

Necrocinesis y colonización posmortal en *Bajocisphinctes* (Ammonoidea) de la Cuenca Ibérica. Implicaciones paleoecológicas y paleobatimétricas.

Necrocinesis and colonization post-mortem of *Bajocisphinctes* (Ammonoidea) - shells from the Iberian Range. Paleoecological and paleobathymetrical implications.

Sixto Fernández López

PALABRAS CLAVE: *Bajocisphinctes* (Ammonoidea). Bajociense. Cordillera Ibérica. Taxonomía. Tafonomía. Paleopatología. Paleoecología.

KEY WORDS: *Bajocisphinctes* (Ammonoidea). Bajocian. Iberian Range. Taxonomy. Taphonomy. Paleopathology. Paleoecology.

RESUMEN.

La validez taxonómica del género *Bajocisphinctes* (Leptosphinctinae, Perisphinctidae) es revisada en este artículo. Las relaciones entre epibiontes que incrustan las conchas de *Bajocisphinctes* del Bajociense (Jurásico medio) de la Sierra de Albarracín (Teruel, España) son examinadas. Dos clases de ornamentaciones anómalas son discutidas como lesiones locales del epitelio del manto cerca del peristoma (forma *inflata* KEUPP y forma *pseudocarinata* n. f.). Los serpúlidos tienen una distribución preferencial respecto a las conchas de ammonites, indicando que estos organismos habitaron las conchas después de la muerte de los ammonites. Los análisis de las distribuciones de frecuencias de tamaño aplicados a asociaciones fósiles sugieren que las conchas más pequeñas de *Bajocisphinctes* se posarían y enterrarían preferentemente en el fondo marino, cerca del área ocupada por los animales vivos; se discute el significado batimétrico de este hecho.

ABSTRACT.

The taxonomical validity of the genus *Bajocisphinctes* (Leptosphinctinae, Perisphinctidae) is revised in this paper. The relationships between epibionts encrusting *Bajocisphinctes* shells from the Bajocian (Middle Jurassic) of Sierra de Albarracín (Teruel, Spain) are examined. Two anomalous sculptures are discussed as local injuries of the peristomal mantle-epithelium (forma *inflata* KEUPP and forma *pseudocarinata* n. f.). Serpulids have a preferential distribution with respect to the ammonite shells, indicating that these organisms inhabited the shells after death of the ammonites.

Size-frequency analysis applied to fossil assemblages suggests that the smaller shells of *Bajocisphinctes* would settle and bury preferently on the sea floor, near the area occupied by the living animals; the bathymetric significance of this fact is discussed.

(*) Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid e Instituto de Geología Económica del C.S.I.C.-U.C.M. Universidad Complutense. 28040 Madrid.

1. INTRODUCCIÓN.

Para obtener evidencias paleoecológicas de los cefalópodos fósiles, varios autores han analizado e interpretado conchas externas de cefalópodos colonizadas por epizoarios (cf. SCHINDEWOLF, 1934; SEILACHER, 1960, 1980, 1982; MERKT, 1966; HOLLAND, 1971; KAUFFMANN, 1981, 1982). Y en varios artículos han sido expuestos ejemplos concretos de colonización posmortal (cf. COPE, 1968; MEISCHNER, 1968; TEICHERT, 1970; REYMENT, 1973; RICCARDI, 1980; TINTANT, 1984). Los criterios utilizados como evidencias de necrocinesis en conchas de ammonites, sin embargo, todavía son escasos y a veces incluso han recibido interpretaciones contradictorias debido, en parte, a una utilización arbitraria del concepto de necrocinesis (FERNÁNDEZ LÓPEZ, 1984).

Por otra parte, la mayoría de los ejemplos de conchas externamente colonizadas que han sido tratados en la bibliografía proceden de localidades cuyos materiales son de naturaleza margo-arcillosa, más rara vez de materiales calizos. Quizás, una de las causas principales de este hecho es el método de muestreo: los moldes internos de las conchas de ammonites suelen quedar separados de los epizoarios externos al destruir mecánicamente la roca que los contiene; y, para un determinado tipo de epizoarios, puede decirse que cuanto más competente es la matriz de los fósiles tanto más probable es que queden incluidos los epizoarios en el molde externo del ammonites y separados del molde interno. Por el contrario, los epizoarios que colonizaron las superficies internas de las cámaras de las conchas abiertas al exterior (colonizadores internos, o intratalámicos, según TINTANT, 1984) tienen mucha mayor probabilidad de quedar fosilizados con los moldes internos de las conchas de ammonites. En consecuencia, la escasez de ammonites colonizados externamente que se observa en las colecciones públicas y privadas puede deberse, al menos en parte, a este tratamiento diferencial durante el muestreo, y no debería ser utilizada para estimar la frecuencia del proceso de colonización externa de las conchas de ammonites.

En este artículo exponemos un ejemplo de conchas de ammonites que, tras la muerte, han sido colonizadas. Desde el punto de vista paleontológico, las observaciones realizadas son relevantes porque permiten: 1) estimar la duración del proceso de necrocinesis, 2) conocer el comportamiento paleoecológico de un grupo de serpúlidos que frecuentemente colonizaron las conchas de ammonites, y 3) contrastar el comportamiento posmortal de las conchas producidas. Además, los resultados obtenidos implican unas determinadas condiciones paleoecológicas y paleobatiométricas que hasta ahora no habían sido reconocidas en la Cuenca Ibérica.

Una de las causas principales de error en este tipo de investigaciones, cuyo carácter deductivo ha sido señalado por algunos autores, es la utilización del método contrafactual durante la confirmación de los resultados. Para evitar esta posible fuente de error, y a pesar de las limitaciones impuestas por la parcialidad del registro fósil, hemos investigado los procesos tafonómicos evolutivos que han dado lugar a los resultados observables (directa o indirectamente) y hemos basado las contrastaciones en evidencias positivas (cf. FERNÁNDEZ LÓPEZ, 1982, págs. 250-251).

2. JUSTIFICACIÓN TAXONÓMICA DEL GÉNERO *Bajocisphinctes*.

El género *Bajocisphinctes* fue establecido por S. BUCKMAN (1927, TA-6, lám. 713), sin descripción original, para la especie "*Perisphinctes bajociensis*" SIEMIRADZKI (1899, pág. 334, fig. 85, lám. 24, fig. 40) que, subsecuentemente, fue designada como especie tipo (BUCKMAN, 1930, TA-7, pág. 51). Más tarde, ARKELL indicó (1958, pág. 167) que si esta especie es congenérica con *Bajocisphinctes curvatus* BUCKMAN (1927, TA-6, lám. 726) se trataría de un

Bigotites. Ciertamente, las semejanzas morfológicas de este grupo de formas con las del género *Bigotites* son numerosas, pero también las presentan con las del género *Leptosphinctes*; y, de hecho, diferentes autores les han dado distinto tratamiento, atribuyéndolas a uno u otro de estos dos géneros (cf. FERNÁNDEZ LÓPEZ, 1983, pág. 78).

Después de estudiar varios cientos de ejemplares procedentes de la Biozona Garantiana de la Cordillera Ibérica, hemos comprobado que los representantes de este grupo taxonómico tienen propiedades morfológicas y bioestratigráficas distintivas de las de otros *Leptosphinctinae* conocidos: Son macroconchas, con peristoma simple, cuyo diámetro máximo puede oscilar entre 60 y 140 milímetros en el estadio adulto. Enrollamiento moderadamente involuto en el fragmocono y más evolutivo en la cámara de habitación adulta. Las primeras vueltas de espira tienen sección deprimida; en las vueltas intermedias son subcirculares o claramente comprimidas; la cámara de habitación adulta es más comprimida que las vueltas del fragmocono, presenta clara egresión umbilical, y los flancos son aplanados, convergentes hacia la región externa, con la máxima anchura de la vuelta situada cerca del tercio dorsal de los flancos. La región ventral es redondeada. La costulación en las vueltas internas e intermedias es fina y aguda, generalmente bifurcada, a veces trifurcada o simple, que progresivamente se va atenuando en la cámara de habitación adulta. Las costillas primarias son ligeramente proversas; el número de costillas por vuelta se mantiene aproximadamente constante en el fragmocono, pero se incrementa gradualmente en la cámara de habitación adulta. Las secundarias, algo más débiles que las primarias, suelen estar más curvadas hacia delante. Las vueltas internas pueden tener un fino tubérculo en el punto de división de las costillas. En las vueltas intermedias y externas presentan frecuentes constricciones débiles y estrechas, que delimitan segmentos de desarrollo. La longitud de la cámara de habitación es próxima a 360°. La sutura septal es relativamente simple y presenta poco retraído el lóbulo umbilical.

Entre las especies disponibles de *Leptosphinctinae* pertenecen a este grupo taxonómico:

- Perisphinctes bajociensis* SIEMIRADZKI (1988, pág. 334, lám. 24, fig. 40).
- Bigotites nicolescoi* DE GROSSOUVRE (1918, pág. 384, lám. 14, fig. 6).
- Bajocisphinctes curvatus* BUCKMAN (1927, TA-7, lám. 726).
- Bigotites lenki* SCHMIDTILL & KRUMBECK (1931, pág. 884, lám. 9, fig. 2).

De acuerdo con estas características morfológicas, se distinguen de los representantes de *Bigotites* NICOLESCO (1932) por tener vueltas de espira con menor espesor relativo, más comprimidas en la cámara de habitación adulta, y costillas menos prominentes y más agudas. Además, el número de costillas primarias, que es aproximadamente constante en las vueltas internas e intermedias, tiende a aumentar en la cámara de habitación adulta en vez de disminuir (fig. 1). Al género *Bigotites* pertenecen las siguientes especies.

- Bigotella haugi* NICOLESCO (1917, pág. 158, lám. 4, fig. 1).
- Bigotella tuberculata* NICOLESCO (1917, pág. 161, lám. 4, fig. 2).
- Bigotella pulchra* NICOLESCO (1917, pág. 165, lám. 4, fig. 3).
- Bigotella petri* NICOLESCO (1917, pág. 167, lám. 4, figs. 4-5).
- Bigotella gentili* NICOLESCO (1917, pág. 170, lám. 4, fig. 6).
- Bigotella lanquinei* NICOLESCO (1917, pág. 173, lám. 4, fig. 7).
- Bigotella thevenini* NICOLESCO (1917, pág. 176, lám. 4, fig. 2).
- Haselburgites admirandus* BUCKMAN (1921, TA-3, lám. 203).
- Bigotites trifurcatus* BUCKMAN (1926, TA-6, lám. 622).
- Bigotites thevenini* var. *sparsicostata* NICOLESCO (1931, pág. 33, lám. 7, figs. 1-2).
- Bigotites thevenini* var. *densicostata* NICOLESCO (1931, pág. 34, lám. 8, figs. 1-5).
- Bigotites dimiensi* STURANI (1967, pág. 40, lám. 2, fig. 1).

Los representantes de *Bajocisphinctes* se distinguen de los de *Leptosphinctes* BUCKMAN (1920) por tener el lóbulo umbilical menos retraído, constricciones más débiles, costillas más

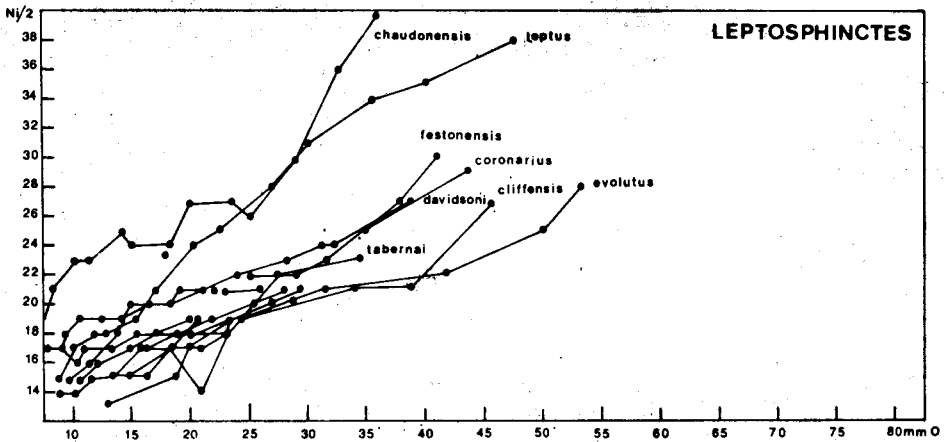
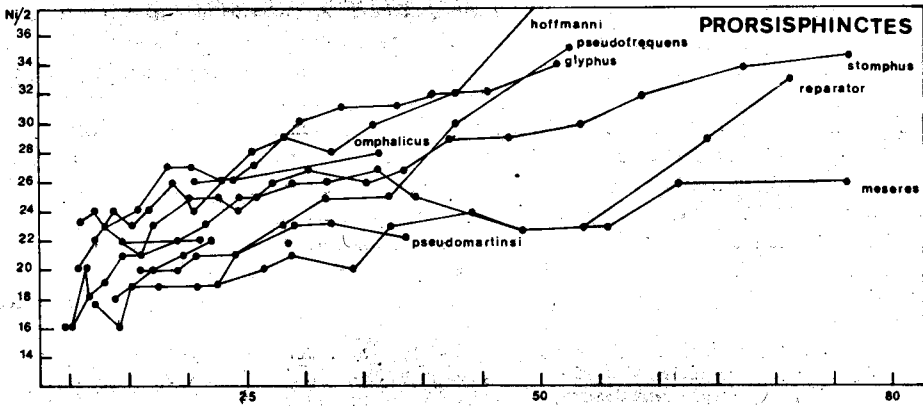
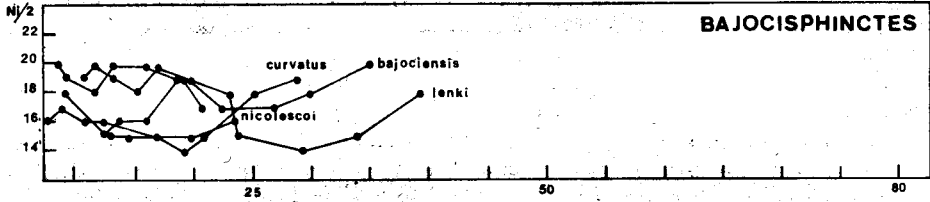
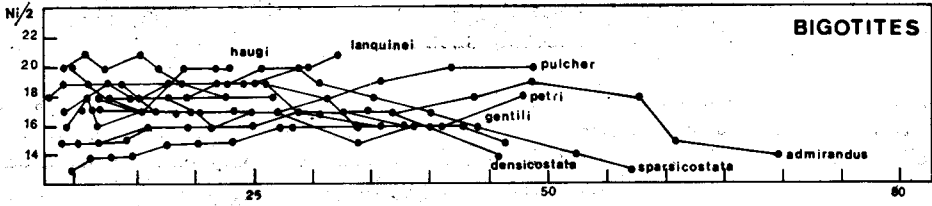


Fig. 1.—Curvas de densidad de costulación (expresada mediante el número de costillas internas por media vuelta) respecto a las dimensiones del ombligo de los ejemplares tipo de diferentes especies disponibles pertenecientes a Leptosphinctinae. Este criterio y la forma geométrica de la concha permiten distinguir las especies de cada uno de los géneros mencionados: *Leptosphinctes*, *Prorsisphinctes*, *Bajocisphinctes* y *Bigotites*.

