

Resumen

Aunque parece haber un acuerdo general entre los geólogos en cuanto a que el registro estratigráfico ha estado influenciado por ciclos paleoambientales, pocos estudios hacen referencia a la naturaleza del registro fósil y su carácter cíclico. Sin embargo, los ciclos estratigráficos representan fluctuaciones paleoambientales que también han influido en las entidades paleobiológicas y en la conservación de sus restos y señales. Por analogía con el modelo desarrollado en Estratigrafía Secuencial, la Paleontología puede proporcionar un modelo referente a procesos de distintas escalas representados por ciclos tafonómicos y ciclos paleobiológicos. Los conocimientos paleontológicos pueden ser aplicados en las investigaciones estratigráficas para identificar los ciclos y las discontinuidades del registro estratigráfico. De manera análoga, los conocimientos estratigráficos proporcionan un sistema conceptual en el que es posible contrastar los ciclos paleontológicos y las discontinuidades del registro fósil. La Estratigrafía Secuencial y la Paleontología Aplicada pueden desarrollar un sistema conceptual, integrado y predictivo, para interpretar y contrastar el carácter cíclico del registro geológico y los ciclos paleoambientales, analizando independientemente la ciclicidad del registro estratigráfico y la del registro fósil.

Palabras clave: Tafonomía, Paleobiología, Ciclos paleontológicos, Ciclos estratigráficos, Cambios relativos del nivel del mar, Ammonites.

Abstract

While it seems to be generally agreed that the stratigraphical record is influenced by palaeoenvironmental cycles, when it comes to the nature of the fossil record and features concerned by its cyclicity, relatively few studies have assessed this topic. However, stratigraphic cycles represent palaeoenvironmental fluctuations that also influenced on palaeobiological entities and the preservation of their remains and traces. By analogy with the model developed in Sequence Stratigraphy, Palaeontology can provide a model encompassing a number of scales of process, as represented by palaeobiological and taphonomic cycles. Palaeontological knowledge is of stratigraphic interest, providing data to identifying discontinuities and cycles in the stratigraphical record. Conversely, stratigraphic knowledge is of palaeontological interest, because it provide a predictive framework within which to test palaeontological cycles and discontinuities. At the present time, Stratigraphy and Palaeontology can develop an integrated and predictive conceptual system within which to analyse the stratigraphical record and the fossil record, and within which it is possible independently to interpret and to test the cyclicity of the diverse components of the geological record as well as the palaeoenvironmental cycles.

Key words: Taphonomy, Palaeobiology, Palaeontological cycles, Stratigraphical cycles, Relative sea level changes, Ammonites.

Diagnóstico paleontológico de ciclos paleoambientales en plataformas epicontinentales carbonáticas. Ejemplos del Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica.

Sixto Rafael Fernández-López*

Introducción

La Paleontología ha llegado a ser una ciencia aplicada en Geología debido a la utilidad de los fósiles para interpretar el registro geológico. La Paleontología Aplicada surgió a partir de algunos trabajos de "Geología Estratigráfica" o de "Geología Técnica" que fueron realizados en proyectos de minería o de ingeniería al principio del siglo XIX (cf. Schenck, 1940). La aplicación geológica o técnica más frecuente de la Paleontología ha sido la datación y la cronocorrelación de las rocas, teniendo en cuenta los fósiles que contienen. No obstante, los fósiles también tienen valor como indicadores paleoambientales. El registro fósil suministra información tafonómica, paleobiológica y biocronológica, que permite el desarrollo de diversas disciplinas paleontológicas. La Tafonomía estudia los procesos de fosilización y sus resultados. La Paleobiología estudia las entidades biológicas del pasado (i.e., los organismos, las poblaciones biológicas y las comunidades, entre otras). La Biocronología estudia las relaciones espacio-temporales entre los fósiles y las entidades biológicas del pasado. La Estratigrafía Secuencial ha sido desarrollada durante los últimos treinta años (Baum y Vail, 1998b; Van Loon, 2000; Mial y Mial, 2001; Ravenne, 2002) para interpretar la ciclicidad del registro estratigráfico y los correspondientes ciclos paleoambientales. Sin embargo, la Paleontología también dispone de evidencias observables en el registro fósil y de interpretaciones paleobiológicas para inferir ciclos paleoambientales.

De acuerdo con las ideas desarrolladas en el presente trabajo, la Estratigrafía Secuencial y la Paleontología Aplicada pueden llegar a establecer un sistema conceptual, integrado y predictivo, en el que sea posible interpretar los distintos componentes del registro geológico y los efectos de las fluctuaciones paleoambientales (Fig. 1). Este planteamiento metodológico y la identificación de ciclos paleontológicos es de máxima importancia para interpretar los ciclos transgresivo-regresivos que han ocurrido en las plataformas epicontinentales carbonáticas, en particular cuando el registro estratigráfico no presenta evidencias de *onlap* costero y los depósitos fosilíferos de plataforma externa están ampliamente desarrollados pero suelen corresponder a secciones condensadas, como ocurre en el Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica.

Ciclos paleoambientales y ciclos estratigráficos

Los ciclos estratigráficos son el resultado de ciclos paleoambientales (por ejemplo, fluctuaciones eustáticas, climáticas y/o tectónicas). Los ciclos estratigráficos y los ciclos paleoambientales son de duración variable (Fig. 2). Vail *et alii* (1977) reconocieron ciclos de primer, segundo y tercer orden, que variaban entre varias decenas de millones de años para los ciclos de primer orden hasta unos pocos millones de años para los ciclos de tercer orden. Los ciclos de cuarto orden fueron identificados más tarde por diferentes autores (Haq *et alii*, 1987). Ciclos de Milankovitch de quinto (100 Ka, excentricidad), sexto (41 Ka, oblicuidad) y séptimo orden (20 Ka, precesión) están bien documentados en sedimentos plio-pleistocenos obtenidos en sondeos oceánicos (Bennet, 1990; De

* Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas (UCM) e Instituto de Geología Económica (UCM-CSIC), 28040-Madrid.

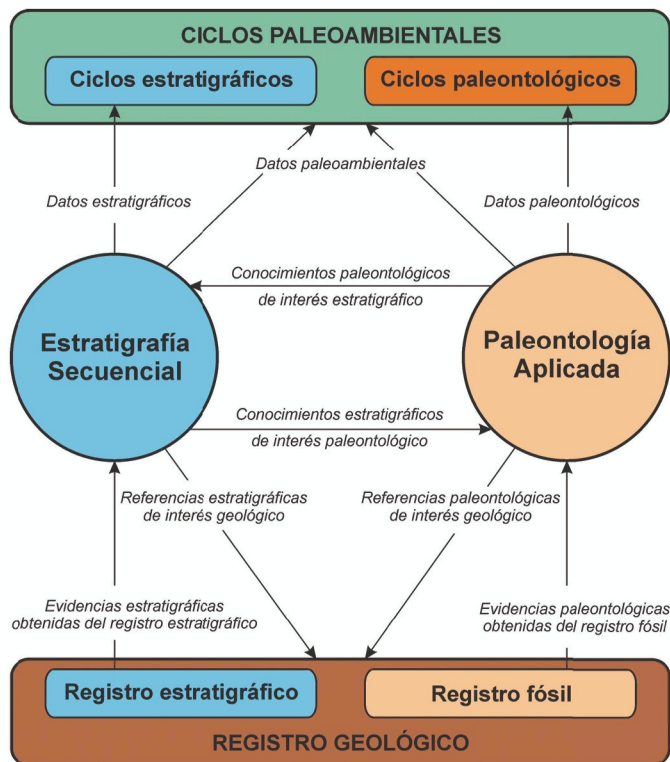


Fig. 1. Diagrama de flujo de conocimientos entre la Estratigrafía Secuencial y la Paleontología Aplicada. El registro estratigráfico y el registro fósil son dos componentes disociables del registro geológico que contienen información complementaria, útil para establecer un sistema integrado de interpretación y contrastación del registro geológico. Los datos estratigráficos y los datos paleontológicos permiten describir e interpretar independientemente la ciclicidad del registro geológico y los ciclos paleoambientales.

Boer y Smith, 1994; Tiedemann *et alii*, 1994). Ciclos climáticos de unos 40 Ka (6º orden) han sido reconocidos en depósitos neógenos (Zachos *et alii*, 1997). Sin embargo, los ciclos estratigráficos de cada uno de estos órdenes son el resultado de diferentes procesos geológicos, algunos de los cuales varían tanto con el tiempo como con la posición latitudinal (Gale, 1989, 1998).

La Estratigrafía Secuencial reconoce patrones sistemáticos de variaciones relativas del nivel del mar, de diferente magnitud, que están representadas por ciclos estratigráficos de diferente orden de magnitud (Einsele y Seilacher, 1982; Einsele *et alii*, 1991; Wilgus *et alii*, 1988; Fulthorpe, 1991; Baum y Vail, 1998a; Carter, 1998; Gradstein *et alii*, 1998; Graciansky, 1999; Muto y Steel, 2000; Van der Zwan, 2002; Vecsei y Durringer, 2003). En el registro estratigráfico es posible distinguir secuencias y ciclos estratigráficos de diferente orden, debido a cambios relativos del nivel del mar. Las secuencias estratigráficas elementales, las parasecuencias, los conjuntos de parasecuencias, los sistemas deposicionales, los cortejos sedimentarios, las secuencias deposicionales, los ciclos transgresivo-regresivos y las megasecuencias o los superciclos son términos genéticos de la Estratigrafía, que comprenden cuerpos rocosos del registro estratigráfico.

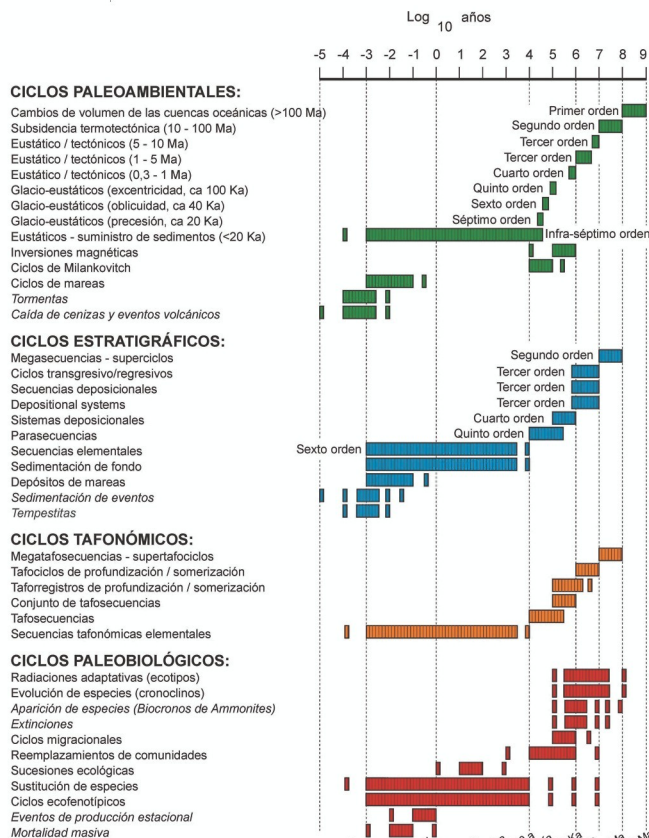


Fig. 2. Ciclos paleoambientales debidos a cambios relativos del nivel del mar, de diferente orden de magnitud, en relación con algunos ciclos y procesos distinguidos en Estratigrafía Secuencial y en Paleontología, que han afectado a las plataformas epicontinentales carbonáticas (Fernández-López, 1999).

Criterios paleontológicos de discontinuidad estratigráfica

La continuidad de los ciclos estratigráficos y sus límites puede ser contrastada utilizando criterios paleontológicos de distinta categoría: bioestratigráficos, biocronológicos, tafonómicos y paleobiológicos (Fig. 3).

Los datos bioestratigráficos están basados en las características de las rocas fosilíferas. Las discontinuidades del registro estratigráfico pueden imponer truncamientos a los rangos bioestratigráficos de los taxones registrados, y dar lugar al agrupamiento de los datos taxonómicos de primera y última presencia (FAD y LAD, respectivamente; MacLeod, 1991; Holland, 1995). La yuxtaposición neta de (bio-, icno- o tafo-) facies distintas suele estar asociada al desarrollo de discontinuidades estratigráficas. La identificación de lagunas bioestratigráficas y truncamientos de biozonas (es decir, la ausencia total o parcial de unidades bioestratigráficas, debido a no-depósito o erosión) puede ayudara identificar los límites de las secuencias estratigráficas y permite estimar la magnitud relativa de las discontinuidades estratigráficas (Laurin *et alii*, 1990; Sageman *et alii*, 1997).

