasa de acumulación de sedimentos o velocidad de sedimentación (*rate of sedimentation vs. rate of accumulation* en Gómez y Fernández-López, 1994). La disminución en la tasa de sedimentación y la formación de secciones condensadas representa un aumento en la proporción de lagunas del registro estratigráfico, en tanto que la disminución en la tasa de acumulación de sedimentos (también llamada velocidad de sedimentación) y la formación de sedimentos condensados representa una disminución de la cantidad neta de sedimentos. Durante el desarrollo de las secuencias de somerización o de las parasecuencias características de las plataformas epicontinentales carbonáticas disminuyen los valores de la tasa de

sedimentación, al aumentar la proporción de intervalos sin registro estratigráfico desde la base hacia el techo de dichas secuencias (Fernández-López y Gómez, 1991; Gómez y Fernández-López, 1994). Los valores mínimos de velocidad de sedimentación o tasa de acumulación de sedimentos de las plataformas carbonáticas, asociados a valores mínimos de tasa de sedimentación, es decir, los sedimentos condensados que constituyen secciones condensadas, se producen en las áreas más distales y profundas durante los máximos transgresivos (Gómez y Fernández-López, 1992, 1994). Los incrementos en la tasa de sedimentación o en la tasa de acumulación de sedimentos debieron aumentar la probabilidad de enterramiento de los restos de ammonites y fueron favorables para el mantenimiento de estos componentes orgánicos de los restos de ammonites, al disminuir la duración de los procesos de alteración bioestratinómica y en particular los procesos de biodegradación-descomposición aerobia.

En resumen, las conchas de ammonites que mantenían partes blandas en la cámara de habitación y el periostraco, durante la diagénesis temprana, debieron ser más frecuentes en los ambientes menos oxigenados (por estar más protegidos o ser más profundos) así como en los de mayor tasa de sedimentación o en los de mayor tasa de acumulación de sedimentos.

Encostramiento

Las conchas y los moldes internos concrecionales de ammonites pudieron ser recubiertos con nuevos materiales antes de ser definitivamente enterrados. Se conocen velos microbianos y láminas estromatolíticas calcáreas, ferruginosas y/o fosfáticas desarrolladas como envueltas de espesor milimétrico o costras superficiales, tanto de moldes internos como de conchas de ammonites (Gatrall *et al.*, 1971; Keupp, 1977; Fernández-López, 1980, 1985a, 1995; Soudry y Lewy, 1990; Gygi, 1992; Martín-Algarra y Vera, 1994; Vera y Martín-Algarra, 1994).

Los restos esqueléticos de algunos organismos cementantes o incrustantes que colonizaron las conchas y los moldes internos también contribuyeron al desarrollo de encostraduras. Entre los organismos cementantes más frecuentes se encuentran algas calcáreas, hongos, foraminíferos, serpúlidos, briozoos, esponjas, braquiópodos y lamelibranquios. Uno de los problemas que suelen plantear estos encostramientos es averiguar si fueron producidos por epizoarios durante la vida del ammonite o bien se trata de organismos cementantes que colonizaron la concha durante la fase de necrocinesis o cuando ésta se encontraba en el fondo marino. También es importante identificar si los encostramientos se desarrollaron sobre conchas y/o moldes concrecionales durante procesos de reelaboración. La colonización del interior de la cámara de habitación durante la vida del cefalópodo ha sido observada en algunos *Nautilus* actuales (Reyment, 1970; Landman *et al.*, 1987); sin embargo, los procesos de este tipo parecen ser menos frecuentes en los ammonites y suelen estar asociados a señales de regeneración de la capa de nácar (Bayer, 1970;

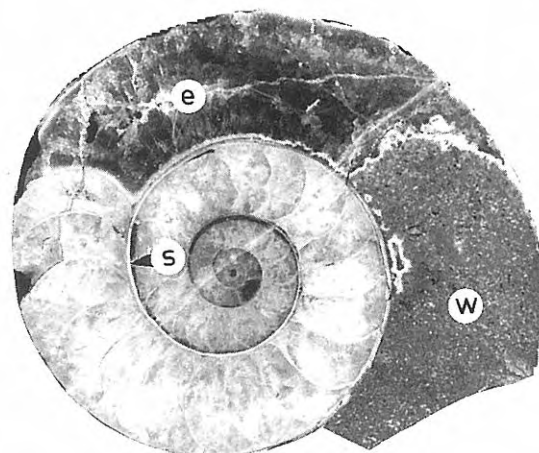


Figura 2. Sección pulida de un ejemplar de *Coroniceras*. Sinemuriense (Jurásico Inferior). Lyme Regis, Dorset (Inglaterra; coll. SFL). El tubo sifonal está articulado (s) y la cámara de habitación sólo parcialmente rellena por sedimento (w). Las porciones más internas de la cámara de habitación, que en la actualidad están ocupadas por calcita esparítica (e), debieron estar ocupadas por partes blandas durante la fase de relleno sedimentario. x1.

Keupp, 1984). Los encostramientos microbianos o estromatolíticos que se observan en el interior de algunas conchas de ammonoideos, así como los restos esqueléticos de otros colonizadores intratalámicos suelen ser interpretados como evidencias de colonización posmortal (Kaiser y Voigt, 1983; Tintant, 1984; Mapes *et al.*, 1986). Los colonizadores extratalámicos, que se sitúan en la superficie externa de la concha, son más frecuentes que los intratalámicos (Linck, 1956; Seilacher *et al.*, 1985; Gall *et al.*, 1985; Henderson y McNamara, 1985; Fernández-López, 1987; Kase *et al.*, 1994, 1995; Márquez Aliaga y Martínez, 1994). Algunos de estos colonizadores extratalámicos han sido interpretados como epizoarios (Schindewolf, 1934; Seilacher, 1960, 1982a, b; Merkt, 1966; Meischner, 1968; Heptonstall, 1970; Tanabe, 1983; Torrens, 1986; Wignall y Simms, 1990; Wignall y Pickering, 1993; Wignall, 1994) y otros como epilotos (Cope, 1968; Riccardi, 1980; Kauffman, 1981; Fernández-López, 1985a, 1995; Donovan, 1989; Fernández-López *et al.*, 1996).

El desarrollo alcanzado por estos organismos colonizadores, así como su frecuencia y diversidad taxonómica, son directamente proporcionales a la duración de los procesos de alteración tafonómica de las conchas ocurridos antes del enterramiento final. Las señales de encostramiento son frecuentes en los restos de ammonites que se encuentran en facies someras de plataforma; en cambio, son más escasas o están ausentes en las facies de plataforma profunda, incluso cuando se trata de elementos reelaborados. Teniendo en cuenta la escasez de restos de organismos cementantes sobre las conchas de ammonites que se encuentran en las secuencias dilatadas, el enterramiento rápido de las



Figura 3. Ejemplar reelaborado de *Ptychophylloceras*. Calloviense (Jurásico Medio). Moscardón (Teruel; coll. GM, M166/17). El molde interno presenta un canal sinuoso de relleno en la región externa de la cámara de habitación (c), formado por corrientes hidráulicas aspiradas, y una faceta elipsoidal de desgaste en el flanco derecho (e), debida a posteriores procesos de reelaboración. El canal de relleno presenta bordes agudos y prominentes, es estrecho y profundo, e incluso tiene menor anchura en algunas de las porciones más superficiales del molde interno. En cambio, la faceta de desgaste presenta bordes redondeados, y sus valores de anchura superficial son mayores que sus valores de profundidad. x1.

conchas debió retardar e incluso impedir el desarrollo de colonizadores intra- o extratalámicos, aunque estuvieran desprovistas de partes blandas (Fernández-López, 1983, 1987; Fernández-López *et al.*, 1996).

Relleno sedimentario

Las cavidades de las conchas de ammonites pudieron ser rellenadas con partículas sedimentarias, antes de ser definitivamente enterradas o después del enterramiento. Por lo general, el relleno sedimentario de dichas cavidades fue introducido por corrientes hidráulicas aspiradas (Seilacher, 1963, 1966, 1968, 1971, 1973; Mundlos, 1970; Düringer, 1982; Schumann y Schumann, 1995). Para que se generen corrientes hidráulicas aspiradas en el interior de las conchas es necesario que las cavidades estén comunicadas con el exterior por alguna abertura y que en sus proximidades haya un régimen turbulento. La pérdida de las partes blandas y la desarticulación del tubo sifonal favorecieron estos procesos de relleno sedimentario. Una de las evidencias más claras de la actuación de corrientes hidráulicas aspiradas, desde la cámara de habitación hacia las cámaras más apicales y a través de los cuellos septales, es la presencia de un canal sinuoso en la superficie de algunos moldes internos, que pasa a través de los cuellos septales o conecta el último cuello septal con la abertura de la cámara de habitación (Fig. 3). El material transportado por las corrientes hidráulicas hacia el interior de las cavidades es un depósito de carga y

partículas en suspensión; por tanto, en estos procesos de relleno también influyen otros factores, como el tamaño de las partículas sedimentarias disponibles en el ambiente externo y la tasa de acumulación de sedimentos. En particular, la probabilidad de relleno sedimentario de las conchas será inversamente proporcional a la tasa de acumulación de sedimentos y a la tasa de sedimentación. Los depósitos formados por eventos de elevada turbulencia y de alta tasa de acumulación de sedimentos, como las tempestitas, en ambientes de baja tasa de sedimentación, a menudo contienen *ammonites huecos*, en los que el relleno sedimentario solo ocupó parte de la cámara de habitación y el fragmocono permaneció vacío, pero los procesos de cementación temprana favorecieron que las cavidades no rellenadas mantuvieran su volumen y forma hasta la actualidad (Fig. 4; Fernández-López y Suárez Vega, 1980). Los fragmoconos con relleno sedimentario son más frecuentes en los ambientes con regímenes turbulentos pero de baja tasa de acumulación de sedimentos y de baja tasa de sedimentación (Hollmann, 1968; Henderson y McNamara, 1985). La estabilidad mecánica de los elementos conservados, su orientación e inclinación, así como la posición y el tamaño de las aberturas de las cavidades que presentan son otros factores que influyen también en los procesos de relleno sedimentario antes y durante el enterramiento.

La introducción de partículas sedimentarias por corrientes hidráulicas aspiradas no fue el único mecanismo de relleno sedimentario que dio lugar a la

formación de moldes internos de las conchas de ammonites. Teniendo en cuenta la presencia de clastos de tamaño centimétrico y de estructuras de bioturbación en algunos moldes internos de ammonites, la introducción de partículas sedimentarias en el interior de las conchas también debió de ocurrir por infiltración gravitatoria y bioturbación, antes y después del enterramiento (Fig. 5).

Si la concha es disuelta después del enterramiento, o después de su replicación por encostramiento, la cavidad resultante puede ser rellenada con nuevas sustancias y se puede formar una réplica que presenta en su superficie la ornamentación del resto organógeno previamente destruido (Schlager, 1974; Fernández-López y Gómez, 1990c). Por este mecanismo de disolución y relleno sedimentario se han generado réplicas de las conchas de ammonites previamente enterradas, llamadas *pseudomorfofisis siliciclásticas*, durante fases de exposición subaérea en la Cuenca Ibérica.

Mineralización sinsedimentaria

La migración de fluidos y la difusión de sustancias durante la fosildiagénesis temprana posibilitan diversos cambios en la composición química y/o mineralógica de los restos de ammonites. Estos cambios tafonómicos pueden ser por adición de nuevos componentes minerales a los restos (por procesos de concreción y cementación de cavidades) o por sustitución de los minerales existentes en ellos (por procesos de neomorfismo). En general, la mineralización de los restos de ammonites aumentó su resistencia física; sin embargo, también resultaron modificadas otras propiedades, como son la composición química y/o mineralógica, la textura y la estructura, e incluso la forma y el tamaño de algunos elementos conservados.

Concreción

La formación de nuevos minerales entre las partículas sedimentarias que rellenan o engloban los elementos conservados da lugar a moldes concrecionales y nódulos fosilíferos. En las plataformas epicontinentales mesozoicas, los restos de ammonites son frecuentes en el interior de nódulos fosilíferos y como moldes internos concrecionales calcáreos o fosfáticos.

Las observaciones realizadas en medios actuales y los datos tafonómicos indican que se pueden formar rápidamente concreciones calcáreas en torno a los restos orgánicos que están en fase de descomposición, cuando su ambiente es más o menos confinado (Canfield y Raiswell, 1991b). Las concreciones calcáreas son más frecuentes que las sideríticas en los sedimentos marinos, porque el calcio suele tener una concentración relativamente alta respecto al hierro en el agua marina normal. En cambio, las concreciones sideríticas son más frecuentes en aquellos lugares donde ha habido un suministro suficiente de hierro para favorecer la estabilidad de la siderita (por ejemplo, en ambientes deltaicos; cf. Baird *et al.*, 1986; Carpenter *et al.*, 1988).

Durante la formación de moldes internos concrecionales calcáreos, las diferencias texturales, de porosidad y permeabilidad, entre otras, pueden llegar a



Figura 4. Ejemplar resedimentado de *Bajocisphinctes*. Bajociense superior (Jurásico Medio). Embalse de San Blas (Teruel; coll. SFL, EB28/47). El relleno sedimentario está restringido a la cámara de habitación. Los tabiques del fragmocono fueron disueltos durante la diagénesis temprana, aunque la cavidad del fragmocono ha mantenido su forma original y está revestida por un cemento esparítico continuo que forma una geoda. Este es un ejemplo de *ammonites hueco* (i.e., sin relleno sedimentario en el fragmocono). x0,75.

ser más importantes que las diferencias en la concentración de materia orgánica. Por ejemplo, el incremento en la concentración de minerales de arcilla puede llegar a inhibir la cementación calcárea de algunos moldes internos o la formación de concreciones (cf. Goldring y Kazmierczak, 1974). Las diferencias texturales de los sedimentos debidas a procesos de bioturbación también han favorecido el desarrollo de nódulos y concreciones calcáreas durante la diagénesis temprana (Bourseau, 1977; Elmi, 1981; Clari *et al.*, 1984; Elmi y Ameer, 1984; Bayer *et al.*, 1985; Raiswell, 1987; Savrda y Bottjer, 1988; Martire, 1989; Fürsich *et al.*, 1992; Hesselbo y Palmer, 1992; Fürsich y Oschmann, 1993). Las diferencias de porosidad y permeabilidad del relleno sedimentario suelen ser la causa de que los moldes internos de ammonites a menudo presenten menor grado de cementación y mayor grado de compactación por compactación diagenética gravitacional en el flanco superior en el sentido de la estratificación y/o en las porciones más apicales, donde era menor el tamaño de grano del relleno sedimentario original y mayor la concentración de minerales del grupo de la arcilla (Fernández-López, 1983). A otra escala, un incremento



Figura 5. Ejemplar reelaborado de nautiloideo. Bajociense inferior (Jurásico Medio). Cerro Jaspe (Precordillera Chilena). El molde interno contiene clastos de cuarcita que llegan a sobrepasar 1 cm de diámetro.

en la concentración de restos esqueléticos que aumente la permeabilidad del sedimento posibilita la difusión de los fluidos intersticiales y puede favorecer la mineralización calcárea de los elementos agrupados que constituyen una asociación conservada (Maeda, 1987, 1990; García-Ramos *et al.*, 1992; Geraghty y Westermann, 1994; Schumann, 1995; Maeda y Seilacher, 1996). El efecto de escudo que ejercen los elementos conservados al bloquear y concentrar la difusión de fluidos intersticiales también favoreció, en algunos casos, la formación de concreciones calcáreas (*concreciones umbilicales* en Seilacher *et al.*, 1976). La difusión de fluidos intersticiales debió de estar favorecida en los ambientes de plataforma de menor tasa de acumulación de sedimentos y de menor tasa de sedimentación, que son los que han dado lugar a frecuentes moldes internos concrecionales calcáreos.

Los moldes internos fosfáticos de ammonites son frecuentes en los sedimentos de las plataformas carbonáticas mesozoicas. Durante la descomposición anaerobia de materia orgánica, se liberan fosfatos que son disueltos por las aguas intersticiales. Si cerca de la interfase agua/sedimento no hay microambientes oxidantes, entonces dichos fosfatos se difunden por las aguas suprayacentes; pero si hay condiciones oxidantes, aunque sólo sea localmente, se pueden formar minerales fosfáticos en los intersticios y cavidades de los elementos conservados, y dar lugar a fenómenos de cementación temprana (Lucas y Prévôt, 1991). En algunos de estos procesos de fosfatización se ha comprobado la intervención de microorganismos (bacterias, hongos y algas) que también han sido mineralizados (Krajewsky, 1984; Weitschat, 1986; Soudry y Lewy, 1988; Martín-

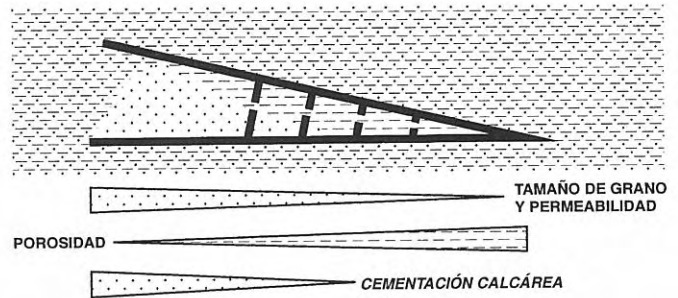


Figura 6. Gradientes de tamaño de grano, permeabilidad, porosidad y cementación calcárea en el relleno sedimentario de las conchas de ammonites.

