

FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. (1997). Factores determinantes de la conservación de los ammonites jurásicos. En: *Vida y ambientes del Jurásico* (Eds. J.A. GÁMEZ VINTANED y E. LIÑÁN). Institución "Fernando El Católico", Zaragoza: 137-157.

FACTORES DETERMINANTES DE LA CONSERVACIÓN DE LOS AMMONITES JURÁSICOS

Sixto FERNÁNDEZ-LÓPEZ¹

Palabras clave: paleontología, tafonomía, fosilización, registro fósil, Mesozoico, ambientes sedimentarios, Cordillera Ibérica.

RESUMEN

Los fósiles de ammonoideos son abundantes en los sedimentos marinos mesozoicos de todos los continentes, pero la distribución original de las conchas pudo ser modificada durante la fosilización. Los diferentes estados de conservación que presentan los restos de ammonoideos en la actualidad, así como su distribución y su abundancia en el registro geológico, han estado condicionados por factores de tres categorías: 1) paleobiológicos, 2) de producción y 3) tafonómicos. Para interpretar la conservación diferencial de los fósiles, así como su distribución y abundancia, es necesario tener en cuenta no sólo sus composición y estructura originales, y las condiciones ambientales a las que han estado sometidos, sino también las funciones o actividades que han realizado durante los procesos de fosilización. La importancia de estas funciones o actividades reside en que: 1) aumentan la variabilidad de los caracteres de los representantes de cada grupo tafonómico y 2) dan lugar a la formación de nuevos elementos de diferente composición y estructura, es decir de representantes de nuevos grupos tafonómicos, de nuevos tafones que poseen mayor durabilidad, redundancia y, en consecuencia, una mayor eficacia tafonómica. En los análisis e interpretaciones tafonómicas se debería distinguir los cambios de composición y de estructura, los cambios de comportamiento o de función, y las modificaciones evolutivas. Durante la fosilización aparecen

¹ Depto, y UEI de Paleontología. Facultad de Ciencias Geológicas (UCM) e Instituto de Geología Económica (UCM-CSIC). 28040-Madrid.

representantes de nuevos grupos tafonómicos, de composición y de estructura diferentes a la de los elementos biogénicamente producidos. Así aumenta la diversidad del registro fósil. En cada etapa de la fosilización persisten los grupos tafonómicos, los tafones, cuyos elementos se han estabilizado, transformado o replicado con mayor eficacia en las etapas anteriores de alteración tafonómica, y no los elementos producidos inicialmente más resistentes o los elementos conservados que han sido menos afectados por los factores ambientales.

INTRODUCCIÓN

Los ammonoideos fueron animales marinos que pertenecieron a la clase de los Cefalópodos y que presentaron su máxima diversidad durante la Era Mesozoica. Los cefalópodos actuales incluyen las sepias, los calamares, los pulpos, y los *Nautilus*. Los nautiloideos fueron los cefalópodos más abundantes y diversificados durante la Era Paleozoica. Los *Nautilus* actuales sólo viven en los mares meridionales y orientales de Asia, y son considerados como fósiles vivientes. Los cefalópodos actuales son predadores que migran a través de los mares, atrapando con sus tentáculos peces, crustáceos y otras presas, a las que descuartizan con su pico. Los cefalópodos pueden desplazarse rápidamente por propulsión, al expeler agua a través de su sifón. Algunos cefalópodos pueden escapar de sus enemigos formando una nube de tinta negra en el agua del mar. Los nautiloideos y los ammonoideos tienen una concha externa, dura, provista de tabiques que delimitan cámaras sucesivas y con dos porciones diferenciadas: la porción tabicada de la concha se llama fragmocono y la última cámara, que está ocupada por las partes blandas, se denomina cámara de habitación. Otros cefalópodos tienen una estructura esquelética interna como, por ejemplo, la pluma del calamar.

Los ammonoideos son un grupo extinto de cefalópodos, conocido exclusivamente por sus restos conservados en el registro geológico. Debido a su alta tasa evolutiva, durante más de 350 millones de años, los representantes de cada especie suelen presentar muchos caracteres morfológicos distintivos y, por su amplia distribución geográfica a través de los mares y océanos, sus conchas son importantes fósiles guía para datar y comparar la antigüedad de las rocas sedimentarias del Paleozoico superior y del Mesozoico. Las pautas de distribución de los fósiles de ammonoideos en una región o en una cuenca sedimentaria, incluso su presencia o ausencia, nos permite interpretar las sucesivas condiciones y los cambios ambientales ocurridos. Las pautas de distribución de los fósiles de ammonoideos en los distintos continentes también permiten reconstruir cómo eran y cómo fueron cambiando las posiciones relativas de los continentes y de los océanos durante el Mesozoico.

Los fósiles de ammonoideos son abundantes en los sedimentos marinos mesozoicos de todos los continentes, pero la distribución original de las conchas pudo ser modificada durante la fosilización. En la actualidad, las conchas de *Nautilus* pueden ser llevadas a la deriva por corrientes oceánicas, desde las costas meridionales australianas hasta las costas orientales africanas. Este tipo de transporte alcanza velocidades del orden de 250 km/día. Toda la información paleobiológica referente a los ammonoideos debe ser obtenida teniendo en cuenta las modificaciones que han sufrido los restos conservados durante los procesos de fosilización. La tafonomía es la disciplina paleontológica que estudia los procesos de fosilización (Fig. 1). Los diferentes estados de conservación que presentan los restos de ammonoideos en la actualidad, así como su distribución y su abundancia en el registro geológico, han estado condicionados por factores de tres categorías: 1) paleobiológicos, 2) de producción y 3) tafonómicos (Fig. 2).

El objetivo principal de este trabajo es, mostrar cuáles han sido los factores determinantes de los distintos estados de conservación que presentan en la actualidad los fósiles de un grupo particular de ammonoideos: los ammonites jurásicos,

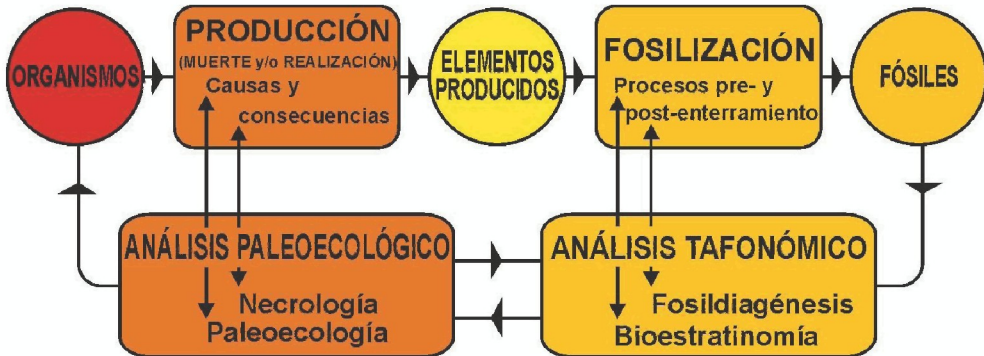


Figura 1. Diagrama que representa la relación histórica entre los organismos del pasado y los fósiles actuales, así como la relación metodológica que permite interpretar los primeros a partir de los segundos. Los organismos del pasado han producido restos y señales en el momento de su muerte o durante la realización de alguna actividad biológica (locomoción, digestión, reproducción, etc.). Los fósiles son el resultado de los procesos de fosilización de los elementos inicialmente producidos. La tafonomía es la disciplina paleontológica que estudia los procesos de fosilización. Más concretamente, la bioestratinomía y la fosildiagénesis se ocupan respectivamente de las etapas anteriores y posteriores al enterramiento de los restos organógenos. La interpretación de los fósiles, mediante los análisis tafonómico-paleoecológicos, permite reconstruir los organismos del pasado que produjeron dichos restos y señales. (Tomado de FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1982).