Los datos biocronológicos se refieren a las relaciones espaciotemporales entre los fósiles y las correspondientes entidades paleobiológicas productoras. Durante los episodios de no-depósito y/o erosión, por falta de espacio de acomodación en ambientes

Criterios bioestratigráficos:

- Truncamiento de rangos bioestratigráficos.
- Agrupamiento de datos taxonómicos de primera y última presencia.
- Yuxtaposición neta de (bio-, icno-, tafo-)facies diferentes.
- Laguna bioestratigráfica (i.e., laguna en el registro estratigráfico).

Criterios biocronológicos:

- Laguna registrática (i.e., laguna en el registro fósil).
- Condensación tafonómica.

Criterios tafonómicos:

- Cambio en la orientación preferente o truncamiento de fósiles.
- Yuxtaposición neta de taforregistros diferentes.
- Herencia tafonómica.

Criterios paleobiológicos:

- Presencia de restos o señales de organismos cementantes o perforantes.

Fig. 3. Criterios paleontológicos de discontinuidad estratigráfica.

subacuáticos o por exposición subaérea, que dan lugar a lagunas en el registro estratigráfico también se generan lagunas en el registro fósil. Sin embargo, las lagunas en el registro fósil (que podemos denominar lagunas registráticas) identificadas mediante ammonites en los depósitos de plataforma marina tienen por lo general menor amplitud geocronológica que las lagunas estratigráficas contemporáneas, y permiten averiguar con mayor precisión los episodios de emersión regional en las plataformas epicontinentales mesozoicas (Fernández-López, 1997b). Por otra parte, la presencia conjunta o la mezcla de fósiles de distinta edad en un mismo depósito, y la correspondiente condensación tafonómica, puede ser indicativo de cambio paleoambiental, de procesos de denudación de sedimentos y de discontinuidad estratigráfica (Fernández-López, 1991; Martire y Pavia, 2000).

Los datos tafonómicos se refieren al estado de conservación de los fósiles y a las modificaciones que han experimentado durante los procesos de fosilización. Algunos criterios tafonómicos son útiles para identificar diversos tipos de sustratos sedimentarios y los límites de las secuencias estratigráficas. En particular, un cambio neto en la orientación de los fósiles de dos asociaciones estratigráficamente sucesivas puede ser indicativo de un cambio paleoambiental. Por ejemplo, la presencia de restos de organismos neotónicos dispuestos en el sedimento en posición vertical puede implicar la presencia de sustratos fluidos o pastosos durante el enterramiento de los restos. En cambio, los restos esqueléticos dispuestos en el sedimento en posición horizontal y orientados en sentido acimutal preferente son comunes cuando fueron enterrados sobre sustratos firmes o duros. En consecuencia con estos criterios tafonómicos, el cambio gradual o brusco en la orientación preferente de los restos esqueléticos que se encuentran en niveles estratigráficos sucesivos permite interpretar la continuidad de las secuencias estratigráficas y los límites entre ellas. El truncamiento de los fósiles por denudación superficial del sustrato en el que están incluidos es otra evidencia de discontinuidad estratigráfica. Los modelos de tafofacies intentan establecer las relaciones entre las características tafonómicas de los depósitos fosilíferos y los parámetros ambientales. Los diferentes atribu-

tos tafonómicos de los fósiles a lo largo de los ciclos estratigráficos son altamente predecibles debido a la dependencia del estado de conservación de los fósiles respecto a la tasa de sedimentación y la turbulencia del ambiente externo (Brett y Baird, 1986, 1997; Speyer y Brett, 1988, 1991; Davies *et alii*, 1990; Staff y Powell, 1990; Brett, 1995, 1998; Monaco, 1999; Monaco y Gianneti, 2001). Sin embargo, las tafofacies y los taforregistros tienen diferente significado. Las tafofacies son unidades que comprenden cuerpos rocosos del registro estratigráfico. En cambio, los taforregistros son unidades que agrupan fósiles. Cada taforregistro comprende una o más entidades tafonómicas (elementos conservados, poblaciones tafónicas o asociaciones conservadas) que presentan caracteres tafonómicos distintivos. Las asociaciones conservadas que han sido generadas en ambientes diferentes constituyen taforregistros distintos. La yuxtaposición neta o la mezcla de fósiles con diferentes estados mecánicos de conservación, y la correspondiente herencia tafonómica (i.e., proporción de elementos reelaborados), son evidencias de cambio paleoambiental, que puede estar asociado al desarrollo de una discontinuidad estratigráfica o a procesos de denudación del sustrato (Fernández-López y Meléndez, 1995; Pavia y Martire, 1997).

Los datos paleobiológicos hacen referencia a las entidades biológicas del pasado, inferidas a partir de los datos observables en el registro fósil. Algunos criterios paleobiológicos son útiles para identificar los cambios en la consistencia de los sucesivos sustratos sedimentarios y los límites entre secuencias. Por ejemplo, la presencia de restos o señales de organismos cementantes o perforantes desarrollados sobre una superficie sedimentaria implica que dicha superficie representa un sustrato duro o rocoso y corresponde a una discontinuidad estratigráfica. Entre las señales de organismos perforantes, las perforaciones producidas por esponjas (*Entobia*) y bivalvos (*Gastrochaenolites*) son frecuentes en los sustratos duros de las plataformas carbonáticas mesozoicas. En cambio, la presencia de escasos restos de organismos bentónicos dentro de sedimentos laminados puede deberse a que dichos sedimentos representan sustratos blandos o pastosos. Las texturas de bioturbación con límites difusos son comunes en los sustratos blandos, en tanto que las estructuras de bioturbación con límites netos son características de los sustratos firmes. Las cavidades de habitación o de morada, tales como *Thalassinoides*, son muy útiles para identificar los sustratos firmes en sedimentos carbonáticos mesozoicos (Fürsich, 1979; Seilacher *et alii*, 1985; Wilson y Palmer, 1992; Droser y Bottjer, 1993; Clari *et alii*, 1995; Bromley, 1996; Taylor y Wilson, 2003). El cambio brusco desde sustratos duros colonizados por organismos epibentónicos sésiles, cementantes o perforantes, hasta sustratos blandos colonizados por organismos endobentónico vágiles es evidencia de cambio paleoambiental, que suele estar asociado al desarrollo de una discontinuidad estratigráfica y al límite entre dos secuencias sedimentarias sucesivas en las plataformas epicontinentales carbonáticas (Fernández-López, 1997a, b; Bertling, 1999).

Ciclos paleontológicos

Los ciclos estratigráficos representan fluctuaciones paleoambientales que también pueden haber influido en el desarrollo de las entidades paleobiológicas y en la conservación de sus restos y señales. Por analogía con el modelo desarrollado en Estratigrafía Secuencial, la Paleontología puede proporcionar un sistema conceptual que haga referencia a procesos cíclicos ocurridos a distintas escalas. Los ciclos paleontológicos comprenden ciclos paleobiológicos y ciclos tafonómicos, que respectivamente denotan entidades paleobiológicas y entidades tafonómicas. A su vez, entre los ciclos paleobiológicos es posible distinguir ciclos paleoecológicos, ciclos paleobiogeográficos y ciclos evolutivos.

La identificación de ciclos paleontológicos permite contrastar las diferencias genéticas entre el registro fósil y el registro estratigráfico. El registro estratigráfico y el registro fósil son de diferente naturaleza, y pueden ser estudiados independientemente. El registro fósil puede suministrar datos relevantes sobre paleoambientes y procesos que no han dejado evidencias en el registro estratigráfico (Fernández-López, 1997b). La identificación de ciclos paleontológicos es de máxima importancia para interpretar los ciclos ambientales de las plataformas epicontinentales mesozoicas, porque en las áreas someras de dichas plataformas son abundantes los fósiles reelaborados que corresponden a intervalos geológicos de los cuales no se ha conservado registro estratigráfico.

Ciclos tafonómicos

Como resultado de las fluctuaciones ambientales cíclicas, las sucesivas asociaciones registradas de una región particular o de una cuenca sedimentaria pueden mostrar variaciones cíclicas en sus características tafonómicas. Las condiciones que posibilitaron la estabilización, la transformación y la replicación de los restos biogénicos y de las señales de actividad biológica pudieron aparecer de manera cíclica durante el desarrollo del registro fósil. En particular, algunas variaciones en el estado de conservación y la distribución de las asociaciones registradas en las plataformas epicontinentales carbonáticas permiten identificar ciclos tafonómicos que son el resultado de cambios relativos del nivel del mar. Un ciclo tafonómico comprende entidades tafonómicas (elementos conservados, poblaciones tafónicas o asociaciones conservadas) que presentan variaciones cíclicas en sus propiedades tafonómicas, como un resultado de un ciclo paleoambiental. Algunos elementos conservados presentan evidencias de modificaciones tafonómicas cíclicas experimentadas durante su fosilización, desde que fueron biogénicamente producidos hasta quedar registrados en la actualidad. Sin embargo, los ciclos tafonómicos más frecuentes están representados por dos o más asociaciones-registradas sucesivas que presentan variaciones cíclicas en sus propiedades tafonómicas, como un resultado de un ciclo paleoambiental (Fernández-López, 1997c). Las secuencias tafonómicas elementales, las tafosecuencias, los conjuntos de tafosecuen-

cias, los taforregistros de profundización-somerización, los tafociclos de profundización-somerización, las megatafosecuencias y los supertafociclos son términos genéticos de Tafonomía que comprenden elementos conservados, poblaciones tafónicas o asociaciones conservadas del registro fósil (Fernández-López, 1997c, 1999, 2000a).

Ciclos paleobiológicos

Algunos patrones de cambio paleobiológico están correlacionados con fluctuaciones paleoambientales ocurridas durante el desarrollo de ciclos estratigráficos. Como un resultado de los ciclos paleoambientales, las entidades paleobiológicas de una región particular, de una cuenca sedimentaria o de un área paleobiogeográfica pueden mostrar variaciones cíclicas en sus propiedades ecológicas, biogeográficas y/o evolutivas. Un ciclo paleobiológico comprende entidades paleobiológicas (i.e., organismos, poblaciones o comunidades) que presentan variaciones cíclicas en sus propiedades ecológicas, biogeográficas o evolutivas, como un resultado de un ciclo paleoambiental (Fernández-López, 1999). Los ciclos paleobiológicos son términos genéticos que comprenden organismos, poblaciones biológicas y comunidades del pasado. Algunas variaciones de las entidades paleobiológicas en las plataformas epicontinentales carbonáticas posibilitan la identificación de ciclos paleobiológicos que son el resultado de cambios relativos del nivel del mar.

Ciclos paleoecológicos

Como respuestas paleoecológicas a las fluctuaciones ambientales ocurren, y pueden ser identificados, ciclos ecofenotípicos, sustituciones de especies, sucesiones ecológicas y reemplazamientos de comunidades (Fig. 2).

El desarrollo de algunos fenotipos está condicionado por las variaciones cíclicas de algunos factores ambientales. Por ejemplo, las variaciones en la ornamentación o el espaciamiento relativo de los septos de algunos ammonoideos han sido correlacionadas con cambios ambientales cíclicos (Doguzhaeva, 1982; Bucher *et alii*, 1996; Matyja y Wierzbowski, 2000). La distribución geográfica de algunos fenotipos también está condicionada por las variaciones de algunos factores ambientales como la consistencia del sustrato, la tasa de sedimentación o la turbulencia de las aguas. Por ejemplo, los morfotipos de menor tamaño de algunas especies de ammonites se han desarrollado en ambientes deficitarios en oxígeno (Elmi, 1990; Mignot, 1993; Mignot *et alii*, 1993). En cambio, los morfotipos de menor tamaño de muchas especies de braquiópodos y de bivalvos se han desarrollado en los ambientes de mayor tasa de sedimentación y de menor turbulencia, en las plataformas del Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica (Fernández López *et alii*, 1998). Las modificaciones no-genéticas del fenotipo de algunas especies pueden estar asociadas a procesos de migración de facies, durante el desarrollo de ciclos estratigráficos, en respuesta a variaciones del nivel del mar (Kauffman, 1986; Eider,

1987). Una serie gradual de variaciones morfológicas entre los organismos de un mismo grupo taxonómico puede ser producida por modificación no-genética del fenotipo debido a cambios ambientales durante el desarrollo de un ciclo estratigráfico o de un ciclo paleoambiental. Los cambios ecofenotípicos iterativos de este tipo constituyen ciclos ecofenotípicos que están asociados al desarrollo de secuencias elementales sucesivas y de parasecuencias en las plataformas epicontinentales.