Fig. 1.—Bivariate plots of number of primary ribs per half-whorl ($N_i/2$) against umbilical width (U) with "growth lines" for different type-specimens of *Leptosphinctes*, *Prorsisphinctes*, *Bajocisphinctes* and *Bigotites*.

curvadas y secundarias claramente alternantes en la región externa. Además, el número de costillas primarias por media vuelta se mantiene con débiles variaciones durante el desarrollo ontogenético, en vez de aumentar progresivamente; sólo en la cámara de habitación adulta suelen presentar un incremento progresivo del número de costillas primarias, semejante al que tienen los *Leptosphinctes* durante todo el desarrollo ontogenético. Así entendido, el género *Leptosphinctes* comprende las siguientes especies disponibles:

- Leptosphinctes leptus* BUCKMAN (1920, TA-3, lám. 160).
Perisphinctes davidsoni BUCKMAN (1921, TA-3, lám. 201).
Leptosphinctes coronarius BUCKMAN (1921, TA-3, lám. 202).
Bigotites schmiereri BENTZ (1925, pág. 181, lám. 9, fig. 7).
Kubanoceras kardonikensis KAKHADZE & ZESASVILI (1956, pág. 36, lám. 6, fig. 5).
Kubanoceras kitiaie KAKHADZE & ZESASVILI (1956, pág. 37, lám. 7, fig. 1).
Kubanoceras stephanoceratoides KAKHADZE & ZESASVILI (1956, pág. 38, lám. 7, fig. 2).
Kubanoceras ultimum KAKHADZE & ZESASVILI (1956, pág. 38, lám. 7, fig. 3).
Leptosphinctes cliffensis IMLAY (1962, pág. 12, lám. 5, figs. 10-11).
Leptosphinctes evolutus IMLAY (1964, pág. 54, lám. 28, fig. 6).
Leptosphinctes (*L.*) *festonensis* PAVIA (1973, pág. 130, lám. 26, fig. 1).
Leptosphinctes? (*L.?*) *subcoronatus* PAVIA (1973, pág. 130, lám. 27, fig. 1).
Leptosphinctes tabernai WESTERMANN (1983, pág. 26, lám. 5, fig. 1).
Leptosphinctes (*L.*) *chaudonensis* PAVIA (1983, pág. 163, lám. 22, fig. 7).

Las formas del género *Prorsisphinctes* BUCKMAN (1921), al igual que las del género *Bigotites*, alcanzan mayor tamaño que las de *Bajocisphinctes*. También difieren por tener mayor espesor relativo; la sección de la espira mantiene la forma subcircular en las vueltas intermedias y externas (en vez de ser comprimida) y la sutura septal presenta un lóbulo umbilical más retraído. El número de costillas primarias por vuelta tiende a ser cada vez mayor desde las vueltas internas hasta el final de la cámara de habitación adulta, aunque no llega a tener un gradiente tan alto como en *Leptosphinctes* (fig. 1). Las costillas secundarias están menos debilitadas en las proximidades de la región sifonal y son claramente continuas. Al género *Prorsisphinctes* corresponden las siguientes especies:

- Perisphinctes hoffmanni* GEMMELLARO (1877, pág. 70, lám. 4, figs. 6-7).
Perisphinctes pseudomartinsi SIEMIRADZKI (1899, pág. 328, lám. 22, fig. 27).
Perisphinctes pseudofrequens SIEMIRADZKI (1899, pág. 235, lám. 21, fig. 12).
Phanerosphinctes phanerus BUCKMAN (1921, TA-3, lám. 211).
Stomphosphinctes stomphus BUCKMAN (1921, AT-3, lám. 247).
Prorsisphinctes omphalicus BUCKMAN (1922, TA-4, lám. 326).
Perisphinctes leederi TRAUTH (1923, pág. 235, lám. 2, fig. 1).
Vermisphinctes reparator BUCKMAN (1923, TA-4, lám. 366).
Prorsisphinctes meseres BUCKMAN (1923, TA-5, lám. 446).
Glyphosphinctes glyphus BUCKMAN (1923, TA-5, lám. 544).
Glyphosphinctes limoniticus BUCKMAN (1925, TA-5, lám. 604).
Leptosphinctes helveticus MAUBEUGE (1961, pág. 154, fig. G 137).
Leptosphinctes (*Prorsisphinctes?*) *delicatus* IMLAY (1962, pág. 13, lám. 5, figs. 8-9).
Leptosphinctes (*Prorsisphinctes*) *venetus* STURANI (1964, pág. 30, lám. 4, fig. 2).

Las microconchas adultas correspondientes a *Bajocisphinctes* se distinguen de las macroconchas de igual diámetro por tener, además de las apófisis laterales y los últimos septos aproximados, vueltas de espira más comprimidas y cámara de habitación adulta más corta (casi siempre inferior a 270°).

Respecto a las formas de *Cleistosphinctes* ARKELL (1953), las microconchas homólogas de *Bajocisphinctes* alcanzan mayor desarrollo; tienen costillas primarias más largas, cuya densidad suele permanecer aproximadamente constante durante el desarrollo ontogenético en vez de aumentar; las costillas secundarias son más curvadas y proversas, pudiendo formar ángulo

con las primarias; la costulación en la cámara de habitación adulta, al igual que ocurre en las macroconchas, puede estar muy atenuada o ausente; y presentan frecuentes constricciones (3-6 por vuelta) en las vueltas externas, aunque son muy débiles. Difieren de *Vermisphinctes* BUCKMAN (1920) por tener costillas externas interrumpidas en la región sifonal, en vez de ser continuas, con desarrollo segmentario más acusado por las modificaciones ornamentales que por las constricciones; la sección es comprimida en las vueltas externas, no circular, y la densidad de las costillas primarias sólo aumenta ligeramente o permanece casi constante en el fragmocono, pasando a ser más espaciada en la cámara de habitación adulta.

Desde el punto de vista bioestratigráfico, en la Cordillera Ibérica, los representantes de *Leptosphinctes* están asociados con fósiles de las Zonas Humphriesianum (Subzona Blagdeni) y Niortense; en la parte superior de la Subzona Baculata coexisten con los primeros representantes de *Bajocisphinctes*. Entre los fósiles de la Biozona Garantiana los correspondientes a *Bajocisphinctes* suelen ser los más frecuentes y constantes, coexistiendo también con los de la Subzona Acris. Las formas más antiguas del género *Bigotites* se encuentran en la parte media de la Zona Garantiana, pero es en la Zona Parkinsoni donde son más frecuentes y constantes. Es decir, los *Leptosphinctes*, *Bajocisphinctes* y *Bigotites* caracterizan respectivamente las Zonas Niortense, Garantiana y Parkinsoni. Los representantes de *Prorsisphinctes*, y sus homólogos microconchas (*Vermisphinctes*), sólo son escasos y fortuitos, tanto en número de ejemplares como de especies, entre los fósiles de las Biozonas Garantiana y Parkinsoni.

En conclusión, los *Bajocisphinctes* tienen propiedades morfológicas y bioestratigráficas distintivas de las de otros *Leptosphinctinae*, aunque constituyen un grupo de transición entre *Leptosphinctes* y *Bigotites*. Desde el punto de vista filogenético, por tanto, podemos decir que los individuos jóvenes de *Bajocisphinctes* presentan analogías morfológicas (en cuanto a forma geométrica de la concha y densidad de costulación) con los individuos pertenecientes a *Bigotites*, que son más recientes que ellos; mientras que en el estadio adulto los *Bajocisphinctes* se asemejan a *Leptosphinctes*, que son más antiguos. Esto es, se trata de un caso de pedomorfosis. Y, más concretamente, teniendo en cuenta que estos tres taxones manifiestan una clara tendencia al incremento del valor del tamaño máximo en las conchas adultas más recientes, estos cambios morfológicos probablemente obedecen al retardo del desarrollo somático que pudo estar acompañado de retardo en el proceso de maduración sexual; es decir, se trataría de procesos neoténicos en el sentido de GOULD (1977, pág. 226) o proterogenéticos de acuerdo con la teoría de SCHINDEWOLF (1950; cf. TINTANT, 1970, 1984).

3. PROCEDENCIA DE LOS FÓSILES E INTERPRETACIÓN DE LAS CONDICIONES DE ENTERRAMIENTO.

Los ammonites del Jurásico medio de la Cordillera Ibérica frecuentemente presentan epizoarios; aquéllos en los que han sido reconocidas evidencias de necrocinesis y son objeto de estudio en este trabajo proceden de varios afloramientos de la Biozona Garantiana situados al WNW de Teruel, como puede verse en la figura 2. La mayoría de los fósiles han sido encontrados en las proximidades del Embalse de San Blas (Hoja 566-II, afloramiento EB, X=807.525, Y=644.915; afloramiento 2EB, X=807.550, Y=644.450; afloramiento 8EB, X=808.070, Y=644.840; y afloramiento 9EB, X=808.250, Y=644.820). Para contrastar independientemente las conclusiones tafonómico-paleoecológicas obtenidas, también hemos descrito e interpretado varios ejemplares hallados cerca de Cella (Hoja 566-IV, afloramiento 1CE,

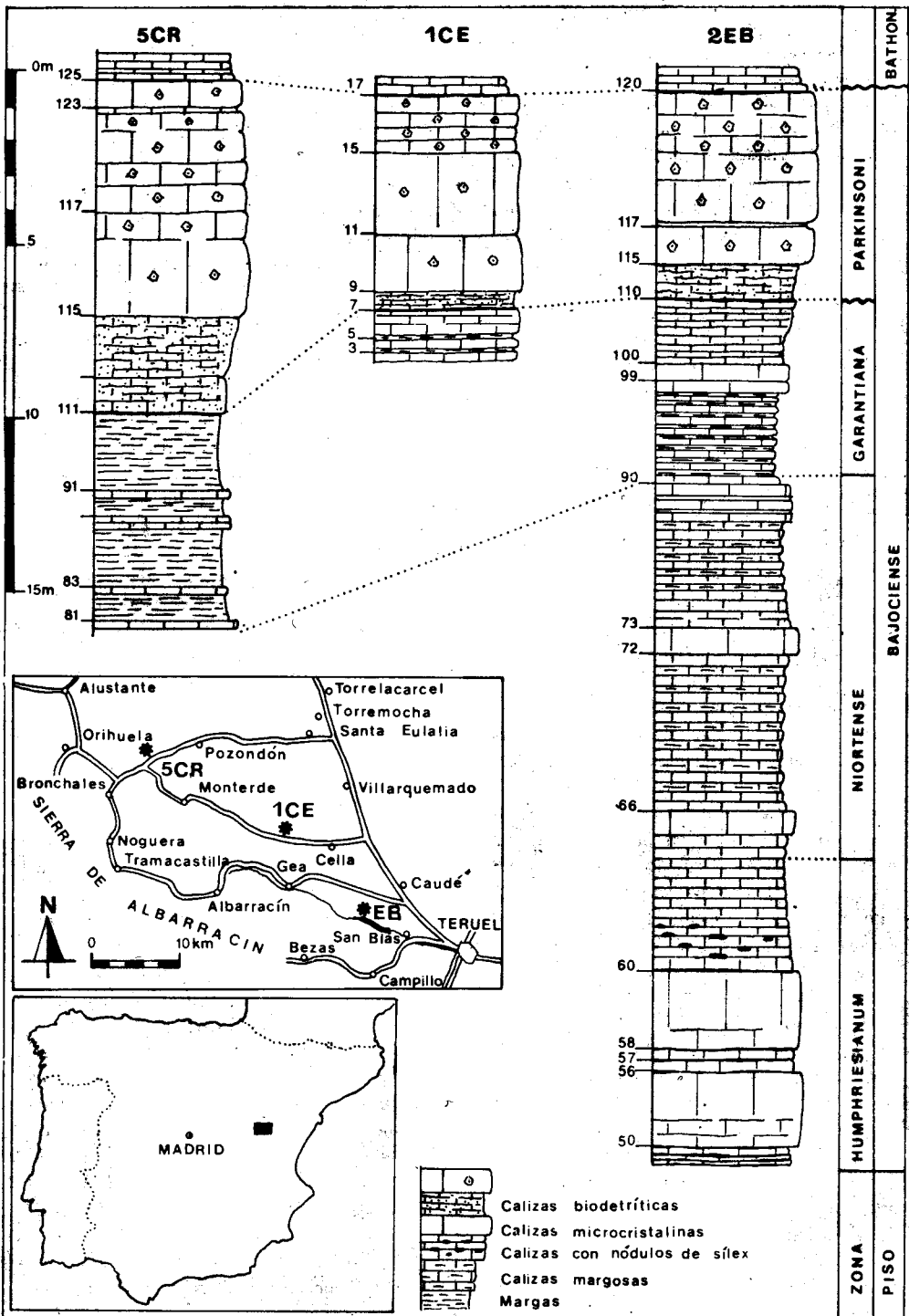


Fig. 2.—Columnas estratigráficas y situación geográfica de los afloramientos mencionados en el texto.

Fig. 2.—Location maps the position of localities mentioned in the text and stratigraphic columns.

X=796.400, Y=652.750) y Bronchales (Hoja 540-II, afloramiento 5CR, X=781.490, Y=662.250).

En estos afloramientos, como en gran parte de la Sierra de Albarracín, los materiales de la Biozona Garantiana son margosos: intercaladas con calizas margosas y margas hay calizas microcristalinas (biomicritas), en capas de unos 20 o 25 centímetros de espesor, que contienen frecuentes moldes internos de conchas de ammonites, además de otros macrofósiles (restos de bivalvos, belemnites y braquiópodos principalmente). Las estructuras y texturas de bioturbación son abundantes. *Zoophycus* es frecuente. El espesor total de estos materiales puede variar entre 6 y 10 metros. Algunas capas de caliza microcristalina pueden tener una continuidad lateral del orden del centenar de metros, pero las capas de calizas margosas suelen ser menos extensas.