Algarra y Vera, 1994; Vera y Martín-Algarra, 1994; Zimmerle, 1994; Föllmi, 1996). Los minerales del grupo del apatito formados en estas condiciones usualmente se presentan como grumos de microesférulas de aproximadamente 1 μm de diámetro, cada una de las cuales es un conjunto de microcristales. Dos factores favorables para la fosfatización de los rellenos sedimentarios de las conchas de ammonites cuando se encontraban cerca de la interfase agua/sedimento fueron el enterramiento de restos orgánicos en sedimentos de grano fino, que posibilitó el suministro de fosfato y el desarrollo de microambientes confinados, seguido de interrupción de la sedimentación o reelaboración. Estas condiciones corresponden a ambientes de baja tasa de acumulación de sedimentos, en los que es posible la decantación y concentración de partículas orgánicas, seguidos de, o interrumpidos por, episodios de baja tasa de sedimentación debidos a no-depósito y/o denudación. En ambientes análogos pero más oxidantes, en vez de estos procesos de fosfatización, puede haber mineralización de los rellenos sedimentarios y formación de moldes concrecionales con glauconita o chamosita (Berner, 1981; Gebhard, 1982; Harrison *et al.* 1983; Fisher, 1990; Martire y Pavia, 1996a, b).

La formación de moldes internos concrecionales, calcáreos y/o fosfáticos, tuvo lugar en ambientes de baja tasa de sedimentación y cerca de la interfase agua/sedimento. Es importante señalar que estos procesos de concreción temprana suelen estar restringidos al relleno sedimentario de las conchas de ammonites, y dan lugar a moldes internos concrecionales cuando la matriz sedimentaria todavía no está consolidada o endurecida. Esta cementación precoz del relleno sedimentario de las conchas respecto a la matriz ha sido interpretada por algunos autores como un efecto de "sombras de presión" (*pressure shadow concretions* en Seilacher *et al.*, 1976; Seilacher, 1984; Maeda y Seilacher, 1996), en tanto que otros autores la han considerado como una consecuencia de la mayor concentración de materia orgánica (Prinz, 1988) o de amoníaco en el interior de las cámaras de las conchas (Macchioni *et al.*, 1996). Sin embargo, estas interpretaciones no concuerdan con la textura que suelen presentar los moldes concrecionales de las conchas de ammonites: el grado de cementación calcárea suele ser mayor en la parte inferior, en el sentido de la estrati-

ficación, de las porciones más externas de la concha y donde el relleno sedimentario presenta mayor tamaño de grano. Una interpretación alternativa es que estos procesos de cementación precoz han sido inducidos por las diferencias de porosidad y permeabilidad del relleno sedimentario respecto a la matriz (Fernández-López, 1983, 1985a). Las corrientes hidráulicas aspiradas dieron lugar a un relleno granoclasificado no sólo en sentido vertical, sino también lateralmente hacia las cámaras más internas (Fig. 6). El relleno de menor tamaño de grano fue concentrado en las porciones superiores de las cámaras y en las cámaras más internas, en tanto que las porciones inferiores de la cámara de habitación y las cámaras más externas del fragmocono fueron inicialmente rellenas con las partículas sedimentarias más gruesas. Por consiguiente, respecto a la matriz sedimentaria, el relleno de las conchas pudo tener mayor permeabilidad y menor porosidad en las porciones inferiores de la cámara de habitación o de las cámaras próximas del fragmocono, así como menor permeabilidad y mayor porosidad en las porciones superiores de las cámaras o en las cámaras más internas. Esta interpretación también permite explicar que muchos moldes internos concrecionales sean carbonáticos en la parte inferior o en la cámara de habitación y fosfáticos en la parte superior o en las porciones más apicales (Fig. 7).

Cementación de cavidades

La pérdida de partes blandas o de otros componentes de los restos de ammonites genera cavidades que pueden ser ulteriormente rellenas con nuevos materiales. El material de relleno de estas cavidades puede estar constituido por partículas sedimentarias, pero en muchos fósiles son sustancias minerales formadas por precipitación química o que en estado coloidal rellenan las cavidades. El cemento que relleno estas cavidades durante la diagénesis temprana suele ser ferruginoso o silíceo.

Los fósiles piritosos formados por procesos de cementación temprana son abundantes en algunos sedimentos marinos. El sulfuro de hierro, en forma de pirita o de marcasita, es una de las sustancias mineralizantes que frecuentemente ha actuado como cemento, y ha revestido internamente las cavidades de las conchas. Los ammonites piritosos se encuentran principalmente en sedimentos de grano fino, y en ambientes de alta tasa de sedimentación. La concentración de materia orgánica de los sedimentos es uno de los factores más influyentes en los procesos de este tipo, porque dicha concentración ha de sobrepasar unos valores mínimos para que durante la descomposición anaerobia se lleve a cabo la reducción del sulfato disuelto en el agua (Hudson y Palframan, 1969; Neugebauer y Hudson, 1978; Hudson, 1982; Fisher y Hudson, 1985; Canfield y Raiswell, 1991a). Los ammonites piritosos se formaron en ambientes reductores y confinados; sin embargo, estas condiciones no corresponden necesariamente a las del ambiente de sedimentación. Los ammonites piritosos se formaron incluso en fondos marinos con aguas oxigenadas en los



Figura 7. Molde interno reelaborado de *Euhoploceras*. Bajociense inferior (Jurásico Medio). Albarracín (Teruel; coll. SFL, 18AL15/5). El flanco derecho, que fue el flanco inferior en el sentido de la estratificación antes de la fase de reelaboración, es carbonático y presenta una faceta de truncamiento (f) que afecta a la costulación. El flanco izquierdo es fosfático y fue la parte superior en el sentido de la estratificación antes de la reelaboración. x0,67.

que era posible la actividad de los organismos bioturbadores. En tales casos, con aguas oxigenadas, el proceso de piritización debió de estar restringido a las cavidades de las conchas, porque sólo ellas han actuado como microambientes reductores y confinados, cuando se encontraban cerca de la interfase agua/sedimento, antes de iniciarse los procesos de disolución de los tabiques o de compactación diagenética gravitacional (Fernández-López y Suárez Vega, 1980; Fernández-López, 1983). Los macrocristales de pirita euhedral que se observan sobre la superficie de algunos moldes internos de ammonites se desarrollaron durante fases avanzadas de fosildiagénesis (Brett y Baird, 1986).

Los moldes internos de las conchas de ammonites constituidos por sílex son frecuentes en algunas rocas carbonáticas del Jurásico Medio formadas en condiciones de alta tasa de acumulación de sedimentos y baja tasa de sedimentación. La distribución del sílex en las cavidades sin relleno sedimentario, así como la ausencia de señales de distorsión tafonómica por compactación diagenética gravitacional en algunos de estos moldes internos, indican que han sido formados durante los primeros estadios de fosildiagénesis temprana (cf. Carson, 1991). No obstante, estos moldes internos de sílex se formaron después de iniciarse la fracturación y colapsación de los

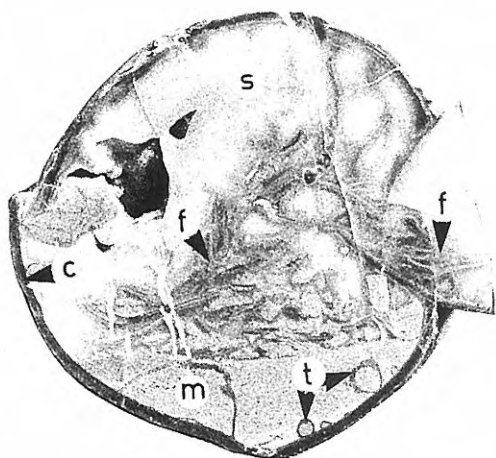


Figura 8. Sección transversal de una concha resedimentada de *Stephanoceras*. Bajociense inferior (Jurásico Medio). Cerro Jaspe (Precordillera Chilena; coll. SFL). La muralla (c) y los tabiques (t) están constituidos por calcita neomórfica. En la parte inferior, en el sentido de la estratificación, presenta relleno sedimentario parcial de caliza *mudstone* (m) y mantiene los tabiques en su posición original. En la parte media, sobre el relleno sedimentario, están reagrupados los fragmentos de los tabiques (f) que colapsaron durante la compactación diagenética temprana. En la parte superior, las cavidades no rellenas de sedimento están ocupadas por sílex (s) formado durante la diagénesis temprana, en una fase posterior a la de colapsación de los tabiques y fragmentación de la muralla por compactación diagenética gravitacional. x1.

tabiques de las conchas por compactación diagenética gravitacional (Fig. 8).

Neomorfismo

Cuando los restos mineralizados han estado sometidos a un proceso de inversión mineralógica (sustitución de un mineral por un polimorfo suyo), pueden mantener su microestructura original. Sin embargo, cuando el aragonito de las conchas ha sido disuelto y las cavidades resultantes fueron posteriormente rellenas por calcita neomórfica, la microestructura original suele haber sido destruida.

Por lo general, el aragonito de las conchas de ammonites tiene mayor solubilidad que la calcita de los aptícus; no obstante, la estabilidad de estos minerales puede aumentar en presencia de algunos iones, como el magnesio, o de algunas sustancias orgánicas que inhiben los procesos de recristalización o de inversión. Algunos aminoácidos y otras sustancias orgánicas contenidas en los restos esqueléticos aragoníticos forman una capa superficial hidrofóbica que protege los restos aragoníticos del efecto catalítico del agua y actúa como un estabilizador, impidiendo la transformación en calcita (cf. Kennedy y Hall, 1967; Andalib, 1970, 1973; Brand,

1989; Maliva y Dickinson, 1992). Los yacimientos de ammonites en los que hay conchas aragoníticas conservadas están constituidos por materiales que tienen un alto contenido en materia orgánica y un grado de permeabilidad muy bajo. La conservación actual de estas conchas aragoníticas de ammonites es un ejemplo de estabilización temprana y fosilización de los elementos conservados que adquirieron más rápidamente nuevos caracteres estructurales (Fernández-López, 1995).

La recristalización de las conchas de ammonites pudo consistir en una disminución del tamaño de las partículas cristalinas. Por ejemplo, en ambientes marinos someros de bajas tasas de sedimentación, algunos microorganismos debieron de reducir a tamaños criptocristalinos las partículas carbonáticas y causaron la micritización de los restos esqueléticos cuando todavía se encontraban en fase bioestratinómica (Dullo y Bandel, 1988).

Abrasión

La abrasión, o desgaste mecánico, de los elementos conservados en ambientes marinos suele ser debida al impacto que ejercen sobre ellos las partículas transportadas por el agua, o bien al rozamiento entre los propios elementos que son movidos. En cualquiera de estos dos casos, la superficie externa de los elementos conservados puede ser pulida y sus relieves positivos llegan a ser desgastados e incluso obliterados. No obstante, los elementos conservados pueden ser pulidos y desgastados sólo en una porción de su superficie y pueden adquirir una faceta de desgaste (Müller, 1979).

Las facetas de truncamiento de las conchas o de los moldes internos de ammonites se formaron cuando los elementos conservados estaban fijados al substrato y expuestos a la acción de algún agente abrasivo (Seilacher, 1963, 1971; Geyer y Hinkelbein, 1974; Seyfried, 1981; Meléndez *et al.*, 1983, 1990; Mensink y Mertmann, 1984; Fernández-López, 1985a; Fernández-López y Meléndez, 1994, 1995b; Vera y Martín Algarra, 1994). En tales condiciones, una corriente unidireccional producirá una sola faceta orientada; pero en un mismo elemento se pueden formar varias facetas de anclaje si cambia la dirección de las corrientes o la posición del objeto desgastado. En cambio, las facetas de rodamiento tienden a desarrollarse en los relieves superficiales más prominentes que existen en los elementos conservados que están libres sobre el substrato y sometidos a la acción de agentes abrasivos. Las facetas de rodamiento, a diferencia de las facetas de truncamiento, aumentan el grado de redondez y esfericidad de los elementos conservados.

Las facetas elipsoidales de desgaste, preferentemente desarrolladas en el último tercio de espira conservada, o los surcos anulares de desgaste se formaron en los moldes internos de ammonites debido a la acción de corrientes direccionales, no oscilatorias, donde la profundidad del agua fue semejante al espesor del ammonite, y en particular en ambientes intermareales (Fernández-López, 1985a, b; Fernández-López y Meléndez, 1994, 1995b). La transición desde asociaciones constituidas por ammonites resedimentados o acumulados, así como

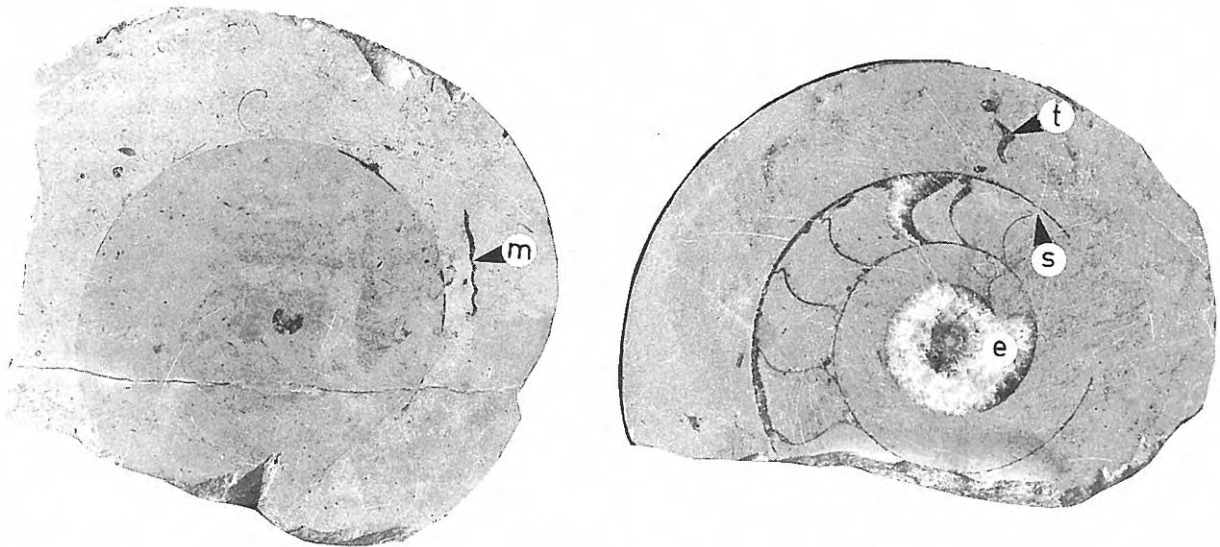


Figura 9. Secciones pulidas de dos *fragmaconos huecos* (i.e., fragmaconos sin tabiques) de *Bajocisphinctes*. Bajociense superior (Jurásico Medio; coll. SFL). Embalse de San Blas (Teruel). Las conchas sin partes blandas y con el tubo sifonal desarticulado fueron rellenas con sedimento micrítico a través del peristoma, de los cuellos septales (s) y de las roturas de la muralla. Después del enterramiento, la disolución de los tabiques fue más rápida que la de la muralla. La ausencia de tabiques y la continuidad estructural del relleno sedimentario en las vueltas de espira intermedias, así como la presencia de fragmentos de tabiques (t) y de muralla (m) incluidos en el relleno sedimentario de la cámara de habitación, son resultados de la bioturbación del lodo micrítico antes de la consolidación del sedimento. Durante la fosildiagénesis tardía, algunas cavidades fueron rellenas con cemento esparítico (e). x1.

desde asociaciones con elementos resedimentados o reelaborados con facetas de truncamiento o de rodamiento, hasta asociaciones con elementos reelaborados provistos de facetas elipsoidales y surcos anulares de desgaste es interpretada como un clino tafonómico por abrasión, indicativo de gradientes de somerización desde ambientes submareales hasta ambientes inter- e incluso supramareales (Fernández-López y Meléndez, 1995b).

Si se excluyen los casos debidos a la intervención de agentes biológicos, los efectos de la abrasión son indicativos del grado de turbulencia de las aguas en el ambiente en que han sido desgastados; ahora bien, al interpretar restos alóctonos es importante tener en cuenta que el valor de dicha energía mecánica de desgaste no ha de ser necesariamente el mismo en el lugar donde fueron enterrados. Por ejemplo, los elementos alóctonos contenidos en tempestitas o en turbiditas pueden presentar valores de abrasión muy altos o nulos, dependiendo del grado de turbulencia en el área fuente de dichos elementos.