La distribución geográfica de muchos grupos taxonómicos marinos está condicionada por la profundidad y la salinidad del agua (McKerrow, 1978; Boucot, 1986). La presencia de faunas estenohalinas (por ejemplo, equinodermos, braquiópodos articulados, corales o cefalópodos) es un indicador de condiciones marinas abiertas. En cambio, la presencia de faunas eurihalinas (por ejemplo, lingúlidos u ostreidos) es característica de ambientes confinados (Fürsich, 1994; Aberhan, 1994). Las relaciones entre icnofacies y paleobatimetría han sido estudiadas por numerosos autores (Seilacher, 1967; Frey *et alii*, 1990; Olóriz & Rodríguez-Tovar, 2002). La distribución geográfica de algunos (icno-)taxones está condicionada por factores tales como la consistencia del sustrato, la tasa de sedimentación o la turbulencia de las aguas. La sustitución de especies en respuesta a los cambios ambientales puede implicar cambios en la composición taxonómica de las asociaciones y en la abundancia relativa de las (icno-)especies. Un cambio gradual en la composición taxonómicas de las asociaciones o en la abundancia relativa de las (icno-)especies puede deberse a cambios ambientales durante el desarrollo de un ciclo estratigráfico o de un ciclo paleoambiental (Kauffman, 1986, 1988; Westrop, 1986; Elder, 1987; Mouterde *et alii.*, 1989; Malinky y Heckel, 1998). Los gradientes de diversidad taxonómica pueden ser utilizados para identificar y correlacionar cronológicamente ciclos de cambio faunístico relacionados con la profundidad, entre secciones estratigráficas de la misma cuenca sedimentaria (Cisne y Rabe, 1978; Cisne *et alii*, 1984).

Cada sucesión ecológica comprende dos o más poblaciones biológicas de la misma comunidad que presentan variaciones cíclicas a corto plazo (del orden de decenas de años) en la estructura de la comunidad, como resultado de un ciclo paleoambiental inducido por las propias entidades biológicas (Odum, 1971; Margalef, 1977; Dodd y Stanton, 1981; Levinton, 1982; Brenchley y Harper, 1998). Las comunidades recifales que presentan sucesiones ecológicas son frecuentes durante el desarrollo de secuencias elementales y de parasecuencias en las plataformas epicontinentales carbonáticas (Cooper, 1988, 1992; Leinfelder *et alii*, 1994, 1996; Schmid *et alii*, 2001; Olivier *et alii*, 2003).

La distribución geográfica de algunas comunidades marinas también está condicionada por la profundidad del agua. Por este motivo, la distribución batimétrica de algunas asociaciones bentónicas o "comunidades" refleja las fluctuaciones relativas del nivel del mar (Rollins *et alii*, 1979; Delance, 1984; Boucot, 1986, 1990; Miller, 1986; McKinney y Drake, 1998; Peters y

Bork, 1999). El reemplazamiento a largo plazo de comunidades (del orden de decenas o centenas de miles de años) y la deriva lateral del gradiente taxonómico en las plataformas epicontinentales (o *community-level tracking* y *lateral shifting of tracking biotas* in Brett, 1998; no sucesión ecológica) a menudo implica la migración de los cinturones de facies en respuesta a las fluctuaciones del nivel del mar, durante el desarrollo de parasecuencias.

Ciclos paleobiogeográficos

Los patrones de biodispersión pueden estar relacionados con fluctuaciones del nivel del mar. Los principales ascensos del nivel del mar pueden conectar áreas biogeográficas previamente aisladas permitiendo la rápida dispersión de las larvas marinas planctónicas a través de distintas cuencas sedimentarias. Por este motivo, la aparición de especies exóticas dentro de una cuenca sedimentaria y el desarrollo de ciclos migracionales puede estar relacionado con ascensos relativos del nivel del mar. Los sucesivos eventos de inmigración en las plataformas epicontinentales someras, relacionados con ascensos del nivel del mar, suelen estar caracterizados por la aparición de organismos estenohalinos y formas nectónicas tales como los ammonites así como de formas bentónicas con larvas planctónicas (Enay, 1980, 1993; Bayer *et alii*, 1985a; Fernández-López y Meléndez, 1995, 1996; Hantzpergue, 1995). La recurrencia a largo plazo de unidades paleobiogeográficas puede estar asociada a desplazamientos faunísticos y reintroducción desde otras cuencas sedimentarias o provincias. Esta recurrencia a largo plazo de unidades paleobiogeográficas parece ser una respuesta a otros factores que se diferencian de la simple variación relativa del nivel del mar, tales como los cambios climáticos. En cualquier caso, en las plataformas epicontinentales, es posible reconocer ciclos migracionales y paleobiogeográficos que están asociados al desarrollo de sistemas deposicionales, de ciclos transgresivo-regresivos y de ciclos de profundización somerización.

Ciclos evolutivos

Como respuestas evolutivas a las fluctuaciones paleoambientales ocurren, y pueden ser diferenciados, procesos de especiación, extinción, evolución de las especies y radiaciones adaptativas (Johnson, 1974; Jablonski, 1980; Ramsbottom, 1981; Bayer y McGhee, 1985; Bayer y Seilacher, 1985; House, 1985; Fischer, 1986; Hallam, 1987, 1992, 1998; Sageman, 1992; Skelton, 1993; Benton, 1995; Marchand y Thierry, 1997; Sageman *et alii*, 1997; Courville *et alii*, 1999; Hallam & Wignall, 1999; Sandoval *et alii*, 2001; Wignall y Newton, 2001; Macchioni y Cecca, 2002; Olóriz *et alii*, 2002). En las plataformas epicontinentales, las especiaciones, las extinciones, los cronoclinos y los ecotipos están frecuentemente relacionados con factores tales como las fluctuaciones del nivel relativo del mar, del clima, del grado de oxigenación de las aguas y del suministro de sedimentos que producen ciclos estratigrá-

ficos. En las plataformas epicontinentales someras, los bioeventos evolutivos suelen estar asociados con los límites de parasecuencias y los ciclos estratigráficos de tercer orden.

La inundación y profundización de las áreas epicontinentales aumenta el ecoespacio habitable y favorece la especiación de las formas marinas someras así como el desarrollo de radiaciones adaptativas entre los taxones estenotópicos. Sin embargo, altas tasas de evolución de especies pueden producirse durante los intervalos de somerización. La especiación alopatrica puede resultar de la fragmentación del hábitat durante la somerización de los mares epicontinentales y regresiones en algunas cuencas aisladas (Bayer y McGhee, 1985).

En las plataformas epicontinentales, las extinciones entre taxones estenotópicos pueden estar asociadas con reducciones de área y hábitat durante los descensos del nivel del mar, o con eventos anóxicos durante ascensos del nivel del mar (McRoberts y Aberhan, 1997; Hallam y Wignall, 1999; Oschmann *et alii*, 1999). Muchos datos relacionan la extinción preferencial de las especies de mar abierto con la reducción en el área del hábitat durante las regresiones o los principales descensos relativos del nivel del mar. Sin embargo, la pérdida de fondos marinos habitables puede resultar de la difusión por el fondo marino de aguas anóxicas durante las transgresiones, lo que produce oleadas de extinción desde ambientes de aguas profundas hasta los ambientes de aguas someras. Los eventos de extinción, la aceleración de los procesos evolutivos locales y las migraciones en las plataformas epicontinentales someras pueden deberse a la anoxia de las aguas del fondo alcanzada durante los máximos transgresivos (Elder, 1987; Wignall, 1994; Oschmann *et alii*, 1999).

La evolución filética, los cronoclinos o los cambios evolutivos graduales en los sucesivos miembros de un grupo taxonómico, desde las formas primitivas hasta las formas derivadas, puede ser una respuesta a los mismos cambios ambientales que generan los sistemas deposicionales, las secuencias deposicionales o los ciclos transgresivo-regresivos. Algunos casos estudiados sirven para documentar los cambios anagenéticos a largo plazo que parecen estar relacionados con el desarrollo de parasecuencias y ciclos transgresivo-regresivos (Bayer y McGhee, 1985).

Los cambios evolutivos en respuesta a las variaciones de los parámetros ambientales pueden implicar el desarrollo de nuevos ecotipos dentro de un mismo grupo taxonómico, al mismo tiempo que tienen lugar ciclos transgresivo-regresivos, megasecuencias y superciclos. La evolución de especies estenohalinas durante las fases de somerización implica r-selección, lo cual favorece la aparición de pedomorfos progénicos y peramorfos con signos de aceleración, en tanto que los procesos k-selectivos operan durante las fases de profundización y dan lugar a peramorfos hipermórficos y pedomorfos neoténicos (Hallam, 1987, 1998; Mackinney, 1988; Dommergues *et alii*, 1989; Johnson y Lennon, 1990; McNamara, 1990; Dommergues y El Hariri, 2002).

Ciclos paleoambientales en plataformas epicontinentales carbonáticas. Ejemplos del Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica

Las posibles relaciones entre los cambios paleoambientales que han condicionado la continuidad/discontinuidad del registro estratigráfico y la del registro fósil en las plataformas epicontinentales carbonáticas pueden ser contrastadas teniendo en cuenta las duraciones relativas de los distintos procesos (Fig. 2). La calibración entre ciclos paleoambientales, ciclos estratigráficos y ciclos paleontológicos puede realizarse teniendo en cuenta datos geocronométricos y geocronológicos (Gradstein *et alii*, 1994; Callomon, 1995; Odin *et alii*, 1995; Gradstein y Ogg, 1996; Palfy *et alii*, 2000). Los datos biocronoestratigráficos permiten estimar la duración de los ciclos del registro geológico y, teniendo en cuenta la frecuencia e importancia de las discontinuidades, también las variaciones en las tasas de los correspondientes procesos sedimentarios y paleontológicos por los cuales se han formado dichos ciclos. Algunas variaciones secuenciales o cíclicas del registro estratigráfico o del registro fósil pueden ser explicadas como consecuencia de ciclos paleoambientales. Además, algunos ciclos, secuencias o eventos estratigráficos, tafonómicos o paleobiológicos requieren de unas condiciones ambientales particulares que sólo pueden ocurrir en determinados episodios de los ciclos paleoambientales de un determinado orden de magnitud. En consecuencia, los eventos paleontológicos, las repeticiones de eventos paleontológicos, las secuencias y los ciclos paleontológicos pueden servir para diagnosticar los ciclos paleoambientales de diferente orden de magnitud que han condicionado el desarrollo de ciclos estratigráficos.

Ciclos de sexto orden y secuencias elementales

Los ciclos de sexto orden y las secuencias elementales representan una ciclicidad inferior a los 20.000 años. Los factores causantes de esta ciclicidad pueden ser muy variados. Algunos autores consideran que los ciclos de mareas vivas-muertas, mensuales o semestrales (equinocciales), pueden ser la causa de esta ciclicidad (Ferry y Mangold, 1995) en tanto que otros autores la relacionan con cambios climáticos (Ferry, 1991; Vera Torres, 1994; Reboulet, 1995; Miall, 1995, 1997).

Las secuencias estratigráficas elementales que se suelen formar en las plataformas epicontinentales carbonáticas, de espesor centimétrico o decimétrico, son el resultado de variaciones graduales en la turbulencia y en la tasa de sedimentación (Fig. 4). Para interpretar las ritmitas margo-calcáreas formadas en las plataformas carbonáticas someras es importante distinguir entre sedimentación de fondo y sedimentación de eventos (cf. Aigner, 1985; Brett y Baird, 1986; Molina *et alii*, 1987, 1997, 1999; Valenzuela *et alii*, 1989; Seilacher y Aigner, 1991; García-Ramos *et alii*, 1992; Fürsich y Oschmann, 1993; Brett, 1995; Fernández-López, 1997; Einsele, 1998; Vera y Molina, 1998; Monaco, 1999, 2000; Caracuel *et alii*, 2000; Monaco y Morettini, 2001). La sedimentación carboná-

tica de fondo en la plataforma externa se caracteriza por presentar variaciones graduales en la tasa de sedimentación inversamente proporcionales a la turbulencia, sean ambientes abiertos o confinados (Figs. 4A y 4B). En cambio, en las mismas plataformas epicontinentales carbonáticas, los eventos de turbulencia dan lugar a depósitos que se caracterizan por haberse formado en condiciones de tasa de sedimentación y grado de turbulencia decrecientes (Fig. 4C). El estado de conservación y la distribución de los ammonites permiten identificar y contrastar estos eventos de turbulencia. Por ejemplo, los ammonites incluidos en las tempestitas presentan, junto a la granoclasificación normal o positiva, valores decrecientes de concentración, inclinación, remoción (proporción de elementos resedimentados o reelaborados) y herencia tafonómica (proporción de elementos reelaborados). A diferencia de lo que ocurre en la sedimentación de fondo, las tempestitas, que se caracterizan por ser granodecrecientes y de base erosiva o neta, no pueden contener ammonites con patrones de agrupamiento imbricados o con orientación azimutal preferente (Fernández-López, 1997).

Las secuencias tafonómicas elementales están constituidas por dos o más asociaciones-registradas, temporalmente sucesivas, que presentan variaciones graduales en sus caracteres secundarios resultantes de la alteración tafonómica. Las diferentes asociaciones registradas que constituyen una secuencia tafonómica elemental pueden estar en un mismo nivel estratigráfico, porque la continuidad/discontinuidad del registro fósil no está determinada por la continuidad/ discontinuidad del registro estratigráfico (Fernández-López, 1991, 1995). En las plataformas epicontinentales carbonáticas son frecuentes los casos de secuencias tafonómicas elementales de ammonites incluidas en un único nivel estratigráfico, que contiene una asociación condensada en la que es posible distinguir entre fósiles reelaborados y fósiles no-reelaborados (Fernández-López, 1995, fig. 13). Dichos niveles suelen corresponder a tempestitas, pero las secuencias tafonómicas elementales también se encuentran en algunos niveles de ritmitas margo-calcareas formadas por sedimentación de fondo.