Las conchas de ammonites están irregularmente distribuidas en la roca, pero dispersas, siendo ocasional que dos o más elementos registrados estén en contacto mutuo. Cuando los ammonites presentan agrupamiento encajado ("Ineinander-Schächtelung" en FUTTERER, 1978, pág. 122) sólo hay uno o dos restos de pequeñas conchas situados al principio de la cámara de habitación. Las conchas de ammonites están conservadas como moldes internos parciales y no suelen tener sus flancos paralelos a las superficies de estratificación de las capas correspondientes. Muchos ejemplares conservan completo el peristoma, sin señales de fragmentación tanática. Y entre los pertenecientes a *Bajocisphinctes* s. l. (incluyendo macroconchas y microconchas) el porcentaje de elementos fragmentados es máximo en las conchas de menor tamaño, pero el grado de fragmentación es bajo y en parte debido a factores alterativos biológicos (por la acción de organismos necrófagos) como mostraremos en las páginas siguientes. En las conchas de este grupo taxonómico, las cámaras de habitación fueron rellenadas con sedimento de igual naturaleza que la matriz (biomicritas), pero los núcleos, y en muchos casos la totalidad del fragmocono, están conservados como "fragmoconos huecos" (carecen de tabiques) que mantienen su volumen original, y pueden tener revestimientos internos continuos de calcita macrocristalina, o bien están reducidos a espesores milimétricos. En las superficies de los moldes internos son frecuentes las impresiones de fracturas más o menos radiales, especialmente en el fragmocono, debido a deformación por fractura de la concha a favor de líneas de máxima tensión durante la diagénesis temprana; por tanto, el relleno fue sometido a compactación diagenética gravitacional antes de que las conchas estuvieran totalmente disueltas. En cuanto a su composición mineralógica, el material calizo que constituye los moldes internos parciales de las conchas es casi homogéneo tanto vertical como horizontalmente y, aunque en función de su distribución y granoclasificación puede reconocerse el carácter geopetal del sedimento, no hay señales de que el proceso de relleno de las conchas haya sido episódico y duradero. Además, cuando el plano de enrollamiento de los ammonites tiene cierta inclinación respecto a las capas que los contienen, el carácter geopetal del relleno sedimentario suele ser débilmente incongruente respecto a las superficies de estratificación de las capas. A menudo, también hay en los moldes internos estructuras de bioturbación, paralelas a la superficie interna de la concha, y pellas fecales de tamaño inferior a un milímetro, concentradas en el extremo apical de la cámara de habitación, que son indicativas de actividad biológica en el interior de las conchas después de haber sido rellenadas con lodo micrítico y antes de la litificación. Sólo excepcionalmente hemos encontrado estructuras de bioturbación que pueden ser consideradas como evidencia de que las conchas han sido verticalizadas en el sedimento por la intervención de organismos bioturbadores, aunque las texturas y otras señales de bioturbación en el interior de los moldes micríticos confirman esta actividad. También es importante indicar que los apíctus son muy escasos en los materiales de la Biozona Garantiana de esta región; solamente hemos identificado la presencia de apíctus en los moldes internos de dos conchas pertenecientes a *Bajocisphinctes*.

La diversidad de las entidades biológicas cuyos restos y/o señales han sido acumulados en los sedimentos es indicativa de ambientes marinos abiertos con salinidad normal. Además, el estado de conservación de los fósiles (conchas sólo parcialmente rellenas, con sedimentos homogéneos y de igual naturaleza que la matriz, irregularmente distribuidas, pero dispersas en la roca, sólo ocasionalmente agrupadas) y las características del sedimento (biomicritas en capas con superficies de estratificación netas y homogéneas, cuya continuidad lateral puede sobrepasar el centenar de metros) indican que las conchas registradas fueron rápidamente rellenas y enterradas en fondos marinos situados por debajo del nivel de base del oleaje y en condiciones hidráulicas de baja energía (en las cuales las conchas de menor tamaño fueron las más fragmentadas, pero sin llegar a ser totalmente destruidas, ni siquiera en las clases de menor tamaño).

4. RELACIONES TAFONÓMICO-PALEOECOLÓGICAS ENTRE *Bajocisphinctes* Y ORGANISMOS COLONIZADORES.

En esta región, aunque algunas secuencias fosilíferas de la Biozona Garantiana presentan variaciones verticales con tendencia al predominio de conchas de talla grande y son cada vez más frecuentes los casos de colonización, no haremos una distinción detallada de las variaciones verticales, ya que las distribuciones de tamaño de las conchas de *Bajocisphinctes* s. l. correspondientes a los sucesivos niveles estratigráficos son amplias y abarcan desde microconchas jóvenes hasta macroconchas adultas. Para los propósitos de este artículo, por tanto, será suficiente tratar el conjunto de fósiles de los materiales de la Biozona Garantiana como una sola asociación de conchas sucesivamente producidas durante la Biocronozona Garantiana; y, en consecuencia, no es el resultado de una sola población biológica, ni de un factor productivo singular (mortalidad masiva catastrófica).

A pesar de haber sido rápidamente rellenas y enterradas, las conchas de ammonites fosilizadas tienen frecuentes señales de colonización sobre sus superficies externa y/o interna. Y están colonizadas prácticamente todas las conchas correspondientes a *Bajocisphinctes* (que es el grupo taxonómico más frecuente y constante en las asociaciones registradas, constituyendo más del 60% del espectro faunístico de los ammonoideos). Por el contrario, las señales de colonización son muy escasas o nulas en otras clases de restos orgánicos (bivalvos, belemnites y braquiópodos). Concretamente, entre más de 300 ejemplares de *Bajocisphinctes* estudiados por ambos flancos hemos identificado diversas clases de organismos colonizadores: los serpúlidos son dominantes en número de individuos; también están presentes, aunque son muy escasos y fortuitos, briozoarios, talofitas, foraminíferos y ostreidos.

SEILACHER (1960) y MEISCHNER (1968) han formulado varias reglas para reconocer evidencias del crecimiento simultáneo de la concha del ammonites y de los epizoarios; por ejemplo, los epizoarios serán más grandes y estarán más desorientados cuanto antes hayan colonizado al hospedante. Si el ammonites continuó creciendo después de la colonización, la orientación de los epizoarios experimentaría un giro y su antigua orientación permanecerá contrapuesta en ambos lados de la concha, pero no será concordante con la nueva posición de vida del ammonites. Estos efectos han sido llamados *de desorientación y de rotación compensatoria* por crecimiento continuado de la concha del ammonites. En la muestra estudiada por nosotros ninguno de los ejemplares presenta epizoarios con distribuciones u orientaciones de estos tipos.

Tampoco hemos encontrado casos de crecimiento o desarrollo patológico que puedan ser relacionados con el proceso de colonización (por ejemplo, enrollamiento asimétrico, cf. MERKT, 1966), ni organismos colonizadores que hayan sido englobados por la concha del ammonites (cf. SCHINDEWOLF, 1934), aunque las conchas de *Bajocisphinctes* frecuentemente tienen señales de traumatismos y regeneración. Sí hemos encontrado varios ejemplares con sucesivas geniculaciones anómalas ("Genickte Windungen" en HÖLDER, 1970, fig. 10) y débil modificación del grado de involución, pero sin llegar al heteromorfismo ("Fensterbildung" en HÖLDER, 1970); ahora bien, en las zonas de geniculación de estos ammonites no hay restos y/o señales de colonizadores y probablemente son debidas a traumatismos.

Algunos ejemplares tienen malformaciones de la concha tales como prominencias ventrales discontinuas o relieves continuos a modo de quilla, que suelen estar acompañadas de modificaciones en la ornamentación y débil asimetría de la costulación (fig. 3, lám. 1). La proporción de individuos con patologías de estas dos clases es inferior al 1%, y todos ellos corresponden a *Bajocisphinctes*. Tanto en las macroconchas como en las microconchas, dichas patologías pueden aparecer desde el estadio juvenil hasta el estadio adulto, pero una vez afectado el individuo no conocemos ningún caso en el que las malformaciones desaparezcan totalmente. A pesar de su persistencia durante el desarrollo ontogenético, en ningún individuo están acompañadas de enrollamiento excéntrico; las suturas y los septos formados al mismo tiempo que las malformaciones ornamentales también tienen simetría bilateral y carecen de anomalías acusadas; el desarrollo segmentario tampoco parece afectado; y la adquisición de caracteres sexuales secundarios no fue impedida. A partir de estos resultados podemos inferir que no se trata de patologías congénitas, sino adquiridas por influencia de algún factor externo, y sin repercusiones sobre el control del equilibrio de los individuos que las padecieron. Las lesiones debieron ser locales y estar situadas en la parte antero-ventral del epitelio del manto que formó la concha en la zona peristomal. La naturaleza, intensidad y duración de los agentes, así como la capacidad de reacción de los individuos enfermos, pueden haber sido diferentes en cada caso concreto. Las prominencias ventrales discontinuas (forma *inflata* KEUPP, 1976, pág. 75, 1977; HENGSBACH, 1979, pág. 245) corresponden a episódicas inflamaciones locales del epitelio, tal vez relacionadas con la presencia de parásitos, o bien debidas a traumatismos superficiales que sólo ocasionaron heridas contusas. Los relieves continuos a modo de quilla (forma *pseudocarinata*, nov. f.) se desarrollaron junto a porciones del manto lesionadas con heridas profundas cuya cicatrización estuvo acompañada del proceso de "compensación ornamental" (cf. GUËX, 1967).

Por otra parte, las señales de colonización sobre las superficies internas de las cámaras de habitación parecen indicar que el proceso de colonización por epibiontes fue posterior a la pérdida de las partes blandas de los ammonites que las presentan. Sin embargo, en base a este argumento, no debe excluirse la posibilidad de que el proceso de colonización haya podido iniciarse durante la vida de los ammonites (cf. REYMENT, 1970, pág. 10).

Resumiendo lo dicho, las conchas de *Bajocisphinctes* estaban desprovistas de partes blandas en la cámara de habitación antes del enterramiento final, y ofrecieron hábitats más favorables que otros restos esqueléticos para la fijación y desarrollo de los organismos colonizadores, pero no hay evidencia alguna en favor de que el proceso de colonización por epizoarios ocurriera antes de la muerte de los ammonites.

5. RELACIONES TAFONÓMICO-PALEOECOLÓGICAS ENTRE *Bajocisphinctes* Y SERPÚLIDOS.

Los restos de organismos colonizadores más frecuentes y constantes corresponden a serpúlidos, que están conservados como moldes internos y externos, más o menos distorsionados por compactación diagenética gravitacional. El hecho de

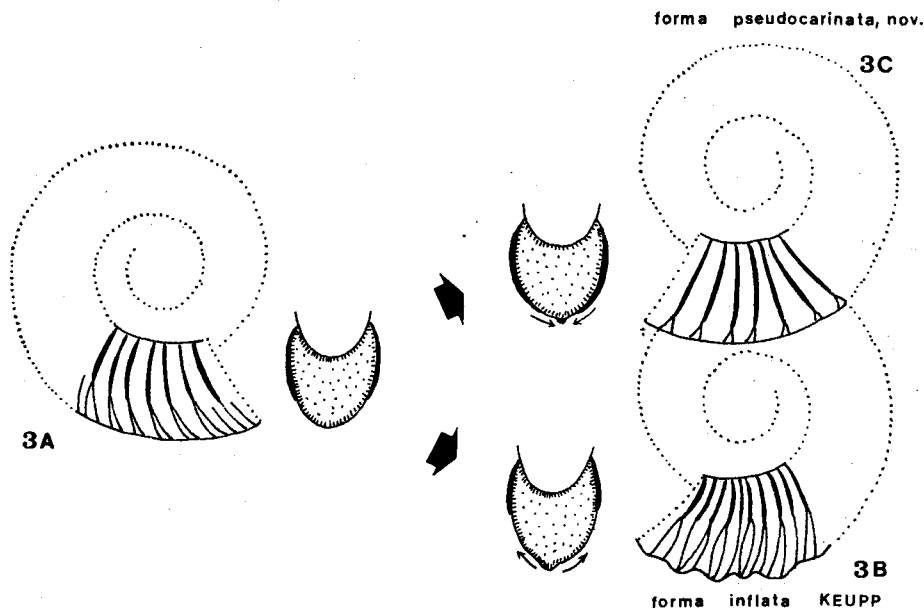


Fig. 3.—Esquema comparativo de dos casos patológicos (3B y 3C) respecto a un individuo normal (3A). Los individuos enfermos que formaron en su concha prominencias ventrales discontinuas (forma *inflata*) tienen costillas secundarias más largas que en condiciones normales y debieron sufrir episódicas inflamaciones locales en la parte antero-ventral del epitelio del manto, probablemente debidas a parasitismo o a periódicas heridas contusas. Los relieves continuos a modo de quilla (forma *pseudocarinata*) están acompañados de acortamiento de las costillas secundarias y alargamiento de las costillas primarias; estas malformaciones definitivas aparecen brusca y conjuntamente durante el desarrollo ontogenético y debieron estar causadas por una herida en la parte antero-ventral del epitelio del manto, cuya cicatrización modificó la distribución anterior del tejido epitelial; o bien, por reabsorción de porciones antero-ventrales de tejido epitelial dañado.

Fig. 3.—Diagrammic pathologically deformed specimens (3B and 3C) versus normal ammonites (3A), as a result of injury or infestation to the mantle.

que los tubos calcáreos no se hayan conservado, hace pensar que estaban compuestos de aragonito, calcita magnésiana o una mezcla de estos dos minerales. Los moldes internos de los tubos calcáreos han podido quedar como relieves positivos sobre el molde interno de la concha del ammonites (cuando colonizaron la superficie externa; es decir, fueron colonizadores extratalámicos) o permanecer incluidos en el molde interno de la concha del ammonites y presentar facetas de fijación paralelas a la superficie de éste (si colonizaron la superficie interna de la concha;

colonizadores intratalámicos según TINTANT, 1984). El número de serpúlidos en cada concha suele ser bajo, cuatro o seis, y están preferentemente situados en la superficie externa de la región ventral de la última media vuelta de la cámara de habitación (a una distancia del peristoma comprendida entre 90 y 110°), o bien en la región umbilical (cerca de la sutura de enrollamiento). En las conchas que tienen mayor número de serpúlidos predominan los individuos jóvenes, y más del 70% de ellos son colonizadores externos. En general, cuanto mayor es el tamaño de las conchas mayor es la longitud media de los serpúlidos que las colonizan; sin embargo, la densidad de población de los serpúlidos es muy variable entre las conchas de cualquier clase de tamaño, y no hay una alta correlación directa entre los valores de estos dos parámetros.