Sixto Fernández-López
**FACTORES
PALEOBIOLOGÍCOS**

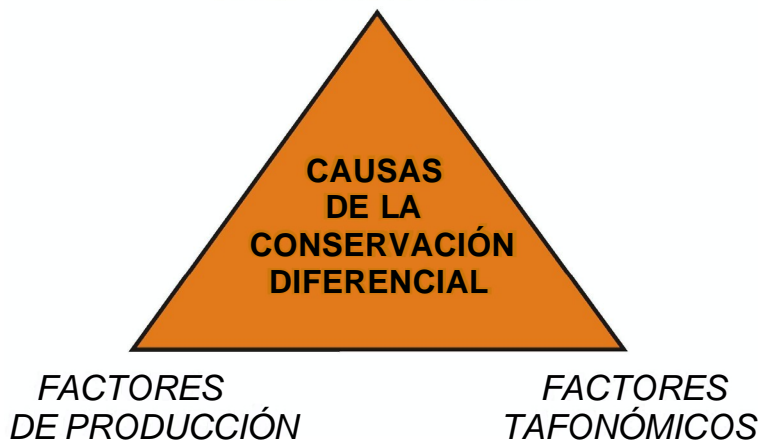


Figura 2. Factores que han influido en la conservación diferencial, la distribución y la abundancia de los fósiles. (Tomado de FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1989).

FACTORES PALEOBIOLOGÍCOS

La mayoría de las reconstrucciones paleobiológicas de los ammonites jurásicos están muy influenciadas por las observaciones realizadas en los *Nautilus* actuales. Los ammonites suelen ser representados provistos de tentáculos con ventosas, mostrando ojos prominentes, y con una concha de color bandeado en la superficie externa, debido a un tegumento superficial llamado periostraco, así como con una cubierta protectora en la parte superior de las partes blandas. Esta cubierta superior, que descendía y sellaba la abertura de la concha cuando el animal se retraía en el interior de la concha, debió ser independiente del apticus, que era un elemento mandibular situado en posición ínfera (Fig. 3). La concha de los ammonites, tanto la muralla como los tabiques internos del fragmocono, eran de composición aragonítica. La muralla de la concha estaba constituida por varias capas superpuestas y de distinta microestructura, en tanto que los tabiques poseían una sola capa. Los apticus eran de composición calcítica. Las sucesivas cámaras del fragmocono estaban comunicadas entre sí por los anillos conectivos del tubo sifonal, constituidos por múltiples membranas de conquiolina (una proteína insoluble en agua o en soluciones alcalinas). Los ammonites son uno de los grupos taxonómicos extintos en los que se han reconocido diferentes sexos, teniendo en cuenta las diferencias de tamaño y forma entre sus individuos. El tamaño y los hábitats de los

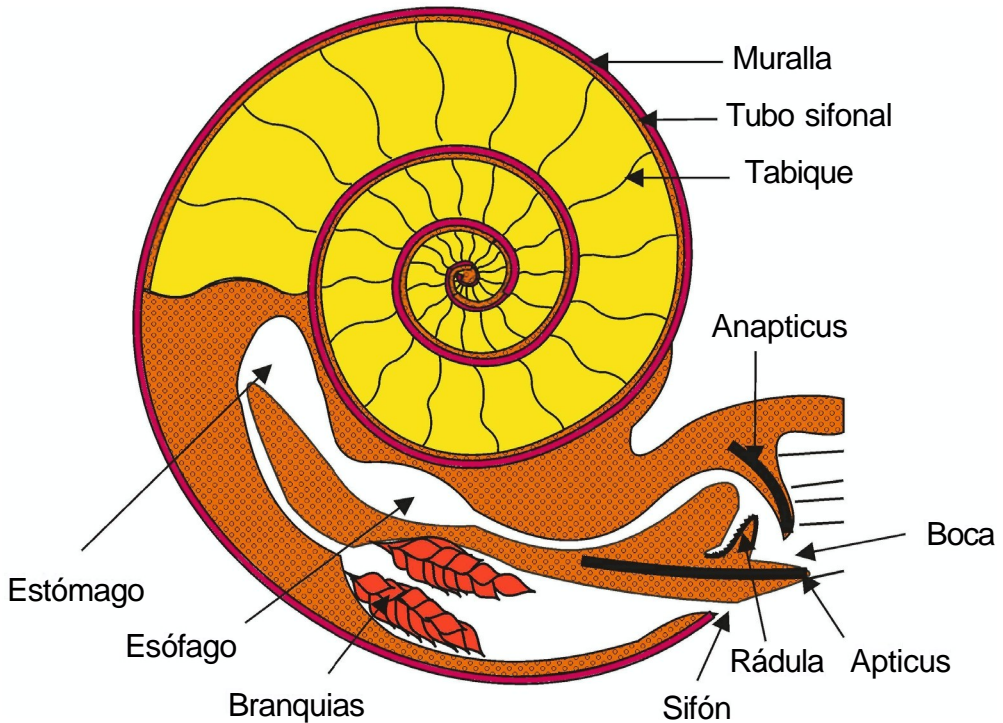


Figura 3. Esquema de un ammonite, (Basado en datos de LEHMANN, 1976, y LANDMAN *et al.*, 1996).

ammonites debieron ser muy variados. Los individuos de mayor tamaño tuvieron una concha que sobrepasaba los 3 m de diámetro, en tanto que la concha de los individuos adultos de menor tamaño fue de un diámetro inferior a 6 mm (Fig. 4).