Algunos eventos paleobiológicos de mortalidad masiva o de producción estacional, ocurridos en plataformas carbonáticas, han sido relacionados con tormentas o con eventos volcánicos que han dado lugar a yacimientos de obrupción (Seilacher, 1992; Brett y Baird, 1996).

Algunos patrones de cambio paleobiológico parecen estar correlacionados con fluctuaciones paleoambientales ocurridas durante el desarrollo de secuencias elementales. En plataformas carbonáticas epicontinentales, algunos ciclos ecofenotípicos, fenómenos de sustitución de especies y sucesiones ecológicas están registrados en secuencias elementales. Por ejemplo, ciertas tendencias morfológicas en especies de braquiópodos o de bivalvos epibentónicos, tales como el incremento de tamaño o el aumento del grado de plegamiento y la costulación de las conchas puede reflejar el desarrollo en sus-

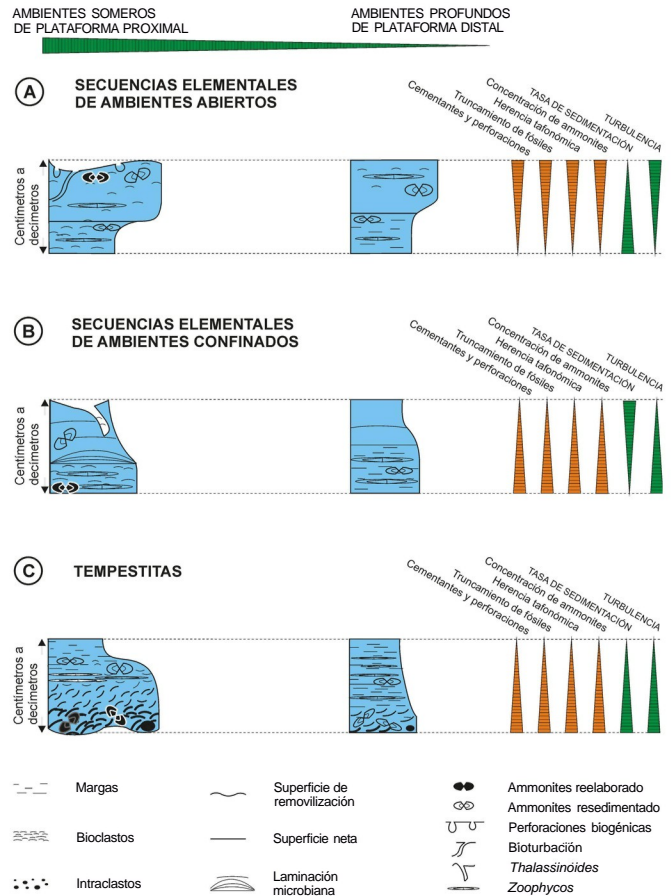


Fig. 4. Ciclos estratigráficos de 6º orden, desarrollados en plataformas epicontinentales carbonáticas del Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica.

tratos firmes o duros, como un resultado de la disminución en la tasa de sedimentación y del aumento en la turbulencia hacia el techo de las secuencias elementales formadas en ambientes de aguas marinas abiertas (Hagdorn, 1982, 1985 Bayer *et alii*, 1985a; Seilacher *et alii*, 1985; Kidwell, 1986; Monaco, 1995, 1999). La estratificación biológica ("tiering", "biological stratification") de señales de actividad biológica o de restos orgánicos es un proceso frecuente durante el desarrollo de las secuencias elementales. En estos ciclos elementales, el aumento en la concentración de estructuras de bioturbación suele ser indicativo de disminución en la tasa de sedimentación, pero a veces sólo es consecuencia de una mayor intensidad en la actividad bioturbadora. La sustitución de especies es un fenómeno común durante el desarrollo de las secuencias elementales. En ambientes confinados, por ejemplo, las icnofacies de *Zoophycos* desarrolladas en ambientes submareales suelen ser sustituidas por icnofacies de *Thalassinoides* desarrolladas en ambientes intermareales (Fernández-López, 1977c). En ambientes marinos abiertos, la proporción de restos de organismos epibentónicos suele aumentar hacia el techo de estas secuencias. Algunas sucesiones ecológicas de comunidades bentónicas han sido identificadas en estas secuencias elementales de

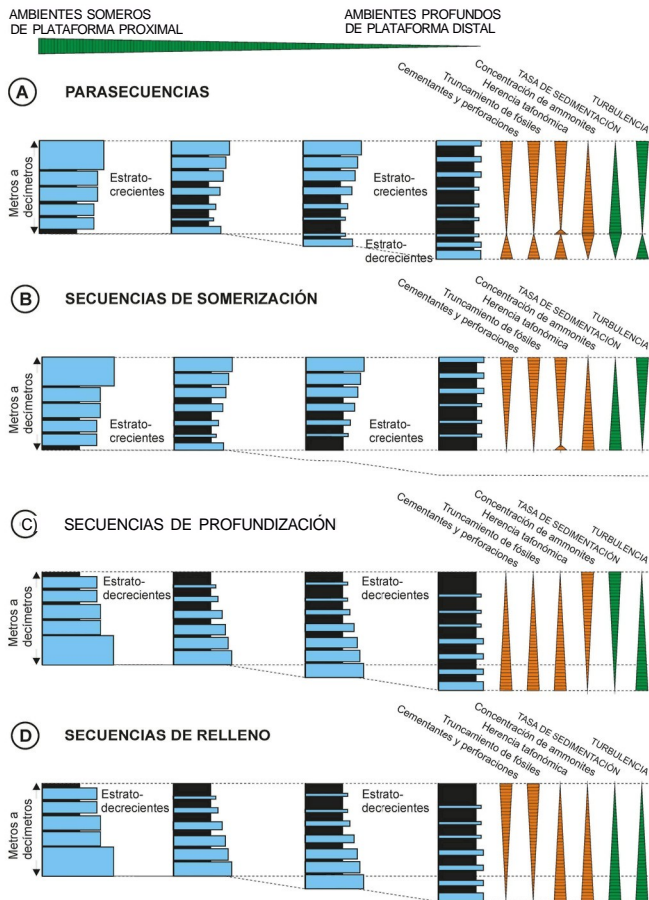


Fig. 5. Ciclos estratigráficos de 5º orden, desarrollados en plataformas epicontinentales carbonáticas del Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica.

plataformas epicontinentales (Fürsich *et alii*, 1994; Leinfelder *et alii*, 1994). La estasis evolutiva de todos los grupos taxonómicos de invertebrados marinos, y en particular de los ammonites, en el interior de estas secuencias elementales sugiere que el cambio evolutivo debido a los cambios ambientales de más alta frecuencia sólo ocurrió de manera excepcional.

Ciclos de 5º orden y parasecuencias

Los ciclos de quinto orden y las parasecuencias representan variaciones cíclicas de una duración del orden de decenas de miles de años (de 20.000 a 100.000 años) e incluso cientos de miles de años (de 10.000 a 200.000 años; Einsele, 1992; Vera Torres, 1994; Miall, 1995; Reboulet, 1995; Drummond y Wilkinson, 1996).

Los sedimentos carbonáticos de las plataformas epicontinentales someras suelen estar organizados en parasecuencias, secuencias de somerización, secuencias de profundización y secuencias de relleno, de espesor métrico o decimétrico, que representan variaciones en el potencial de acomodación y en la profundidad relativa (entre ambientes submareales y ambientes inter- o supramareales).

Las parasecuencias son sucesiones de capas genéticamente relacionadas, limitadas por superficies de discontinuidad (Sarg, 1988; Van Wagoner *et alii*, 1988; González, 1996; Fürsich & Pandey, 2003). En los ambientes someros de las plataformas carbonáticas (Fig. 5A), cada parasecuencia suele estar constituida principalmente por una secuencia de somerización que presenta en su base asociaciones condensadas incluidas en depósitos expandidos (e.g., tempestitas). En cambio, en las áreas más profundas o protegidas de estas plataformas epicontinentales, los niveles basales de las parasecuencias pueden ser estratodecrecientes, constituyendo una secuencia de profundización, que contiene asociaciones condensadas.

Las secuencias de somerización (Fig. 5B), estrato- y grano-crecientes, representan reducciones en la profundidad relativa y en el potencial de acomodación, y se formaron durante fases de aumento de la turbulencia y disminución en la tasa de sedimentación. La tendencia estratocreciente de estas secuencias está correlacionada con un aumento en la amalgamación de depósitos temporalmente sucesivos. La continuidad lateral de las secuencias elementales es cada vez menor hacia el techo de estas secuencias, aunque el conjunto de secuencias elementales amalgamadas que constituye cada capa tiende a ser de mayor espesor y continuidad lateral que los inferiores de la misma secuencia de somerización. La frecuencia y la amplitud temporal de las discontinuidades estratigráficas es cada vez mayor hacia el techo de cada secuencia de somerización, al mismo tiempo que aumenta la proporción de restos de organismos cementantes y de perforaciones biogénicas sobre las superficies de estratificación. En el mismo sentido se intensificaron algunos procesos tafonómicos tales como los de biodegradación, encostramiento, relleno sedimentario, mineralización sinsedimentaria, abrasión, bioerosión, disolución sinsedimentaria, fragmentación, reorientación, desarticulación, reagrupamiento y remoción. La concentración de ammonites tiende a disminuir en tanto que el grado de herencia tafonómica tiende a aumentar hacia el techo de cada una de estas secuencias de somerización.

Las secuencias de profundización (Fig. 5C), estrato- y grano-decrecientes, representan aumentos en la profundidad relativa y en el potencial de acomodación, y se formaron en las áreas más profundas o protegidas de las plataformas epicontinentales, durante fases de disminución de la turbulencia y aumento de la tasa de sedimentación (Fernández-López, 1997c). La tendencia estratodecreciente de estas secuencias está correlacionada con una disminución en la amalgamación de los depósitos temporalmente sucesivos. La continuidad lateral de las secuencias elementales es cada vez mayor hacia el techo de estas secuencias de profundización. El conjunto de secuencias elementales amalgamadas que constituye cada capa tiende a ser de menor espesor y mayor continuidad lateral que los inferiores de la misma secuencia de profundización. La frecuencia y la amplitud temporal de las discontinuidades estratigráficas es cada vez

menor hacia el techo de cada secuencia de profundización, al mismo tiempo que disminuye la proporción de restos de organismos cementantes y de perforaciones biogénicas sobre las superficies de estratificación. Durante el desarrollo de estas secuencias de profundización se redujo la intensidad de algunos procesos de alteración tafonómica tales como los de biodegradación, encostramiento, relleno sedimentario, mineralización sinsedimentaria, abrasión, bioerosión, disolución sinsedimentaria, fragmentación, reorientación, desarticulación, reagrupamiento y remoción. La concentración de ammonites tiende a aumentar en tanto que el grado de herencia tafonómica tiende a disminuir en el mismo sentido.

Las secuencias de relleno (Fig. 5D), estrato- y granodecrecientes, representan reducciones en la profundidad relativa y en el potencial de acomodación, y se desarrollaron en áreas deprimidas o protegidas, a menudo asociadas a relieves bioconstruidos, durante fases de disminución de la turbulencia de las aguas y de la tasa de sedimentación (Fernández-López y Gómez, 1991; Fernández-López *et alii*, 1998). La tendencia estratodecreciente de estas secuencias está correlacionada con un aumento en la amalgamación de los depósitos temporalmente sucesivos. La continuidad lateral de las secuencias elementales es cada vez mayor hacia el techo de estas secuencias de relleno. El conjunto de secuencias elementales amalgamadas que constituye cada capa tiende a ser de menor espesor y de mayor continuidad lateral que los inferiores de la misma secuencia de relleno. La frecuencia y la amplitud de las discontinuidades estratigráficas es cada vez mayor hacia el techo de cada secuencia, al mismo tiempo que aumenta la proporción de restos de organismos cementantes y de perforaciones biogénicas. La concentración de ammonites y el grado de herencia tafonómica que presentan tienden a disminuir hacia el techo de estas secuencias de relleno.