Los resultados del análisis de las frecuencias de tamaños de los ejemplares completos pertenecientes al género *Bajocisphinctes* están representados en la figura 4. La distribución de frecuencias pone de manifiesto que los valores más frecuentes para la magnitud en cuestión están comprendidos entre 20 y 70 milímetros, y la curva de representación está sesgada hacia los valores mayores. La escasez de con-

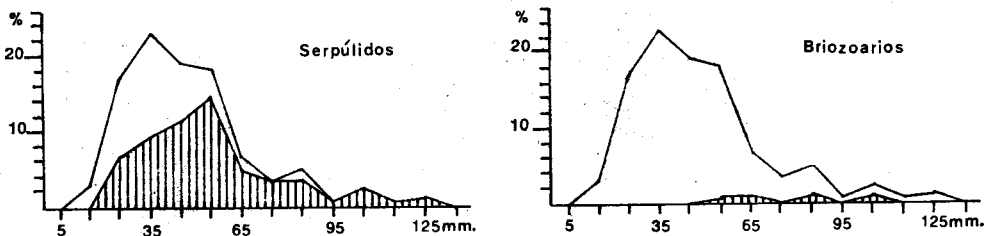


Fig. 4.—Distribuciones de frecuencias de tamaños para 190 ejemplares completos pertenecientes a *Bajocisphinctes* s. l. (incluyendo macroconchas y microconchas) y porcentaje de conchas colonizadas (en rayado). A pesar de no haber sido computados los ejemplares incompletos, que son más frecuentes entre las clases de menor tamaño, la distribución obtenida presenta un predominio de individuos no-adultos (tamaños inferiores a 40 mm.). La proporción de conchas colonizadas está en relación directa con la talla, independientemente de la clase de epizoarios.

Fig. 4.—Size-frequency distributions for 190 specimens of *Bajocisphinctes* s. l. and proportions of colonized shells by serpulids (left-hand figure) and bryozoans (right-hand figure).

chas completas de tamaños inferiores a 20 milímetros, reflejada en el gráfico, obedece a que la mayoría están fragmentadas, es más difícil controlar su presencia durante el muestreo, y rara vez pueden ser estudiadas en ambos flancos. Ahora bien, el sesgo hacia los tamaños grandes que presenta la curva de distribución no puede ser explicado por fragmentación tanática de las conchas de mayor tamaño o por la mayor probabilidad de rotura durante el muestreo. Además, como se indica en la figura 4, la proporción de conchas completas colonizadas está en relación directa con su tamaño, independientemente de la clase de colonizadores de que se trate.

Estos resultados podría pensarse que son debidos a: 1) la mayor estabilidad mecánica sobre el fondo marino de las conchas más grandes, o bien, 2) a su mayor capacidad de deriva necropláctónica. La primera de estas dos posibilidades tam-

bién parece estar corroborada por la menor frecuencia de conchas con señales de fragmentación bioestratinómica en las clases de tamaño creciente; y, en consecuencia, se podría interpretar que las conchas de mayor tamaño habrían sido los substratos más estables y susceptibles de colonización, aunque los de menor tiempo de exposición (según la terminología empleada en el estudio de los ambientes insulares, se trataría de los ambientes más efímeros y estables). Sin embargo, además de la aparente incongruencia entre la alta frecuencia de conchas colonizadas posmortalmente y las indicaciones de relleno y enterramiento rápidos, no queda explicada la preferente localización de los serpúlidos en las proximidades de la región ventral de la cámara de habitación (a unos 110° de distancia desde el peristoma y en ambos flancos); y, esta distribución preferente de los serpúlidos, hace dudar de que la colonización haya ocurrido cuando las conchas estaban definitivamente sedimentadas sobre el fondo marino. Para que los serpúlidos pudieran lograr dicho patrón de distribución, las conchas tuvieron que ser colonizadas cuando no tenían ambos flancos apoyados sobre el fondo marino o lo estaban alternativamente. En cualquier caso, durante la alteración bioestratinómica y después de la pérdida de las partes blandas, las conchas tuvieron que estar sometidas a necrocinesis, aunque los elementos fósiles carecan de señales de desgaste, el grado de fragmentación no sea alto y el amplio rango de tamaños representados (desde individuos jóvenes hasta macroconchas adultas) no muestre evidencias de clasificación. Ahora bien, esta conclusión no apoya la validez de la segunda posibilidad planteada anteriormente, según la cual las conchas registradas de mayor tamaño habrían experimentado mayor deriva necroplanctónica. El predominio de individuos jóvenes en la asociación registrada es un criterio contrario a la posibilidad lógica de que las conchas hayan llegado hasta el lugar de enterramiento por deriva necroplanctónica desde otras áreas marinas alejadas. Si hubiera ocurrido así, ya que la capacidad de deriva aumenta con el tamaño de las conchas (cf. CHAMBERLAIN *et al.*, 1981; FERNÁNDEZ LÓPEZ, 1983), deberían predominar las de mayor tamaño, probablemente mostrarían clasificación y, en principio, cabría esperar una distribución sesgada hacia la izquierda. Por razones análogas, tampoco se puede defender que las conchas hayan sido transportadas por rodamiento y/o saltación sobre el fondo marino desde otras regiones alejadas. En consecuencia, desechamos un prolongado transporte como mecanismo de necrocinesis e interpretamos, en base a los criterios anteriormente expuestos, que los individuos pertenecientes a *Bajocisphinctes* vivieron en áreas próximas al lugar de enterramiento.

Por otra parte, los estudios experimentales realizados con conchas de ammonites reconstruidas han permitido mostrar la estabilidad variable de los diferentes tipos de conchas, especialmente en lo que respecta a las relaciones entre cantidad de líquido presente en las últimas cámaras del fragmocono y la orientación de las conchas sumergidas (REYMENT, 1980; 1973, pág. 17). Por ejemplo, los serpenticonos altamente evolutos flotan en posición horizontal cuando no tienen el fragmocono inundado de agua, y experimentan un incremento positivo en el grado de verticalidad cuando comienzan a ser gradualmente inundados. Además, las conchas evolutas correspondientes a perisfinctidos, cuando están parcialmente inundadas de agua, pero en posición vertical, tienden a orientarse con el plano de enrollamiento perpendicular a la dirección de las corrientes hidráulicas (REYMENT, 1973, página 24).

En el caso que nos ocupa, si las conchas tenían un cierto grado de inclinación

respecto al fondo marino, en vez de estar apoyadas sobre uno de sus flancos, ya no se cumple el presupuesto anteriormente aceptado según el cual las conchas de mayor tamaño habrían sido las de mayor estabilidad mecánica: para conchas con un cierto grado de inclinación autónoma (por tener el fragmocono sólo parcialmente inundado de agua) o no (por la acción de fuerzas externas), la relación entre la superficie expuesta a las corrientes hidráulicas y el área de apoyo sobre el sustrato aumenta exponencialmente con el incremento de tamaño. De este modo, sometidas a la acción de corrientes hidráulicas, las conchas inclinadas de mayor tamaño, al igual que si estuvieran apoyadas sobre uno de sus flancos, también requerirían de mayor energía mecánica de activación para ser transportadas; pero, con inclinación autónoma, serían las de menor estabilidad mecánica sobre el sustrato. En consecuencia, para los colonizadores, las conchas autónomamente inclinadas que tuvieran mayor tamaño representarían los "ambientes insulares" más estables (por su resistencia frente al transporte) y duraderos (por tener menor probabilidad de enterramiento y mayor resistencia a la fragmentación bioestratinómica).

Resumiendo los datos obtenidos, y en base a este comportamiento diferencial de las conchas como "ambientes insulares", según que mantengan o no verticalidad tanática autónoma sobre el sustrato, podemos interpretar que el proceso de colonización de las conchas estudiadas ocurrió generalmente antes de que sus fragmoconos fueran totalmente inundados y mientras mantenían flotabilidad negativa; en estas circunstancias, durante la alteración bioestratinómica, y después de la pérdida del cuerpo blando, tuvieron lugar los siguientes efectos observables:

1. El plano de simetría de las conchas rara vez está en posición horizontal respecto a la estratificación. La posición más improbable de enterramiento, para las conchas autónomamente inclinadas, fue la horizontal.
2. La mayoría de las conchas están colonizadas. El proceso ocurrió durante un amplio intervalo temporal de alteración bioestratinómica, aunque tuvieran flotabilidad negativa y se encontraran en lugares de alta tasa de sedimentación.
3. Las conchas más pequeñas son las que presentan mayor grado de fragmentación bioestratinómica; en las más grandes la colonización ha sido más frecuente y los colonizadores son más diversos y de mayor tamaño. Por lo tanto, las conchas de mayor tamaño representan los "ambientes insulares" más estables y duraderos.
4. Algunos epizoarios están preferentemente situados. Cada concha autónomamente inclinada (cuya cámara de habitación puede tener una longitud comprendida entre 160° y 420° , pero con máxima frecuencia entre 230° y 380°) ofreció un biotopo de condiciones variables (por ejemplo, en cuanto a luminosidad, inclinación del sustrato y dirección de las corrientes hidráulicas) en el que los organismos colonizadores pudieron manifestar tropismos. Concretamente, las larvas de los serpúlidos que están preferentemente localizadas en la región ventral, a unos 110° del peristoma, se habrían comportado como fotofóbicas.
5. Las distribuciones de tamaño de las conchas correspondientes a los diferentes niveles estratigráficos son amplias y abarcan desde microconchas jóvenes hasta macroconchas adultas. La curva de distribución de frecuencias de tamaño para el conjunto de ejemplares fósiles completos está sesgada hacia los tamaños grandes. Por tanto, aunque las conchas de menor tamaño son las que presentan mayor grado de fragmentación, las macroconchas adultas fueron los tafones de menor conservabilidad en esta región; lo cual no impide que pueda haber macroconchas localmente concentradas en el registro estratigráfico de otras regiones.

6. UN EJEMPLO DE COLONIZACIÓN DE LAS CONCHAS AUTÓNOMAMENTE INCLINADAS.

En uno de los fósiles encontrados, y que seguidamente será descrito e interpretado, el grado de colonización externa es excepcionalmente alto: tiene más de un centenar de serpúlidos, pero, en lo que respecta a la clase y el patrón de distribución de los epizoarios, presenta el mismo tipo de colonización que los fósiles anteriormente tratados (fig. 5 y lám. 2).

6.1. Estado de conservación de la concha.

El ejemplar fósil corresponde a una concha de la que se han conservado los moldes interno y externo. No hay señales de desgaste, ni de fracturación tanática, en los tubos calcáreos de los serpúlidos que colonizaron la superficie externa de la concha; pero, en el lado izquierdo de la cámara de habitación, tenía una rotura cuya señal se encuentra a una distancia del peristoma de 300-330° y es observable tanto en el molde interno como en el externo de la concha. También hay señales de fracturación bioestratinómica en el lado derecho del peristoma; esta fractura, al igual que la anterior, sólo afectó a uno de los flancos de la cámara de habitación, pero es abierta, en vez de cerrada, y de bordes lobulados, menos dentados; por dicha fractura peristomal, debida a la actuación de un agente biológico (probablemente un crustáceo) cuando la concha se encontraba apoyada sobre el fondo marino, el ejemplar corresponde a una forma *seccata* (cf. HÖLDER, 1956). La fractura de posición más apical debió ocurrir al chocar la concha contra otro cuerpo, ya que se conserva el peristoma intacto en el lado izquierdo y no hay otras señales de fracturación (contrapuestas a ella o no) o de desgaste tanático, ni siquiera en los tubos de los serpúlidos.

A simple vista puede reconocerse que el relleno micrítico de la concha tiene carácter geopetal: el lado derecho, que corresponde a la parte superior en el sentido de la estratificación, es más arcilloso que el izquierdo; y, durante la compactación diagenética, la ornamentación de la concha y el relieve de los epizoarios que estaban sobre ella han sido más intensamente distorsionados en el lado derecho que en el izquierdo. El relleno micrítico alcanzó hasta un poco más de la última vuelta y media de la espira; el resto del fragmocono permaneció vacío antes del enterramiento final de la concha. Y, ya que la cámara de habitación tenía una longitud de 390°, el tubo sifonal debió estar desarticulado al menos en la última media vuelta del fragmocono para permitir el relleno de las últimas cámaras del fragmocono antes del enterramiento.

El molde interno tenía su máximo diámetro orientado en paralelo con las superficies de estratificación de la capa en que estaba registrado, y está lateralmente comprimido por compactación diagenética gravitacional: la sutura de enrollamiento está distorsionada y no concuerda con la forma espiral logarítmica que debía tener originalmente en la concha (lám. 2). Es decir, la concha fue enterrada en posición ligeramente inclinada; siendo el borde ventrolateral izquierdo de la cámara de habitación, a una distancia de 90° del peristoma, el punto más bajo y el borde ventrolateral derecho, a unos 270° del peristoma, el más alto. Esta inclinación pudo dificultar el total relleno del fragmocono con sedimento, aunque el tubo sifonal estuviera totalmente desarticulado.

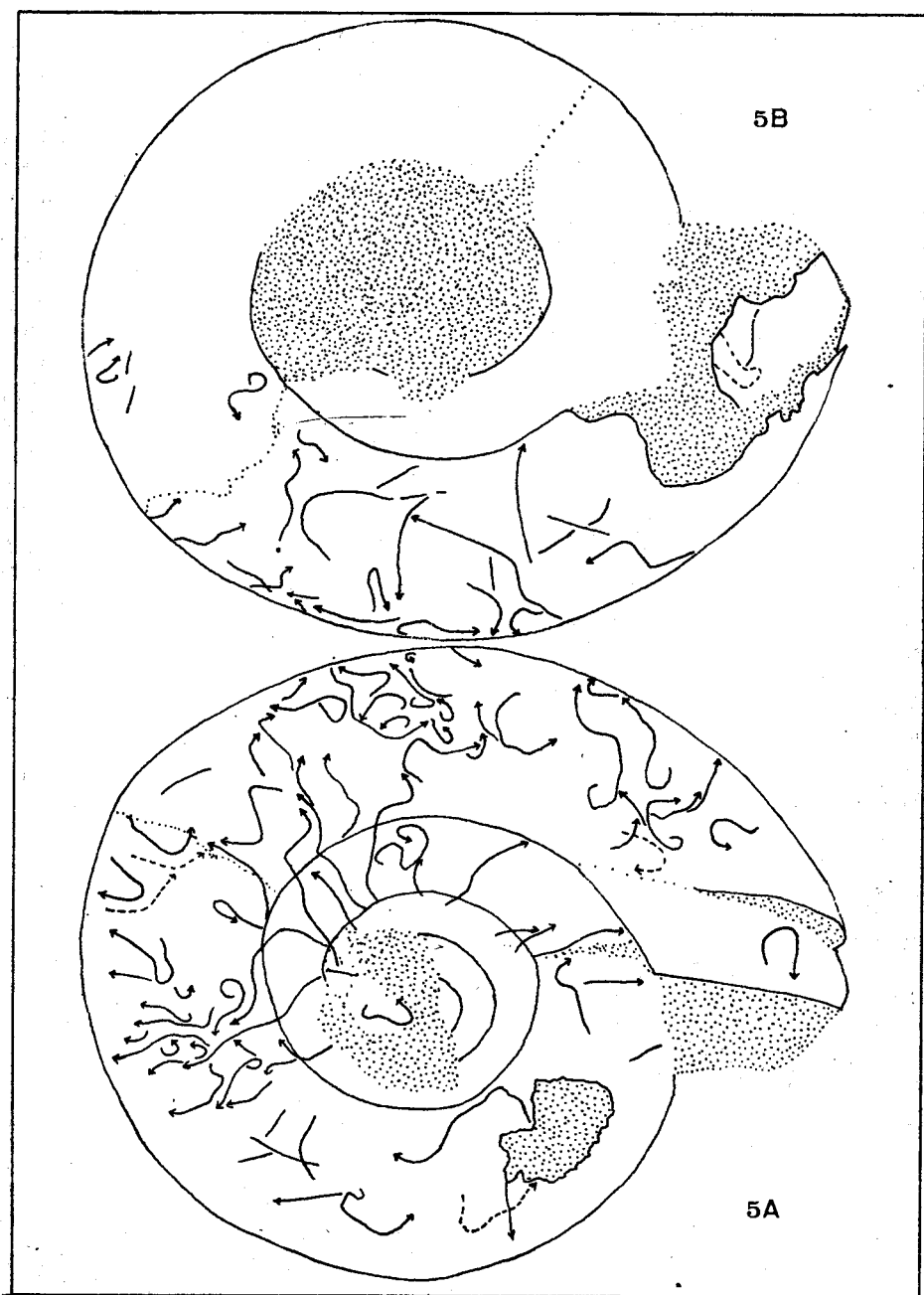


Fig. 5.—Esquema del ejemplar 5CR82/21 fotografiado en la lámina 2. La dirección de crecimiento de los serpúlidos extratálámicos está representada con trazo continuo, y la de los intratálámicos con trazo discontinuo; en ambos casos, el sentido del crecimiento está indicado con una flecha. El material de relleno de la concha y la matriz están representados con puntos.