Bioerosión

Muchos organismos son capaces de degradar centrípetamente los restos mineralizados, por medios mecánicos y con algunos productos de su metabolismo. Las algas, hongos y bacterias microendolíticas son importantes agentes alterativos en ambientes marinos someros de bajas tasas de sedimentación. Las esponjas clíonidas y algunos gusanos también han actuado como agentes erosivos de las conchas de ammonites

(Henderson y McNamara, 1985; Dullo y Bandel, 1988). La actividad de los moluscos litófagos ha dado lugar a numerosas perforaciones en los moldes internos concrecionales de ammonites que se encontraban en ambientes someros. Algunos procesos de desgaste y disolución bioestratinómica son exclusivamente llevados a cabo por herbívoros y carnívoros; muchas conchas y moldes internos de ammonites presentan arañosos, estrías, rasguños, muescas y cortaduras por haber sido roídos, mordidos o masticados (Lehmann, 1976; Akpan *et al.*, 1984; Kase *et al.*, 1994, 1995). Estos procesos de bioerosión son retardados e incluso inhibidos en los ambientes profundos o en los de alta tasa de sedimentación.

Disolución

La durabilidad que los elementos conservados presentan frente a la disolución está relacionada con la estabilidad de sus componentes minerales (primarios y secundarios); sin embargo, a igualdad de composición mineralógica, el grado de durabilidad depende del área superficial efectiva de los elementos conservados. Por este motivo, la disminución en tamaño y/o esfericidad de los elementos conservados favorece la disolución, hasta el punto de que el efecto de la diferencia de proporciones entre el área superficial y el volumen de los elementos conservados puede llegar a sobrepasar el efecto de la solubilidad diferencial según su mineralogía (cf. Henrich y Wefer, 1986).

La solubilidad del carbonato cálcico en el agua marina disminuye al aumentar la temperatura. Al aumentar la



Figura 10. Tubo sifonal, articulado, de ammonites. Los tabiques y la muralla de la concha fueron disueltos durante la diagénesis temprana cerca de la interfase agua/sedimento. Jurásico Superior. Maxberg (Alemania; coll. SFL). x2,3.

profundidad, por el consiguiente aumento de presión hidrostática y la menor temperatura, aumenta la concentración de anhídrido carbónico disuelto en las aguas y pueden ser parcial o totalmente destruidos los restos esqueléticos calcáreos. Este proceso de alteración de los restos esqueléticos carbonáticos, por disolución de sus componentes minerales, ha sido llamado subsolución (Hollmann, 1962, 1964; Jenkyns, 1971; Krystyn *et al.*, 1971). Se ha estimado que el agua marina, por lo general, disuelve los restos aragoníticos cuando la temperatura es inferior a 10°C. En el registro fósil, numerosos autores han explicado la ausencia de conchas de ammonites (originalmente aragoníticas) y la frecuencia de apticus calcíficos, en algunos depósitos supuestamente formados en aguas profundas, como un resultado de su acumulación y disolución diferencial en ambientes situados por debajo de la profundidad de compensación del aragonito (Gasirowski, 1973). Sin embargo, las interpretaciones más recientes de estos fenómenos de subsolución han destacado el papel de la baja producción de carbonatos, la frecuencia de los procesos de remoción en la superficie sedimentaria, así como la intervención de procesos de disolución bajo presión durante la diagénesis avanzada, en vez de la presunta subsaturación en carbonatos de las aguas cerca de la interfase agua/sedimento (Neumann y Schumann, 1974; Schlager, 1974; Elmi, 1981; Clari *et al.*, 1984; Aigner, 1985; Kälin y Ureta, 1987; Martire, 1989, 1992; Maeda y Seilacher, 1996).

La durabilidad de los restos de ammonites frente a la disolución también estuvo influenciada por otros factores, como la microestructura y el contenido en materia orgánica de las conchas o la permeabilidad del sedimento. En los sedimentos ricos en materia orgánica, los procesos de descomposición anaerobia desprenden anhídrido carbónico y ácido sulfhídrico que aumentan la acidez de las aguas intersticiales y disuelven los restos aragoníticos durante las primeras fases de diagénesis temprana (Fisher y Hudson, 1985; Seilacher *et al.*, 1985). La menor complejidad estructural de los tabiques

respecto a la muralla de las conchas de ammonites determinó su menor durabilidad en los ambientes subsaturados en carbonatos. Los tabiques del fragmocono pudieron ser destruidos por disolución cuando todavía persistía la muralla de la concha, y se formaron fragmoconos huecos (*hollow phragmocones* en Seilacher *et al.*, 1976; Fernández-López, 1983, 1995; Hagdorn y Mundlos, 1983; Maeda, 1987; Fernández-López y Meléndez, 1995b; Maeda y Seilacher, 1996). En las plataformas carbonáticas mesozoicas, los sedimentos de grano fino y de alta tasa de sedimentación contienen frecuentes conchas sin septos (Fig. 9) e incluso periostracos o tubos sifonales sin septos ni muralla, por disolución temprana cerca de la interfase agua/sedimento (Fig. 10).

Por otra parte, durante los procesos de reelaboración en ambientes inter- a supramareales, las conchas de ammonites pueden ser sometidas a varias fases de relleno sedimentario y cementación temprana separadas por fases de disolución (Fernández-López, 1985a, b), y se forman *moldes concrecionales sin septos* (Figs. 11 y 12).

En general, los restos fosfáticos y los "córneos" tienen mayor durabilidad que los restos calcáreos en ambientes ácidos, aunque a menudo pasan a ser más flexibles y llegan a ser corrugados durante la compactación diagenética, en tanto que los restos calcáreos y duros son completamente disueltos (Müller, 1979). En ambientes anóxicos o euxínicos, con ácido sulfhídrico libre, los componentes calcáreos de las conchas de ammonites suelen desaparecer antes que el periostraco (constituido por conquiolina); en ambientes oxidantes, por el contrario, el periostraco es alterado y puede llegar a ser totalmente destruido cuando todavía persisten la muralla y los tabiques.

Los llamados *half ammonites* han sido interpretados como un resultado de disolución bioestratinómica de la parte superior de la muralla de las conchas que estuvieron sometidas a ambientes ácidos y disaeróbicos cuando se encontraban apoyadas sobre el fondo marino (Hollmann, 1962; Lehmann, 1976; Tanabe *et al.*, 1984). Sin embargo, un resultado análogo, durante la fosildiagénesis temprana, es lo que podría llamarse *half concretions*, por cementación carbonática de la parte inferior del relleno sedimentario de la concha, que es más permeable, y colapsación de la parte superior, más arcillosa o sin relleno sedimentario (Fig. 13; Seilacher *et al.*, 1976; *roof-collapse preservation* en Aigner, 1980; Maeda, 1987; Maeda y Seilacher, 1996). Los fósiles que presentan cualquiera de estos dos estados de conservación, que pueden ser distinguidos respectivamente como *hemiammonites* y *hemiconcreciones*, debieron de tener las primeras fases fosildiagenéticas en ambientes confinados, cerca de la interfase agua/sedimento; pero las hemiconcreciones requieren suministro de carbonatos y no representan ambientes subsaturados o de aguas profundas.

Distorsión tafonómica

Los organismos necrófagos o carroñeros son uno de los principales agentes de distorsión bioestratinómica,

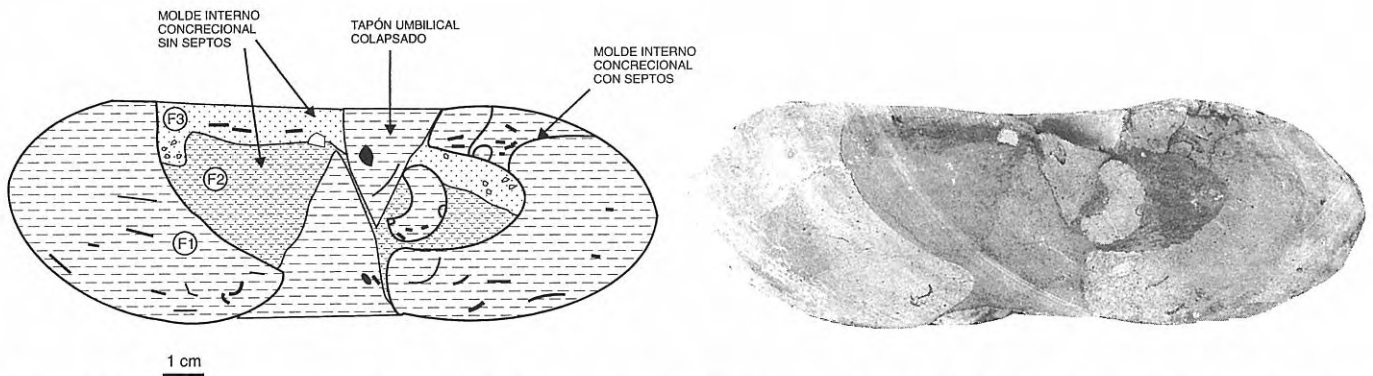


Figura 11. Molde interno reelaborado de *Macrocephalites*. Calloviense (Jurásico Medio). Griegos (Teruel; coll. SFL, GR166/9). Presenta evidencias de varias fases sucesivas de relleno sedimentario, cementación y disolución antes del enterramiento final. La primera fase de relleno sedimentario (F1) dio lugar a un molde interno de la cámara de habitación y de algunas porciones del fragmocono, cuando todavía persistían los tabiques de la concha. El tapón umbilical izquierdo, constituido por relleno sedimentario de la fase F1 previamente cementado, colapsó hacia el interior del molde interno tras la disolución de la muralla y los tabiques de la concha durante una fase de alteración subaérea. Las dos fases de relleno sedimentario ulteriores (F2 y F3) estuvieron separadas por una fase de denudación y dieron lugar a un *molde interno concrecional sin septos*.

que han causado cambios en la forma, el tamaño y la estructura de los elementos conservados. En las conchas de ammonites son relativamente frecuentes las deformaciones discontinuas, fisuras y fracturas, debidas a mordedura o masticación por depredadores o necrófagos (Reeside y Cobban, 1969; Keller y Riegraf, 1977; Mehl, 1978). Algunos organismos generan deformaciones discontinuas muy características. Por ejemplo, perforaciones y fracturas cerradas de bordes dentados, alineadas en los dos flancos de una misma concha de ammonoideo, han podido ser atribuidas a mordeduras de reptiles (Kauffman y Kesling, 1960; Kennedy y Cobban, 1976; Lehmann, 1976; Saul, 1979; Hewitt y Westermann, 1990; Kauffman, 1990; Ward y Hollingworth, 1990; Fernández-López y Mouterde, 1994; Mapes *et al.*, 1995; Macchioni *et al.*, 1996). Las fracturas abiertas y lobuladas que se observan en algunas conchas de ammonites son características de la actividad de los crustáceos, en tanto que los peces suelen generar fracturas semilunares de borde liso (Lehmann, 1976).

La fracturación de los elementos conservados en muchos casos ha sido debida al choque o impacto con las partículas desplazadas por el agua. En estas condiciones, los relieves más superficiales de los restos más frágiles tienen mayor probabilidad de rotura. Las conchas de ammonites de menor tamaño suelen comenzar a fracturarse por el peristoma; sin embargo, cuando el peristoma está engrosado, puede permanecer íntegro mientras se fracturan las vueltas de espira más internas. Los fragmoconos incompletos suelen predominar sobre las conchas provistas de cámara de habitación en los ambientes someros de alta turbulencia y baja tasa de sedimentación, donde incluso son frecuentes los moldes concrecionales fragmentados por procesos de reelaboración. En cambio, las conchas completas, o con cámara de habitación, predominan en los ambientes restringidos y de baja turbulencia o en los ambientes de alta tasa de sedimentación. La energía hidráulica del

oleaje no suele actuar a profundidades que sobrepasan los cincuenta o sesenta metros; sin embargo, las corrientes de fondo ejercen esfuerzos mecánicos sobre los elementos conservados que se encuentran incluso a mayor profundidad. Una regla que parece ser bastante general es que los organismos necrófagos o carroñeros suelen fragmentar preferentemente las conchas de mayor tamaño, en tanto que la fracturación mecánica en ambientes de alta turbulencia causa mayor proporción de fragmoconos incompletos entre las conchas de menor tamaño (Fernández-López y Mouterde, 1994). Además, la alta presión hidrostática de los ambientes marinos más profundos pudo causar la implosión de algunas conchas de ammonites (Kanie *et al.*, 1980; Westermann, 1985; Hewitt, 1988). El grado de distorsión bioestratinómica que presentan las conchas de ammonites es indicativo de la duración y la intensidad de los esfuerzos mecánicos a los que estuvieron sometidas antes del enterramiento.

La acción gravitatoria causa la colapsación de los restos organógenos parcialmente degradados, y tiende a generar distorsiones unidireccionales en sentido vertical descendente que sirven de criterio geopetal. En particular, el apticus y el tubo sifonal de los ammonites tienden a desplazarse hacia las posiciones más bajas de las cámaras de las conchas durante los procesos de biodegradación-descomposición.

Durante la fosildiagénesis, al aumentar la profundidad de enterramiento y la carga litostática, los elementos conservados pueden ser comprimidos e incluso adquirir forma laminar si los efectos de la compactación no son amortiguados o inhibidos por las estructuras internas o por los procesos de cementación temprana. Los elementos conservados experimentarán reducción de volumen y deformaciones continuas si la disolución de sus componentes minerales ocurre antes de la compactación del sedimento; de este modo se han generado deformaciones continuas y elementos comprimidos o laminares, así como arrugas, pliegues y

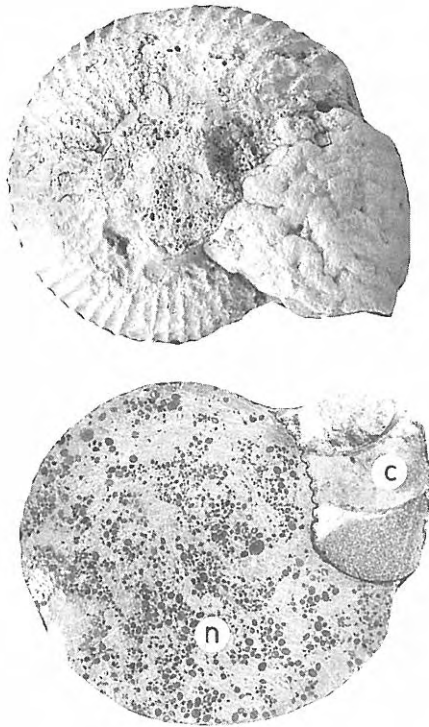


Figura 12. Ejemplar reelaborado de *Macrocephalites*. Calloviense (Jurásico Medio). Moscardón (Teruel; coll. SFL, M166/18). Presenta la costulación, pero carece de tabiques en el núcleo (n). En la sección pulida puede observarse que las tres cámaras del fragmocono conservadas (c), a diferencia del núcleo, tienen relleno carbonático sin oolitos ferruginosos. Este es un ejemplo de *molde interno concrecional sin septos* (i.e., relleno sedimentario del fragmocono ulterior a la disolución de los tabiques). x1.

superficies corrugadas en el periostraco de algunos restos de ammonites. Por el contrario, la reducción de volumen de los elementos conservados estará acompañada de fracturación si la compresión ocurre antes de la disolución de los componentes minerales; en estas condiciones se forman fracturas longitudinales (umbilical, lateral y ventrolateral), fracturas radiales (por ejemplo, la fractura telescópica que marca el límite entre la cámara de habitación y el fragmocono) y la silueta espiral de las conchas de ammonites pasa a ser irregular (Seilacher *et al.*, 1976; Vía Boada *et al.*, 1977; Fernández-López, 1983, 1995; Pinna, 1985; Prinz, 1988; Fernández-López y Meléndez, 1995b).