Durante el desarrollo de los ciclos estratigráficos de quinto orden, las variaciones en el grado de remoción (proporción de elementos resedimentados o reelaborados) y en el grado de herencia tafonómica (proporción de elementos reelaborados) que presentan las asociaciones de ammonites dependen de las variaciones en las tasas de sedimentación y en las tasas de acumulación de sedimentos, más que de las variaciones en el grado de turbulencia de las aguas o en la profundidad relativa del ambiente sedimentario (Fernández-López, 1997c). El grado de remoción y el grado de herencia tafonómica de las asociaciones de ammonites suelen ser inversamente proporcionales a la tasa de sedimentación y a la tasa de acumulación de sedimentos o velocidad de sedimentación. Cuando disminuye la tasa de sedimentación y/o la tasa de acumulación de sedimentos, aumenta el grado de remoción y el grado de herencia tafonómica de las asociaciones conservadas y se forman tafosecuencias positivas. Por el contrario, cuando aumenta la tasa de sedimentación y/o la tasa de acumulación de sedimentos, tienden a disminuir el grado de remoción y el grado de herencia tafonómica de las asociaciones conservadas y se forman tafose-

cuencias negativas. Estas secuencias tafonómicas positivas y negativas, o tafosecuencias de turbulencia creciente y decreciente respectivamente, permiten identificar respectivamente parasecuencias, secuencias de somerización, secuencias de relleno y secuencias de profundización de quinto orden (Fernández-López, 1997c; Fernández-López y Gómez, 1991; Fernández-López y Meléndez, 1994; Fernández-López y Mouterde, 1994; Gómez y Fernández-López, 1994).

En la parte inferior de una secuencia de somerización completa, en la que se pueden encontrar elementos acumulados y ammonites piritosos, son frecuentes las conchas completas (Fernández-López, 2000a). En esta porción de la secuencia, los ammonites huecos (i.e., que no presentan relleno sedimentario en el fragmocono) y los fragmoconos huecos (i.e., que carecen de septos) son los fósiles dominantes, aunque suelen estar comprimidos por compactación diagenética. Los ammonites resedimentados y reelaborados pasan a ser frecuentes en los términos superiores de estas secuencias, al mismo tiempo que las conchas llegan a estar completamente rellenas de sedimento y tienden a adquirir un patrón de agrupamiento encajado. Hacia el techo de la secuencia, los procesos de mineralización son más intensos. Los moldes internos concrecionales reelaborados pasan a ser dominantes, y presentan diferentes propiedades distintivas debidas a procesos de abrasión, fragmentación, desarticulación, reorientación y reagrupamiento. Tales elementos reelaborados no presentan señales de deformación por compactación diagenética gravitacional durante la diagénesis temprana. Sin embargo, los elementos reelaborados pueden desarrollar facetas de abrasión formadas antes del enterramiento final. Las conchas de ammonites y los moldes internos concrecionales tienden a presentar patrones de agrupamiento imbricado y muestran reorientación acimutal. Pueden estar cubiertos por organismos cementantes y perforaciones biogénicas. Los tubos sifonales suelen estar desarticulados como consecuencia de la intensidad y duración de los procesos bioestratigráficos de biodegradación y disolución. Los moldes internos concrecionales estarán también preferencialmente desarticulados a favor de las superficies septales. En el último estadio de desarrollo de estas secuencias de somerización se forman los moldes internos concrecionales con facetas elipsoidales y surcos anulares de desgaste. Los largos episodios de emersión y erosión favorecen la formación de moldes internos concrecionales sin septos, que resultan de la disolución de los septos y el ulterior relleno de las cavidades con sedimentos. La mayor concentración de ammonites en la parte inferior de las secuencias de somerización es el resultado de la mayor accesibilidad para las conchas de ammonites (por dispersión biogeográfica y/o tafonómica) en los correspondientes ambientes sedimentarios.

Algunos patrones de cambio paleobiológico están correlacionados con las fluctuaciones paleoambientales ocurridas durante el desarrollo de los ciclos estratigráficos de quinto orden. En plataformas carbonáticas epicontinentales, algunos ciclos ecofenotípicos, fenómenos de sustitución de especies y suce-

siones ecológicas están registrados en parasecuencias. Ciertas tendencias morfológicas en especies de braquiópodos o de bivalvos epibentónicos, tales como la menor convexidad y el ensanchamiento de las valvas puede reflejar el desarrollo en sustratos firmes o duros, como un resultado de la disminución en la tasa de sedimentación y del aumento en la turbulencia hacia el techo de las parasecuencias. Las formas epibentónicas, y en particular las cementantes o perforantes, también son más frecuentes en la parte superior de las secuencias de somerización (Cubaynes, 1984; Bayer *et alii*, 1985b; Seilacher *et alii*, 1985). Respecto a las texturas de bioturbación, las estructuras de bioturbación y las perforaciones biogénicas también son más frecuentes hacia el techo de estas secuencias. Sucesiones ecológicas y reemplazamientos de comunidades arrecifales han sido identificadas en secuencias de somerización de algunas plataformas carbonáticas (García *et alii* 1989; Leinfelder *et alii*, 1994; Friebe, 1995; Bersán y Aurell, 1997; Krautter, 1997). Los cambios paleobiológicos cíclicos ocurridos durante el desarrollo de las parasecuencias en las plataformas epicontinentales carbonáticas (por ejemplo, los ciclos ecofenotípicos, la sustitución de especies o el reemplazamiento de comunidades) implicaron cambios relativos del potencial de acomodación de los sedimentos y variaciones en las tasas de sedimentación pero no requirieron necesariamente de procesos de deriva lateral de los cinturones de facies.

Los rangos bioestratigráficos de los taxones de ammonites tienden a truncarse, dando lugar al agrupamiento de los datos de primera y última presencia, en la parte superior y en la base de las parasecuencias. Los cambios evolutivos debidos a extinción u origen de taxones de ammonites debieron estar asociados a los límites de las parasecuencias. Algunos cambios anagenéticos registrados en parasecuencias pueden ser una respuesta a los cambios relativos del nivel del mar. Sin embargo, la presunta estasis evolutiva defendida por algunos autores como más común en la parte inferior que en la parte superior de las secuencias de somerización puede ser explicada por las variaciones en las tasas de sedimentación durante el desarrollo de estas secuencias. Los valores de la tasa de sedimentación en la parte inferior de estas secuencias son mayores que en la parte superior y, en consecuencia, los intervalos espaciales de la parte inferior representan intervalos temporales de menor duración que en la parte superior (Gómez y Fernández-López, 1994).

Ciclos de cuarto orden y conjunto de parasecuencias

Los ciclos estratigráficos de cuarto orden están constituidos por parasecuencias y representan variaciones cíclicas de una duración comprendida entre 0,08 y 0,5 Ma, según Vail *et alii*, 1991; entre 0,1 y 0,5 Ma, según Einsele, 1992 y Vera Torres, 1994; de unos 0,4 Ma, según Reboulet, 1995). Estas variaciones a largo plazo pueden ser progradacionales, agradacionales o retrogradacionales, según sea el patrón de apilamiento de las parasecuencias (cf. Van Wagoner *et alii*, 1988; Homewood, 1996; Gómez y Goy, 2000).

Las sucesivas parasecuencias y tafosecuencias pueden ser agrupadas en conjuntos o lotes de orden superior, que reflejan variaciones a más largo plazo de la profundidad relativa y del potencial de acomodación, y que suelen estar condicionados por la Subsidencia. Algunos patrones de cambio paleontológico pueden ser correlacionados con fluctuaciones paleoambientales ocurridas durante el desarrollo de estos conjuntos de parasecuencias. Estos patrones de cambio paleontológico registrados a través de los conjuntos de parasecuencias pueden ser explicados en términos de deriva lateral, hacia ambientes más abiertos o más profundos, de gradientes tafonómicos y paleobiológicos. Las asociaciones de ammonites formadas en ambientes distales y profundos de la plataforma muestran caracteres tafonómicos distintivos respecto a las de ambientes proximales y someros. Las variaciones en la turbulencia de las aguas y en la tasa de sedimentación son dos factores principales en estos ambientes sedimentarios. Desde las áreas profundas hacia las someras, cuando el aumento en la turbulencia de las aguas está asociado a una disminución en la tasa de sedimentación, se intensifican varios procesos de alteración tafonómica. En consecuencia, más de cuarenta criterios tafonómicos pueden ser utilizados para reconocer los cambios en las condiciones paleoambientales (Fernández-López, 1997).

Las asociaciones conservadas de ammonites formadas en diferentes ambientes constituyen taforregistros distintos. Cada taforregistro comprende una o más asociaciones conservadas que presentan caracteres tafonómicos distintivos. Los taforregistros y las tafofacies tienen diferente significado. Los taforregistros son unidades que agrupan fósiles. Las tafofacies comprenden cuerpos rocosos del registro estratigráfico. Las asociaciones de ammonites generadas en diferentes fases de los ciclos ambientales muestran caracteres tafonómicos distintivos y corresponden a taforregistros diferentes. Las secuencias de somerización en las plataformas externas carbonáticas (Fernández-López, 2000a), que forman una tafosecuencia positiva y diferentes taforregistros, se formaron durante una fase de turbulencia creciente y de tasa de sedimentación decreciente. Las asociaciones conservadas que se encuentran en tafosecuencias positivas pueden ser agrupadas en tres taforregistros sucesivos: un taforregistro de baja turbulencia (TTB), un taforregistro de turbulencia moderada (TTM) y un taforregistro de alta turbulencia (OTA). Los taforregistros de alta turbulencia predominan en las secuencias de somerización desarrolladas en los ambientes someros y proximales de plataforma. En cambio, los taforregistros de baja turbulencia son frecuentes en las secuencias de somerización desarrolladas en los ambientes profundos y distales de plataforma.

Los gradientes tafonómicos han sido utilizados tradicionalmente como indicadores de variaciones paleoambientales. Sin embargo, los gradientes tafonómicos del registro fósil pueden ser el resultado de variaciones en la composición, la estructura y el comportamiento de los elementos conservados. Los gradientes tafonómicos son el resultado no solo de las variaciones

en las condiciones paleoambientales sino también de las diferencias en composición, estructura, función y evolución entre las distintas entidades tafonómicas. Para interpretar gradientes paleoambientales a partir de datos tafonómicos, en vez de gradientes tafonómicos, es preferible tener en cuenta clinos tafonómicos, es decir, las variaciones espaciales en el estado de conservación de los fósiles del mismo grupo tafonómico, del mismo tafón, o de grupos tafonómicos filéticamente relacionados (Fernández-López, 1995, 1997a; Fernández-López y Meléndez, 1995). Un ejemplo de clino tafonómico es la variación en el estado de conservación que presentan los restos de ammonites en los sedimentos carbonáticos de las plataformas epicontinentales someras por efecto de los procesos de abrasión. Los sedimentos de ambientes submareales profundos o de baja energía contienen conchas acumuladas o resedimentadas, sin señales de abrasión, con la cámara de habitación solo parcialmente rellena de sedimento, y su espesor reducido a algunos milímetros por compactación diagenética gravitacional. Hacia las áreas de ambientes más turbulentos y menos profundos, incluso inter- o supramareales, desaparecen las conchas acumuladas y son cada vez más frecuentes los moldes concreciones reelaborados, sin señales de compactación diagenética gravitacional, que han podido adquirir diversas superficies de abrasión según las condiciones batimétricas a las que han estado sometidos: desde facetas de truncamiento o de rodamiento hasta facetas elipsoidales en el último tercio de vuelta de espira conservada y surcos anulares. Otro ejemplo de clino tafonómico es el clino generado por dispersión tafonómica de las conchas de ammonites desde ambientes marinos abiertos u oceánicos hasta ambientes proximales, someros e inestables, de plataforma externa. La distribución de frecuencias de tamaño para las conchas de cada género permite distinguir tres tipos de poblaciones tafónicas. En los depósitos de los ambientes abiertos, apropiados para el desarrollo ontogénico de los ammonites, dominan las poblaciones tafónicas de tipo 1 (i.e., compuestas por conchas monoespecíficas que presentan distribución de frecuencias de tamaño unimodal asimétrica, con sesgo positivo) que son indicativas de producción biogénica autóctona sin signos de selección o clasificación de tamaños por deriva necroplanctónica. En los depósitos de los ambientes proximales, someros e inestables predominan las poblaciones de tipo 3 (i.e., poblaciones compuestas por conchas poliespecíficas, que presentan distribuciones de frecuencias de tamaño uni- o polimodales, asimétricas y con sesgo negativo). La mayoría de las conchas de estas asociaciones corresponden a conchas derivadas desde otras áreas marinas, de ambientes más abiertos, profundos y estables. Las poblaciones tafónicas de tipo 2 son el resultado de necrocinesis regional y/o inmigración local sin colonización.

Algunos patrones de variación ecofenotípica, de variación en la diversidad taxonómica, en la euritopía, en el grado de endemismo y en otros caracteres paleobiológicos de las asociaciones registradas en los conjuntos de parasecuencias pueden

ser explicados en términos de deriva lateral de los gradientes paleoambientales. El patrón de apilamiento de las parasecuencias (progradacional, agradacional o retrogradacional) a menudo está correlacionado con las variaciones sucesivas de las biofacies e icnofacies, y son el resultado de ciclos paleoambientales que causaron el desplazamiento lateral de poblaciones, taxones y comunidades (Aigner, 1985). Sucesiones ecológicas y reemplazamientos de comunidades arrecifales han sido identificadas en conjuntos de parasecuencias de algunas plataformas carbonáticas (Leinfelder *et alii*, 1994; Friebe, 1995; Krautter, 1997, 1998). Los ascensos relativos del nivel del mar y la expansión lateral de los ambientes profundos, en las plataformas epicontinentales carbonáticas, suelen estar caracterizados por la inmigración y colonización de organismos estenohalinos como los ammonites. Estos criterios ecológicos o biogeográficos también permiten discernir diferentes ambientes de las plataformas marinas, desde los distales, profundos y estables hasta los proximales, someros e inestables.