Fig. 5.—Detailed graphic representation of encrustation patterns of the serpulids attached to the shell (solid arrow, extrathalamous epizoa) and inside the body chamber (broken arrows, intrathalamous epizoa), on the same specimen as in plate 2.

Otras evidencias de distorsión mecánica de la concha por compactación diagenética gravitacional son las cuatro fracturas radiales que están impresionadas en el molde interno, respectivamente, a 360° (coincidiendo con el límite de la cámara de habitación no recubierta por la última vuelta de espira), 330 y 150° (diametralmente opuestas entre sí), y en la constricción preperistomal. Ninguna de ellas sobrepasa los límites del molde interno; ahora bien, el grado de impresión de las fracturas disminuye conforme aumenta su distancia espiral hasta el peristoma. Y el núcleo de la concha está reducido a una impresión periostracal de espesor milimétrico. Esto es, las fracturas impresionadas en el molde interno corresponden a líneas de máxima tensión de la concha; y, en el molde interno, el grado de impresión de las fracturas de la concha está directamente relacionado con el grado de distorsión experimentado por el volumen original de la concha (una relación inversa entre el grado de impresión de las fracturas y el volumen original de la concha es un efecto frecuente entre los fósiles de la Biozona Garantiana en la región de Tivenys-Sierra de Cardó, debido a concreción del molde interno antes de la fracturación, y ha sido designado por nosotros con el nombre de "molde internos desproporcionadamente distorsionados", FERNÁNDEZ LÓPEZ, 1983, pág. 82).

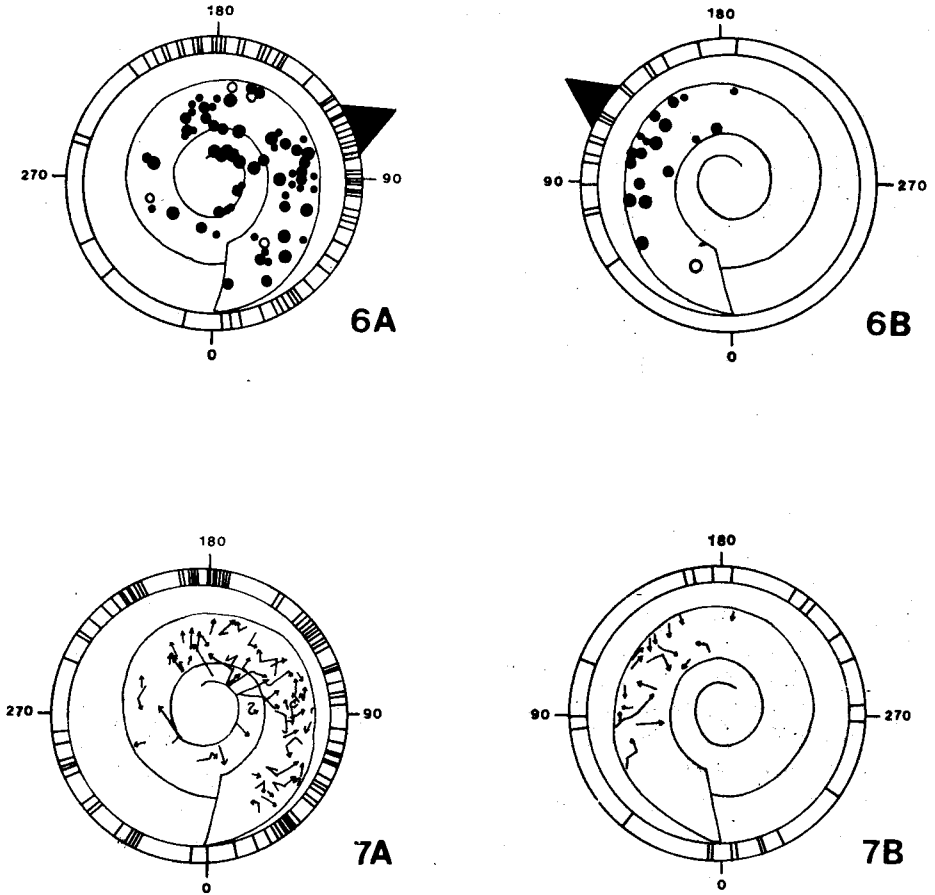
Resumiendo las observaciones anteriores, podemos decir que la concha, durante el enterramiento rápido en condiciones de baja energía hidráulica y alta tasa de sedimentación, estaba desprovista de partes blandas, tenía desarticulado el sifón, estaba apoyada sobre el lado izquierdo y quedó enterrada con un cierto grado de inclinación (inferior a 30°) respecto a la estratificación después de ser rápidamente rellenada. Además, puede excluirse la posibilidad de que el molde interno haya sido reelaborado (desenterrado y desplazado después de haber sido rellenada la concha y antes del enterramiento final): 1.º el molde presenta estructuras geopetales congruentes entre sí y concordantes respecto a la matriz; 2.º no hay discontinuidad estructural entre el relleno sedimentario y la roca englobante, y 3.º la concha y los tubos calcáreos fueron fracturados por compactación diagenética gravitacional antes de que el molde interno fuera litificado; si hubiese estado sometido a reelaboración, la congruencia y concordancia de las estructuras geopetales habrían sido modificadas, y el molde interno habría sido desarticulado, al menos en el núcleo. Por el contrario, la posibilidad de que la concha haya sido resedimentada (desplazada sobre el fondo marino después de ser acumulada y antes de su enterramiento parcial o temporal) está claramente indicada por los resultados de la fracturación bioestratinómica mediante diferentes mecanismos unilaterales, presentes en los dos lados de la cámara de habitación.

6.2. Descripción morfológica de la concha.

La concha tenía unos 100 milímetros de diámetro y pertenecía a una macroconcha casi adulta: la cámara de habitación presenta egresión umbilical y ornamentación debilitada, las últimas suturas están ligeramente aproximadas y simplificadas, y el peristoma es simple. La concha era discoidal, evoluta, de ombligo amplio y poco profundo. La cámara de habitación tiene una longitud de 390°. En el fragmocono la ornamentación está constituida por costillas primarias ligeramente proversas, que se atenúan en la primera mitad de la cámara de habitación, y, finalmente, desaparecen cerca del peristoma. En la cámara de habitación la sección transversal de la vuelta de espira era subtriangular, con la máxima anchura situada en el tercio dorsal de los flancos, que eran convergentes hacia la región ventral, estrecha y débilmente convexa.

6.3. Descripción e interpretación de los serpúlidos.

Los tubos de los serpúlidos están conservados como moldes internos y/o externos, más o menos distorsionados por compactación diagenética gravitacional. Los tubos calcáreos debieron tener un diámetro máximo de 1,5 milímetros y una altura máxima de un milímetro; ninguno sobrepasa 25 milímetros de longitud. La



Figs. 6-7.—Diagramas de distribución circular de las direcciones preferentes de fijación (figura 6) y crecimiento (fig. 7) de los serpúlidos del ejemplar 5CR82/21. El comienzo de cada tubo de serpúlido corresponde al punto de fijación de su larva. Los puntos de fijación de las larvas extratalámicas se indican con círculos negros y los de las intratalámicas con círculos blancos; el tamaño de los círculos es proporcional a la clase de tamaño de los serpúlidos. Puede observarse que los serpúlidos extratalámicos tienen una dirección preferente de fijación, en ambos lados de la concha, situada a unos 100° de distancia desde el peristoma.

Figs. 6-7.—Circular-distribution cumulative diagrams of growth directions (fig. 7) and points of attachment (fig. 6) of shell-encrusting serpulids (black rounds, extrathalamous epizoa; white rounds, intrathalamous epizoa). Specimen 5CR82/21.

sección transversal es semicircular, tanto en los moldes internos como en los externos, y el valor numérico de la relación longitud/diámetro en ningún caso es superior a 20. No hay señales de quilla dorsal media en los moldes externos. Cada tubo puede tener un trazado meandriforme y/o rectilíneo, pero ninguno de ellos está enrollado sobre sí mismo.

Estas semejanzas de los individuos, en cuanto a sus propiedades morfológicas y estado de conservación, son indicativas de monotipia a nivel genérico y, probablemente también, a nivel específico.

6.3.1. Serpúlidos extratalámicos.

El número de serpúlidos sobre el lado izquierdo es superior a sesenta y cuatro, y están distribuidos por casi toda la cámara de habitación y el núcleo; sobre el lado derecho había más de 18, y se encuentran localizados preferentemente en la última media vuelta de la concha (fig. 6).

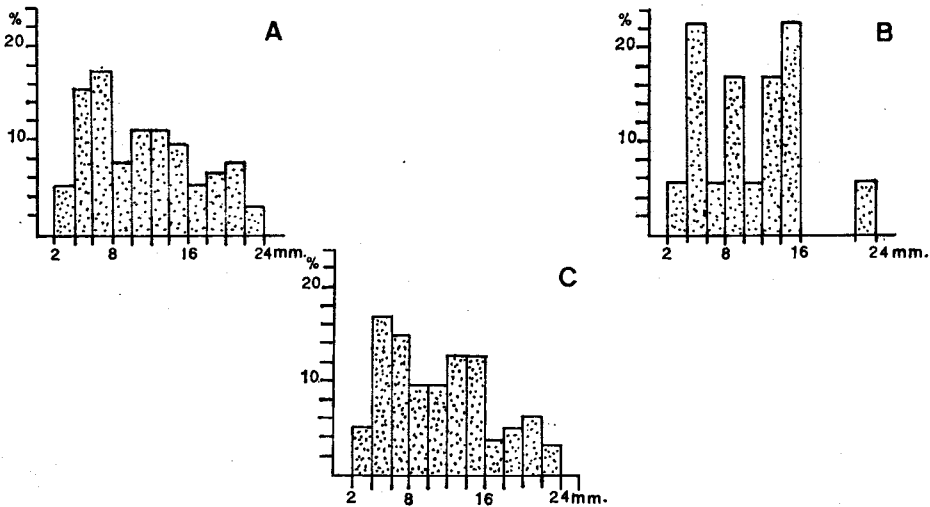
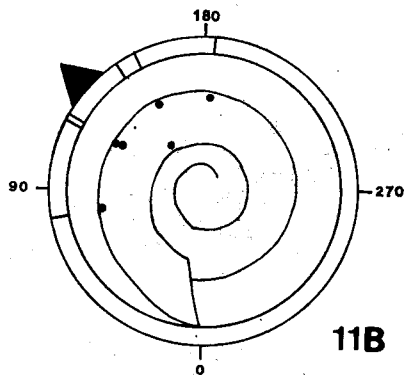
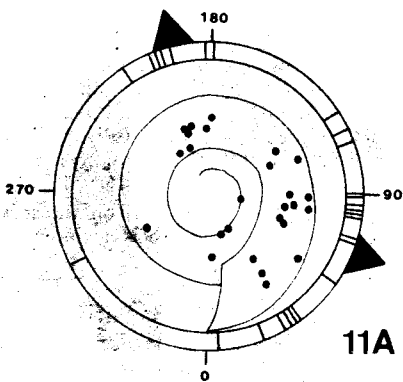
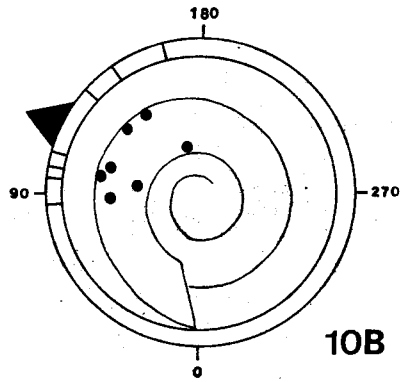
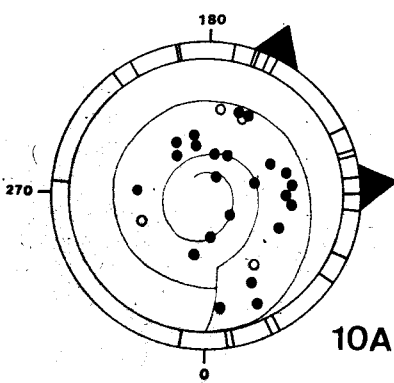
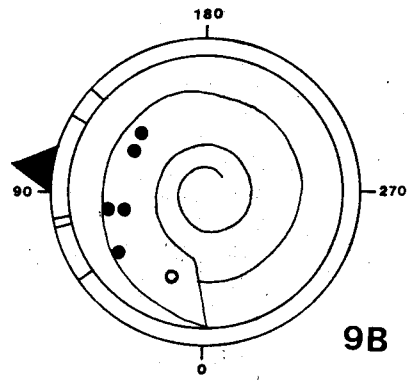
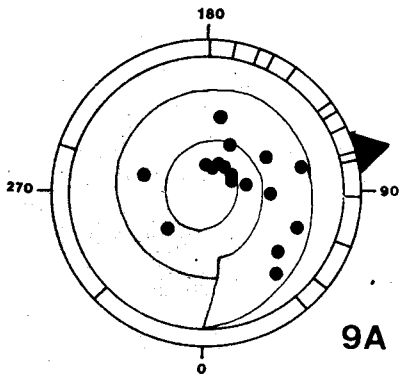


Fig. 8.—Distribución de frecuencias de tamaños para los serpúlidos que colonizaron el ejemplar 5CR82/21. En el flanco izquierdo (8A) y en el derecho (8B) de la concha, los serpúlidos tienen distribuciones polimodales, con predominio de individuos jóvenes, pero de rangos congruentes. Para los serpúlidos de ambos flancos (8C) pueden distinguirse tres grupos de tamaños: inferior a 8 mm., comprendido entre 8 y 18 mm., y mayor de 18 mm.