El grado de distorsión tafonómica alcanzado por los elementos conservados durante las primeras fases de compactación diagenética gravitacional también depende del grado de litificación del relleno sedimentario y del sedimento que constituye la matriz. En ambientes de alta tasa de sedimentación, los restos de ammonites suelen estar comprimidos debido al rápido aumento de la carga litostática durante la diagénesis temprana. En cambio, en ambientes de baja tasa de sedimentación, incluso si tenían una alta tasa de acumulación de sedimentos, los procesos de cementación temprana dieron lugar a moldes internos

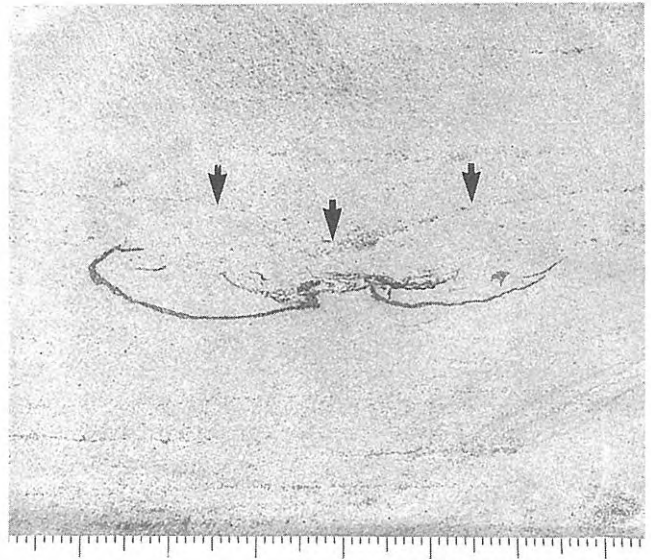


Figura 13. Ejemplar resedimentado de *Oppelia*. Bajociense superior (Jurásico Medio). Aguada Colorada (Precordillera Chilena; coll. SFL). El flanco inferior en el sentido de la estratificación conserva su volumen y forma. En cambio, el flanco superior ha colapsado dando lugar a una caldera de colapso en la laminación superior. Este es un ejemplo de *hemiconcreción*.

concrecionales y favorecieron la estabilización de los substratos; de este modo, los elementos conservados pasaron a ser más resistentes frente a la compactación, pudieron mantener su volumen y forma, y se pueden encontrar en la actualidad como *ammonites huecos* (Fig. 14; Fernández-López y Suárez Vega, 1980; Fernández-López y Gómez, 1990c).

Necrocinesis

Los restos de ammonites, y en particular sus conchas, pudieron experimentar desplazamientos ascendentes y descendentes, en fases sucesivas y entre episodios de flotabilidad neutral, cuando estaban en ambientes subacuáticos poco profundos (Chamberlain *et al.*, 1982; Maeda y Seilacher, 1996). A mayores profundidades, los efectos de la presión hidrostática llegan a ser más rápidos que los de la descomposición microbiana, y la inundación de las cavidades de los restos organógenos no puede ser compensada por los gases liberados durante la biodegradación-descomposición. En el caso extremo, a cientos de metros de profundidad, la inundación de las cavidades de los elementos producidos es inmediata a la producción biogénica y ocurre por implosión (Kanie *et al.*, 1980; Westermann, 1985; Hewitt, 1988).

Además de los desplazamientos verticales, o en vez de ellos, las conchas de ammonites pudieron experimentar desplazamientos laterales antes de ser enterradas. Tales desplazamientos laterales suelen deberse a la acción gravitatoria o bien a la actuación de un medio de carga. Las corrientes hidráulicas, superficiales o de fondo, las tempestades, las mareas o las corrientes de turbidez, fueron algunos de los agentes causantes de estos

desplazamientos. La suspensibilidad de los elementos conservados, o la probabilidad de que sean llevados en suspensión por una corriente tractiva, será directamente proporcional al valor del área superficial e inversamente proporcional a su peso, entre elementos de igual forma. La fuerza que mueve por tracción cualquier elemento conservado es proporcional al valor de la superficie de resistencia que dicho elemento ofrece a la corriente, pero la fuerza que se opone al movimiento es proporcional al peso. En consecuencia, los elementos de menor tamaño y peso específico serán desplazados más rápidamente sobre el substrato cuando tengan flotabilidad negativa; sin embargo, a igualdad de peso específico y en condiciones de flotabilidad neutral o positiva, los elementos de mayor tamaño pueden llegar a ser transportados más rápidamente. En ambos casos, las asociaciones conservadas muestran gradientes de selección y clasificación según el tamaño de los elementos, que permiten inferir el lugar o área de producción.

La posición batimétrica más favorable para el transporte en suspensión y la deriva necroplanctónica debió de ser la de los elementos conservados que estaban en los ambientes subacuáticos menos profundos, debido a la acción de las corrientes superficiales y por la menor capacidad de inundación de los restos cuanto menor es la presión hidrostática a que están sometidos. En general, cabe esperar que los fenómenos de ascenso posmortal y deriva necroplanctónica hayan sido más frecuentes en los mares epicontinentales menos profundos, donde los valores batimétricos no sobrepasaban unas decenas de metros y la presión hidrostática era mínima, en tanto que la temperatura de las aguas, la descomposición microbiana y la acción de las corrientes superficiales ejercieron una influencia mayor (Ziegler, 1983).

El evidente provincialismo de los ammonites, que puede ser contrastado teniendo en cuenta la distribución de sus fósiles, no debería ser aceptado como un argumento en contra de la deriva necroplanctónica y en favor de la autoctonía de sus restos. Si la distribución geográfica de los distintos grupos taxonómicos de ammonites presenta restricciones, se puede descartar que sean grupos taxonómicos cosmopolitas o que sus restos pudieran ser distribuidos uniformemente por deriva necroplanctónica a escala global, pero no se puede excluir la posibilidad de que ocurrieran procesos de deriva necroplanctónica a una escala menor. También hay que tener en cuenta que el significado de los términos autóctono y alóctono, con independencia de que sean utilizados para referirse a restos organógenos o a entidades paleobiológicas, varía en función de la escala de análisis adoptada. Además, aunque resulte paradójico, la autoctonía o la aloctonía tafonómica de los elementos conservados no implica el carácter démico o adémico de las entidades paleobiológicas productoras (Fernández-López, 1990, 1991). En las plataformas epicontinentales mesozoicas, pudieron tener lugar episodios de importación de restos de ammonites desde otras áreas marinas u oceánicas, y deriva necroplanctónica generalizada, sin que resultaran eliminadas las evidencias de provincialismo a escala global. Por razones

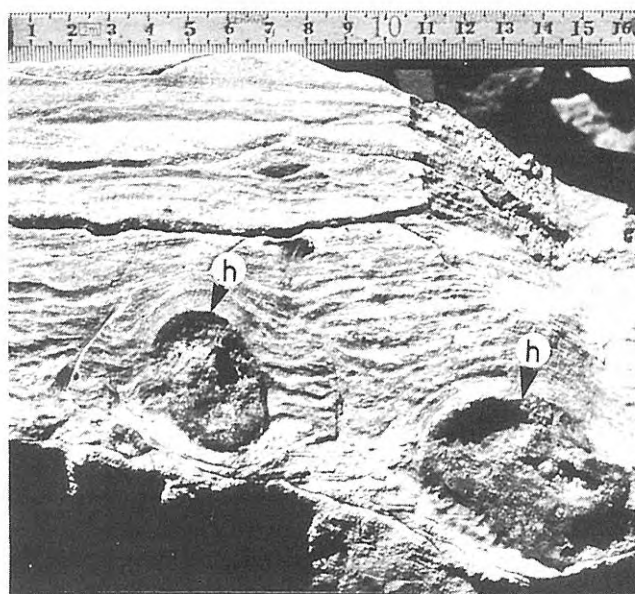


Figura 14. *Ammonites huecos* (h; i.e., sin relleno sedimentario en el fragmocono), pertenecientes al género *Iniskinites*, incluidos en una tempestita. Bathoniense (Jurásico Medio). Cerro Jaspe (Precordillera Chilena).

metodológicas, debe aceptarse que la distribución que muestran los restos de ammonites en las distintas plataformas y cuencas sedimentarias puede deberse a factores paleobiológicos y/o tafonómicos (Fernández-López, 1983, 1985c, 1987; Tintant, 1984; Callomon, 1985; Fernández-López y Mouterde, 1985, 1994; Westermann, 1990; Martínez, 1992; Enay, 1993; Aurell *et al.*, 1995; Fernández-López y Meléndez, 1995a, 1996; Goy, 1995; Fernández-López *et al.*, 1995, 1996). La influencia de cada uno de estos dos factores en cada caso particular debe ser averiguada y contrastada, no presupuesta.

Reorientación

Los elementos conservados tienden a adquirir la posición mecánicamente más estable y, cuando están sometidos a la acción de un régimen turbulento, las direcciones preferentes de las corrientes influyen en la orientación e inclinación preferencial de los elementos movidos.

En régimen turbulento, los apícticos tienden a orientarse con la superficie convexa dirigida hacia arriba cuando se desplazan libremente sobre el substrato; la posición contraria, con la superficie convexa dirigida hacia abajo, normalmente solo puede ser mantenida en regímenes laminares o con bajo grado de turbulencia (Müller, 1979; Barthel *et al.*, 1990).

Algunos autores han distinguido varios patrones de orientación azimutal preferente de las conchas de ammonites, que son indicativos de la acción de corrientes unidireccionales o del oleaje (Wendt, 1970, 1973; Brenner, 1976; Fütterer, 1978a, b). Las conchas esferoidales no muestran tendencia por una orientación preferente cuando están sometidas a una corriente

unidireccional. En cambio, las conchas planiespirales de ammonites o los moldes concrecionales, cuando pueden desplazarse libremente sobre el substrato, tienden a orientarse con su máxima longitud en dirección paralela a las corrientes, aunque lo hacen en sentido contrario: las conchas presentan el peristoma dirigido aguas abajo, en tanto que los moldes internos concrecionales tienen el peristoma dirigido aguas arriba (Fernández-López, 1985a; Fernández-López y Meléndez, 1994, 1995b). En el caso de asociaciones condensadas, con elementos resedimentados y reelaborados, las distribuciones de frecuencias obtenidas y representadas en un diagrama de rosa muestran dos máximos, contrapuestos pero orientados paralelamente a la dirección de la corriente unidireccional. En régimen de oleaje, por el contrario, las asociaciones condensadas sometidas a corrientes oscilatorias tienen distribuciones de frecuencias bimodales, con dos máximos diametralmente opuestos, pero orientados ortogonalmente a la dirección de avance del frente de oleaje. Algunas asociaciones que presentan orientación preferente ortogonal a la dirección de los ripples han sido relacionadas con eventos sísmicos (Seilacher, 1984).

La estabilidad mecánica de los elementos conservados que están en posición vertical puede ser autónoma o forzada. La forma geométrica de las conchas o los gases almacenados en su interior en condiciones de baja presión hidrostática son algunos de los factores determinantes de la estabilidad mecánica de las conchas que mantienen una posición vertical autónoma (Raup y Chamberlain, 1967; Reyment, 1970, 1973, 1980; Raup, 1973; Weaver y Chamberlain, 1976; Crick, 1983; Saunders y Shapiro, 1986). Algunas conchas de *Bajocisphinctes* de la Cuenca Ibérica fueron colonizadas durante varias semanas o meses, mientras mantenían una posición vertical autónoma (Fernández-López, 1987). Durante la acumulación o la reorientación, la interferencia con otros objetos o las irregularidades del substrato también pueden estabilizar la posición inclinada de los elementos conservados. Por ejemplo, las conchas de ammonites en posición vertical son más frecuentes en las facies de *black-shale* que en las de tipo *mudstone*, lo cual puede ser indicativo de la mayor viscosidad y menor cohesión de los substratos que permite el enterramiento inmediato de los restos al caer al fondo marino (Aigner, 1980; Wignall, 1994; Martill, 1995; Oschmann, 1995). Durante el enterramiento en ambientes de alta tasa de acumulación de sedimentos o de alta turbidez, los elementos conservados también suelen quedar atrapados en los sedimentos en posiciones más o menos inclinadas y pueden mostrar granoclasificación decreciente.

Desarticulación

Los procesos de biodegradación-descomposición y disolución posibilitan la desconexión y separación de los diferentes componentes de los restos organógenos. En los restos de ammonites, es significativo del grado de alteración tafonómica alcanzado antes del enterramiento final, que los apticus estén desarticulados entre sí, en el interior o fuera de la cámara de habitación (Arkell *et al.*,

1957; Morton, 1981; Barthel *et al.*, 1990; Enay *et al.*, 1994), que el tubo sifonal esté entero en su posición original o desarticulado y desplazado, o bien la presencia de superficies de desarticulación en los moldes internos concrecionales formados durante procesos de reelaboración (Fernández-López, 1985a, 1995).

Teniendo en cuenta que la pérdida de partes blandas debió de ser relativamente rápida por biodegradación-descomposición, la presencia de conchas con apticus en la cámara de habitación es indicativa de enterramiento rápido y otras circunstancias, tales como alta tasa de acumulación de sedimentos y escasez de oxígeno, que impiden la acción destructiva de los organismos carroñeros y bioturbadores. En cambio, los procesos de desarticulación fueron más intensos y duraderos en los ambientes oxigenados de menor tasa de sedimentación.

Dispersión

Los componentes de un elemento o de una asociación pueden ser separados y diseminados durante la fosilización. La dispersión tafonómica implica el desplazamiento de elementos desde una localidad hasta otra geográficamente distanciada. De este modo, resulta modificada la ubicación geográfica de alguno o la totalidad de los componentes de una asociación, así como su distribución geográfica. La selección y clasificación de los componentes de una entidad conservada es otro de los posibles efectos de la dispersión. La diversidad de cualquier asociación conservada probablemente disminuirá si algunos de sus elementos son dispersados a otras áreas; sin embargo, cuando los elementos han sido transportados desde distintos ambientes y reagrupados, pueden formarse asociaciones mezcladas con valores de diversidad más altos que cualquiera de las asociaciones originales. Algunas propiedades de las asociaciones conservadas permiten confirmar su carácter autóctono, al excluir que haya habido transporte sin selección; por ejemplo, la coexistencia de restos de individuos de los diferentes estadios del desarrollo ontogénico en el seno de una población monoespecífica, incluyendo los dimorfos sexuales, ha sido utilizada por numerosos autores como criterio de autoctonía (Fisher, 1977; Fernández-López, 1983, 1985c, 1987, 1995; Tintant, 1984; Callomon, 1985; Fernández-López y Mouterde, 1985, 1994; Tarkowski, 1986; Thierry, 1986; Morton, 1988; Fernández-López y Gómez, 1990a; Westermann, 1990; Enay, 1993; Fernández-López y Meléndez, 1995a; Tanabe *et al.*, 1995; Fernández-López *et al.*, 1996). En el caso de los ammonoideos ammonitinos, los taxones eudémicos que poblaron las plataformas epicontinentales durante los episodios de mayor profundidad y estabilidad ambiental produjeron poblaciones tafónicas de tipo-1, en tanto que los taxones adémicos representados por conchas derivadas dieron lugar a poblaciones tafónicas de tipo-3 en los ambientes más someros e inestables (Fernández-López, 1985c, 1995). Algunos ammonoideos filoceratinos llegaron a ocupar también las plataformas epicontinentales por dispersión biogeográfica durante episodios de profundización y produjeron poblaciones tafónicas de tipo-1, en tanto que están representados por

poblaciones tafónicas de tipo-3, con escasos individuos reagrupados por dispersión tafonómica, durante los episodios de menor profundidad (Fernández-López y Meléndez, 1994, 1996). La probabilidad de deriva necroplanctónica de las conchas fue inversamente proporcional a su capacidad de inundación. Las conchas de mayor tamaño, las que se encontraban a menor profundidad o las que tenían un tubo sifonal más grueso debieron de ser las de menor capacidad de inundación y las de deriva necroplanctónica más probable (Ziegler, 1981; Chamberlain *et al.*, 1982; Fernández-López, 1983, 1985c, 1987, 1995; Westermann, 1990, 1993; Fernández-López y Meléndez, 1995a, 1996).

Reagrupamiento

Durante la fosilización, los restos de ammonites pudieron ser agrupados de nuevo o de modo diferente a como se encontraban distribuidos los correspondientes elementos producidos o sus entidades paleobiológicas productoras. Por este motivo, la abundancia (el número de elementos conservados por unidad de superficie o de volumen de sedimento) y la concentración (el valor del volumen de los elementos conservados por unidad de superficie o de volumen de sedimento) de conchas de ammonites no pueden ser utilizados como indicadores batimétricos en las plataformas epicontinentales. Algunas rocas sedimentarias del Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica contienen abundantes restos de ammonites y presentan grietas de desecación, señales de carstificación y otras evidencias de exposición subaérea (Fernández-López, 1985b, c; Fernández-López y Gómez, 1990c; Aurell *et al.*, 1995). En los sedimentos de las plataformas epicontinentales someras, los valores de la abundancia y la concentración de conchas de ammonites pueden llegar a ser inversamente proporcionales a los de la tasa de sedimentación. Por otra parte, el grado de empaquetamiento de los restos de ammonites en un localidad o región (estimado por el valor de la diferencia entre el número de ejemplares y el número de niveles fosilíferos respecto al número de niveles fosilíferos) aumenta cuanto mayor es la abundancia en el menor número de niveles, y disminuye al aumentar la tasa de sedimentación. El grado de empaquetamiento suele ser máximo en las poblaciones tafónicas de tipo-1 desarrolladas durante los episodios de profundización avanzada, y mínimo en las poblaciones tafónicas de tipo-3 características de los ambientes más someros e inestables.