Algunos cambios anagenéticos registrados en parasecuencias o en conjuntos de parasecuencias pueden ser una respuesta a los cambios relativos del nivel del mar. Los cambios evolutivos en respuesta a las variaciones ambientales pueden consistir en el desarrollo de nuevos ecotipos dentro de un grupo taxonómico. Algunos gradientes ecotípicos en géneros de ammonites jurásicos han sido postulados en relación con las facies sedimentarias: los morfotipos lisos e involutos son considerados como típicos de las facies arcillosas de mar abierto, en tanto que los morfotipos altamente ornamentados y evolutos son atribuidos a facies carbonáticas oolíticas (Bayer y McGhee, 1985a). Ciclos iterativos de cambio morfológico heterocrónico (peramorfosis) en ammonites del Jurásico Medio registrados en ciclos sedimentarios de tipo-Klūpfel han sido mencionados en Alemania: ammonites con altos valores de espesor relativo, ornamentados, evolutos y con suturas complejas en las facies dominadas por tormentas de las porciones transgresivas de los ciclos fueron reemplazados por formas discoidales, comprimidas, involutas y de suturas más sencillas en las rocas arcillosas monótonas del cortejo sedimentario de alto nivel de cada ciclo. Las formas pedomórficas, pequeñas, son debidas a adaptación en ambientes de estrés cerca del máximo regresivo o en el cortejo sedimentario de bajo nivel, según la interpretación de los autores mencionados. En cambio, las condiciones más uniformes del cortejo sedimentario de alto nivel favorecieron el desarrollo de grupos peramórficos menos variables (Bayer y McGhee, 1985a; McGhee *et alii*, 1991). En algunos géneros de ammonites también se ha reconocido la covarianza entre los distintos ecotipos y la turbulencia de las aguas: los morfotipos más robustos (de costulación gruesa e involutos) ocuparon ambientes proximales y someros de alta energía, en tanto que los morfotipos de costulación más fina y evolutos predominaron en los ambientes distales y profundos de baja energía (Fernández-López *et alii*, 1999a). La evolución de los taxones estenohalinos durante las regresiones está so-

metida a r-selección y favorece la aparición de pedomorfo pro-genéticos y de peramorfo con signos de aceleración hetero-crónica, en tanto que durante las transgresiones tienen lugar procesos de k-selección y se generan peramorfo hiper-mórficos y pedomorfo neoténicos (Domergues *et alii*, 1989).

Ciclos de tercer orden, sistemas deposicionales y secuencias deposicionales

Los ciclos de tercer orden representan cambios relativos del nivel del mar de una duración del orden de un millón de años (con un rango de variación entre 0,5 y 5 Ma de acuerdo con Vail *et alii*, 1991; Gonnin *et alii*, 1992, 1993; Jacquin *et alii*, 1992; entre 0,5 y 3 Ma según Einsele, 1992; Graciansky *et alii*, 1993; Vera Torres, 1994; Jacquin y Vail, 1995; Graciansky, 1999; Schwarzacher, 2000; 1 Ma en Fels, 1995; 1 a 10 Ma en Miall, 1995; 1,5 a 2,5 Ma en Reboulet, 1995; 1 a 5 Ma en Rousselle, 1997).

Un ciclo de cambio relativo del nivel del mar, como es reconocido por la Estratigrafía Secuencial, comprende el registro estratigráfico que está delimitado por dos cambios (ascensos o descensos) eustáticos consecutivos (Vail *et alii*, 1987; Wilgus *et alii*, 1988; Ferry, 1991; Rioult *et alii*, 1991; Homewood *et alii*, 1992; Burchette y Wright, 1992; Graciansky *et alii*, 1993; Brett, 1995; Jacquin y Vail, 1995; Carter, 1998). Los cambios relativos del nivel del mar determinan cambios del potencial de acomodación y, en las plataformas carbonáticas, cambios relativos en la tasa de producción de sedimentos. En las plataformas epicontinentales carbonáticas, la máxima producción de partículas sedimentarias tiene lugar a una profundidad de unos diez metros, y disminuye rápidamente al aumentar la profundidad (Wilson, 1975; James, 1983; Wilgus *et alii*, 1988; Einsele, 1992; Handford y Loucks, 1993; Wright y Burchette, 1996; Philip, 2003).

La curva que representa los cambios relativos del potencial de acomodación puede ser subdividida en cuatro partes para distinguir cuatro fases sucesivas durante el desarrollo de una secuencia deposicional de tercer orden. De acuerdo con los términos propuestos por Jacquin y Vail (1995), cuatro sistemas deposicionales (*systems tracts*) se desarrollan durante estas cuatro fases de cambio relativo del nivel del mar; 1) Cortejo sedimentario de bajo nivel inferior (LLST = *lower lowstand systems tract*); 2) Cortejo sedimentario de bajo nivel superior (ULST = *upper lowstand systems tract*); 3) Cortejo sedimentario transgresivo (BHST or TST = *backstepping highstand systems tract*); 4) Cortejo sedimentario de alto nivel (FHST or HST = *forestepping highstand systems tract*). Cada uno de estos cortejos sedimentarios está delimitado por dos límites, de acuerdo con el siguiente orden: el límite inferior de la secuencia deposicional (SB1 = *lower sequence boundary*), la superficie transgresiva (TS = *transgressive surface*), la superficie de máxima inundación (MFS = *maximum flooding surface*) y el límite superior de la secuencia (SB2 = *upper sequence boundary*). Sin embargo, al intentar aplicar este modelo en las plata-

formas epicontinentales carbonáticas surgen varios problemas de distinta categoría:

- 1) Los cortejos sedimentarios de bajo nivel no suelen estar representados en los ambientes someros de las plataformas epicontinentales. En los ambientes someros, cada secuencia deposicional de tercer orden corresponde principalmente a depósitos de cortejos sedimentarios de alto nivel (Baum y Vail, 1988a; Brett, 1995; Miall, 1995; Fernández López, 1997c; Strasser *et alii*, 1999; Aurell *et alii*, 2000). En dichas plataformas, la máxima tasa de producción de carbonatos tuvo lugar durante el desarrollo de los cortejos sedimentarios de alto nivel.
- 2) Cada secuencia deposicional de tercer orden comprende un sistema deposicional transgresivo de escaso espesor, exclusivamente desarrollado en las áreas más profundas o protegidas de las plataformas epicontinentales. Los depósitos de estos sistemas transgresivos constituyen secciones condensadas. Sin embargo, el grado de condensación sedimentaria varía según la profundidad de la plataforma: en las áreas distales y profundas se forman sedimentos condensados mientras que lateralmente, en las áreas proximales y someras, se forman sedimentos expandidos (Fernández-López y Gómez, 1991; Gómez y Fernández-López, 1994). Las asociaciones condensadas se encuentran en los depósitos de todas estas secciones condensadas, pero también están representadas en los cortejos sedimentarios de alto nivel de los ambientes proximales y someros.
- 3) En los ambientes someros de las plataformas epicontinentales, donde las tasas de Subsistencia fueron bajas, suelen faltar los depósitos de los episodios finales (regresivos) de los cortejos sedimentarios de alto nivel (Einsele, 1992; Brett, 1999).

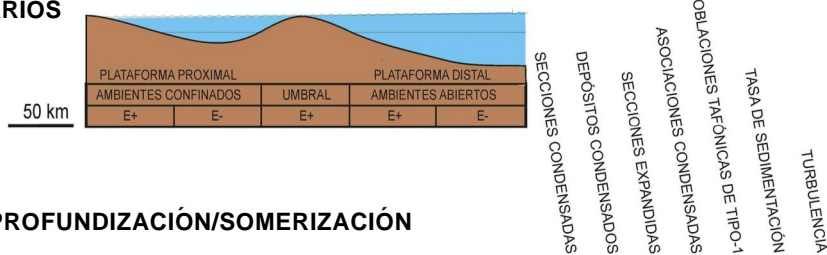
En consecuencia, en las plataformas epicontinentales someras, las sucesivas secuencias deposicionales están representadas por sucesivos cortejos sedimentarios de alto nivel, de geometría equivalente, cada uno de los cuales está constituido por una parasecuencia o por un conjunto de parasecuencias (Fernández-López, 2003).

Ciclos de tercer orden, ciclos transgresivo-regresivos y ciclos de profundización-somerización

Los ciclos sedimentarios transgresivo-regresivos de tercer orden y los ciclos de profundización-somerización representan variaciones relativas del nivel del mar, de una duración del orden de varios millones de años (Robles *et alii*, 1989; Vail *et alii*, 1991; Jacquin *et alii*, 1992; Einsele, 1992; Homewood *et alii*, 1992; Graciansky *et alii*, 1993; Vera Torres, 1994; Jacquin y Vail, 1995; Miall, 1995; Graciansky, 1999; Muto y Steel, 2000; Courville y Collin, 2002; Van der Zwan, 2002; Vecsei y Düringer, 2003).

Seis fases sucesivas o ambientes pueden ser distinguidos en los ciclos de profundización-somerización que se desarrollan en las plataformas epicontinentales carbonáticas, teniendo

AMBIENTES SEDIMENTARIOS



CICLO DE PROFUNDIZACIÓN/SOMERIZACIÓN

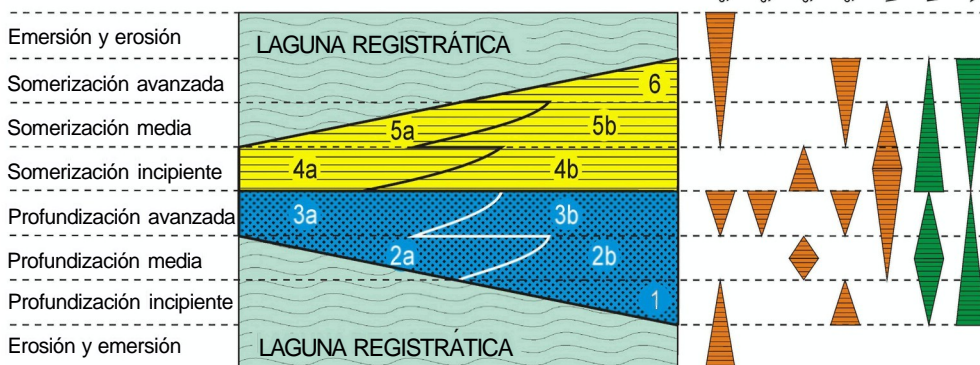


Fig. 6. Ciclo paleoambiental de profundización-somerización, de tercer orden, desarrollado en plataformas epicontinentales carbonáticas (basado en Fernández-López, 1997). Las fases sucesivas de profundización (1 -3) y somerización (4-6), de cada uno de estos ciclos delimitados por lagunas registráticas en las asociaciones de ammonites, presentan variaciones en los valores de tasa de sedimentación y turbulencia que dan lugar a variaciones en los grados de condensación estratigráfica, sedimentaria y tafonómica. La turbulencia de las aguas es máxima en los ambientes proximales y someros (1 y 6), en tanto que tiende a ser mínima en los ambientes distales y profundos. La tasa de sedimentación disminuye si se reduce el potencial de acomodación y/o disminuye la producción de sedimentos. Las secciones condensadas formadas en ambientes distales y profundos (durante las fases de profundización avanzada, 3b) contienen depósitos condensados. En cambio, las secciones condensadas formadas en ambientes proximales y someros (durante las fases de profundización incipiente, 1, o de somerización avanzada, 6) contienen depósitos expandidos. Las secciones expandidas sin asociaciones condensadas se forman en las áreas más distales durante las fases de somerización incipiente (4b) o de profundización media (2b). Entre los restos de ammonites, las poblaciones tafónicas de tipo-1 son características de ambientes distales y profundos, presentan su máxima frecuencia en las fases de somerización incipiente o media (4b y 5b), y están ausentes en los ambientes proximales y someros (1 y 6).

en cuenta los cambios relativos del potencial de acomodación y la tasa de producción de sedimentos (Fig. 6):

1) Profundización incipiente: los ambientes marinos abiertos están restringidos a las áreas más distales o deprimidas de la plataforma marina. El potencial de acomodación y la tasa de producción de carbonato comienzan a aumentar, después de una fase de emersión y erosión regional. Los sedimentos son rápidamente cementados, y dominan los sustratos firmes a duros con señales de desecación y meteorización local. Las tasas de sedimentación tienden a ser bajas, por no depósito o erosión.