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. 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 y cuando todavía persistían los tabiques. En cambio, en ambientes anóxicos o en materiales de escasa permeabilidad como los lodos arcillosos, la escasez o la ausencia de oxígeno debió retardar los procesos de biodegradación-descomposición. En ambientes anóxicos o euxínicos, con ácido sulfhídrico libre, los componentes calcáreos de los restos de ammonites (tabiques, muralla y apticus, sucesivamente) desaparecieron antes que el periostraco o los anillos

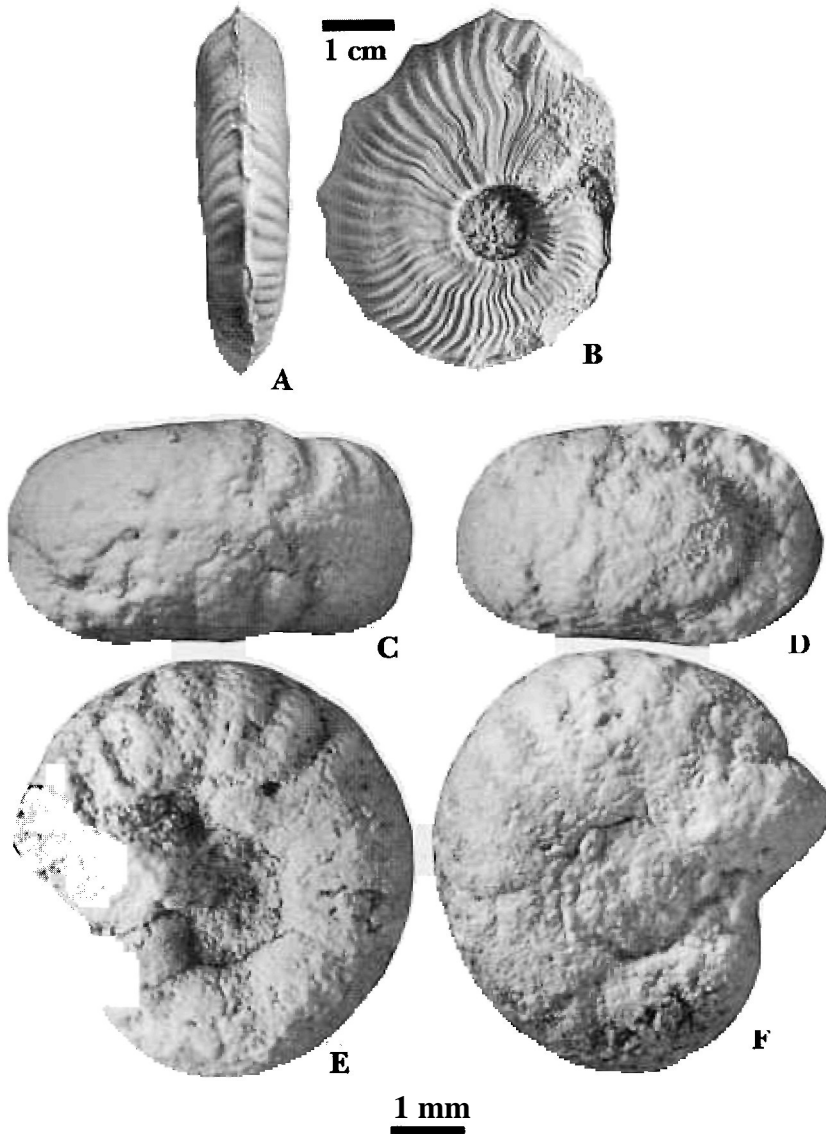


Figura 4. Presuntos dimorfos sexuales. A y B: *Melendezia enigmatica* FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1985; holotipo, macroconcha no-adulta, Biozona Garantiana, Bajociense superior, Cella (Teruel), ejemplar ICE2/12. C, D, E y F: *Diplesioceras* sp. nov.; microconcha adulta, Biozona Parkinsoni, Bajociense superior, Ricla (Zaragoza), ejemplar RC146/1. Esta microconcha presenta un tamaño adulto más de diez veces menor que su presunto dimorfo macroconcha.

conectivos del sifón. Los incrementos en la tasa de sedimentación o en la tasa de acumulación de sedimentos, que aumentaron la probabilidad de enterramiento de los restos de ammonites, 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.

Los caracteres primarios u originales de los ammonites han influido en los procesos de producción y fosilización de sus restos, pero no se puede decir que hayan determinado el destino de dichos restos durante la fosilización. En contra de la idea defendida por algunos autores, no es posible distinguir entre elementos o taxones conservables e inconservables en el registro geológico, teniendo en cuenta exclusivamente la composición y la estructura original de los elementos producidos. Además de los caracteres primarios, diferentes factores tafonómicos y de producción han influido de manera significativa en la conservación diferencial que presentan en la actualidad los restos de ammonites jurásicos.

FACTORES TAFONÓMICOS

Los factores tafonómicos han determinado la composición y la estructura de los restos de ammonites desde su producción hasta su estado actual. En cada elemento conservado se pueden distinguir los caracteres primarios, u originales, y los caracteres secundarios que resultan de la alteración tafonómica. Durante la fosilización, los restos de ammonites reaccionaron frente a los cambios ambientales, experimentaron modificaciones, adquirieron nuevos estados de conservación y se ajustaron a las nuevas condiciones del ambiente externo, o bien fueron destruidos cuando las condiciones ambientales sobrepasaron sus límites de tolerancia. Cualquier resto de ammonites pudo persistir y dar lugar a señales múltiples de su existencia al efectuar ciertas funciones o actividades que estaban reguladas por factores intrínsecos (composición y estructura) y extrínsecos (ambiente externo). Estas funciones o actividades son la estabilización, la transformación y la replicación (Fig. 5).

La **estabilización** de los restos de ammonites, o el mantenimiento de su composición y estructura cuando están sometidos a cambios ambientales, puede lograrse mediante dos mecanismos diferentes: 1) la realización de nuevas actividades o 2) la adquisición de nuevos caracteres estructurales. Como ejemplo de estabilización tafonómica de las conchas de ammonites al realizar nuevas actividades se puede citar los procesos de reorientación bioestratinómica por los cuales las conchas pasan a tener posiciones mecánicas más estables, o bien los procesos de reagrupamiento que aumentan

FUNCIONES O ACTIVIDADES DE LOS ELEMENTOS CONSERVADOS:

- 1) *Estabilización*: mantenimiento de su composición y estructura al:
 - la) realizar nuevas actividades.
 - lb) adquirir nuevos caracteres estructurales.
- 2) *Transformación*: modificación de sus caracteres estructurales.
- 3) *Replicación*: formación de nuevos elementos conservados.

CAPACIDADES DE LOS ELEMENTOS CONSERVADOS:

- 1) *Durabilidad*: capacidad de persistencia.
- 2) *Redundancia*: capacidad de replicación.

Figura 5. Funciones o actividades y capacidades de los elementos conservados.
(Tomado de FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1991).

la concentración de las conchas en la interfase agua/sedimento. Estos procesos pueden disminuir o inhibir la influencia que tienen algunos agentes destructivos de las conchas durante los procesos de biodegradación, abrasión, disolución o bioerosión.

Los restos de ammonites también pueden estabilizarse y mantener su composición química y su estructura al adquirir nuevos caracteres estructurales (Fig. 5). Por ejemplo, los casos de recristalización o neomorfismo en los cuales el aragonito de las conchas es sustituido por calcita, que es un mineral termodinámicamente más estable pero de igual composición química. El desarrollo de envueltas micríticas, de velos microbianos o de encostramientos, así como la formación de concreciones en torno a los restos de ammonites también han amortiguado o inhibido en otros casos la influencia de algunos factores de alteración.