Algunos patrones de agrupamiento son indicativos de la dinámica de los fluidos que han actuado durante la necrocinesis. Por la acción de corrientes unidireccionales, las conchas discoidales tienden a reagruparse de manera imbricada, en tanto que si son planiespirales o turriculadas tienden a reagruparse de manera encadenada. Los elementos alargados, cilíndricos o cónicos, tienden a rodar con su máxima longitud orientada perpendicularmente a la corriente y pueden formar distintos tipos de agrupamientos mecánicamente estables, que han sido denominados "transversal paralelo", en forma de "T" y en punta de flecha. Cuando los elementos conservados tienen una cavidad ampliamente abierta al exterior y

están sometidos a un régimen turbulento suelen presentar en su interior uno o más elementos de menor tamaño, y forman un tipo de agrupamiento llamado encajado. Los elementos de tamaño pequeño también pueden ser reagrupados al abrigo de las corrientes, a sotavento, detrás de los cuerpos que tienen mayor estabilidad mecánica (Fütterer, 1978a, b; Schumann, 1988, 1995). Estos patrones de agrupamiento se desarrollan en ambientes con régimen turbulento pero baja tasa de acumulación de sedimentos. Por otra parte, la forma geométrica de los agrupamientos constituidos por abundantes elementos conservados también es de interés para interpretar tanto la dirección y sentido de los flujos de corriente locales como la dinámica de los fluidos que han actuado a escala de cuenca sedimentaria. Por ejemplo, las interferencias entre elementos sometidos a la acción del oleaje o de las corrientes, que actúan sobre el sustrato, inducen la formación de cordones a partir de pavimentos (Fütterer, 1982).

Entre los posibles efectos de los procesos de reagrupamiento tafonómico, cabe destacar la formación de asociaciones mezcladas y de asociaciones condensadas. Las asociaciones mezcladas están constituidas por elementos que corresponden a entidades biológicas de ambientes diferentes. Las asociaciones condensadas están constituidas por elementos que corresponden a entidades biológicas temporalmente sucesivas. Por ejemplo, debido a la acción de las tempestades, en regímenes turbulentos de alta tasa de acumulación de sedimentos pero de baja tasa de sedimentación, en muchas cuencas marinas epicontinentales se han formado rápidamente asociaciones condensadas que contienen fósiles característicos de dos o más biozonas, e incluso fósiles más antiguos que los niveles infrayacentes (Aigner, 1979; Fernández-López, 1985c; Fernández-López y Gómez, 1990b, 1991; Meléndez *et al.*, 1990; Gómez y Fernández-López, 1992, 1994; Pavia, 1994; Fernández-López *et al.*, 1996). El grado de condensación estratigráfica y el grado de condensación sedimentaria aumentan en las áreas más distales y profundas de las plataformas epicontinentales, cuando la tasa de producción de carbonatos es insuficiente para compensar el incremento del espacio de acomodación; sin embargo, los procesos de condensación estratigráfica sin condensación sedimentaria también son frecuentes en las áreas proximales y someras de las plataformas, debido a la frecuencia de episodios de emersión y erosión. En estas dos condiciones extremas se generan asociaciones condensadas, que pueden ser diferenciadas teniendo en cuenta otros caracteres tafonómicos de los elementos conservados y de las poblaciones tafónicas que las componen.

Remoción

Las conchas de ammonites en estado acumulado son frecuentes en los ambientes de baja turbulencia o con regímenes laminares, en ambientes protegidos de plataforma somera o en ambientes abiertos y profundos de alta tasa de sedimentación (cf. Rothpletz, 1909; Arkell *et al.*, 1957; Seilacher *et al.*, 1976; Gaillard, 1977; Seilacher, 1982a, b; Pinna, 1985; Enay *et al.*, 1994;

Wignall, 1994; Fernández-López, 1985c, 1995; Oschmann, 1995). En ambientes con regímenes turbulentos, los elementos acumulados suelen transformarse en elementos resedimentados o reelaborados. El grado de remoción o removilización y el grado de herencia tafonómica de las asociaciones conservadas dependen de las condiciones paleoamb-ientales. El grado de remoción o removilización de una asociación conservada puede ser estimado por la proporción de elementos resedimentados y reelaborados que la componen. El grado de herencia tafonómica de una asociación puede ser estimado teniendo en cuenta la proporción de elementos reelaborados (Fernández-López y Meléndez, 1995b). Los gradientes tafonómicos positivos de remoción suelen ser indicativos de ambientes de turbulencia creciente, que pueden estar asociados a grados crecientes de oxigenación y valores cada vez menores de profundidad (Fernández-López y Suárez Vega, 1980; Hagdorn, 1982; Fernández-López, 1985b, c, 1986; Fernández-López y Gómez, 1990b, 1991; García-Ramos *et al.*, 1992; Gómez y Fernández-López, 1992, 1994; Martire y Pavia, 1996a, b; Ramajo y Meléndez, 1996).

Sin embargo, las variaciones en el grado de removilización y el grado de herencia tafonómica que presentan las asociaciones de ammonites dependen de las variaciones en las tasas de sedimentación y en las tasas de acumulación de los sedimentos, más que de las variaciones en el grado de turbulencia de las aguas o en la profundidad. El grado de removilización y el grado de herencia tafonómica de las asociaciones de ammonites suelen ser inversamente proporcionales a la tasa de sedimentación y a la tasa de acumulación de sedimentos. Cuando disminuye la tasa de sedimentación y/o la tasa de acumulación de sedimentos, aumenta el grado de removilización y el grado de herencia de las asociaciones conservadas, y se forman secuencias tafonómicas positivas. Por el contrario, cuando aumenta la tasa de sedimentación y/o la tasa de acumulación de los sedimentos, disminuye el grado de remoción y el grado de herencia tafonómica de las asociaciones conservadas, y se forman secuencias tafonómicas negativas. En este sentido, las secuencias tafonómicas negativas son indicativas de aumentos del nivel relativo del mar; en tanto que las secuencias tafonómicas positivas son indicativas de descensos del nivel relativo del mar.

Los moldes internos reelaborados de ammonites no sólo son frecuentes en los ambientes someros y abiertos de plataforma sino también en algunos ambientes profundos de plataforma o de cuenca. Algunos sedimentos condensados, constituidos por materiales margosos ricos en materia orgánica, que se formaron durante episodios de ascenso relativamente rápido del nivel del mar, en ambientes profundos, contienen elementos reelaborados. Hemos comprobado que los ammonites reelaborados son frecuentes en unidades estratigráficas como las "Marne del Monte Serrone" (Toarciense del Apenino Umbro-Marchigiano; Cresta *et al.*, 1989; Monaco *et al.*, 1994; Caracuel *et al.*, 1996), las "calcaires grumeleux" del Pliensbachiense de la Cuenca Lusitana (Dommerges *et al.*, 1981; Elmi *et al.*, 1988) o

las calizas del tránsito Bajociense-Bathonense en Digne (Cadenas Subalpinas; Sturani, 1966; Pavia, 1971; Graciansky *et al.*, 1993). En los ambientes distales y profundos de plataforma, también pueden ser frecuentes los moldes internos concrecionales incluidos en sedimentos de grano fino, cuando la producción de carbonatos y la tasa de sedimentación alcanzaron valores mínimos. En estos ambientes, durante las etapas con predominio de sedimentación de fondo se forman asociaciones granocrecientes y sin discontinuidades aparentes, en tanto que los eventos de turbulencia dan lugar a asociaciones granodecrecientes incluidas en sedimentos de base erosiva (Fig. 15). Respecto a las asociaciones de áreas proximales y someras, estas asociaciones condensadas se diferencian por tener menor grado de herencia tafonómica, pero mayor grado de empaquetamiento, así como por la presencia de poblaciones tafónicas de tipo-1, cuyos elementos suelen tener el fragmocono relleno de sedimento y presentan superficies de desarticulación o de fractura con márgenes agudos, sin señales acusadas de rodamiento y con valores bajos de redondez, entre otros caracteres.

EL POTENCIAL DE FOSILIZACIÓN DE LAS PLATAFORMAS EPICONTINENTALES

Los datos estratigráficos y sedimentológicos actuales muestran que la organización de los sistemas biosedimentarios marinos depende de tres factores principales: la producción de sedimentos, el potencial de acomodación y la morfología del fondo marino. La máxima producción de partículas carbonáticas tiene lugar a profundidades del orden de una decena de metros y disminuye rápidamente con la profundidad. De este modo, tienden a desarrollarse potentes plataformas carbonáticas en las áreas más someras, cuyo espesor disminuye rápidamente con la profundidad (Wilson, 1975; James, 1983; Wilgus *et al.*, 1988; Einsele, 1992).

Las características y la distribución geográfica de las asociaciones registradas de ammonites también han estado influenciadas por los valores relativos del nivel del mar. Los ammonites fueron organismos estenohalinos; sin embargo, la concentración de conchas de ammonites en los sedimentos de las plataformas epicontinentales no puede ser utilizada como un indicador directamente proporcional a la profundidad del ambiente sedimentario (cf. Benke, 1981; Mensink y Mertmann, 1984; Norris y Hallam, 1995). La producción de restos de ammonites tuvo lugar en las plataformas marinas abiertas y profundas, pero la acumulación de estos restos no sólo se realizó en el lugar de producción sino también en otras áreas alejadas y someras a las que llegaron las conchas por deriva necroplancónica.

Las áreas distales y profundas de las plataformas, que sobrepasaron varias decenas de metros de profundidad, estuvieron pobladas por taxones eudémicos, miodémicos y paradémicos que dieron lugar a poblaciones tafónicas de tipos 1, 2 y 3, al mismo tiempo que fueron

diferencialmente exportados por deriva necropláctónica los elementos de mayor tamaño y/o los que fueron producidos a menor profundidad. Por otra parte, también hay evidencias de destrucción de conchas de ammonites en estas áreas profundas debido a procesos de disolución pre-enterramiento, que actuaron con mayor intensidad en los elementos de menor tamaño, así como a procesos de bioerosión y distorsión por predadores y necrófagos que actuaron con mayor intensidad en las conchas de mayor tamaño.

En las áreas proximales y someras de las plataformas, así como en los ambientes costeros e intermareales, las condiciones fueron inadecuadas para el desarrollo ontogénico de los ammonites, pero se acumularon conchas importadas desde otras áreas más abiertas y profundas, y se desarrollaron poblaciones tafónicas de tipo-3. La destrucción de restos de ammonites en los ambientes someros por lo general fue debida a procesos de fragmentación y desgaste mecánico, que actuaron con mayor intensidad en los elementos conservados de menor tamaño, así como a procesos de bioerosión y distorsión por predadores y necrófagos que actuaron con mayor intensidad en los elementos de mayor tamaño.

En cualquiera de estos ambientes, que representan dos situaciones extremas de las plataformas epicontinentales, la tasa de destrucción de conchas también experimentó una disminución directamente proporcional a la tasa de sedimentación y/o a la tasa de acumulación de los sedimentos, al aumentar la probabilidad de enterramiento y disminuir la duración de los procesos de alteración bioestratigráfica. En consecuencia, el potencial de fosilización de una plataforma epicontinental, entendido como directamente proporcional a las tasas de producción e importación de restos de ammonites, e inversamente proporcional a las tasas de exportación y destrucción, pudo alcanzar los valores máximos tanto en los ambientes distales y profundos como en los ambientes proximales y someros. No obstante, en vez de la concentración o la abundancia de elementos conservados, es posible utilizar otras características tafonómicas de las asociaciones registradas de ammonites para interpretar los ambientes paleogeográficos en que se han formado y las correspondientes tendencias paleobatimétricas.

CONCLUSIONES

El estado de conservación y la distribución de las asociaciones registradas de ammonites permiten interpretar los ambientes sedimentarios desarrollados en las plataformas epicontinentales mesozoicas. Sin embargo, la abundancia o la concentración de conchas y/o moldes internos de ammonites en los sedimentos de las plataformas epicontinentales no puede ser utilizada como un indicador directamente proporcional a la profundidad del ambiente sedimentario. El potencial de fosilización de una plataforma epicontinental, entendido como directamente proporcional a las tasas de producción e importación de restos de ammonites, e inversamente

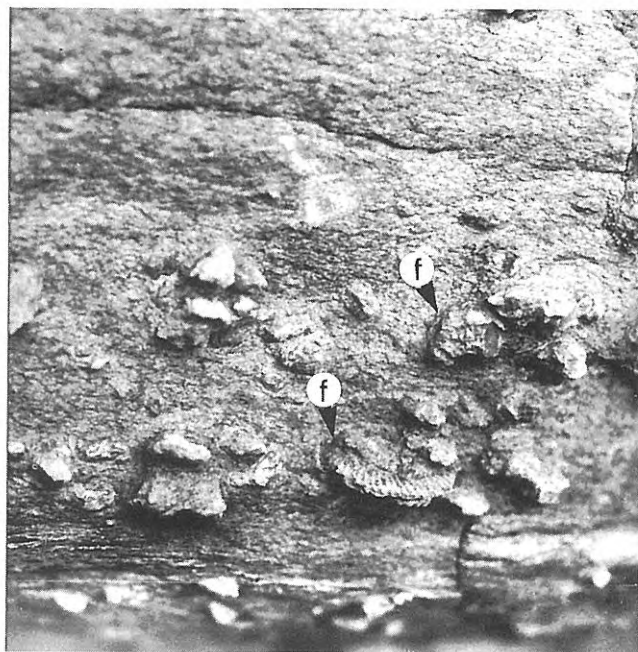


Figura 15. Moldes internos reelaborados. Pliensbachiense (Jurásico Inferior). Peniche (Portugal). Las flechas señalan varios ejemplares fosfáticos de *Dayiceras* (f). El tamaño y la frecuencia de los elementos reelaborados disminuye hacia la parte superior. x1.

proporcional a las tasas de exportación y destrucción, pudo alcanzar los valores máximos tanto en los ambientes distales y profundos como en los ambientes proximales y someros.

La formación de moldes internos concrecionales, calcáreos y/o fosfáticos, tuvo lugar en ambientes de baja tasa de sedimentación y cerca de la interfase agua/sedimento. Estos procesos de cementación precoz respecto a la matriz sedimentaria fueron inducidos por las diferencias de porosidad y permeabilidad del relleno sedimentario de las conchas de ammonites.

Durante los procesos de reelaboración, en ambientes inter- a supramareales, las conchas de ammonites pudieron ser sometidas a varias fases sucesivas de relleno sedimentario y cementación temprana, separadas por fases de disolución, y se formaron *moldes concrecionales sin septos*.

Los *hemiammonites* y las hemiconcreciones debieron de tener las primeras fases fosildiagénicas en ambientes confinados, cerca de la interfase agua/sedimento, pero las hemiconcreciones requieren suministro de carbonatos y no representan ambientes subsaturados o de aguas profundas.

Los moldes internos reelaborados de ammonites no sólo son frecuentes en los ambientes someros y abiertos de plataforma sino también en algunos ambientes profundos de plataforma o de cuenca. Respecto a las asociaciones de áreas proximales y someras, estas asociaciones condensadas se diferencian por tener menor grado de herencia tafonómica, pero mayor grado de empaquetamiento, así como por la presencia de

poblaciones tafónicas de tipo-1, cuyos elementos suelen tener el fragmocono relleno de sedimento y presentan superficies de desarticulación o de fractura con márgenes agudos, sin señales acusadas de rodamiento y con valores bajos de redondez, entre otros caracteres.