Fig. 8.—Frequency histograms for size of serpulids from the specimen 5CR82/21, on the left side (A), right side (B) and cumulative diagram (C). Size along abscissa, in mm., plotted in terms of eleven frequency classes.

Como puede verse en las figuras 8A y 8B, las distribuciones de frecuencias para las longitudes de los serpúlidos de cada lado son polimodales, con predominio de individuos juveniles, pero de rangos congruentes (comprendidos entre 2 y 24 milímetros). Y, aunque el número de serpúlidos en el flanco derecho es relativamente bajo respecto a la cantidad de clases de tamaño escrutadas, es un indicio de poli-modalidad que las ventajas selectivas de la escasez de valores no afecten a la con-



Figs. 9-11.—Diagramas de distribución circular de las direcciones preferentes de fijación para los serpúlidos extratalámicos, que colonizaron el ejemplar 5CR82/21, de tamaños superiores a 18 mm. (fig. 9), comprendido entre 8 y 18 mm. (fig. 10) y menores de 8 mm. (fig. 11).

Figs. 9-11.—Discrimination of three different phases of attachment of serpulids on the specimen 5CR82/21 (blackrounds, extrathalamous epizoa; white rounds, intrathalamous epizoa).

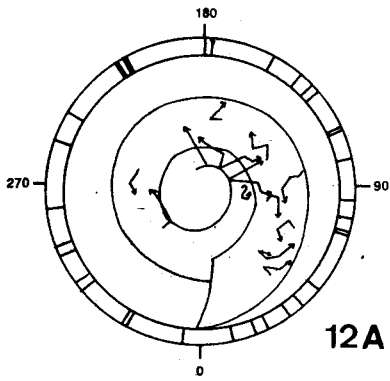
gruencia entre los rangos de las distribuciones. Esto hace pensar que pueden corresponder a varias generaciones sucesivas y, en principio, se pueden distinguir tres grupos de tamaño creciente: inferior a ocho milímetros, comprendido entre 8 y 18 milímetros, y mayor de 18 milímetros, respectivamente (fig. 8C).

A diámetros gradualmente menores de la cámara de habitación no hay diferencias acusadas en el tamaño medio de los serpúlidos, ni sus orientaciones son progresivamente más variadas, aunque en las partes conservadas del núcleo hay un evidente predominio de los individuos de mayor tamaño (fig. 5). Tampoco hay anomalías de crecimiento o desarrollo en la concha del ammonites, ni serpúlidos que hayan sido englobados por ella.

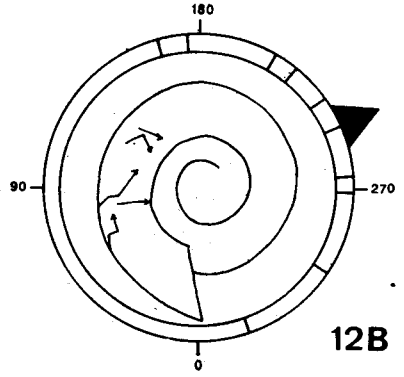
El extremo apical de cada serpúlido corresponde al punto de fijación de la larva correspondiente. Y podemos distinguir tres grupos de serpúlidos, según las distribuciones de tamaño observadas, cuyas larvas probablemente se fijaron en fases sucesivas; las direcciones circulares de sus respectivos puntos de fijación están representadas en las figuras 9-11 por medio de métodos estadísticos de comparación de distribuciones circulares (cf. MEISCHNER, 1968; REYMENT, 1971, página 47). El grupo de serpúlidos de mayor tamaño (fig. 9) muestra una dirección preferente de fijación situada a $95-100^\circ$ del peristoma y en ambos flancos de la concha; esta orientación es muy frecuente en los ammonites estudiados y su significado es uno de los motivos principales de este artículo. Los puntos de fijación del segundo grupo de tamaños (fig. 10) también están preferentemente situados, pero no hay coincidencia entre los dos flancos: es unidireccional en el lado derecho (a 115°) y bidireccional en el izquierdo (a 155 y 100° separados por un mínimo a 135°). En los individuos de menor tamaño (fig. 11) también es diferente en cada lado: unidireccional en el derecho (a 130°) y bidireccional en el izquierdo (dos máximos, a 70 y 195° , separados por un mínimo a 155°). En resumen, el área más colonizada ha sido la última media vuelta de la cámara de habitación, y esto ocurrió en los dos flancos de la concha; solamente en el grupo de serpúlidos de mayor tamaño coinciden las direcciones preferentes de fijación de los dos flancos; en los dos grupos restantes, la dirección preferente del flanco derecho coincide con un mínimo que separa dos direcciones preferentes del flanco izquierdo.

Si se tienen en cuenta las direcciones de crecimiento de los individuos pertenecientes a los tres grupos de tamaños establecidos, en vez de considerarlos como un solo grupo (fig. 7), puede comprobarse que también presentan varias direcciones preferentes (figs. 12-14). En el flanco derecho de la concha los individuos de mayor tamaño (fig. 12B) tienen una dirección preferente de crecimiento hacia 240° y tendencia centrípeta. En los otros dos grupos de tamaños (figs. 13B y 14B) los individuos del flanco derecho se han desarrollado desde las proximidades de la región ventral de la concha, y su dirección de crecimiento preferente pudo ser modificada por la posición periférica que ocupaban; en cualquier caso, muestran dos direcciones preferentes situadas a 5 y 110° . En el flanco izquierdo de la concha los dos grupos de menor tamaño tienen sendos pares de direcciones preferentes a $60-160^\circ$ y $70-180^\circ$ (figs. 13A y 14A); estas dos orientaciones de crecimiento son claramente centrífugas respecto al centro geométrico de la concha.

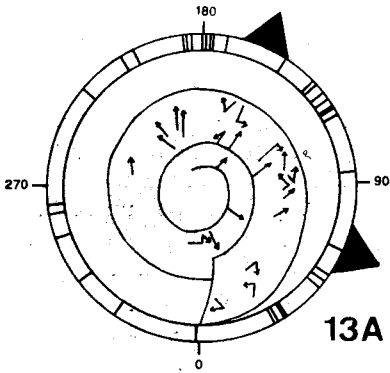
También conviene destacar que, mientras los individuos de menor tamaño suelen tener una sola dirección de crecimiento durante su desarrollo, casi el 50% de los individuos de tamaño medio presentan dos direcciones de crecimiento. Entre los individuos de mayor tamaño, en el lado izquierdo de la concha, más del 50%



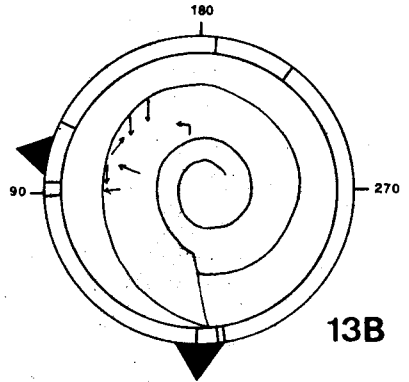
12A



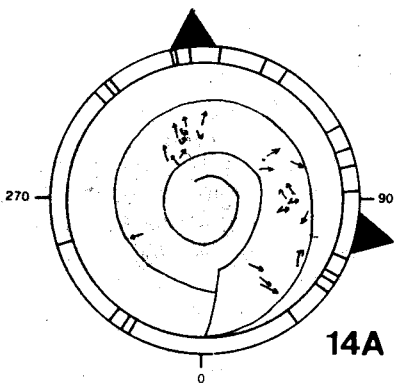
12B



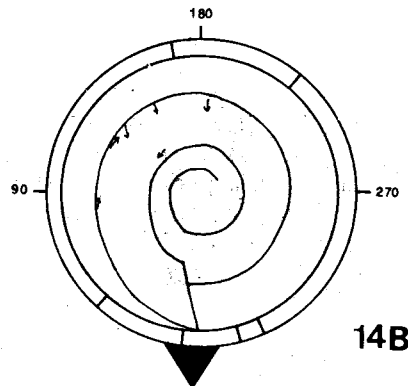
13A



13B



14A



14B

Figs. 12-14.—Diagramas de distribución circular de las direcciones preferentes de crecimiento para los serpúlidos extratalámicos, que colonizaron el ejemplar 5CR82/21, de tamaños superiores a 18 mm. (fig. 12), comprendido entre 18 y 8 mm. (fig. 13) y menores de 8 mm. (fig. 14)

Figs. 12-14.—Discrimination of three different classes of extrathalamous serpulids on the specimen 5CR82/21. Size variation representing several generations of shell-attached serpulids,

muestran tres o más direcciones de crecimiento durante su desarrollo ontogenético; en este último grupo de serpúlidos no hay una clara dirección preferente de crecimiento, aunque el diagrama circular presenta un máximo a 215°.

Teóricamente, si las diferentes trayectorias de cada serpúlido han estado determinadas por cambios ambientales (por ejemplo, cambios en la posición de la concha), el número de giros en cada individuo con independencia de su tamaño nos permitiría agrupar aquellos que han vivido simultáneamente y los más jóvenes serían los que presentarían menor número de giros. De este modo, se podrían establecer tres hipotéticas fases sucesivas de orientación de la concha separadas por dos cambios: los individuos que hayan crecido desde antes del penúltimo cambio tendrán generalmente tres o más trayectorias y dos o más giros; y los que sólo hayan crecido después del penúltimo cambio tendrán dos trayectorias y un giro durante su desarrollo.

Estas consideraciones teóricas y las observaciones previamente realizadas parecen confirmar la idea de que el conjunto de los serpúlidos corresponde a tres fases sucesivas de colonización, y que los individuos de mayor tamaño crecieron simultáneamente en ambos lados de la concha y con los de las generaciones posteriores. Ahora bien, los individuos no muestran tendencia alguna a formar agrupamientos; más aún, teniendo en cuenta la distribución de los tubos, su densidad de población, el escaso número de individuos que se han cruzado en su recorrido y los frecuentes casos de trayectorias desviadas ante un individuo próximo, cabe pensar que los serpúlidos tuvieron comportamiento tigmotáxico. Por tanto, las direcciones preferentes de crecimiento durante una determinada fase de colonización habrán estado influenciadas por la densidad de población existente y las anteriores direcciones preferentes de crecimiento; de tal manera que, si ha habido varias fases de colonización, cada generación habrá influido con sus patrones de fijación y crecimiento en las direcciones preferentes de las fases posteriores.

Además, si la concha ha sido resedimentada, las zonas de máximo rozamiento habrán sido los biotopos más adversos para la fijación y crecimiento de los epizoarios en estos "ambientes insulares". La ornamentación de la concha, por ser aproximadamente lisa en las áreas generalmente colonizadas, no habría sido una variable ambiental importante en cuanto a la dirección preferente de crecimiento; pero, en función del relieve, sí pudo actuar como substrato diferencialmente favorable para la fijación de las larvas. Finalmente, es importante destacar que, con independencia de la orientación de la concha del ammonites, las zonas de menor luminosidad habrán estado situadas en las regiones umbilical y/o ventral.

Por todas estas razones, las direcciones de las sucesivas trayectorias parciales acumuladas no pueden indicar direcciones preferentes de crecimiento (fig. 7). En el caso de las figuras 6 y 7, además, se presupone que todos los individuos corresponden a una sola generación; lo cual es improbable teniendo en cuenta: el rango de tamaños de los serpúlidos, la distribución de los individuos en la concha y la correlación de los grupos de tamaño creciente con la numerosidad de giros presentes en los individuos que los integran.

Resumiendo todas las observaciones respecto a los serpúlidos que colonizaron la superficie externa de la concha, podemos indicar las siguientes conclusiones:

1. El crecimiento y desarrollo de los serpúlidos fue posterior a la interrupción del cre-

- cimiento de la concha del ammonites. La última media vuelta de la cámara de habitación fue el área más colonizada, y esto ocurrió en ambos lados de la concha.
2. En base a la distribución de tamaño de los serpúlidos y a la correlación de los grupos de tamaño creciente con la numerosidad de giros que presentan sus individuos, los serpúlidos corresponden a varias generaciones sucesivas; al menos dos. Los individuos de mayor tamaño crecieron simultáneamente en ambos lados de la concha y con los de la(s) generación(es) posterior(es). Las diferentes generaciones han tenido que sucederse en un intervalo temporal inferior a la vida media de los individuos.
 3. En la primera generación (fig. 9) coinciden las direcciones preferentes de fijación de las larvas en cada lado de la concha, con un valor próximo a 100° . En el flanco derecho los individuos tienen una dirección preferente de crecimiento centrípeto hacia 240° (fig. 12B), casi diametralmente opuesta a la dirección preferente de fijación (figs. 9A y 9B).
 4. Para los restantes grupos de menor tamaño (figs. 10 y 11) las direcciones preferentes de fijación del lado derecho ($115-130^\circ$) coinciden con unos mínimos que separan dos direcciones preferentes en el lado izquierdo. Durante el crecimiento los individuos del lado izquierdo mostraron clara tendencia centrífuga con dos pares de direcciones preferentes a $60-160^\circ$ y $70-180^\circ$ (figs. 13A y 14A) que se aproximan a sus respectivas direcciones de fijación (figs. 10A y 11A).

6.3.2. Serpúlidos intratalámicos.

En las proximidades del lado derecho del peristoma (fig. 5B) un serpúlido colonizó el interior de la concha y alcanzó una longitud cuyo valor fue superior a 20 milímetros. Además, el tubo calcáreo de este serpúlido fue fracturado en sus dos extremos, junto con la concha del ammonites, por algún organismo (probablemente un crustáceo). El serpúlido alcanzó una longitud igual o mayor que los serpúlidos de mayor tamaño de la superficie externa y su desarrollo ontogenético ocurrió antes de la fracturación peristomal. Si su fijación ocurrió después de la pérdida de las partes blandas del ammonites, entonces los serpúlidos colonizaron el lado derecho de la concha (interna y externamente) antes de ser enterrada sobre el lado izquierdo, y el proceso de colonización cesaría al quedar la concha totalmente enterrada.

En el lado izquierdo de la cámara de habitación hay otros casos de colonización interna, a una distancia desde el peristoma de 40 , 160 , 170 y 290° respectivamente (fig. 5A). Los tres primeros están orientados hacia el peristoma y tienen valores de longitudes comprendidos entre 9 y 12 milímetros, mientras que el cuarto está orientado en sentido apical en más de dos tercios de su longitud y alcanzó un tamaño de 17 milímetros. Es decir, en los cuatro casos el valor de la longitud es próximo o superior al de la media de los serpúlidos del exterior. La orientación en sentido apical, en el cuarto caso, lógicamente está relacionada con la rotura de la concha que se encuentra entre 300 y 330° . En consecuencia, dicha fractura ocurrió durante o antes del crecimiento del serpúlido y antes de estar la concha definitivamente apoyada sobre el lado izquierdo; en cualquier caso, cuando tuvo lugar la colonización interna, la cámara de habitación estaría inundada de agua al menos hasta los puntos de fijación de las larvas y desarrollo de los serpúlidos.