Durante los procesos de **transformación**, los restos de ammonites han estado sometidos a modificaciones de sus caracteres estructurales (tamaño, forma, microestructura, porosidad, permeabilidad, peso específico, rigidez, fragilidad, resistencia mecánica, etc.). Durante la fosilización, los restos de ammonites experimentaron modificaciones en su composición, estructura y situación espacio-temporal a causa de la intervención de diferentes agentes físicos, químicos y biológicos. Los diferentes procesos de alteración tafonómica que causaron estas modificaciones pueden ser

agrupados en las siguientes categorías: biodegradación-descomposición, carbonificación, encostramiento, relleno sedimentario, mineralización (por cementación, neomorfismo o reemplazamiento), abrasión, bioerosión, disolución, distorsión, necrocinesis y desplazamientos fosildiagenéticos (por reorientación, desarticulación, dispersión, reagrupamiento y removilización). Por transformaciones de estos tipos, los elementos conservados adquieren nuevos valores de **durabilidad** (capacidad de persistencia) y de **redundancia** (capacidad de producir nuevos elementos conservados; Fig. 5). Los restos transformados pueden lograr valores más altos de durabilidad y de redundancia que en las etapas anteriores. Así por ejemplo, la resistencia de los moldes internos mineralizados aumenta durante las primeras fases de alteración cuando el relleno sedimentario blando de las conchas se transforma por cementación temprana en un molde interno concrecional.

Durante la fosilización también se pueden formar nuevos restos de ammonites por **replicación**, simple o múltiple. Ejemplos de replicación simple son la formación de moldes internos por relleno sedimentario de las conchas de ammonites; la mineralización de algunos restos de ammonites con calcita, sílice, pirita o fosfato; así como las pseudomorfosis siliciclásticas de las conchas formadas por relleno sedimentario de las cavidades de las conchas previamente disueltas. Los elementos conservados que han adquirido una composición y una estructura diferentes de la de los elementos producidos originalmente deben ser considerados como réplicas, como restos nuevos y no como restos transformados. Los moldes internos concrecionales, los moldes piritosos de las conchas de ammonites, así como las huellas o impresiones dejadas por algunas conchas en la superficie del sedimento son réplicas de las conchas aragoníticas originales.

Como ejemplos de replicación múltiple se pueden citar los procesos de fragmentación de conchas o de desarticulación de moldes internos que producen varios restos de ammonites a partir de un mismo ejemplar.

En conclusión, para interpretar la conservación diferencial de los fósiles, así como su distribución y abundancia, es necesario tener en cuenta no sólo sus composición y estructura originales, y las condiciones ambientales a las que han estado sometidos, sino también las actividades que han realizado durante los procesos de fosilización (Fig. 6). La importancia de estas funciones o actividades reside en que: 1) aumentan la variabilidad de los caracteres de los representantes de cada grupo tafonómico y 2) dan lugar a la formación de nuevos elementos de diferente composición y estructura, es decir de representantes de nuevos grupos tafonómicos, de nuevos tafones que poseen mayor durabilidad, redundancia y, en consecuencia, una mayor eficacia tafonómica.

FACTORES DE ALTERACIÓN de los elementos conservados:



RESULTADOS:

- 1) Aumento de la variabilidad de cada grupo tafonómico.
- 2) Formación de nuevos grupos tafonómicos y aparición de nuevos tafones.

Figura 6. La composición y la estructura de los elementos conservados o el ambiente externo son factores selectivos durante la fosilización. Sin embargo, las propiedades funcionales de los elementos conservados influyen también en su conservación diferencial. Durante la fosilización han aparecido representantes de nuevos grupos tafonómicos, de distinta composición y estructura que los elementos biogénicamente producidos, y ha aumentado la diversidad del registro fósil. (Tomado de FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1995).

Se llama eficacia tafonómica al uso realizado por los elementos conservados, a la utilización que han hecho, de su durabilidad y redundancia. Los apticus calcícticos, las conchas aragoníticas originales, los moldes piritosos o los moldes internos concrecionales de ammonites pertenecen a distintos grupos tafonómicos y representan tafones distintos. Aunque es probable que los elementos de un mismo grupo tafonómico sean diferencialmente eficaces debido a sus diferencias estructurales y de comportamiento, se puede hablar de la eficacia tafonómica de los representantes de un determinado grupo tafonómico, de la eficacia que han tenido para persistir y/o replicarse. Sin embargo, el rango de tolerancia y el grado de eficacia tafonómica de los representantes de un mismo grupo tafonómico pueden ser diferentes en los distintos lugares del área de distribución geográfica ocupada por ellos. La eficacia tafonómica también puede variar en un mismo grupo tafonómico que experimenta modificaciones evolutivas.

El tener en cuenta los procesos de evolución tafonómica permite explicar la persistencia de algunos restos organógenos en condiciones ambientales que han sobrepasado los límites de tolerancia de los elementos biogénicamente producidos. Por ejemplo, en la Cuenca Ibérica durante el Jurásico Medio, algunos moldes concrecionales reelaborados de ammonites persistieron en ambientes subaéreos, fuera de los límites de tolerancia de las conchas aragoníticas (Fig. 7), y formaron agrupamientos locales antes de ser definitivamente enterrados.