2) Profundización media: los ambientes marinos abiertos se expanden hacia las áreas más proximales y elevadas de la plataforma marina. El potencial de acomodación y la tasa de producción de carbonato tienden a aumentar. Los ambientes deposicionales suelen ser agradacionales. La turbulencia de las aguas tiende a ser menor, y la estabilidad ambiental mayor, que en la fase anterior de profundización media. Estas condiciones favorecen el desarrollo de bioconstrucciones. Según la morfología del fondo marino, la plataforma externa

puede tener condiciones restringidas en las áreas proximales o condiciones marinas abiertas generalizadas. 2a) En las áreas proximales, la tasa de sedimentación tiende a ser baja, por no depósito o erosión. 2b) En las áreas distales, la tasa de sedimentación puede llegar a ser alta.

3) Profundización avanzada: extensas áreas de la plataforma marina llegan a estar por debajo del nivel de base del oleaje. La tasa de producción de sedimentos es insuficiente respecto al potencial de acomodación que se está generando y, en consecuencia, los ambientes deposicionales retrogradan. La turbulencia de las aguas tiende a ser menor, y la estabilidad ambiental mayor, que en la fase anterior. 3a) En las áreas proximales, las tasas de sedimentación tienden a ser bajas y menores que en la fase anterior, pero se pueden formar depósitos expandidos. 3b) En las áreas distales, dominan condiciones de baja energía y subalimentación sedimentaria ("starvation" in Bair, 1978; Loutit *et alii*, 1988; Brett, 1995).

4) Somerización incipiente: extensas áreas de la plataforma permanecen por debajo del nivel de base del oleaje. La tasa de producción de sedimentos aumenta más rápidamente

que el potencial de acomodación y la tasa de sedimentación aumenta incluso en las áreas más profundas. Los ambientes deposicionales suelen ser retrogradacionales o agradacionales. La turbulencia de las aguas tiende a ser menor, y la estabilidad ambiental mayor, que en la fase anterior. La plataforma externa suele tener condiciones marinas abiertas generalizadas y relativamente homogéneas. 4a) En las áreas proximales, las tasas de sedimentación tienden a ser muy altas. 4b) En las áreas distales, la tasa de sedimentación y el grado de turbulencia de las aguas tienen a ser menores que en las áreas proximales.

5) Somerización media: los ambientes marinos abiertos se restringen progresivamente hacia las áreas más distales y deprimidas de la plataforma externa. El potencial de acomodación tiende a disminuir mientras que la tasa de producción de carbonato tienden a aumentar. Los ambientes deposicionales suelen ser progradacionales. Aumenta la turbulencia de las aguas, y disminuyen las áreas situadas por debajo del nivel de base del oleaje. 5a) En las áreas proximales, la tasa de sedimentación tiende a ser baja, por no-depósito o erosión, y estas condiciones favorecen el desarrollo de bioconstrucciones. 5b) En las áreas distales, la tasa de sedimentación puede ser alta.

6) Somerización avanzada: los ambientes marinos abiertos solo ocupan las áreas más distales o deprimidas de la plataforma marina. El potencial de acomodación y la tasa de producción de carbonato tienden a disminuir, antes de una fase de emersión y erosión regional. Los ambientes deposicionales suelen ser progradacionales. La turbulencia de las aguas tiende a ser mayor, y la estabilidad ambiental menor, que en la fase anterior. Los sedimentos son rápidamente cementados, y dominan sustratos firmes a duros con señales de desecación y meteorización local. Las tasas de sedimentación tienden a ser más bajas que en las fases anteriores, por no depósito o erosión. Las áreas proximales o elevadas de la plataforma están sometidas a procesos de emersión y erosión.

Los sucesivos ciclos de profundización-somerización desarrollados en las plataformas epicontinentales carbonáticas están limitados por lagunas estratigráficas formadas durante intervalos de emersión y erosión regional en la plataforma marina. Una o varias fases se pueden desarrollar durante cada ciclo de este tipo. Los ciclos de profundización-somerización son usualmente más variados en las áreas distales y profundas que en las proximales y someras. En las plataformas epicontinentales carbonáticas, los cambios relativos del nivel del mar también dan lugar a ciclos tafonómicos particulares: los llamados tafociclos de profundización-somerización. Las asociaciones registradas de ammonites generadas en las diferentes fases de estos ciclos de profundización-somerización muestran caracteres tafonómicos distintivos y constituyen taforregistros distintos (Fernández-López, 1997c). Cinco tafociclos de profundización-somerización se desarrollaron en las plataformas Castellana, Aragonesa

y de Tortosa durante el Jurásico Medio: cuatro de profundización media (durante el Aalenense inferior, el Aalenense medio-Bajociense inferior, el Bathoniense y el Calloviense) y uno de profundización avanzada (durante el Bajociense superior). Las discontinuidades principales corresponden al Aalenense medio (Biocrón Murchisonae) y al Calloviense superior (Biocrón Lamberti). Otras dos discontinuidades de extensión regional corresponden al final del Bajociense (final del Biocrón Parkinsoni) y al final del Bathoniense (Biocrón Discus).

Algunos patrones de variación en la diversidad, el grado de endemismo o euritopía y otros caracteres paleobiológicos de las asociaciones registradas en los ciclos de profundización-somerización pueden ser explicados en términos de deriva lateral de los gradientes ecológicos (Jablonski, 1980; McRoberts y Aberhan, 1997; Joral y Goy, 2000). Sin embargo, algunas especies euritópicas pueden permanecer en un área particular, en vez de migrar, y mostrar respuestas ecofenotípicas por ejemplo a los cambios en las condiciones del sustrato. Más aún, algunas especies o biofacies sólo pueden aparecer en un episodio particular de los ciclos de tercer orden. Por ejemplo, algunos parámetros ambientales asociados con subalimentación sedimentaria pueden favorecer la proliferación de especies estenotópicas que son por lo general raras o están ausentes en las plataformas someras. En cambio, las altas tasas de sedimentación características de los episodios de somerización incipiente o media, así como de las áreas distales durante los episodios de profundización media, son desfavorables para el desarrollo de bioconstrucciones en las plataformas epicontinentales. A juzgar por los datos obtenidos en el Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica, la aparente mayor estasis evolutiva que suelen presentar los ammonites de las fases de somerización incipiente y de somerización media es debida exclusivamente a las altas tasas de sedimentación a las que se han formado los depósitos de estas fases.

Hemiciclos de profundización de tercer orden

Los hemiciclos de profundización de tercer orden están constituidos inicialmente por depósitos de alta energía y de baja tasa de sedimentación, debido a los procesos de no-depósito y erosión. Sin embargo, las áreas deprimidas pueden llegar a estar protegidas del oleaje y de las corrientes, desarrollándose en ellas ambientes restringidos, con depósitos de grano fino y de baja energía que presentan laminación paralela e incluso tapices microbianos. Las tasas de sedimentación tienden a aumentar durante las fases de profundización incipiente, en tanto que tienden a disminuir durante las fases de profundización avanzada (Fig. 6). Los procesos de subalimentación sedimentaria en las plataformas llevan a la formación de secciones condensadas, que pueden estar constituidas por depósitos condensados en las áreas distales y profundas, y llevan al desarrollo más frecuente de sustratos firmes o cementados.

Durante los hemiciclos de profundización en las plataformas epicontinentales tiende a aumentar la extensión del área habi-

table por organismos estenohalinos, aumenta la diversidad de nichos ecológicos y la estabilidad ambiental, aumenta la heterogeneidad del hábitat y de los sustratos marinos, predominan condiciones de k-selección y aumenta la diversidad taxonómica. Las biofacies formadas durante los hemicyclos de profundización comprenden diversas especies epifaunales de organismos suspensívoros (cementantes, sésiles, ...), cuando la turbidez y la tasa de sedimentación fueron relativamente bajas. Los organismos que son excluidos por altas tasas de sedimentación y las bioconstrucciones pueden aparecer en las áreas relativamente proximales durante estos hemicyclos de profundización.

Los ammonites pueden ser abundantes localmente al inicio de los hemicyclos de profundización, pero su distribución es más homogénea al final de dichos hemicyclos. Las asociaciones condensadas que contienen mayor proporción de poblaciones tafónicas de tipo 1 representan los ambientes de profundización avanzada. En cambio, las asociaciones condensadas de ammonites que contienen sólo poblaciones tafónicas de tipo 3 representan los ambientes de profundización incipiente o de somerización avanzada. En las tafofacies formadas durante los hemicyclos de profundización abundan los fósiles reelaborados, cuando la tasa de sedimentación fue relativamente baja. Sin embargo, los ammonites acumulados, que son excluidos de los ambientes de alta turbulencia, pueden aparecer durante estos hemicyclos en las áreas relativamente proximales y protegidas.

Los episodios de anoxia generalizada o de desarrollo de grandes masas de agua deficitarias en oxígeno están típicamente asociadas con transgresiones y hemicyclos de profundización (Savrda y Bottjer, 1991, 1994; Wignall, 1994; Oschmann, 1995; Oschmann *et alii*, 1999). Los yacimientos de conservación formados por estancamiento de las aguas, en las plataformas epicontinentales carbonáticas, se desarrollaron preferentemente durante los hemicyclos de profundización. Probablemente, el estrés asociado con rápidos ascensos o descensos del nivel del mar y desoxigenación de la mayoría de la masa de agua pudo producir extinciones locales y cambios que están asociados con límites de zona o de piso (Hallam, 1992; Dokery, 1986; Oschmann *et alii*, 1999; Röhl *et alii*, 1999; Schmid-Röhl *et alii*, 2002; Taylor y Sellwood, 2002).

Hemicyclos de somerización de tercer orden

Los hemicyclos de somerización están compuestos inicialmente por sedimentos de grano fino y de alta tasa de sedimentación en las áreas profundas, que gradualmente son sustituidos por depósitos de grano más grueso y de alta energía que presentan estructuras sedimentarias debidas a corrientes de fondo, tormentas y oleaje. Las tasas de sedimentación tienden a disminuir durante las fases de somerización (Fig. 6). Las altas tasas de sedimentación durante las fases de somerización incipiente en las plataformas llevan a la formación de secciones

expandidas, en las que dominan los sustratos blandos, pero durante los hemicyclos de somerización pasan a ser cada vez más frecuentes las discontinuidades sedimentarias y los sustratos relativamente firmes o cementados.

Durante los hemicyclos de somerización en las plataformas epicontinentales tiende a disminuir la extensión del área habitable por organismos estenohalinos, disminuye la diversidad de nichos ecológicos y la estabilidad ambiental, disminuye la heterogeneidad del hábitat y de los sustratos marinos, predominan condiciones de r-selección y disminuye la diversidad taxonómica. Las biofacies de somerización contienen muy escasas especies epifaunales y los organismos cementantes son muy escasos o están ausentes. Las asociaciones de mayor diversidad de organismos limnófagos y limívoros se desarrollan típicamente durante los hemicyclos de somerización. Los organismos que son excluidos por las altas tasas de sedimentación y las bioconstrucciones suelen aparecer sólo en las áreas más someras y proximales durante estos hemicyclos.

Al inicio de los hemicyclos de somerización, las asociaciones de ammonites presentan los máximos valores de abundancia, concentración y empaquetamiento pero los valores de condensación y herencia tafonómica son prácticamente nulos. Los elementos reelaborados son muy escasos o están ausentes. Las asociaciones expandidas que contienen mayor proporción de poblaciones tafónicas de tipo 1 son características de los ambientes de somerización incipiente. Las asociaciones condensadas de ammonites que contienen sólo poblaciones tafónicas de tipo 3 en estos hemicyclos representan los ambientes de somerización avanzada. En las tafofacies formadas durante las últimas fases de los hemicyclos de somerización pueden llegar a abundar los moldes internos reelaborados de ammonites, cuando la tasa de sedimentación fue relativamente baja. En cambio, las conchas acumuladas, que son excluidas de los ambientes de alta turbulencia, pueden ser frecuentes durante las primeras fases de estos hemicyclos de somerización. La máxima abundancia de poblaciones eudémicas de ammonites (poblaciones tafónicas de tipo 1) no suele estar asociada a los sedimentos formados durante la fase de profundización avanzada del final de los hemicyclos de profundización sino a los sedimentos formados durante la fase de somerización incipiente del principio de los hemicyclos de somerización, cuando los ambientes marinos abiertos alcanzan en la plataforma los máximos valores de extensión lateral y estabilidad.

Algunos cambios anagenéticos registrados en los hemicyclos de somerización también pueden ser una respuesta paleobiológica a los cambios relativos del nivel del mar. Por ejemplo, el desarrollo progénico de los Bajocisphinctes [M]-Microbajocisphinctes [m] y la peramorfosis con signos de aceleración de las *Oppelia* [M]-*Oecotraustes* [m] (Fernández-López, 1985c) pudieron ser dos respuestas evolutivas independientes, frente a condiciones de r-selección, debido a la disminución de la profundidad relativa de las plataformas habitadas por estos grupos taxonómicos durante el Biocrón Garantiana.