AGRADECIMIENTOS

El autor desea expresar su agradecimiento a los doctores J.C. García Ramos (Área de Estratigrafía, Depto. de Geología, Univ. Oviedo), J.J. Gómez (Depto. de Estratigrafía, Facultad de Ciencias Geológicas, Univ. Complutense Madrid), G. Meléndez (Área de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias, Univ. Zaragoza) y J.A. Vera (Depto. de Estratigrafía y Paleontología, Univ. Granada) por la lectura crítica del manuscrito y las sugerencias recibidas. Algunos de los ejemplos presentados en este trabajo fueron obtenidos durante las investigaciones realizadas en la Cordillera de Domeyko (Chile), en colaboración con los doctores G. Chong, A. Quinzio y H. Wilke (Univ. Antofagasta), para la realización del proyecto BE90-27 (DGICYT). Este trabajo es una contribución al proyecto PB92-0011 de la DGICYT.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aigner, T. 1979. Schill-Tempestite im Oberen Muschelkalk (Trias, SW-Deutschland). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **157**, 326-343.
- Aigner, T. 1980. Biofabrics and stratigraphy of the Lower Kimmeridge Clay (U. Jurassic, Dorset, England). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **159**, 324-338.
- Aigner, T. 1985. Storm depositional systems: dynamic stratigraphy in modern and ancient shallow-marine sequences. *Lecture Notes in the Earth Sciences*, **3**, 1-174.
- Akpan, E.B., Farrow, G.E. & Morris, N. 1984. Limpet grazing on Cretaceous algal-bored ammonites. *Palaeontology*, **25**, 361-367.
- Allison, P.A. & Briggs, D.E. 1991. Taphonomy of nonmineralized tissues. In: *Releasing the data locked in the fossil record* (Eds. P.A. Allison & D.E. Briggs). Plenum press, New York, 25-70.
- Andalib, F. 1970. Mineralogisch-geochemische Untersuchungen der aragonitischen Fossilien aus dem Dogger alpha (Opalinuston) in Württemberg. *Arbeiten aus dem geologisch-paläontologischen Institut der Universität Stuttgart*, **62**, 1-66.
- Andalib, F. 1972. Mineralogy and preservation of siphuncles in Jurassic cephalopods. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **140**, 33-48.
- Andalib, F. 1973. Erhaltung von Aragonitischen Schalen im Dogger alpha (unteres Aalenium) Süd-westdeutschlands. *Geologische Rundschau*, **62**, 506-521.
- Arkell, W.J., Kummel, E. & Wright, C.W. 1957. Mesozoic Ammonoidea. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, (L), *Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea* (Ed. R.C. Moore). The Geological Society of America & The University of Kansas Press, Lawrence, Kansas, L80-L437.
- Aurell, M., Fernández-López, S. & Meléndez, G. 1995. The Middle-Upper Jurassic oolitic ironstone level in the Iberian Range (Spain). Eustatic implications. In: *3rd International Symposium on Jurassic stratigraphy, Poitiers, 1991* (Eds. E. Cariou & P. Hantzpergue). *Geobios*, M.S. **17** (1994), 549-561.
- 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.
- Barthel, K.W., Swinburne, N.H.M. & Conway Morris, S. 1990. *Solnhofen. A study in Mesozoic Palaeontology*. Cambridge University Press, Cambridge, 236 pp.
- Batt, R.J. 1989. Ammonite shell morphotype distributions in the Western Interior Greenhorn Sea and some palaeoecological implications. *Palaios*, **4**, 32-42.
- Bayer, U. 1970. Anomalien bei Ammoniten des Aaleniums und Bajociums und ihre Beziehung zur Lebensweise. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **135**, 19-41.
- Bayer, U. 1975. Organische Tapeten im Ammoniten-Phragmokon und ihr Einfluss auf die Fossilisation. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. Monatshefte*, **1975**, 12-25.
- Bayer, U. & McGhee, G.R.Jr. 1985. Evolution in marginal epicontinental basins: the role of phylogenetic and ecological factors. In: *Sedimentary and Evolutionary cycles* (Eds. U. Bayer & A. Seilacher). Springer-Verlag, Berlin, 164-220.
- Bayer, U., Altheimer, E. & Deutschle, W. 1985. Environmental evolution in shallow epicontinental seas: sedimentary cycles and bed formation. In: *Sedimentary and Evolutionary cycles* (Eds. U. Bayer & A. Seilacher). Springer-Verlag, Berlin, 347-381.
- Benke, K. 1981. Die Dogger/Malm-Wende in den NW-Keltiberischen Ketten (Spanien) und angrenzenden Gebieten- Sedimentologie, Stratigraphie und Paläogeographie. *Facies*, **4**, 95-164.
- Berner, R.A. 1981. A new geochemical classification of sedimentary environments. *Journal of Sedimentary Geology*, **51**, 359-365.
- Birkelund, T. 1981. Ammonoid shell structure. In: *The Ammonoidea* (Eds. M.R. House & J.R. Senior). Academic Press, London, 177-214.
- Bourseau, J.P. 1977. L'Oxfordien moyen a nodules des "Terres noires" de Beauvoisin (Drome) (Ammonitina de la zone à Plicatilis, paléontologie et biostratigraphie; milieu de sédimentation et genèse des nodules carbonatés). *Nouvelles Archives du Museum d'Histoire Naturelle de Lyon*, **15**, 1-116.
- Brand, U. 1989. Aragonite-calcite transformation based on Pennsylvanian molluscs. *Geological Society of America, Bulletin*, **101**, 377-390.
- Brenner, K. 1976. Ammoniten-Gehäuse als Anzeiger von Palaeo-Strömungen. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **151**, 108-118.

- Brett, C.E. & Baird, G.C. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*, **1**, 207-227.
- Callomon, J.H. 1985. The evolution of the Jurassic ammonite family Cardioceratidae. *Special Papers in Paleontology*, **33**, 49-90.
- Canfield, D.E. & Raiswell, R. 1991a. Pyrite formation and fossil preservation. In: *Releasing the data locked in the fossil record* (Eds. P.A. Allison & D.E. Briggs). Plenum Press, New York -London, 337-387.
- Canfield, D.E. & Raiswell, R. 1991b. Carbonate precipitation and dissolution. Its relevance to fossil preservation. In: *Releasing the data locked in the fossil record* (Eds. P.A. Allison & D.E. Briggs). Plenum Press, New York-London, 411-453.
- Caracuel, J.E., Monaco, P. y Olóriz, F. 1996. Conservación diferencial de ammonites en facies Ammonitico Rosso. Ejemplos del Kimmeridgiense (Subbético, S. España) y del Toarciense (Umbria-Marche, Italia Central). In: *Comunicaciones de la II Reunión de Tafonomía y Fosilización* (Eds. G. Meléndez Hevia, M^a F. Blasco Sancho e I. Pérez Urresti). Institución "Fernando el Católico", Zaragoza, 79-82.
- Carpenter, S.J., Erickson, J.M., Lohmann, K.C. & Owen, M.R. 1988. Diagenesis of fossiliferous concretions from the Upper Cretaceous Fox Hills Formation, North Dakota. *Journal of Sedimentary Petrology*, **58**, 706-723.
- Carson, G.A. 1991. Silicification of fossils. In: *Releasing the data locked in the fossil record* (Eds. P.A. Allison & D.E. Briggs). Plenum Press, New York-London, 455-499.
- Cecca, F. 1992. Ammonite habitats in the Early Thitonian of Western Tethys. *Lethaia*, **25**, 257-267.
- Chamberlain, J.A., Ward, P.D. & Weaver, J.S. 1982. Post-mortem ascent of *Nautilus* shells: implications for cephalopod paleobiogeography. *Paleobiology*, **7**, 495-509.
- Checa, A. 1994. A model for the morphogenesis of ribs in ammonites inferred from associated microsculptures. *Palaeontology*, **37**, 863-888.
- Clari, P.A., Marini P., Pastorini, M. y Pavia, G. 1984. Il Rosso Ammonitico Inferiore (Baiociano-Calloviano) nei Monti Lessini settentrionali (Verona). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **90**, 15-86.
- Cope, J.C.W. 1968. Epizoic oysters on Kimmeridgian ammonites. *Palaeontology*, **11**, 19-20.
- Cresta, S., Monechi, S. e Parisi, G. 1989. Stratigrafia del Mesozoico e Cenozoico nell'area Umbro-Marchigiana. *Memoire descrittive della Carta Geologica d'Italia*, **39**, 1-185.
- Crick, R.E. 1983. The practicality of vertical cephalopod shells as paleobathymetric markers. *Geological Society of America, Bulletin*, **94**, 1109-1116.
- Dommergues, J.L. et Marchand, D. 1988. Paléobiogéographie historique et écologique: Application aux Ammonites du Jurassique. In: *Cephalopods Present and Past* (Eds. J. Wiedmann & J. Kullmann). Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 351-364.
- Dommergues, J.L., Elmi, S., Mouterde, R. et Rocha, R.B. 1981. Calcaire grumeleux du Carixien portugais. In: *Rosso Ammonitico Symposium Proc.* (Eds. A. Farinacci & S. Elmi). Edizioni Tecnoscienza, Roma, 199-206.
- Donovan, S.K. 1989. Taphonomic significance of the encrustation of the dead shell of recent *Spirula spirula* (Linné) (Cephalopoda: Coleoidea) by *Lepas anatifera* Linné (Cirripedia: Thoracia). *Journal of Paleontology*, **63**, 698-702.
- Dullo, W.-Ch. & Bandel, K. 1988. Diagenesis of molluscan shells: a case study from cephalopods. In: *Cephalopods Present and Past* (Eds. J. Wiedmann & J. Kullmann). Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 719-729.
- Duringer, Ph. 1982. Les remplissages sédimentaires des coquilles de céphalopodes triasiques. Mécanismes et intérêt paléocologique. *Geobios*, **15**, 125-145.
- Einsele, G. 1992. *Sedimentary basins*. Springer-Verlag, Berlin, 628 pp.
- Elmi, S. 1981. Sédimentation rythmique et organisation séquentielle dans les Ammonitico Rosso et les faciès associés du Jurassique de la Méditerranée occidentales; Interprétation des grummeaux et des nodules. In: *Rosso Ammonitico Symposium Proc.* (Eds. A. Farinacci & S. Elmi). Edizioni Tecnoscienza, Roma, 251-229.
- Elmi, S. 1985. Influence des haut-fonds sur la composition des peuplements et sur la dispersion des ammonites. In: Géodynamique des seuils et des hauts-fonds. *Bulletin de la Section des Sciences*, Ministère de l'éducation nationale, **9**, 217-228.
- Elmi, S. 1990. Réflexion sur les interactions entre l'évolution et l'adaptation des Ammonoïdes et la dynamique des aires sédimentaires. *Cahiers de l'Université Catholique de Lyon*, **4**, 153-159.
- Elmi, S. et Ameer, M. 1984. Quelques environnements des faciès noduleux mésogéens. *Geologica Romana*, **23**, 13-22.
- Elmi, S., Rocha, R. et Mouterde, R. 1988. Sedimentation palagique et encroûtements cryptalgaires: les calcaires grumeleux du Carixien portugais. *Ciências da Terra*, **9**, 69-90.
- Enay, R. 1980. Paléobiogéographie et Ammonites jurassiques: rythmes fauniques et variations du niveau marin; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques. *Mémoires hors série de la Société Géologique de France*, **10**, 261-281.
- Enay, R. 1993. Les apports sud-téthysiens parmi les faunes jurassiques nord-ouest européennes: interprétation paléobiogéographique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **317**, 115-121.
- Enay, R., Bernier, P., Barale, G., Bouriseau, J.-P., Buffetaut, E., Gaillard, Ch., Gall, J.C. et Wenz, S. 1994. Les ammonites des calcaires lithographiques de Cerin (Ain, France). Stratigraphie et taphonomie. *Geobios*, M.S. **16**, 25-36.
- Fernández-López, S. 1980. Estudio bioestratigráfico (Ammonoidea) de materiales aalenenses en Ribarroja (Valencia). *Estudios Geológicos*, **35** (1979), 415-423.
- Fernández-López, S. 1983. La biozona Garantiana (Bajociense, Jurásico medio) en la región de Tivenys-Sierra de Cardó (Tarragona). *Estudios Geológicos*, **38** (1982), 75-93.

- Fernández-López, S. 1985a. Criterios elementales de reelaboración tafonómica en ammonites de la Cordillera Ibérica. *Acta Geológica Hispánica*, **19** (1984), 105-116.
- Fernández-López, S. 1985b. Séquences sédimentaires et séquences taphonomiques. *Strata*, **2**, 116-122.
- Fernández-López, S. 1985c. *El Bajociense en la Cordillera Ibérica*. Tesis Doctoral, Departamento de Paleontología, Universidad Complutense, Madrid, 850 pp.
- Fernández-López, S. 1986. Sucesiones paleobiológicas y sucesiones registráticas (nuevos conceptos paleontológicos). *Revista Española de Paleontología*, **1**, 29-45.
- Fernández-López, S. 1987. Necrocinesis y colonización posmortal en Bajocisphinctes (Ammonoidea) de la Cuenca Ibérica. Implicaciones paleoecológicas y paleobatimétricas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)*, **82**, 151-184.
- Fernández-López, S. 1990. El significado de la autoctonía / aloctonía tafonómica. In: *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización* (Coord. S. Fernández-López). Departamento Paleontología, Universidad Complutense, Madrid, 115-124.
- Fernández-López, S. 1991. Taphonomic concepts for a theoretical biochronology. *Revista Española de Paleontología*, **6**, 37-49.
- Fernández-López, S. 1995. Taphonomie et interprétation des paléoenvironnements. In: *First European Palaeontological Congress, Lyon, 1993* (Eds. M. Gayet & B. Courtinat). *Geobios*, M.S. **18**, 137-154.
- Fernández-López, S. et Gómez, J.J. 1990a. Evolution tectono-sédimentaire et gènes des associations d'Ammonites dans le secteur central du Bassin Ibérique (Espagne) pendant l'Aalénien. *Cahiers de l'Université Catholique de Lyon*, sér. sci., **4**, 39-52.
- Fernández-López, S. y Gómez, J.J. 1990b. Utilidad sedimentológica y estratigráfica de los fósiles reelaborados. In: *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización* (Coord. S. Fernández-López). Departamento Paleontología, Universidad Complutense, Madrid, 125-144.
- Fernández-López, S. y Gómez, J.J. 1990c. Facies aalenienenses y bajocienses, con evidencias de emersión y cartificación, en el sector central de la Cuenca Ibérica. Implicaciones paleogeográficas. *Cuadernos de Geología Ibérica*, **14**, 67-111.
- Fernández-López, S. y Gómez, J.J. 1991. Condensación: significados y aplicaciones al análisis de cuencas. *Estudios Geológicos*, **47**, 169-181.
- Fernández-López, S. & Meléndez, G. 1994. Abrasion surfaces on internal moulds of ammonites as palaeobathymetric indicators. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **110**, 29-42.
- Fernández-López, S. y Meléndez, G. 1995a. Dispersión biogeográfica y tafonómica de ammonoideos filoceratinos hacia la Cuenca Ibérica durante el Jurásico Medio. *Coloquios de Paleontología*, **46** (1994), 129-149.
- Fernández-López, S. & Meléndez, G. 1995b. Taphonomic gradients in Middle Jurassic ammonites of the Iberian Range (Spain). In: *First European Palaeontological Congress, Lyon, 1993* (Eds. M. Gayet & B. Courtinat). *Geobios*, M.S. **18**, 155-165.
- Fernández-López, S. & Meléndez, G. 1996. Phylloceratina ammonoids in the Iberian Basin during the Middle Jurassic: a model of biogeographical and taphonomic dispersal related to relative sea-level changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **120**, 291-302.
- Fernández-López, S. et Mouterde, R. 1985. Le Toarcien, l'Aalénien et le Bajocien dans le secteur de Tivenys: nouvelles données biostratigraphiques. *Strata*, **2**, 71-82.
- Fernández-López, S. et Mouterde, R. 1994. L'Horizon à Gervillii (Bajocien inférieur) de Tendron (Cher, France). Taphonomie et populations d'ammonites. Proceedings 3rd International Meeting on Aalenian and Bajocian Stratigraphy. *Miscellanea del Servizio Geologico Nazionale*, **5**, 117-159.
- Fernández-López, S. y Suárez-Vega, L.C. 1980. Estudio bioestratigráfico (Ammonoidea) del Aalenense y Bajociense en Asturias. *Estudios Geológicos*, **35** (1979), 231-239.
- Fernández-López, S., Chong Díaz, G., Quinzio Sinn, L.A. & Wilke, H.-G. 1995. The Upper Bajocian and Bathonian in the Cordillera de Domeyko, North-Chilean Precordillera: sedimentological and biostratigraphical results. In: *3rd International Symposium on Jurassic stratigraphy, Poitiers, 1991* (Eds. E. Cariou & P. Hantzpergue). *Geobios*, M.S. **17** (1994), 187-201.
- Fernández-López, S., Aurell, M., García Joral, F., Gómez, J.J., Henriques, M.H.P., Martínez, G., Meléndez, G. y Suárez Vega, L.C. 1996. El Jurásico Medio de la Cuenca Catalana: unidades litoestratigráficas y elementos paleogeográficos. *Revista Española de Paleontología*, n^o extraordinario, 119-136.
- Fisher, H. 1990. Glauconite formation: discussion of the terms authigenic, perigenic, allogenic, and meta-allogenic. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **83**, 1-6.
- Fisher, I.St.J. & Hudson, J.D. 1985. Pyrite geochemistry and fossil preservation in shales. *Philosophical Transactions Royal Society of London*, **311B**, 167-169.
- Fisher, J. H. 1977. La faune bajocien de Donchery-sur-Meuse (Ardennes). *Annales de Paléontologie (Invert.)*, **63**, 1-18.
- Föllmi, K.B. 1996. The phosphorus cycle, phosphogenesis and marine phosphate-rich deposits. *Earth-Science Reviews*, **40**, 55-124.
- Fürsich, F.T. & Oschmann, W. 1993. Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic of Kachchh, western India. *Journal Geological Society of London*, **150**, 169-185.
- Fürsich, F.T., Oschmann, W., Singh, I.B. & Jaitly, A.K. 1992. Hardgrounds, reworked concretion levels and condensed horizons in the Jurassic of western India: their significance for basin analysis. *Journal Geological Society of London*, **149**, 313-331.
- Fütterer, E. 1978a. Untersuchungen über die Sink- und Transportgeschwindigkeit biogener Hartteile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **155**, 318-358.
- Fütterer, E. 1978b. Studien über die Einregelung, Anlagerung und Einbettung biogener Hartteile in Strömungskanal. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **156**, 87-131.