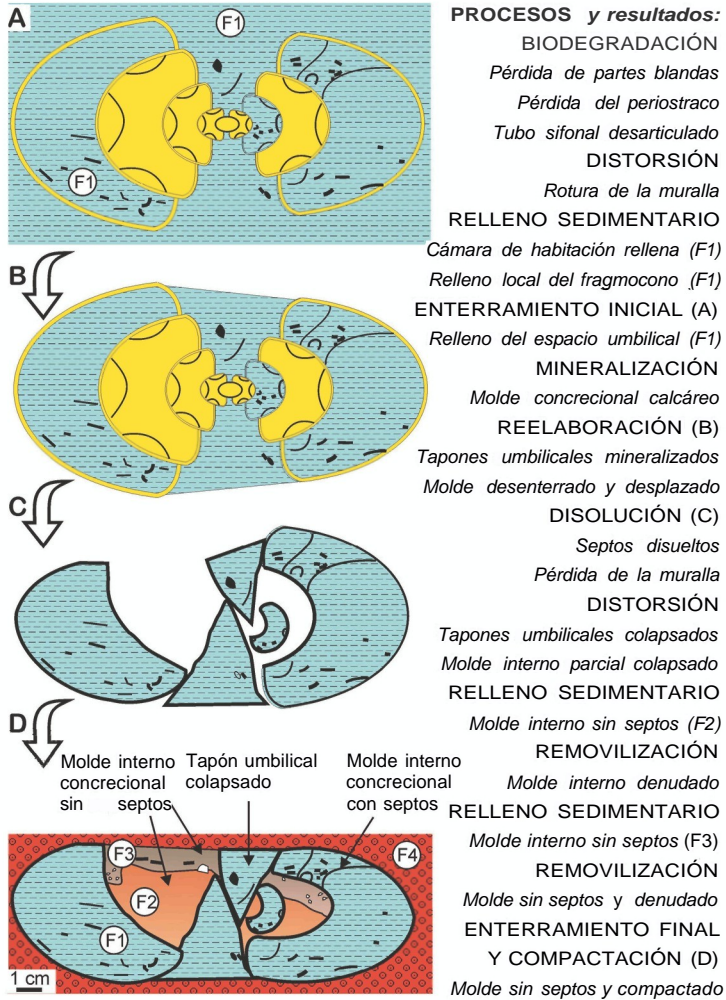


Figura 7. Molde interno reelaborado de *Macrocephalites*, que presenta evidencias de varias fases de relleno sedimentario, cementación y disolución antes del enterramiento final (fases A-D). La primera fase de relleno sedimentario (A), con lodos carbonáticos de la facies F1, dio lugar a un molde interno de la cámara de habitación y de algunas vueltas del fragmocono, cuando todavía persistían los tabiques de la concha. Durante una fase de reelaboración (B), el molde interno y la concha, con tapones umbilicales mineralizados, fueron desenterrados y desplazados. Durante una fase posterior (C) se disolvieron los septos y la muralla de la concha por alteración subaérea, y colapsaron los tapones umbilicales que estaban constituidos por sedimentos de la facies F1 previamente cementados: el tapón izquierdo que ocupaba la parte superior colapsó hacia el interior del molde interno, en tanto que el tapón derecho que se encontraba en la parte inferior descendió hasta una posición más externa del molde interno. Las dos fases de relleno sedimentario posteriores (con lodos carbonáticos oolíticos de las facies F2 y F3) estuvieron separadas por una fase de denudación y dieron lugar a un molde interno concrecional sin septos que fue definitivamente enterrado en sedimentos oolíticos de una nueva facies (F4). Durante la diagénesis temprana, el molde interno concrecional fue ligeramente comprimido en el sentido de la estratificación, por compactación diagenética gravitacional (D). Ejemplar GR166/9, Calloviense (Jurásico Medio), Griegos (Teruel). (Basado en datos de FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1997a).

En los análisis e interpretaciones tafonómicas se debería distinguir los cambios de composición y de estructura, los cambios de comportamiento o de función, y las modificaciones evolutivas. Durante la fosilización aparecen representantes de nuevos grupos tafonómicos, de composición y de estructura diferentes a la de los elementos biogénicamente producidos. Así aumenta la diversidad del registro fósil. En cada etapa de la fosilización persisten los grupos tafonómicos, los tafones, cuyos elementos se han estabilizado, transformado o replicado con mayor eficacia en las etapas anteriores de alteración tafonómica, y no los elementos producidos inicialmente más resistentes o los elementos conservados que han sido menos afectados por los factores ambientales. La fosilización no es un proceso paleobiológico de destrucción selectiva de organismos del pasado que determina una disminución en la diversidad de la biosfera, sino un proceso tafonómico que genera nuevos restos orgánicos y durante el cual aumenta la diversidad del registro fósil.

El concepto de factor tafonómico limitante no debe ser reducido a los factores físicos, químicos o biológicos del ambiente externo. Las interacciones o coacciones entre los elementos conservados influyen también en los procesos de alteración tafonómica. Por ejemplo, las variaciones en la concentración de conchas de ammonites determinan variaciones en la porosidad y en la permeabilidad de los sedimentos que a su vez influyen en las condiciones de fosilización de otros restos. Las interacciones o coacciones entre restos de ammonites también han influido en la composición y la estructura de las asociaciones registradas. Por ejemplo, durante la alteración tafonómica, la densidad regional de una asociación (el número de restos por unidad de superficie o de volumen en una región) es un factor limitante de su distribución geográfica si alcanza valores muy altos o muy bajos (cf. ALLISON y BRIGGS, 1991; MAEDA y SEILACHER, 1996). Un aumento en la concentración de restos orgánicos puede reducir localmente la concentración de oxígeno disponible e inhibir los procesos de biodegradación aerobia. Una mayor concentración de restos esqueléticos aumenta el grado de cohesión y la permeabilidad del sedimento, dificulta la actividad de los macroorganismos bioturbadores, y puede favorecer la mineralización diferencial de los restos que constituyen una asociación. Una asociación conservada no es un conjunto de restos o de señales que están simplemente juntos. Las asociaciones deben ser consideradas como grupos de elementos conservados que interactúan entre sí y que influyen, o están influenciados, por el ambiente externo. Cada asociación tiene un tamaño (número de elementos que la compone), una diversidad, una distribución geográfica y una estructura temporal concretas. En consecuencia, las asociaciones son entes o entidades, conjuntos integrados con una organización diferente de la de los elementos conservados, que se distinguen por su composición estructura y génesis.

Las variaciones geográficas de los factores ambientales han dado lugar a variaciones geográficas en los caracteres de los fósiles, que constituyen gradientes tafonómicos. Por ejemplo, la turbulencia de las aguas es un factor tafonómico importante en los ambientes marinos porque reduce la probabilidad de enterramiento de los restos y tiende a aumentar la duración y la intensidad de los procesos de alteración bioestratinómica. Los gradientes positivos en los grados de biodegradación-descomposición, encostramiento, relleno sedimentario, abrasión, bioerosión, fragmentación, reorientación, desarticulación, dispersión, reagrupamiento y removilización indican el aumento de energía hidrodinámica del ambiente, a menudo asociado al incremento en el grado de oxigenación y a la disminución de la profundidad. Algunos caracteres secundarios de los restos de ammonites indican condiciones paleoambientales y paleogeográficas muy precisas. Por ejemplo, las facetas elipsoidales de abrasión en el último tercio de vuelta de espira conservada y los surcos anulares de abrasión de los moldes internos reelaborados de ammonites son típicos de los ambientes intermareales; en cambio, las señales de implosión que presentan algunas conchas de cefalópodos (por ejemplo, la rotura de algunos tabiques de la concha debido a la presión hidrostática) son características de ambientes marinos profundos.

Para poner de manifiesto gradientes paleoambientales se deben considerar clinos tafonómicos, es decir, variaciones espaciales en los caracteres de los representantes del mismo grupo tafonómico. Un ejemplo de clino tafonómico es la variación en el estado de conservación que presentan los restos de ammonites en los sedimentos carbonáticos de las plataformas epicontinentales someras por efecto de los procesos de abrasión (Fig. 8).

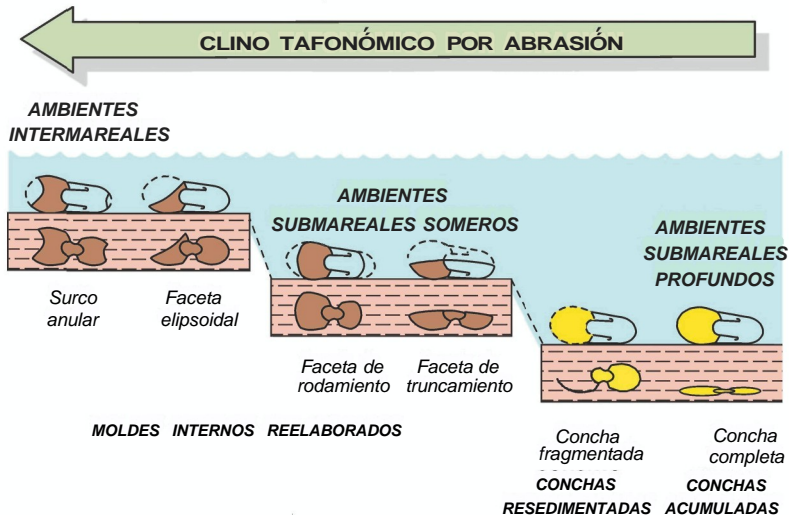


Figura 8. Ejemplo de clino tafonómico por abrasión. (Tomado de FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1995).