Ordenando los datos, tenemos los siguientes resultados:

1. La cámara de habitación tuvo que estar inundada de agua, y las superficies internas

del lado izquierdo no cubiertas con lodo micrítico, para que ese lado pudiera ser colonizado internamente; dicho estado se mantuvo durante el crecimiento de los serpúlidos que alcanzaron un tamaño igual o superior al tamaño medio de los de la superficie externa. La fractura en el lado izquierdo de la concha se produjo antes o durante el desarrollo de los serpúlidos internos; tras la fracturación, la concha tendría flotabilidad negativa y tuvo que estar apoyada sobre el fondo marino.

2. El serpúlido que colonizó internamente el lado derecho de la concha ya había alcanzado el tamaño actual cuando ocurrió la fracturación del peristoma.
3. Todavía no ha sido descartada la posibilidad de que la primera generación se fijase durante la vida del ammonites (después de cesar el crecimiento de la concha); no obstante, a juzgar por la distribución asimétrica de los serpúlidos en los flancos de la concha, es improbable que ésta tuviera posición totalmente verticalizada durante la fijación y parte del tiempo de desarrollo de esos serpúlidos. Los otros dos grupos de tamaños son posteriores a la muerte del ammonites, a la pérdida de su cuerpo blando, a la fracturación del flanco izquierdo y a la inundación de la cámara de habitación.

6.4. Interpretación de la posición de la concha durante la colonización.

Hemos dicho que, tras la inundación de la cámara de habitación, y antes de la fracturación del peristoma, la colonización posterior a la primera fase de fijación ocurrió mientras la concha tenía flotabilidad negativa y estaba apoyada sobre el fondo marino en posición inclinada (autónoma o forzada). ¿Quiere esto decir que el área no colonizada del lado derecho de la concha representa la superficie de apoyo? En tal caso la dirección preferente de colonización coincidiría con la dirección radial de mayor gradiente positivo de pendiente, los serpúlidos del lado izquierdo habrían tenido geotropismo negativo y las larvas habrían sido esciáfilas respecto a la luz; además, la concha tendría que haber mantenido dicha posición mientras crecieron los serpúlidos. Esta conclusión es inadmisibles a tenor de las evidencias de resedimentación de la concha que presenta el fósil.

Si la concha estaba autónomamente inclinada, la dirección preferente de apoyo tuvo que estar a unos 120°. Dicha dirección coincidiría con la de luminosidad mínima, y la fijación y desarrollo de los serpúlidos estaría dificultada o incluso anulada preferencialmente en esa misma dirección si la concha experimentó rozamiento sobre el substrato (lo cual es muy probable debido a la alta resistencia a las corrientes hidráulicas que ejercería en esa posición durante un tiempo igual al de la colonización posterior a la primera fase de fijación). Esto concuerda con lo que se observa en los diagramas 10 y 11: la dirección preferente del lado derecho (que no estaría sometido a rozamiento) coincide con un mínimo en el lado izquierdo; el área ventro-lateral izquierda de rozamiento aumentaría progresivamente a medida que el fragmocono se inundaba y la concha perdía su verticalidad autónoma. La región de máxima penumbra se extendería desde la región ventral hacia el lado izquierdo y, en dicho lado, los serpúlidos se desarrollarían centrífugamente hacia las zonas más próximas de máximo flujo y/o luminosidad comportándose como reotrópicos y/o fotófilos (figs. 13 y 14). Con esta orientación de la concha, las larvas se habrían comportado como fotofóbicas durante la fijación.

La validez de esta interpretación también está corroborada por el comportamiento de los serpúlidos del primer grupo. Puesto que se trata de individuos de morfología semejante, cabe pensar que eran coespecíficos y tenían comportamiento

similar, al menos mientras que la densidad de población no haya hecho prevalecer diferencialmente el comportamiento tigmotáxico. En las figuras 9 y 12, vemos que tanto las direcciones preferentes de fijación como las de crecimiento son unidireccionales, coincidentes a ambos lados de la concha y casi diametralmente opuestas entre sí. En consecuencia, la concha todavía no estaba permanentemente apoyada sobre el fondo marino, tenía flotabilidad neutral o positiva y estaba inclinada sobre el flanco izquierdo. Los serpúlidos se fijaron fotofóticamente y se desarrollaron con fototropismo positivo y/o geotropismo negativo. La dirección preferente de máxima flotación sería diametralmente opuesta a la de colonización y, durante ese proceso, el peristoma estaba dirigido hacia arriba. Esta posición no concuerda con las reconstrucciones en base a los criterios de TRUEMAN (1941, fig. 14; cf. RAUP & CHAMBERLAIN, 1967) y es difícil defender su adecuación funcional y fisiológica para el ammonites vivo; por tanto, la fijación del primer grupo de serpúlidos (fig. 9) fue posterior a la muerte del ammonites y anterior a la acumulación de la concha, ya con flotabilidad negativa, sobre el fondo marino.

Si, por el contrario, seguimos defendiendo la hipótesis de que el área no colonizada representa el área de apoyo sobre el fondo marino, tendríamos que aceptar también (además de las limitaciones y contradicciones anteriormente indicadas) que los serpúlidos del lado derecho de la concha (fig. 12B) tuvieron crecimiento fotofótico y/o geotrópico positivo, contrariamente al comportamiento de los del flanco izquierdo. También tendríamos que aceptar que la concha, mientras mantenía aproximadamente la misma área de apoyo sobre el lado derecho, estuvo sometida en el lado izquierdo a flujos de corrientes unidireccionales al principio y bidireccionales después. En definitiva, tal hipótesis sólo es admisible mediante nuevas hipótesis auxiliares, algunas de ellas incluso contrarias entre sí, y es rechazada.

En conclusión, la colonización ocurrió después de la muerte del ammonites. La fijación de los serpúlidos de la primera generación (fig. 9) tuvo lugar cuando la concha flotaba en posición inclinada sobre el lado izquierdo y con el peristoma dirigido hacia arriba. La(s) generación(es) posterior(es), tras la rotura de la concha en el lado izquierdo (figs. 10 y 11) ocurrió cuando la concha mantenía verticalidad autónoma, pero ya había perdido su capacidad de flotación, y estaba apoyada sobre el área ventrolateral izquierda. Las larvas de los serpúlidos tuvieron comportamiento fotofótico, y durante el crecimiento se manifestaron como tigmotáxicos, fotófilos y/o geotrópicos negativos. Teniendo en cuenta la tasa de crecimiento de los serpúlidos actuales, el proceso de colonización debió durar varias semanas o meses. El tiempo de necrocinesis de la concha fue igual o superior al de colonización. Al principio, la necrocinesis de la concha fue en suspensión; después, durante un tiempo superior a la mitad del tiempo total de colonización, la concha fue resedimentada sobre el fondo marino mientras mantenía inclinación autónoma; en esta posición inclinada, dependiente del grado de inundación del fragmocono, permaneció al menos varios días, probablemente semanas. Finalmente, apoyada sobre el lado izquierdo y después de que algún agente biológico destruyó parte del peristoma, fue rápidamente rellenada y enterrada (teniendo el tubo sifonal desarticulado).

7. IMPLICACIONES PALEOBATIMÉTRICAS.

Respecto a la capacidad de inundación de las conchas de cefalópodos, los estudios experimentales realizados con *Nautilus* actuales muestran que las conchas son rápidamente inundadas si la profundidad a la que se encuentran sobrepasa los

diez metros. Y las estimaciones para algunos ammonites (no heteromorfos) indican que aproximadamente el mismo límite batimétrico puede ser aplicado a las conchas que están autónomamente inclinadas en el fondo marino (RAUP, 1973; CHAMBERLAIN *et al.*, 1981). Por estas razones, la presencia de conchas de cefalópodos con orientación vertical originalmente autónoma ha sido utilizada por diferentes autores como indicador de batimetría somera (cf. SMITH, 1979; COLLINS, 1978; REYMENT, 1970).

Desde el punto de vista paleogeográfico, los materiales margosos de la Biozona Garantiana en esta región corresponden a sedimentos de plataforma marina externa, pero, en contra de algunas interpretaciones paleobatimétricas de los materiales bajocienses del Surco Ibérico, está totalmente injustificado afirmar que se depositaron por debajo de la zona fótica. A partir de los datos e interpretaciones anteriormente expuestos, hemos concluido que las conchas pudieron ser colonizadas mientras mantenían inclinación autónoma sobre el fondo marino y se encontraban por debajo del nivel de base del oleaje. Además, teniendo en cuenta los resultados obtenidos por otros autores respecto a la capacidad de inundación de las conchas de cefalópodos, tales interpretaciones implican que el enterramiento de las conchas registradas tuvo lugar en condiciones batimétricas del orden de varias decenas de metros como máximo.

8. CONCLUSIONES.

Los representantes del género *Bajocisphinctes*, cuyos fósiles se encuentran en la Cordillera Ibérica principalmente en materiales de la Biozona Garantiana, tienen propiedades morfológicas y bioestratigráficas distintivas de las de otros *Leptosphinctinae*, aunque constituyen un grupo de transición entre *Leptosphinctes* y *Bigotites*. Al principio del desarrollo ontogénico las formas correspondientes a *Bajocisphinctes* presentan analogías morfológicas con las del género *Bigotites*, mientras que en el estadio adulto tienen más semejanzas morfológicas con las del género *Leptosphinctes*. Desde el punto de vista biocronológico los representantes más antiguos del género *Bajocisphinctes* coexisten con los más recientes del género *Leptosphinctes* y probablemente derivaron de una especie de aquél al final de la Biocronozona Niortense; a su vez, los representantes más antiguos de *Bigotites* coexistieron con los más recientes de *Bajocisphinctes* y debieron derivar de alguna especie de éstos durante la Biocronozona Garantiana. Desde el punto de vista filogenético, los cambios morfológicos entre estos tres taxones debieron corresponder a procesos neoténicos (en el sentido de GOULD, 1977) o proterogénicos (de acuerdo con la teoría de SCHINDEWOLF, 1950).

Las asociaciones de conchas pertenecientes a *Bajocisphinctes* s. l. (incluyendo macroconchas y microconchas), registradas en varios afloramientos de la Sierra de Albarracín, presentan evidencias de que dichos ammonites vivieron en áreas próximas al lugar de enterramiento: las distribuciones de frecuencias de tamaño son amplias y abarcan desde microconchas jóvenes hasta macroconchas adultas; además de no estar clasificadas, las asociaciones registradas localmente suelen presentar predominio de conchas pequeñas pertenecientes a individuos jóvenes y distribuciones de frecuencias sesgadas hacia los tamaños grandes.

Algunos individuos, menos del 1%, muestran un tipo especial de patología que consiste en la presencia de un relieve continuo a modo de quilla (forma *pseudocarinata* n. f.) debido a un traumatismo en la región antero-ventral del epitelio del manto.

La mayoría de las conchas pertenecientes a este grupo taxonómico fueron colonizadas durante un amplio intervalo temporal de alteración bioestratinómica, antes de que sus fragmo-

conos fueran totalmente inundados de agua, aunque tuvieran flotabilidad negativa y se encontraran en lugares de alta tasa de sedimentación. Las conchas de mayor tamaño fueron los "ambientes insulares" más estables y duraderos para los organismos colonizadores (serpúlidos, talofitas, briozoarios y ostreidos) y, aunque las macroconchas adultas registradas suelen estar completas, constituyeron los tafones de menor conservabilidad en estos lugares de enterramiento. A su vez, en base a estos hechos, podemos sacar una conclusión de interés teórico: el grado de integridad o de resedimentación de los elementos registrados no ha de estar necesariamente correlacionado con el grado de conservabilidad de las correspondientes entidades producidas.

Varias generaciones monoespecíficas de serpúlidos se pudieron fijar sobre una misma concha de ammonites carente de partes blandas. Las larvas de los serpúlidos tuvieron comportamiento fotofóbico, y durante el crecimiento se manifestaron como tigmotáxicos, fotófilos y/o geotrópicos negativos. En un ejemplar hemos estimado que el proceso de colonización debió ocurrir durante varias semanas o meses; la duración del proceso de necrocinesis de la concha fue igual o superior a la de colonización; y durante un intervalo temporal superior a la mitad de la duración de colonización fue resedimentada sobre el fondo marino mientras mantenía inclinación autónoma.

Estos resultados también ponen de manifiesto la baja capacidad de inundación de las conchas cuando se encontraban en el fondo marino y en las proximidades del lugar de enterramiento. En contra de las últimas interpretaciones paleobatimétricas de los materiales bajo-cienses del Surco Ibérico, rechazamos la posibilidad de que hayan sido depositados por debajo de la zona fótica. Las observaciones tafonómicas expuestas en este artículo confirman que el enterramiento de las conchas del fondo marino ocurrió por debajo del nivel de base del oleaje, pero a una profundidad máxima del orden de varias decenas de metros durante la Biocronozona Garantiana.

AGRADECIMIENTOS.

Agradezco al profesor H. TINTANT (Univ. Dijon) las ideas que me ha ofrecido sobre los procesos de colonización de conchas de ammonites. Y al profesor P. RIVAS (Univ. Granada) algunos valiosos comentarios sobre el manuscrito.

Recibido el día 16 de noviembre de 1984.

Aceptado el día 20 de febrero de 1985.

BIBLIOGRAFÍA.

- ARKELL, W. J.
1951-58. A Monograph of the English Bathonian Ammonites. *Palaeontogr. Soc.* (1950-58), 104-111, 264 págs., 83 figs., 33 láms., London.
- BENTZ, A.
1925. Die Garantien-schichten von Norddeutschland mit besonderer Berücksichtigung des Brauneisenoolithorizontes von Harzburg. *Jb. preuss. geol. Landesamst.*, 45 (1924): 119-193, 6 figs., 6 láms. (4-9), Berlin.
- BUCKMAN, S. S.
1909-30. *Yorkshire Type Ammonites* (vols. 1-2); *Type Ammonites* (vols. 3-7). 541 págs., 790 láms. (Welsey & Son-Wheldon & Welsey), London.
- CHAMBERLAIN, J. A.; WARD, P. D. & WEAVER, J. S.
1981. Post-mortem ascent of *Nautilus* shells: implications for cephalopod paleobiogeography. *Paleobiology*, 7 (4): 494-509, 9 figs., 1 cuad., Chicago.
- COLLINS, D. M.
1978. A coiled nautiloid preserved in life orientation from the Middle Ordovician of Ontario. *Canadian Journal Earth Sci.*, 15 (10): 1661-1664, 2 figs., 1 lám., Ottawa.