- Fütterer, E. 1982. Experiments on the distribution of wave and current influenced shell accumulations. In: *Cyclic and Event Stratification* (Eds. G. Einsele & A. Seilacher), Springer-Verlag, Berlin, 175-179.
- Gaillard, Ch. 1977. Cannelures d'érosion et figures d'impact dues à des coquilles d'Ammonites à épines (Oxfordien supérieur du Jura français). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **70**, 701-715.
- Gall, J.C., Bernier, P., Gaillard, C., Barale, G., Bourseau, J.P., Buffetaut, E. et Wenz, S. 1985. Influence du développement d'un voile algaire sur la sédimentation et la taphonomie des calcaires lithographiques; exemple du gisement de Cerin (Kimmeridgien supérieur, Jura méridionale français). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **301**, 547-552.
- García-Ramos, J.C., Valenzuela, M. y Suárez de Centi, C. 1992. Rampa carbonatada del Jurásico de Asturias. *Reunión monográfica sobre Biosedimentación*. Departamento de Geología, Universidad de Oviedo, 50 pp.
- Gasiorowski, S.M. 1973. Les Rhyncholites. *Geobios*, **6**, 127-196.
- Gatral, M., Jenkyns, H.C. & Parsons, C.E. 1971. Limonitic concretions from the European Jurassic, with particular reference to the "snuff-boxes" of southern England. *Sedimentology*, **18**, 79-103.
- Gebhard, G. 1982. Glauconitic Condensation Through High-Energy Events in the Albian Near Clars (Escagnolles, Var, SE-France). In: *Cyclic and Event Stratification* (Eds. G. Einsele & A. Seilacher). Springer-Verlag, Berlin, 286-298.
- Geraghty, M.D. & Westermann, G.E.G. 1994. Origin of Jurassic ammonite concretions assemblages at Alfeld, Germany: a biogenic alternative. *Paläontologische Zeitschrift*, **68**, 473-490.
- Geyer, O.F. 1971. Zur paläobathymetrischen Zuverlässigkeit von Ammonoideen-Faunen-Spektren. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **10**, 265-272.
- Geyer, O.F. und Hinkelbein, K. 1974. Die Grenzoolith im Jura von Ostspanien. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **145**, 17-57.
- Goldring, R. & Kazmierczak, J. 1974. Ecological succession in intraformational hard-ground formation. *Palaeontology*, **17**, 949-962.
- Gómez, J.J. y Fernández-López, S. 1992. Secciones condensadas y máximos transgresivos: una relación equívoca. *Geocaceta*, **11**, 130-137.
- Gómez, J.J. & Fernández-López, S. 1994. Condensation processes in shallow platforms. *Sedimentary Geology*, **92**, 147-159.
- Goy, A. 1995. Ammonoideos del Triásico Medio de España: Bioestratigrafía y correlaciones. *Cuadernos de Geología Ibérica*, **19**, 21-60.
- Graciansky, P.Ch., Dardeau, G., Dumont, T., Jacquin, T., Marchand, D., Mouterde, R. & Vail, P.R. 1993. Depositional sequence cycles, transgressive-regressive facies cycles, and extensional tectonics: example from the southern Subalpine Jurassic basin, France. *Bulletin de la Société géologique de France*, **164**, 709-718.
- Gygi, R.A. 1992. Structure, pattern of distribution and paleobathymetry of Late Jurassic microbialites (stromatolites and oncoids) in northern Switzerland. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **85**, 799-824.
- Hagdorn, H. 1982. The "Bank der Kleinen Terebrateln" (Upper Muschelkalk, Triassic) Near Schwäbisch Hall (SW-Germany) - a Tempestite Condensation Horizon. In: *Cyclic and Event Stratification* (Eds. G. Einsele & A. Seilacher). Springer-Verlag, Berlin, 263-285.
- Hagdorn, H. und Mundlos, R. 1983. Aspekte der Taphonomie von Muschelkalk-cephalopoden. Teil 1: Siphonerfall und Füllmechanismus. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **166**, 369-403.
- Hallam, A. 1975. *Jurassic Environments*. Cambridge University Press, 269 pp.
- Harrison, R.K., Howarth, M.K., Styles, M.T. & Young, B.R. 1983. Ooids with goyazite - crandallite rims from the top of the Marlstone Rock Bed (Toarcian, Lower Jurassic) near Harston Leicestershire. *Reports of the Institute of Geological Sciences*, **83**, 16-23.
- Henderson, R.A. & McNamara, K.J. 1985. Taphonomy and ichnology of cephalopod shells in a Maastrichtian chalk from Western Australia. *Lethaia*, **18**, 305-322.
- Henrich, R. & Wefer, G. 1986. Dissolution of biogenic carbonates: effects of skeletal structure. *Marine Geology*, **71**, 341-362.
- Heptonstall, W.B. 1970. Buoyancy control in ammonoids. *Lethaia*, **3**, 317-328.
- Hesselbo, S.P. & Palmer, T.J. 1992. Reworked early diagenetic concretions and the bioerosional origin of a regional discontinuity within British Jurassic marine mudstones. *Sedimentology*, **39**, 1045-1065.
- Hewitt, R.A. 1988. Nautiloid shell taphonomy: interpretations based on water pressure. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **63**, 15-25.
- Hewitt, R.A. & Westermann, G.E.G. 1983. Mineralogy, structure and homology of ammonoid siphuncles. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **163**, 378-396.
- Hewitt, R.A. & Westermann, G.E.G. 1987. Function of complexly fluted septa in ammonoid shells. II. Septal evolution and conclusions. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **174**, 135-169.
- Hewitt, R.A. & Westermann, G.E.G. 1990. Mosasaur tooth marks on the ammonite *Placenticerus* from the Upper Cretaceous of Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **27**, 469-472.
- Hollmann, R. 1962. Über die Subsolutions- und die "Knollenkalke" des Calcare Ammonitico Rosso Superiore im Monte Baldo (Malm, Norditalien). *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1962**, 1963-1979.
- Hollmann, R. 1964. Subsolutions-Fragmente (Zur Biostratonomie der Ammonoidea im Malm des Monte Baldo/Norditalien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **119**, 22-82.
- Hollmann, R. 1968. Diagenetische Gehäuse-Hypertrophie an Ammoniten aus dem Oberjura Ostafrikas. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **130**, 305-334.

- Hudson, J.D. 1982. Pyrite in ammonite-bearing shales from the Jurassic of England and Germany. *Sedimentology*, **29**, 639-667.
- Hudson, J.D. & Palframan, D.F.B. 1969. The ecology and preservation of the Oxford Clay fauna at Woodham, Buckinghamshire. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **124**, 387-418.
- James, N.P. 1983. Depositional models for carbonate rocks. In: *Sediment Diagenesis* (Eds. A. Parker & B.W. Sellwood). Reider Publ. Comp., Boston, 289-348.
- Jenkyns, H.C. 1971. The genesis of condensed sequences in the Tethyan Jurassic. *Lethaia*, **4**, 327-352.
- Kälin, O. y Ureta, S. 1987. El Lías superior y el Dogger inferior en Gorgo a Cerbara (Apenino central): aspectos bioestratigráficos y sedimentológicos. *Estudios geológicos*, **43**, 489-511.
- Kaiser, P. und Voigt, E. 1983. Fossiler Schneckenlaich in Ammonitenwohnkammern. *Lethaia*, **16**, 145-156.
- Kanie, Y., Fukuda, Y., Nakahara, K., Sedi, K. & Hattori, M. 1980. Implosion of living *Nautilus* under increased pressure. *Paleobiology*, **6**, 44-47.
- Kase, T., Shigeta, Y. & Futakami, M. 1994. Limpet home depressions in Cretaceous ammonites. *Lethaia*, **27**, 49-58.
- Kase, T., Shigeta, Y. & Futakami, M. 1995. Limpet pits on ammonoids living in surface waters: reply. *Lethaia*, **28**, 315-316.
- Kauffman, E.G. 1967. Coloradian macroinvertebrate assemblages, central Western Interior United States. In: *Paleoenvironments of the Cretaceous seaway - a symposium* (Eds. E.G. Kauffman & H.C. Kent). Colorado School of Mines, Golden, Colorado, 67-143.
- Kauffman, E.G. 1981. Ecological reappraisal of the German Posidonienschiefer (Toarcian) and the stagnant basin model. In: *Communities of the past* (Eds. J. Gray, A.J. Boucot & W.B.N. Berry). Hutchinson & Ross, Stroudsburg, 311-381.
- Kauffman, E.G. 1990. Mosasaur predation on ammonites during the Cretaceous - an evolutionary history. In: *Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution* (Ed. A.J. Boucot). Elsevier, Amsterdam, 184-189.
- Kauffman, E.G. & Kesling, E.G. 1960. An Upper Cretaceous ammonite bitten by a mosasaur. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, **15**, 193-248.
- Keller, T. & Riegraf, W. 1977. Frassreste im süddeutschen Posidonienschiefer. *Jahresbericht, Württembergische Gesellschaft der Wissenschaften*, **132**, 117-134.
- Kennedy, W.A. & Hall, A. 1967. The influence of organic matter on the preservation of aragonite fossils. *Proceedings of the Geological Society of London*, **1643**, 253-255.
- Kennedy, W.J. & Cobban, W.A. 1976. Aspects of Ammonite biology, biogeography, and biostratigraphy. *Special papers in Paleontology*, **17**, 1-94.
- Keupp, H. 1977. Ultrafazies und genese der Solnhofen Plattenkalke (Oberer Malm, südliche Frankenalb). *Abhandlungen der Naturhistorischen Gesellschaft zu Nürnberg*, **37**, 1-128.
- Keupp, H. 1984. Pathologische Ammoniten Kuriositäten oder paläobiologische Dokumente. *Fossilien*, **6**, 258-262, 267-275.
- Krajewsky, K.P. 1984. Early diagenetic phosphate cements in the Albian condensed glauconitic limestones of the Tatra Mountains, Western Carpathians. *Sedimentology*, **31**, 443-470.
- Krystyn, L., Schäffer, G. und Schlager, W. 1971. Über die Fossil-Lagerstätten in den triadischen Hallstätter Kalken der Ostalpen. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **137**, 284-304.
- Landman, N.H., Saunders, W.B., Winston, J.E. & Harries, P.J. 1987. Incidence and kinds of epizoans on the shells of living *Nautilus*. In: *Nautilus: the biology and paleobiology of a living fossil* (Eds. W.B. Saunders & N.H. Landman). Plenum, New York, 163-177.
- Lehmann, U. 1976. *Ammoniten: Ihr Leben und ihre Umwelt*. Enke, Stuttgart, 171 pp.
- Linck, O. 1956. Echte und unechte Besiedler (Epoeken) des deutschen Muschelkalk-Meeress. *Heimat*, **64**, 161-169.
- Lucas, J. & Prévôt, L.E. 1991. Phosphates and fossil preservation. In: *Releasing the data locked in the fossil record* (Eds. P.A. Allison & D.E. Briggs). Plenum Press, New York-London, 389-409.
- Macchioni, F., Monaco, P. & Parisi, G. 1996. Some taphonomic features of ammonite internal moulds in the early Toarcian of Rosso Ammonitico in central-western Umbria, Italy. In: *Comunicaciones de la II Reunión de Tafonomía y Fosilización* (Eds. G. Meléndez Hevia, M^a F. Blasco Sancho e I. Pérez Urresti). Institución "Fernando el Católico", Zaragoza, 175-180.
- Maeda, H. 1987. Taphonomy of ammonites from the Cretaceous Yezo Group in the Tappu area, northwestern Hokkaido, Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan*, **148**, 285-305.
- Maeda, H. 1990. Sheltered preservation: a peculiar mode of ammonite occurrence in the Cretaceous Yezo Group, Hokkaido, north Japan. *Lethaia*, **24**, 69-81.
- Maeda, H. & Seilacher, A. 1996. Ammonoid taphonomy. In: *Ammonoid Paleobiology* (Eds. N. H. Landman, K. Tanabe & R.A. Davis). Plenum Press, New York, 543-578.
- Maliva, R.G. & Dickson, J.A.D. 1992. The mechanism of skeletal aragonite neomorphism: evidence from neomorphosed mollusks from the upper Purbeck Formation (Late Jurassic-Early Cretaceous), southern England. *Sedimentary Geology*, **76**, 221-232.
- Mapes, R.H., Gary Lane, N. & Strimple, H.L. 1986. A microcrinoid colony from a cephalopod body chamber (Chesterian: Arkansas). *Journal of Paleontology*, **60**, 400-404.
- Mapes, R.H., Sims, M.S. & Boardman, D.R. II. 1995. Predation on the Pennsylvanian ammonoid *Gonioboceras* and its implications for allochthonous vs. autochthonous accumulations of goniatites and other ammonoids. *Journal of Paleontology*, **69**, 441-446.
- Marchand, D. 1992. Ammonites et paléoprofondeur: les faits, les interprétations. *Paleovox*, **1**, 51-68.
- Márquez-Aliaga, A. y Martínez, V. 1994. Procesos de colonización y su problemática, ejemplificada por bivalvos del Triásico español. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)*, **89**, 121-130.

- Martill, D.M. 1995. The taphonomy of vertebrates in black shales: the concept of soupy Fossil-Lagerstätten. *Europal*, **8**, 36-40.
- Martín-Algarra, A & Vera, J.A. 1994. Mesozoic pelagic phosphate stromatolites from the Penibetic (Betic Cordillera, Southern Spain). In: *Phanerozoic Stromatolites II* (Eds. J. Bertrand-Sarfati & C. Monty). Kluwer Academic Publishers, 345-391.
- Martínez, G. 1992. Hammatoceratinae (Ammonitina) del Toarciense superior y Aalenense en la Cordillera Ibérica. *Tesis doctoral, Editorial Complutense, Madrid*, n° **374/92**, 1-331.
- Martire, L. 1989. Analisi biostratigrafica e sedimentologica del rosso ammonitico veronese dell'Altopiano di Asiago. *Tesi di dottorato Università di Torino*, 1-166.
- Martire, L. 1992. Sequence stratigraphy and condensed pelagic sediments. An example from the Rosso Ammonitico Veronese, northeastern Italy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **94**, 169-191.
- Martire, L. & Pavia, G. 1996a. Taphonomic analysis of Bajocian ammonites from NW France (Normandy, Poitou). *GeoResearch Forum*, **1-2**, 305-316.
- Martire, L. & Pavia, G. 1996b. Taphonomic analysis of macro- and microfossils in Mesozoic carbonate successions: a precious aid in sedimentologic interpretation. In: *Comunicaciones de la II Reunión de Tafonomía y Fossilización* (Eds. G. Meléndez Hevia, M^a F. Blasco Sancho e I. Pérez Urresti). Institución "Fernando el Católico", Zaragoza, 199-204.
- Mehl, J. 1978. Anhäufungen scherbenartiger Fragmente von Ammonitenschalen im süddeutschen Lias und Malm und ihre Deutung als Frassreste. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau*, **68**, 75-93.
- Meischner, D. 1968. Perniciöse Epökie von *Placunopsis* auf *Ceratites*. *Lethaia*, **1**, 156-174.
- Meléndez, G., Sequeiros, L. & Brochwicz-Lewinski, W. 1983. Lower Oxfordian in the Iberian Chain, Spain; (1) Biostratigraphy and nature of gaps. *Bulletin de l'Academie Polonaise des Sciences (Sc. Terre)*, **30**, 157-172.
- Meléndez, G., Aurell, M., Fontana, B. y Lardiés, D. 1990. El tránsito Dogger-Malm en el sector nororiental de la Cordillera Ibérica: Análisis tafonómico y reconstrucción paleogeográfica. In: *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fossilización* (Coord. S. Fernández-López). Departamento Paleontología, Universidad Complutense, Madrid, 221-229.
- Mensink, H. und Mertmann, D. 1984. Diskontinuitäten im Unter-Callovium der nordwestlichen Keltiberischen Ketten (Spanien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **167**, 189-223.
- Merkt, J. 1966. Über Austern und Serpeln als Epöken auf Ammonitengehäusen. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **125**, 467-479.
- Mignot, Y. et Elmi, S. 1990. Compartimentage paléotectonique et différenciation paléobiologique: la miniaturisation de certains ammonites liasiques. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris*, **311**, 1545-1551.
- Monaco, P., Nocchi, M., Ortega-Huertas, M., Palomo, I., Martínez, F. & Chiavini, G. 1994. Depositional trends in the Valdorbia Section (Central Italy) during the Early Jurassic, as revealed by micropaleontology, sedimentology and geochemistry. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **87**, 157-223.
- Morton, N. 1981. Aptychi: the myth of the ammonite operculum. *Lethaia*, **14**, 57-61.
- Morton, N. 1988. Segregation and migration patterns in some *Graphoceras* populations (Middle Jurassic). In: *Cephalopods Present and Past* (Eds. J. Wiedmann & J. Kullmann). Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 377-385.
- Müller, A.H. 1979. Fossilization (Taphonomy). In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part A, Introduction. (Eds. R.A. Robinson & C. Teichert). Geological Society of America & University of Kansas Press, Boulder, Colorado, A2-A78.
- Mundlos, R. 1970. Wohnkammerfüllung bei Ceratitengehäusen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1970**, 18-27.
- Mutvei, H. 1975. The mode of life in ammonoids. *Paläontologische Zeitschrift*, **49**, 196-202.
- Neugebauer, J. und Hudson, J.D. 1978. Neuere untersuchungen zur Ammonitenerhaltung. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **157**, 188-193.
- Neumann, N. und Schumann, D. 1974. Zur Fossilierung, besonders der Goniatiten, in roten Knollenkalken vom "Ammonitico-Rosso"-Type. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1974**, 294-314.
- Norris, M.S. & Hallam, A. 1995. Facies variations across the Middle-Upper Jurassic boundary in Western Europe and the relationship to sea-level changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **116**, 189-245.
- Olóriz, F., Marques, B. & Rodríguez-Tovar, J. 1991. Eustatism and faunal associations. Examples from the South Iberian Margin during the Late Jurassic (Oxfordian-Kimmeridgian). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **84**, 83-106.
- Olóriz, F., Rodríguez-Tovar, J. & Marques, B. 1995a. Macroinvertebrate assemblages and ecostratigraphic structuration within a highstand system tract. An example from the Lower Kimmeridgian in Southern Iberia. In: *3rd International Symposium on Jurassic stratigraphy, Poitiers, 1991* (Eds. E. Cariou & P. Hantzpergue). *Geobios*, M.S. **17** (1994), 605-614.
- Olóriz, F., Caracuel, J.E. & Rodríguez-Tovar, F.J. 1995b. Using ecostratigraphic trends in sequence stratigraphy. In: *Sequence stratigraphy and depositional response to eustatic, tectonic and climatic forcing* (Ed. B.U. Haq). Kluwer Academic Publisher, Netherlands, 59-85.
- Olóriz, F., Caracuel, J.E., Ruiz-Heras, J.J., Rodríguez-Tovar, F.J. & Marques, B. 1996. Ecostratigraphic approaches, sequence stratigraphy proposals and block tectonics: examples from epicontinental swell areas in south and east Iberia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **121**, 273-295.
- Oschmann, W. 1995. The Posidonia Shales (Toarc, Lower Jurassic) in SW-Germany. *Europal*, **8**, 44-53.