Los sedimentos de ambientes submareales profundos o de baja energía contienen conchas acumuladas o resedimentadas, sin señales de abrasión, con la cámara de habitación sólo parcialmente rellena de sedimentos, y su espesor reducido a algunos milímetros por compactación diagenética gravitacional. Hacia las áreas de ambientes más turbulentos y menos profundos, incluso inter- o supramareales, desaparecen los elementos acumulados y son cada vez más frecuentes los moldes concreciones reelaborados, sin señales de compactación diagenética gravitacional, que han podido adquirir diversas superficies de abrasión según las condiciones batimétricas a las que han estado sometidos: facetas de truncamiento o de rodamiento hasta facetas elipsoidales en el último tercio de vuelta de espira conservada y surcos anulares.

En las secuencias de somerización o parasecuencias de plataforma externa carbonática, que se formaron durante episodios de turbulencia creciente y tasa de sedimentación decreciente, las sucesivas asociaciones registradas de ammonites presentan diferentes caracteres secundarios y constituyen distintos taforregistros (Fig. 9). Las tafofacies comprenden cuerpos rocosos del registro estratigráfico, en tanto que los taforregistros comprenden fósiles y asociaciones del registro fósil, aunque las unidades de estos dos tipos son establecidas exclusivamente con criterios tafonómicos. Las asociaciones registradas que se encuentran en las secuencias positivas más completas pertenecen a tres categorías diferentes y representan tres taforregistros sucesivos: un taforregistro de turbulencia baja (TTB), un taforregistro de turbulencia moderada (TTM) y un taforregistro de turbulencia alta (TTA). En las primeras asociaciones registradas de los niveles inferiores de las secuencias más completas de este tipo, donde puede haber ammonites acumulados y moldes piritosos, son más frecuentes las conchas completas, predominan los ammonites huecos (es decir, conchas sin relleno sedimentario en el fragmocono) y los fragmoconos huecos (es decir, conchas que han perdido los tabiques por disolución), aunque es en estos niveles basales donde los ammonites presentan mayores grados de compactación diagenética gravitacional. Hacia la parte superior de estas secuencias carbonáticas son más frecuentes los ammonites resedimentados y los ammonites reelaborados, aumenta el grado de relleno sedimentario de las conchas y son más frecuentes las conchas con agrupamiento encajado. Los procesos de mineralización temprana también son cada vez más frecuentes, y se forman moldes concrecionales que presentan grados crecientes de abrasión, fragmentación, desarticulación, reorientación y reagrupamiento. Los moldes internos concrecionales, sin deformaciones por compactación diagenética gravitacional, pero con facetas de abrasión formadas antes del enterramiento final, pasan a ser más frecuentes. Los encostramientos y las perforaciones biogénicas, así como los patrones de agrupamiento imbricados, son cada vez más frecuentes, tanto en las con-

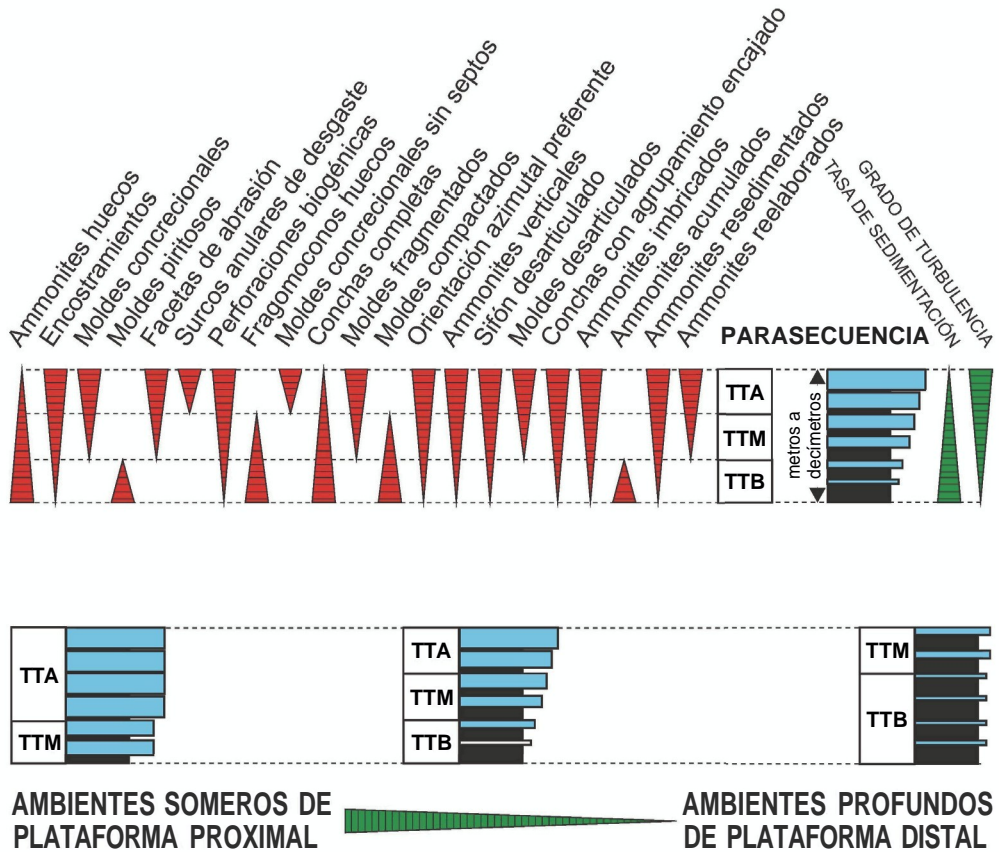
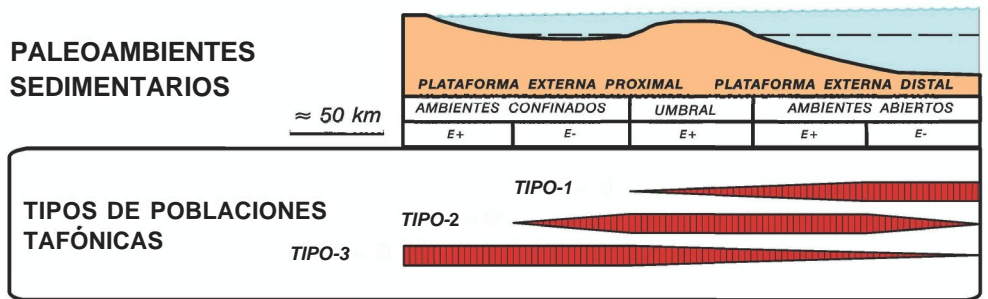