- COPE, J. C. W.
1968. Epizoic oysters on Kimmeridgian ammonites. *Paleontology*, **11** (1): 19-20, 1 lám. (2), London.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S.
1982. La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat.*, **79** (1981): 243-254, 2 figs., Madrid.
1983. La biozona Garantiana (Bajociense, Jurásico medio) en la región de Tivenys-Sierra de Cardó (Tarragona). *Estudios Geol.*, **38** (1982): 75-93, 9 figs., 1 lám., Madrid.
1984. Nuevas perspectivas de la Tafonomía evolutiva: tafosistemas y asociaciones conservadas. *Estudios Geol.*, **40** (3-4): Madrid.
- FUTTERER, E.
1978. Studien ueber die Einregelung, Anlagerung und Einbettung biogener Hartteile im Stroemungskanal. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **156** (1): 87-131, 8 figs., 3 cuad., Stuttgart.
- GECZY, B.
1965. Pathologische jurassische Ammoniten aus dem Bakony-Gebirge. *Ann. Univ. Sci. Budapest (Geol.)*, **9**: 31-40, 3 láms., Budapest.
- GEMMELLARO, G. G.
1877. Sopra alcuni fossili della zona con *Posidonomya alpina* GRAS di Sicilia. *Giorn. Sc. Nat. Economiche*, **12** (1): 51-81, 2 láms. (3-4), Palermo.
- GOULD, S. J.
1977. *Ontogeny and Phylogeny*, 501 págs. (Harvard Univ.), Cambridge.
- GROSSOUVRE, A. DE
1919. Bajocien-Bathonien dans la Nièvre. I Stratigraphie; II Paléontologie, Cephalopodes. *Bull. Soc. Géol. France* (4), **18** (1981): 337-415, 456-459, 9 figs., 4 láms. (13-16), Paris.
- GUÉX, J.
1967. Contribution à l'étude des blessures chez les ammonites. *Bull. Lab. Geol. Univ. Lausanne*, **165**: 1-6, 7 figs., 2 cuad., 7 láms., Lausanne.
- HENGSBACH, R.
1979. Weitere Anomalien an Amaltheen-Gehäusen (Ammonoidea; Lias). *Senckenbergiana Lethaea*, **60** (1/3): 243-251, 2 láms., Frankfurt am Main.
- HEPTONSTALL, W. B.
1970. Buoyancy controls in ammonoids. *Lethaia*, **3** (4): 317-328, 1 fig., 3 cuad., Oslo.
- HÖLDER, H.
1956. Ueber Anomalien an jurassischen Ammoniten. *Paläont. Z.*, **30** (1/2): 95-107, 9 figs., Stuttgart.
1970. Anomalien and Molluskenschalen, insbesondere Ammoniten, und deren Ursachen. *Paläont. Z.*, **44** (3/4): 182-195, 12 figs., Stuttgart.
- HOLLAND, C. H.
1971. Some conspicuous participants in Paleozoic symbiosis. *Scient. Proceed. Roy. Dublin Soc. (A)*, **4** (2): 15-26, 6 figs., 1 lám. (2), Dublin.
- IMLAY, R. W.
1962. Late Bajocian ammonites from the Cook Inlet Region, Alaska. *U. S. Geol. Surv. Prof. Paper*, **418-A**: 1-15, 4 figs., 3 cuad., 5 láms., Washington.
1964. Middle Bajocian Ammonites from the Cook Inlet Region, Alaska. *U. S. Geol. Surv. Prof. Paper*, **418-B**, 61 págs., 5 figs., 13 cuad., 29 láms., Washington.
- KACHADZE, I. R. & ZESASVILI, V. I.
1956. Bajosskaja fauna dolin r. Kubani nekotorych ee pritokov. (Fauna bajociense del valle del Kuban y algunos de sus afluentes). *Trudy geol. Inst. A. N. Georg. S. S. R. (Geol.)*, **9** (14/2): 5-55, 9 figs., 8 láms., Tiflis.
- KAUFFMAN, E. G.
1981. Ecological Reappraisal of the German Posidonien shiefer (Toarcian) and the Stagnant Basin Model. En: J. GRAY; A. J. BOUCOT & W. B. N. BERRY (Eds.). *Communities of the Past*, 311-381, 19 figs. (Hutchison Toss) Stroudsboung, Pennsylvania.
1982. The Community Structure of "Shell Islands" on Oxygen Depleted Substrates in Mesozoic Dark Shales and laminated Carbonates (Abstract). En: G. EINSELE & A. SEILACHER (Eds.). *Ciclys and Event Stratification*, 502-503 (Springer), Berlin.

- KEUPP, H.
 1976. Neue Beispiele für den Regenerationsmechanismus bei verletzten und kranken Ammoniten. *Paläont. Z.*, **50** (1/2): 70-77, 5 figs., Stuttgart.
 1977. Paläopathologische Normen bei Amaltheiden (Ammonoidea) des Fränkischen Lias. *Jb. Coburger Landesstiftung*, **1977**: 263-280, 4 láms., Coburg.
- MAUBEUGE, P. L.
 1961. Catalogue des Ammonites du Jurassique inférieur et moyen (Hettangien à Bathonien) du Musée cantonal de Bâle-Campagne (1e part.). *Tätigkeits. Natur. Gesell. Basell.*, **22** (1958-60): 27-164, Liestal.
- MEISCHNER, D.
 1968. Perniciöse Epökie von *Placunopsis* auf *Ceratites Lethaia*, **1**: 156-174, 10 figs., Oslo.
- MERKT, J.
 1966. Ueber Austern und Serpeln als Epöken auf Ammonitengehäusen. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **125** (1-3): 467-479, 1 fig., 1 lám. (42), Stuttgart.
- NICOLESKO, C. P.
 1917. Sur un nouveau genre de Périssphinctidés (*Bigotella*) de l'Oolithe ferrugineuse de Bayeux (Calvados). *Bull. Soc. Geol. France*, 4 ser., **16** (1916): 153-179, 3 figs., 1 lám. (4), Paris.
 1932. Étude monographique du genre *Bigotites*. *Mém. Soc. Géol. France*, N. S., **5** (1), mém. **17** (1931): 5-52, 8 figs., 8 láms. (14-21), Paris.
- PAVÍA, G.
 1973. Ammoniti del Baiociano superiore di Digne (Francia SE, dip. Basses-Alpes). *Boll. Soc. Paleont. Italiana*, **10** (2) (1971): 1-68 (75-142), 8 figs., 3 cuad., 17 láms. (13-29), Módena.
 1983. Ammoniti e biostratigrafia del Baiociano inferiore di Digne (Francia SE, Dip. Alpes-Haute-Provence). *Monogr. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 254 págs., 33 figs., 32 láms. 4 cuad., Torino.
- RAUP, D. M.
 1973. Depth inferences from vertically inbedded cephalopods. *Lethaia*, **6** (3): 217-226 Oslo.
- RAUP, D. M. & CHAMBERLAIN, J. A.
 1967. Equations for volume and center of gravity in ammonoid shells. *J. Paleontology*, **41** (3): 566-574, 3 figs., 2 cuad., Tulsa.
- REYMENT, R. A.
 1970. Vertically inbedded cephalopod shells. Some factors in the distribution of fossil cephalopods, **2**. *Palaeogeogr., Palaeocl., Palaeoecol.*, **7**: 103-111, 3 láms., Amsterdam.
 1971. *Introduction to Quantitative Paleocology*, 226 págs., 36 figs., 47 cuad. (Elsevier), Amsterdam.
 1973. Factors in the Distribution on Fossil Cephalopods. Part 3: Experiments with Exact Models of Certain Shell Types. *Palaeont. Inst. Univ. Uppsala*, **133**, 41 págs., 35 figs., 4 cuad., Uppsala.
 1980. Floating orientations of cephalopod shell models. *Palaeontology*, **23** (4): 931-936, 5 figs., London.
- RICCARDI, A. C.
 1980. Presencia de epizoos en un ammoideo heteromorfo del Maastrichtiano de Argentina: una inferencia paleoautoecológica. *Ameghiniana*, **17** (1): 11-14, 2 figs., Buenos Aires.
- SCHINDEWOLF, O. H.
 1934. Ueber Epöken auf Cephalopoden-Gehäusen. *Paläont. Z.*, **16**: 15-31, 1 lám. (2), Berlín.
 1950. *Grundfragen der Paläontologie*, 506 págs., 332 figs., 32 láms. (E. Schweizerbart'sche Verlag).
- SCHMIDTIL, E. & KRUMBECK, L.
 1931. Ueber die Parkinsonien-Schichten Nordbayerns mit besonderer Berücksichtigung der Parkinsonien-Schichten Nord-Westdeutschland. *Jb. preuss. geol. Landesamst.*, **51** (2) (1930): 819-894, 10 láms. (82-91), Berlín.
- SEILACHER, A.
 1960. Epizoans as a key to ammonoid ecology. *J. Paleontology*, **34** (1): 189-193, 3 figs., Tulsa.

1980. Ammonite shells as habitats in the Posidonia Shales of Holzmaden-floats or benthic islands? *N. Jb. Geol. Abh.*, **159** (2): 98-114, 10 figs., Stuttgart.
1982. Ammonite Shells as Habitats-Floats of Benthic Islands? (Abstract). En: G. ERINSELE & A. SEILACHER (Eds.). *Cyclic and Event Stratification*, 504 págs. (Springer), Berlín.
- SIEMIRADZKI, J. VON
1899. Monographische Beschreibung der Ammonitengattung *Perisphinctes*. *Palaeontographica*, **45** (1898-99): 69-352, 85 figs., 8 lám. (20-27), Stuttgart.
- SMITH, P. L.
1979. Vertical and inclined ammonites as palaeocurrent indicators. *Cephalopod Newsletter*, part 4, **1980**: 13, Durham.
- STURANI, C.
1964. Ammoniti mediogiurassiche del Veneto. Faune del Baiociano terminale (Zone a *Garantiana* e a *Parkinsoni*). *Mém. Ist. Geol. Min. Univ. Padova*, **24** (1964): 43 págs., 30 figs., 4 lám., Padova.
1967. Ammonites and stratigraphy of the Bathonian in the Digne-Barrême area (South-Eastern France, dept. Basses-Alpes). *Boll. Soc. Paleont. Italiana*, **5** (1) (1966): 3-57, 4 figs., 1 cuad., **24** lám., Módena.
- TEICHERT, C.
1970. Drifted *Nautilus* Shells in the Bay of Bengal. *J. Paleontology*, **44** (6): 1129-1130, Tulsa.
- TINTANT, H.
1970. Phylogénèse et ontogénèse chez les cephalopodes fossiles. *Cahiers d'études Biologiques*, **18-19**: 11-24, 8 figs.
1984. Autochtonie et Allochtonie chez les Céphalopodes. *Mém. Geol. Univ. Dijon*, **7** (1982): 257-271, 2 lám., Dijon.
1984. L'évolution du concept de genre: de la similitud à la parenté. *Bull. Soc. géol. France*, 7.^a ser., **26** (4): 573-582, 3 figs., París.
- TRAUTH, F.
1923. Ueber eine Doggerfauna aus dem Lainzer Tiergarten bei Wien. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, **36**: 167-250, 1 lám. (2), Wien.
- TRUEMAN, A. E.
1941. The ammonite body-chamber with special reference to the buoyancy and mode of life of the living Ammonite. *Quart. Journ. Geol. Soc. London*, **96**: 339-383, 17 figs., London.
- WESTERMANN, G. E. G.
1983. The Upper Bajocian and Lower Bathonian (Jurassic) ammonite faunas of Oaxaca, México, and West-Tethyan affinities. *Paleontología mexicana*, **46** (1981): 64 págs., 6 figs., 1 cuad., 11 lám., México.

LAMINA 1

Ejemplares patológicos de *Bajocisphinctes*:

- 1.—Forma *inflata* (KEUPP, 1977). Molde interno de una microconcha en vista lateral derecha (1A) y ventral (1B). La última vuelta de espira corresponde a la cámara de habitación. Tiene prominencias ventrales discontinuas y costulación anómala (ICE2/47). Zona Garantiana. Cella (Teruel). $\times 1$.
- 2.—Forma *pseudocarinata*, nov. Molde interno, incompleto, de una microconcha en vista lateral derecha (2A) y ventral (2B). El principio de la última vuelta de espira conservada corresponde al comienzo de la cámara de habitación. Las costillas secundarias son muy cortas en los dos flancos y están contrapuestas o son alternantes entre sí a ambos lados del relieve continuo a modo de quilla que ocupa la línea media ventral. (EB28/38). Zona Garantiana. Embalse de San Blas (Teruel). $\times 1$.
- 3.—Forma *pseudocarinata*, nov. Molde interno, incompleto, de una macroconcha en vista lateral derecha (3A), ventral (3B), y lateral izquierda (3C). Sólo parte de la última vuelta de espira conservada corresponde a la cámara de habitación. Las costillas primarias son retroversas o subradiales y ocupan casi la totalidad de los flancos; en cada "segmento del desarrollo ontogenético" las costillas son cada vez más retroversas. En la región externa o ventral presenta un relieve positivo, continuo y a modo de quilla, que delimita las costillas de cada flanco (EB3A/4). Zona Garantiana. Embalse de San Blas (Teruel). $\times 1$.
- 4.—Detalle del ejemplar de la figura 3C, ampliada tres veces. Las costillas primarias de las vueltas más internas son proversas. La flecha indica el lugar de la espira en el que la costulación pasa a ser definitivamente anómala. Este cambio brusco de la ornamentación debió estar relacionado con un traumatismo.
- 5.—Forma *abrupta* (STAHL, 1824) - *juxt.sulcata* (GECZY, 1965). Molde interno, incompleto de la cámara de habitación de una macroconcha en vista ventral (5A) y lateral izquierda (5B). Tiene rotura marginal de la concha claramente reconocible, seguida de costulación disimétrica y línea media ventral desviada hacia el flanco izquierdo (2M110-40/26). Zona Garantiana. Moscardón (Teruel). $\times 1$.

PLATE 1

Different types of deformity, as resulting from injuries or infestation to the mantle, in specimens of *Bajocisphinctes* s. l. (macroconch and microconch).

LAMINA 2

Molde interno de una macroconcha casi adulta. La superficie externa de la concha fue colonizada por serpúlidos después de la muerte del ammonites. En el flanco derecho (B, superficie superior en la posición de enterramiento) tiene ornamentación y epizoarios más distorsionados que en el flanco izquierdo (A), debido a deformación por compactación diagénica gravitacional. No obstante, puede verse que hay mayor número de serpúlidos en el flanco izquierdo que en el derecho. La concha aragonítica del ammonites y los tubos calcáreos de los serpúlidos han sido disueltos durante la diagénesis (5CR82/21). Zona Garantiana. Bronchales (Teruel). $\times 1$.

PLATE 2

Steinkern from a macroconch of *Bajocisphinctes* (5CR82/21) showing attached specimens of serpulids to both flanks (also to the venter and inside the body chamber). Zona Garantiana. Bronchales (Teruel). Figures natural size.