- Pavia, G. 1971. Ammniti del Baiociano superiore di Digne (Francia SE, Dip. Basses-Alpes). *Bolletino della Societa Paleontologica Italiana*, **10**, 75-142.
- Pavia, G. 1994. Taphonomic remarks on d'Orbigny's type-Bajocian (Bayeux, west France). Proceedings 3rd International Meeting on Aalenian and Bajocian Stratigraphy. *Miscellanea del Servizio Geologico Nazionale*, **5**, 93-111.
- Pinna, G. 1985. Exceptional preservation in the Jurassic of Osteno. *Philosophical Transactions Royal Society of London*, **B 311**, 171-180.
- Prinz, P. 1988. Zur Diagenese von Ammoniten aus dem süddeutschen Opalinuston (Aalenium). *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1988**, 167-172.
- Raiswell, R. 1987. Non-steady state microbiological diagenesis and the origin of concretions and nodular limestones. In: *Diagenesis of sedimentary sequences* (Ed. J.D. Marshall). *Geological Society, Special Publications*, **36**, 41-54.
- Ramajo, J. y Meléndez, G. 1996. El límite Calloviense-Oxfordiense en Ricla (Zaragoza). Análisis sedimentológico y tafonómico de una sucesión condensada rica en ammonoideos. In: *Comunicaciones de la II Reunión de Tafonomía y Fosilización* (Eds. G. Meléndez Hevia, M^a F. Blasco Sancho e I. Pérez Urresti). Institución "Fernando el Católico", Zaragoza, 337-346.
- Raup, D.M. 1973. Depth inferences from vertically imbedded cephalopods. *Lethaia*, **6**, 217-226.
- Raup, D.M. & Chamberlain, J.A. Jr. 1967. Equations for volume and center of gravity in ammonoids shells. *Journal of Paleontology*, **41**, 566-574.
- Reboullet, S. 1995. L'évolution des ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur du Bassin Vocontien et de la Plate-forme Provençale (sud-est de la France): relations avec la stratigraphie séquentielle et implications biostratigraphiques. *Documentes du Laboratoire de Géologie, Université de Lyon*, **137**, 1-371.
- Reeside, J.B. & Cobban, W.A. 1960. Studies of the Mowry Shale (Cretaceous) and contemporary formations in the United States and Canada. *U.S. Geological Survey Professional Paper*, **355**, 126 pp.
- Reyment, R.A. 1970. Vertically inbedded cephalopod shells. Some factors in the distribution of fossil cephalopods, 2. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **7**, 103-111.
- Reyment, R.A. 1973. Factors in the distribution of fossil cephalopods. Part 3: experiments with exact models of certain shell types. *Bulletin of the Geological Institutions of the University of Uppsala*, **4**, 7-41.
- Reyment, R.A. 1980. Floating orientations of cephalopod shell models. *Palaeontology*, **23**, 931-936.
- Riccardi, A.C. 1980. Presencia de epizos en un ammonoideo heteromorfo del Maastrichtiano de Argentina: una inferencia paleoautoecológica. *Ameghiniana*, **17**, 11-14.
- Rothpletz, A. 1909. Über die Einbettung der Ammoniten in die Solnhofener Schichten. *Abhandlungen der mathematisch-physikalische Klasse Königlich bayerischen Akademie der Wissenschaften, München*, **24**, 313-337.
- Saul, L.R. 1979. A hollow spined *Anapachydiscus peninsularis* with possible mosasaur bite impressions. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, **304**, 1-8.
- Saunders, W.B. & Shapiro, E.A. 1986. Calculation and simulation of ammonoid hydrostatics. *Palaeobiology*, **12**, 64-79.
- Savrdá, Ch.E. & Bottjer, D.J. 1988. Limestone concretions growth documented by trace-fossil relations. *Geology*, **16**, 908-911.
- Schindewolf, O.H. 1934. Über Epöken auf Cephalopoden-Gehäusen. *Paläontologische Zeitschrift*, **16**, 15-31.
- Schlager, W. 1974. Preservation of cephalopod skeletons and carbonate dissolution on ancient Tethyan sea floors. *Special Publications of the International Association of Sedimentology*, **1**, 49-70.
- Schumann, D. 1988. Environment and post-mortem history of Upper Jurassic ammonites in Nuevo León, NE Mexico. In: *Cephalopods Present and Past* (Eds. J. Wiedmann & J. Kullmann). Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 731-736.
- Schumann, D. 1995. The Black shale facies of the La Casita Formation (Kimmeridgian of Nuevo León (Mexico)). *Europal*, **8**, 88-81.
- Schumann, I. und Schumann, D. 1995. Ein Ceratiten-Pflaster aus dem Oberen Muschelkalk von Götzinger (SW-Deutschland). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **195**, 109-116.
- Scott, G. 1940. Paleocological factors controlling distribution and mode of life of Cretaceous ammonoids in Texas. *Journal of Paleontology*, **14**, 1164-1203.
- Seilacher, A. 1960. Epizoans as a key to ammonoid ecology. *Journal of Paleontology*, **34**, 189-193.
- Seilacher, A. 1963. Umlagerung und Rolltransport von Cephalopoden-Gehäusen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1**, 18-27.
- Seilacher, A. 1966. Lobenlibellen und füllstruktur bei Ceratiten. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **125**, 480-488.
- Seilacher, A. 1968. Sedimentationsprozesse in Ammonitengehäusen. *Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz, Abhandlungen der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse*, 1967, **9**, 191-203.
- Seilacher, A. 1971. Preservational history of ceratite shells. *Palaeontology*, **14**, 16-21.
- Seilacher, A. 1973. Biostratinomy: The sedimentology of biologically standardized particles. In: *Evolving concepts in Sedimentology* (Ed. R.N. Ginsburg). Johns Hopkins University Press, Baltimore, 159-177.
- Seilacher, A. 1982a. Ammonite shells as habitats in the Posidonia shales of Holzmaden -floats or benthic islands? *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1982**, 98-114.
- Seilacher, A. 1982b. Posidonia Shales (Toarcian, S. Germany) - stagnant basin model revalidated. In: (Ed. E.M. Gallitelli). *STEM Mucchi, Modena Press*, 25-55.

- Seilacher, A. 1984. Sedimentary structures tentatively attributed to seismic events. *Marine Geology*, **55**, 1-12.
- Seilacher, A. & Labarbera, M. 1995. Ammonites as Cartesian divers. *Palaios*, **10**, 493-506.
- Seilacher, A., Andalib, F., Dietl, G. & Gocht, H. 1976. Preservational history of compressed Jurassic ammonites from southern Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **152**, 307-356.
- Seilacher, A., Reif, W.E. & Westphal, F. 1985. Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten. *Philosophical Transactions Royal Society of London*, **311B**, 5-23.
- Seyfried, H. 1981. Genesis of "regressive" and "transgressive" pelagic sequences in the Tethyan Jurassic. In: *Rosso Ammonitico Symposium Proc* (Eds. A. Farinacci & S. Elmi). Edizioni Tecnoscienza, Roma, 547-579.
- Soudry, D. & Lewy, Z. 1988. Microbially influenced formation of phosphate nodules and megafossil moulds (Negev, Southern Israel). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **64**, 15-34.
- Soudry, D. & Lewy, Z. 1990. Omission-surface incipient phosphate crust on early diagenetic calcareous concretions and their possible origin, Upper Campanian, southern Israel. *Sedimentary Geology*, **66**, 151-163.
- Sturani, C. 1966. Ammonites and stratigraphy of the Bathonian in the Digne-Barrême area (South-Eastern France, dept. Basses-Alpes). *Bolletino della Societa Paleontologica Italiana*, **5**, 3-57.
- Sturani, C. 1971. Ammonites and stratigraphy of the "Posidonia alpina" beds of the Venetian Alps (Middle Jurassic, mainly Bajocian). *Memoire degli Istituti di Geologia e Mineralogia dell'Università di Padova*, **28**, 1-190.
- Tanabe, K. 1979. Palaeoecological analysis of ammonoid assemblages in the Turonian *Scaphites* facies of Hokkaido, Japan. *Palaeontology*, **22**, 609-630.
- Tanabe, K. 1983. Mode of life of an inoceramid bivalve from the Lower Jurassic of West Japan. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1983**, 419-428.
- Tanabe, K., Inazumi, I., Tamahama, K. & Katsuta, T. 1984. Taphonomy of half and compressed ammonites from the Lower Jurassic black shales of the Toyora Area, West Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **47**, 329-347.
- Tanabe, K., Shigeta, Y. & Mapes, R.H. 1995. Early life history of Carboniferous ammonoids inferred from analysis of shell hydrostatics and fossil assemblages. *Palaios*, **10**, 80-86.
- Tarkowski, R. 1986. Analyse taphonomique d'une oryctocénose: exemple de l'Oxfordien de Pologne. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris*, **8**, 247-255.
- Tintant, H. 1984. Autochtonie ou allochtonie chez les Céphalopodes. *Mémoires de Géologie Université Dijon*, **7** (1982), 257-271
- Tintant, H., Marchand, D. et Mouterde, R. 1982. Relations entre les milieux marins et l'évolution des Ammonoïdés: les radiations adaptatives du Lias. *Bulletin de la Société géologique de France*, **5-6**, 951-961.
- Thierry, J. 1986. Réflexions sur l'utilisation des méthodes de dénombrement dans l'étude des taphocoénoses à ammonites. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris*, **8**, 231-245.
- Thierry, J. 1988. Provincialisme et/ou écologie des ammonites du Callovien en France. In: *Cephalopods Present and Past* (Eds. J. Wiedmann & J. Kullmann). Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 387-402.
- Torrens, H.S. 1986. The biology of ammonites. *OUGS Journal*, **6**, 17-25.
- Vera, J.A. & Martín-Algarra, A. 1994. Mesozoic stratigraphic breaks and pelagic stromatolites in the Betic Cordillera, Southern Spain. In: *Phanerozoic Stromatolites II* (Eds. J. Bertrand-Sarfati & C. Monty). Kluwer Academic Publishers, 319-344.
- Vía Boada, L., Villalta, J.F. y Esteban Cerdá, M. 1977. Paleontología y paleoecología de los yacimientos fosilíferos del Muschelkalk superior entre Alcover y Montral (Montañas de Prades, Provincia de Tarragona). *Cuadernos de Geología Ibérica*, **4**, 247-256.
- Wang, Y. & Westermann, G.E.G. 1993. Palaeoecology of Triassic Ammonoids. *Geobios, M.S.*, **15**, 373-392.
- Ward, G.J. & Hollingworth, N.T.J. 1990. The first record of a bitten ammonite from the Middle Oxford Clay (Calloviawetzn, Middle Jurassic) Bletchley, Buckinghamshire. *Mesozoic Research*, **2**, 153-161.
- Weaver, J.S. & Chamberlain, J.A. 1976. Equations of motion for post-mortem sinking of cephalopod shells and the sinking of *Nautilus*. *Paleobiology*, **2**, 8-18.
- Weitschat, W. 1986. Phosphatisierte Ammonoiten aus der Mittleren Trias von Central Spitzbergen. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, **61**, 249-279.
- Wendt, J. 1970. Stratigraphische Kondensation in triadischen und jurassischen Cephalopodenkalken der Tethys. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **7**, 433-448.
- Wendt, J. 1971. Genese und Fauna submariner Spaltenfüllungen im mediterranen Jura. *Palaeontographica*, **136**, 121-191.
- Wendt, J. 1973. Cephalopoden accumulations in the Middle Triassic Hallstatt-Limestone of Yugoslavia and Greece. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **10**, 624-640.
- Westermann, G.E.G. 1982. The connecting rings of *Nautilus* and Mesozoic ammonoids: implications for ammonoid bathymetry. *Lethaia*, **15**, 373-384.
- Westermann, G.E.G. 1985. Post-mortem descent with septal implosion in Silurian nautiloids. *Paläontologische Zeitschrift*, **59**, 79-97.
- Westermann, G.E.G. 1990. New developments in ecology of Jurassic-Cretaceous ammonoids. In: *Fossili, Evoluzione, Ambiente* (Eds. G. Pallini, F. Cecca, S. Cresta & M. Santantonio). Atti II Convegno Pergola, 1987, 459-478.
- Westermann, G.E.G. 1993. Hydrostatics and hydrodynamics of cephalopod shells: form, structure and function. *Anales de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, Buenos Aires, **45**, 183-204.

- Westermann, G.E.G. 1996. Ammonoid life and habitat. In: *Ammonoid Paleobiology* (Eds. N. H. Landman, K. Tanabe & R.A. Davis). Plenum Press, New York, 607-707.
- Wignall, P.B. 1994. *Black shales*. Clarendon press, Oxford, 127 pp.
- Wignall, P.B. & Pickering, K.T. 1993. Palaeoecology and sedimentology across a Jurassic fault scarp, N.E. Scotland. *Journal of the Geological Society*, **150**, 323-340.
- Wignall, P.B. & Simms, M.J. 1990. Pseudoplankton. *Palaeontology*, **33**, 359-378.
- Wilgus, C.K., Hastings, B.S., Kendall, C.G.St.C., Posamentier, H.W., Ross, C.A. & Van Wagoner, J.C. 1988. Sea-level changes: an integrated approach. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, **42**, 1-407.
- Wilson, J.L. 1975. *Carbonate facies in Geologic History*. Springer, Berlín, 1-471.
- Ziegler, B. 1967. Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura. *Geologische Rundschau*, **56**, 439-464.
- Ziegler, B. 1981. Ammonoid biostratigraphy and provincialism: Jurassic-Old World. In: *The Ammonoidea* (Eds. M.R. House & J.R. Senior). Academic Press, London, 433-457.
- Ziegler, B. 1983. *Introduction to Paleobiology: General Paleontology*. Ellis Horwood, Chichester, 225 pp.
- Zimmerle, W. 1994. Aptian and Albian phosphorites of Northwestern Germany (with emphasis on the biogenic aspects of phosphorite formation). *Kaupia*, **4**, 79-102.

Manuscrito recibido: 5 de julio, 1996

Manuscrito aceptado: 16 de noviembre, 1996