Figura 9. Frecuencias de algunos caracteres tafonómicos de los ammonites que se encuentran en secuencias de somerización o parasecuencias de plataforma externa carbonática, y constituyen secuencias positivas o de turbulencia creciente. Las asociaciones registradas que se encuentran en las secuencias más completas pertenecen a tres categorías diferentes y representan tres taforregistros sucesivos: un taforregistro de turbulencia baja (TTB), un taforregistro de turbulencia moderada (TTM) y un taforregistro de turbulencia alta (TTA). (Tomado de FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1997b).

chas como en los moldes internos, y los restos de ammonites pueden llegar a presentar orientación azimutal preferente. Al ser más intensos y duraderos los procesos bioestratinómicos de biodegradación-descomposición aerobia y los de disolución, también aumenta respectivamente el grado de desarticulación de los tubos sifonales y la proporción de moldes internos desarticulados. En los estadios finales, cuando hay incluso episodios de emersión, se forman moldes internos concrecionales sin septos (por disolución de los tabiques de las conchas y relleno ulterior de las cavidades con

sedimentos; cf. Fig. 7) y moldes internos concrecionales con surcos anulares de desgaste. En las secuencias de somerización o parasecuencias formadas en ambientes someros de plataforma externa predominan los taforregistros de turbulencia alta (TTA); en cambio, en las secuencias de somerización o en las parasecuencias formadas en los ambientes profundos de plataforma distal predominan los taforregistros de turbulencia baja (TTB).

Además de las variaciones laterales de cada asociación conservada, debidas a factores ambientales locales, también hay variaciones entre las asociaciones que se deben a las variaciones geográficas de los ambientes. Por ejemplo, en los depósitos del Jurásico Medio de Cuenca Ibérica, algunas diferencias entre las diversas asociaciones registradas de ammonites son el resultado de respuestas tafonómicas y paleoecológicas a las condiciones batimétricas de las cuenca. La distribución de frecuencias de tamaño para las conchas de cada género permite distinguir tres tipos de poblaciones tafónicas (Fig. 10). En los depósitos de los ambientes proximales, someros e inestables predominan las poblaciones de tipo 3. La mayoría de las conchas de estas asociaciones corresponden a conchas derivadas desde



CARACTERES	TIPO - 3	TIPO - 2	TIPO - 1
DISTRIBUCIÓN DE FRECUENCIAS DE TAMAÑO	uni- o polimodal asimétrica con sesgo negativo	unimodal o normal con alta curtosis	unimodal simétrica con sesgo positivo
CONCHAS JUVENILES	ausentes	escasas	predominantes
CONCHAS ADULTAS	predominantes	comunes	escasas
PROPORCIÓN $\frac{\text{NÚMERO DE MICROCONCHAS}}{\text{NÚMERO DE MACROCONCHAS}} = 0$		baja	alta
PROPORCIÓN $\frac{\text{NÚMERO DE ELEMENTOS CONSERVADOS}}{\text{NÚMERO DE ESPECIES}} = 1$		variable	alta
DIVERSIDAD DEL GÉNERO	poliespecífica	mono- o poliespecífica	monoespecífica

Figura 10. Tipos de poblaciones tafónicas desarrolladas en los ambientes de plataforma externa y observadas en los ammonites del Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica. Los símbolos E+ y E- indican, respectivamente, ambientes sedimentarios de alta y baja turbulencia. (Tomado de FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1995).

otras áreas marina, de ambientes más abiertos, profundos y estables. Las poblaciones tafónicas de tipo 2 son el resultado de necrocinesis regional y/o inmigración local sin colonización. En los depósitos de los ambientes abiertos, apropiados para el desarrollo ontogénico de los ammonites, dominan las poblaciones tafónicas de tipo 1.

FACTORES DE PRODUCCIÓN

Los distintos procesos y mecanismos de producción de los restos de ammonites han influido de manera diferencial en los estados de conservación y en la distribución que presentan en la actualidad sus fósiles. Algunos fósiles de ammonites muestran señales de ataque por predadores o paleopatologías. Sin embargo, la causa de muerte no suele ser conocida en la mayoría de los casos. Después de la muerte, 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. A mayores profundidades, los efectos de la presión hidrostática llegaron a ser más rápidos que los de la descomposición microbiana, y la inundación de las cavidades de los restos organógenos no pudo 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 fue inmediata a la producción biogénica y ocurrió por implosión (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1997a, b).

La posición batimétrica más favorable para el transporte en suspensión y la deriva necroplanctónica debió 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 pos-mortual y deriva necroplanctónica hayan sido más frecuentes en los mares epicontinentales menos profundos, donde los valores batimétricos no sobrepasaron unas decenas de metros y la presión hidrostática fue mínima, en tanto que la temperatura de las aguas, la descomposición microbiana y la acción de las corrientes superficiales ejercieron una influencia mayor (Fig. 11).

Los ammonites jurásicos debieron vivir en ambientes de aguas marinas abiertas y salinidad normal, pero a profundidades muy variadas, desde los ambientes neríticos someros hasta los ambientes oceánicos de varios cientos de metros de profundidad. Entre los ammonoideos jurásicos, los filoce-ratinos son considerados como característicos de aguas marinas profundas

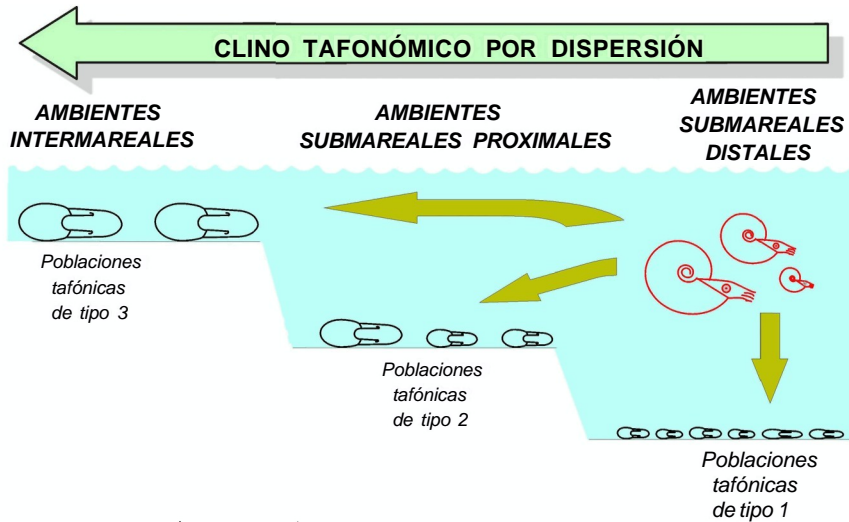


Figura 11. Clino tafonómico por dispersión tafonómica de conchas de ammonites desde ambientes marinos abiertos u oceánicos hasta ambientes proximales, someros e inestables, de plataforma externa. Los taxones eudémicos se caracterizan por el predominio de individuos jóvenes y las asociaciones autóctonas están constituidas por poblaciones tafónicas de tipo 1. Los taxones adémicos se caracterizan por el predominio de individuos adultos y las asociaciones alóctonas están constituidas por poblaciones tafónicas de tipo 3.

u oceánicas, en contraposición a los ammonitinos que son considerados como característicos de hábitats marinos menos profundos y de plataforma epicontinental. Los filoceratinos representan menos del 1% de los ammonoideos del Jurásico Medio en la Cuenca Ibérica. Sin embargo, hay dos intervalos estratigráficos en los que su presencia es relativamente constante: en el Bajociense superior y en el límite Calloviense/Oxfordiense (Fig. 12). Estos dos episodios de dispersión de filoceratinos hacia la Cuenca Ibérica reflejan distintas respuestas tafonómicas y paleoecológicas de los filoceratinos, como consecuencia de cambios relativos del nivel del mar durante el Jurásico Medio. Un ascenso relativo del nivel del mar y un máximo transgresivo durante el Bajociense superior favoreció la inmigración de filoceratinos juveniles, probablemente poblaciones monoespecíficas que murieron tempranamente sin llegar a reproducirse en la cuenca. En cambio, los filoceratinos callovienses constituyen asociaciones poliespecíficas dominadas por individuos adultos. Estas asociaciones callovienses se formaron por deriva necroplanctónica debido al descenso relativo del nivel del mar, durante un máximo regresivo y una fase de homogeneiza-

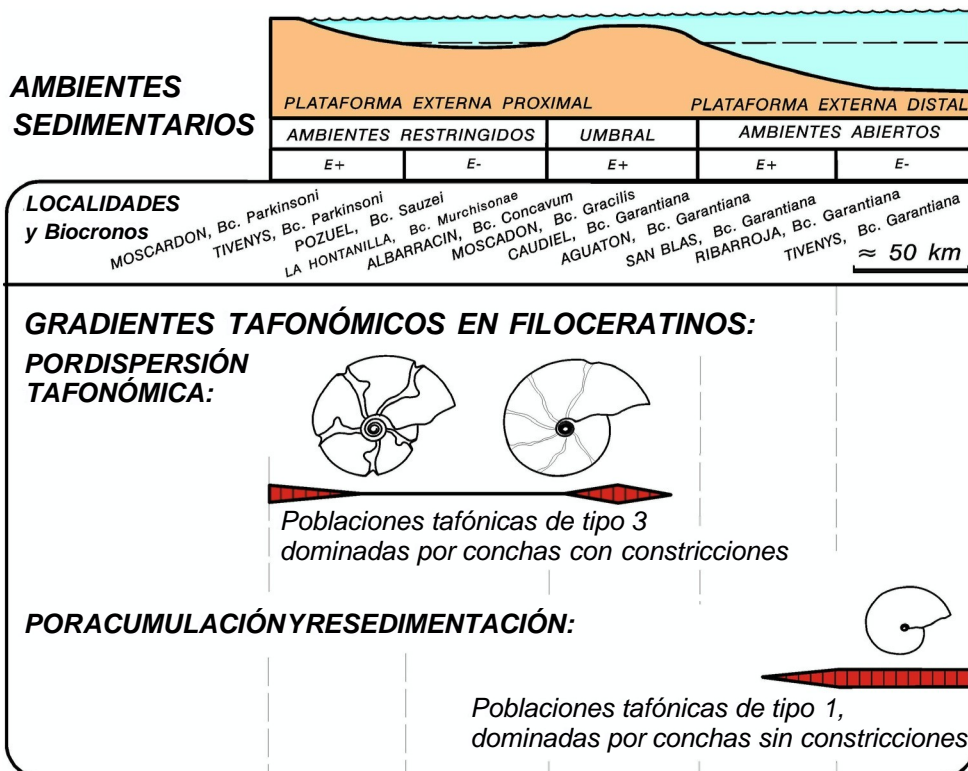


Figura 12. Gradientes tafonómicos en ammonoideos filoceratinos del Jurásico Medio de la Cuenca Ibérica, por dispersión tafonómica, acumulación y resedimentación tafonómica. Los símbolos E+ y E- indican, respectivamente, ambientes sedimentarios de alta y baja turbulencia. (Tomado de FERNÁNDEZ-LÓPEZ y MELÉNDEZ, 1996).

ción general de la plataforma, que favoreció la concentración de restos organógenos procedentes de ambientes marinos abiertos u oceánicos.

Las diferentes características de los elementos conservados y los cambios en la distribución geográfica de las asociaciones registradas de ammonoideos ammonitinos también han estado influenciadas por los cambios relativos del nivel del mar durante el Jurásico. La producción de restos de ammonites tuvo lugar por lo general 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 necroplanctónica. 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 expor-

tación y destrucción, pudo alcanzar los valores máximos tanto en los ambientes distales y profundos como en los ambientes proximales y someros. 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. Sin embargo, 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 paleobatemétricas.

AGRADECIMIENTOS

El autor desea expresar su agradecimiento a los doctores F. GarcíaJoral (Depto. de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid), G. Meléndez (Depto. de Geología, Paleontología, Universidad de Zaragoza), y M. S. Ureta (Depto. de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid) por la lectura crítica del manuscrito y las sugerencias recibidas.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLISON, P. and BRIGGS, E. G. (Eds.). 1991. *Taphonomy: releasing the data in the fossil record*. Plenum Press, New York, London. 559 pp.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1982. La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* (Sección Geológica), **79** (1981), 243-254.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1985. *El Bajociense en la Cordillera Ibérica. I.-Taxonomía y Sistemática (Ammonoidea). II.-Bioestratigrafía. III.-Atlas*. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense, Madrid. 850 pp.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1989. La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles. In: *Paleontología*. (Ed. E. AGUIRRE). Nuevas Tendencias, 10, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 25-45.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1991. Sistemas tafonómicos: función y evolución. *Revista Española de Paleontología*, nº extraordinario, 21-34.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1995. Taphonomie et interpretation des paléoenvironnements. In: First European Palaeontological Congress, Lyon 1993. (Eds. M. GAYET and B. COURTINAT). *Geobios, M. S.*, **18**, 137-154.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1997a. Ammonites, ciclos tafonómicos y ambientes sedimentarios. *Revista Española de Paleontología*, **12**, 102-128.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1997b. Ammonites, ciclos tafonómicos y ciclos estratigráficos en plataformas epicontinentales carbonáticas. *Revista Española de Paleontología*, **12**, 151-174.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. and 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.
- LANDMAN, N. H., TANABE, K. and DAVIS, R. A. (Eds.). 1996. *Ammonoid Paleobiology*. Plenum Press, New York, London. 857 pp.
- LEHMANN, U. 1976. *Ammoniten: Ihr Leben und ihre Umwelt*. Enke, Stuttgart. 171 pp.
- MAEDA, H. and SEILACHER, A. 1996. Ammonoid Taphonomy. In: *Ammonoid Paleobiology*. (Eds. N. H. LANDMAN, K. TANABE and R. A. DAVIS). Plenum Press, New York, London, 544-578.