Ciclos de segundo orden, megasecuencias y superciclos

Los ciclos de segundo orden, las megasecuencias y los superciclos representan variaciones relativas del nivel del mar, del orden de 5 a 100 Ma de duración (Vail *et alii*, 1991; Rousselle, 1997; Jacquin y Vail, 1995; Einsele, 1992; Graciansky *et alii*, 1993; Vera Torres, 1994; Miall, 1995). Los ciclos de primer orden tienen una duración superior a 50 Ma (Schwarzacher, 2000).

Los episodios de máxima profundización o somerización en las plataformas epicontinentales delimitan ciclos paleoambientales y han dado lugar a distintas megatafosecuencias que pueden ser identificadas teniendo en cuenta la amplitud de las lagunas registráticas y el desarrollo de los sucesivos taforregistros. En las plataformas Castellana, Aragonesa y de Tortosa durante el Jurásico Medio, los episodios de máxima somerización, que representan máximos regresivos, corresponden a las discontinuidades del Aalenense medio (Biocrón Murchisonae) y del Calloviense superior (Biocrón Lamberti). Las sucesivas asociaciones registradas comprendidas entre estas dos discontinuidades registráticas de extensión regional, desde el Aalenense medio hasta el Calloviense superior, constituyen un supertafociclo de segundo orden en la Cordillera Ibérica (Fernández-López, 1997). El desarrollo de este superciclo de segundo orden, que está delimitado por dos máximos regresivos, probablemente estuvo influenciado por cambios eustáticos globales (cf. Hallam, 1988; Haq *et alii*, 1988; Norris y Hallam, 1995; Dromart *et alii*, 2003). Sin embargo, los efectos de algunos procesos tectónicos de alcance regional pudieron compensar la influencia de dichos cambios eustáticos en algunas plataformas epicontinentales como las de la Cordillera Ibérica (Fernández-López y Gómez, 1990a; Meléndez *et alii*, 1990, 1997; Underhill y Partington, 1993; Aurell *et alii*, 1995, 2002, 2003; Fernández-López *et alii*, 1996; Ramajo y Meléndez, 1996; Fernández-López, 1997; Ramajo y Aurell, 1997).

Durante los episodios de máxima profundización y durante los de máxima somerización se forman secciones condensadas en las plataformas epicontinentales carbonáticas. Para identificar y discernir las secciones condensadas formadas en áreas proximales y someras de las secciones condensadas formadas en áreas distales y profundas son útiles los criterios tafonómicos y en particular las características de las asociaciones registradas de ammonites (Fig. 6). La presencia de altas concentraciones de ammonites reelaborados, altos valores de radiación gamma en los depósitos o bajos valores de tasas de sedimentación puede estar asociada al desarrollo de secciones condensadas en las plataformas epicontinentales carbonáticas tanto durante las regresiones o los episodios de máximo descenso relativo del nivel del mar como durante las transgresiones o los episodios de máximo ascenso relativo del nivel del mar. Sin embargo, por sus características tafonómicas, las asociaciones condensadas de ammonites formadas en ambientes marinos someros se diferencian claramente de las asociaciones condensadas formadas en ambientes mari-

nos profundos (Fernández López, 2000a; Fernández López *et alii*, 2002). Las asociaciones condensadas profundas, que están incluidas en depósitos condensados, se caracterizan por la presencia de poblaciones tafónicas de tipo 1, que están compuestas por moldes internos concrecionales reelaborados, no-huecos y con relleno sedimentario homogéneo, que no presentan señales de abrasión, bioerosión o encostramiento por organismos cementantes (tales como serpúlidos, briozoarios u ostreidos). No obstante, los hemigrupos de ammonites puede ser un tipo de fósil común en estas asociaciones condensadas profundas (Fernández-López *et alii*, 1999). En cambio, las asociaciones condensadas de ambientes someros están incluidas en depósitos expandidos y se caracterizan por el predominio de las poblaciones tafónicas de tipo 3, compuestas por moldes internos concrecionales reelaborados, a menudo huecos (sin relleno sedimentario en el fragmocono) o con relleno sedimentario heterogéneo (debido a varios episodios de relleno en condiciones cambiantes), que presentan frecuentes señales de abrasión, bioerosión o encostramiento por organismos cementantes (tales como serpúlidos, briozoarios u ostreidos).

Como respuesta paleobiológica a los episodios de máxima profundización durante los ciclos de segundo orden en las plataformas epicontinentales carbonáticas ocurren algunos eventos paleobiogeográficos característicos: la inmigración y colonización por taxones característicos de ambientes oceánicos o de otras áreas biogeográficas. En el Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica, el máximo transgresivo de segundo orden alcanzado durante el Bajociense superior posibilitó la inmigración de taxones característicos de ambientes oceánicos (Phylloceras, Adabofoloceras, Lissoceras), la colonización de la plataforma por numerosos grupos de ammonites procedentes de otras áreas marinas más abiertas y estables (en particular, Spiroceras [M+m], Bajocisphinctes [M]-Microbajocisphinctes [m], Oppelia [M]-Oecotraustes [m] y Melendezia [M+m]) y el desarrollo de grupos endémicos (por ejemplo, *Tirmarginia iberica* [M+m]; Fernández-López, 2000b). La inmigración de faunas estenohalinas exóticas, desde otras bioprovincias o biomas, en las plataformas carbonáticas someras debió ser más probable al inicio de los hemisiclos de somerización y durante los episodios de somerización incipiente, que al final de los hemisiclos de profundización y durante los episodios de profundización avanzada, debido a la mayor estabilidad ambiental.

Conclusiones

Los datos tafonómicos y los datos paleobiológicos, junto a los biocronológicos, posibilitan la interpretación de los cambios relativos del nivel del mar, cíclicos y de diferente orden de magnitud, que han ocurrido en la plataformas epicontinentales carbonáticas. Los datos paleontológicos que hacen referencia a los cambios en la turbulencia de las aguas y la tasa de sedi-

mentación, entre otros factores, permiten identificar ciclos paleontológicos y ciclos estratigráficos que han sido generados por ciclos paleoambientales. Estos datos paleontológicos son de interés estratigráfico porque posibilitan la contrastación independiente de los ciclos distinguidos por la Estratigrafía Secuencial. La identificación de este sistema de ciclos paleontológicos y paleoambientales es un nuevo objetivo en el campo de la Paleontología Básica, que posibilita el planteamiento y la resolución de nuevos problemas en el campo de la Paleontología Aplicada.

Bibliografía

- ABERHAN, M. (1994): "Guild-structure and evolution of Mesozoic benthic shelf communities". *Palaeos*, 9: 516-545.
- AIGNER, T. (1985): "Storm depositional systems: dynamic stratigraphy in modern and ancient shallow-marine sequences". *Lecture Notes in the Earth Sciences*, 3: 1-174.
- AURELL, M.; FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. & MELÉNDEZ, G. (1995): "The Middle-Upper Jurassic oolitic ironstone level in the Iberian Range (Spain). Eustatic implications". *Geobios*, M.S. 17 (1994): 549-561.
- ; MELÉNDEZ, G.; BÁDENAS, B.; PÉREZ-URRESTI, I. & RAMAJO, J. (2000): "Sequence stratigraphy of the Callovian-Berriasian (Middle Jurassic-Lower Cretaceous) of the Iberian Basin (NE Spain)". *GeoResearch Forum*, 6: 281-292.
- ; Y OLÓRIZ, F. (coord.) (2002): "Jurassic". In W. GIBBONS Y TERESA MORENO (Eds.): *The Geology of Spain*. Chapter 11:213-253. The Geological Society, Londres.
- ; ROBLES, S., ROSALES, I., QUESADA, S., MELÉNDEZ, M., BÁDENAS, B. & GARCÍA RAMOS, J.C. (2003, i.p.): "Transgressive/regressive cycles and Jurassic palaeogeography of northeast Iberia". *Sedimentary Geology*.
- BAUM, G.R. & VAIL, P.R. (1988a): "Sequence stratigraphic concepts applied to Paleogene outcrop, Gulf and Atlantic basins". *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, 42: 302-327.
- & - (1988b): "A new foundation for stratigraphy". *Geotime*, November: 31-35.
- BAYER, U.; ALTHEIMER, E. & DEUTSCHLE, W. (1985a): "Environmental evolution in shallow epicontinental seas: sedimentary cycles and bed formation". En U. BAYER Y A. SEILACHER (Eds.): *Sedimentary and Evolutionary cycles*: 347-381. Springer-Verlag, Berlin.
- ; JOHNSON, A.L.A. & BRENNAN, J. (1985b): "Ecological patterns in Middle Jurassic Gryphaea: the relationship between form and environment". En U. BAYER Y A. SEILACHER (Eds.): *Sedimentary and Evolutionary cycles*: 436-463. Springer-Verlag, Berlin.
- & MCGHEE, G.R. (1985): "Evolution in marginal epicontinental basins: the role of phylogenetic and ecological factors (ammonite replacements in the German Lower to Middle Jurassic)". In U. BAYER Y A. SEILACHER (Eds.): *Sedimentary and Evolutionary cycles*: 164-220. Springer-Verlag, Berlin.
- & SEILACHER, A. (Ed.) (1985): *Sedimentary and Evolutionary cycles*. Springer-Verlag, Berlin: 1-465.
- BENNET, K.D. (1990): "Milankovitch cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time". *Paleobiology*, 16: 11-21.
- BENTON, M.J. (1995): "Diversification and extinction in the history of life". *Science*, 268: 52-58.
- BERSÁN, R. Y AURELL, M. (1997): "Origen y desarrollo de los montículos de esponjas y algas del Bajociense superior de Ricla (Cordillera Ibérica Septentrional)". *Cuadernos de Geología Ibérica*, 22: 65-80.
- BERTLING, M. (1999): "Taphonomy of trace fossils at omission surfaces (Middle Triassic, East Germany)". *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 27-40.
- BOUCOT, A.J. (1986): "Ecostratigraphic criteria for evaluating the magnitude, character and duration of bioevents". *Lecture Notes in Earth Sciences*, 8: 25-45.
- (1990): *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. 1-725. Elsevier, Amsterdam.
- BRENCHLEY, P.J. Y HAPER, D.A.T. (1998): *Palaeoecology: ecosystems, environments and evolution*: 1-402. Chapman y Hall, London.
- BRETT, C.E. (1995): "Sequence stratigraphy, biostratigraphy, and taphonomy in shallow marine environments". *Palaeos*, 10: 597-616.
- (1998): "Sequence stratigraphy, paleoecology, and evolution: biotic clues and responses to sea-level fluctuations". *Palaeos*, 13: 241-262.
- & BAIRD, G.C. (1986): "Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation". *Palaeos*, 1: 207-227.
- & - (1997): *Paleontological events: stratigraphic, ecological, and evolutionary implications*: 1-604. Columbia University Press, New York.
- BROMLEY, R.G. (1996): *Trace fossils: biology, taphonomy and applications*. 1-361. Chapman and Hall, London.
- BUCHER, H.; LANDMAN, N.H.; KLOFAK, S.M. & GUEX, J. (1996): "Mode and rate of growth in Ammonoids". In N.H. LANDMAN, K. TANABE & R.A. DAVIES (Eds.): *Ammonoid paleobiology*: 408-461. Plenum Press, New York.
- BURCHETTE, T.P. & WRIGHT, V.P. (1992): "Carbonate ramp depositional systems". *Sedimentary Geology*, 79: 3-57.
- CALLOMON, J.H. (1995): "Time from fossils: S.S. Buckman and Jurassic high-resolution geochronology". *Geological Society, London, Memoire*, 116: 127-150.
- CARACUEL, E.; MONACO, P. & OLÓRIZ, F. (2000): "Taphonomic tools to evaluate sedimentation rates and stratigraphic completeness in Rosso Ammonitico Facies (epioceanic tethyan Jurassic)". *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 106: 353-368.
- CARTER, R.M. (1998): "Two models: global sea-level change and sequence stratigraphic architecture". *Sedimentary Geology*, 122: 23-36.
- CISNE, J.L.; GILDNER, R. & RABE, B.D. (1984): "Epeiric sedimentation and sea level: synthetic ecostratigraphy". *Lethaia*, 17: 267-288.
- & RABE, B.D. (1978): "Coenocorrelation: gradient analysis of fossil communities and its applications to stratigraphy". *Lethaia*, 11: 341-364.
- CLARI, P.A.; DE LA PIERRE, F. & MARTIRE, L. (1995): "Discontinuities in carbonate successions: identification, interpretation and classification of some Italian examples". *Sedimentary Geology*, 100: 97-121.
- COOPER, P. (1988): "Ecological succession in Phanerozoic reef ecosystems: it is real?" *Palaeos*, 3: 136-152.
- (1992): "Organisms and carbonate substrates in marine environments". *Geoscience Canada*, 19: 97-112.
- COURVILLE, P. & COLLIN, P. (2002): "Taphonomic sequences - a new tool for sequence stratigraphy". *Geology*, 30: 511-514.
- ; THIERRY, J. ET CARIOU, E. (1999): "Modalités évolutives du genre *Bullatimorphites* (Ammonitina) au Bathonien-Callovien (Jurassique moyen) en Europe occidentale". *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 328: 59-65.
- CUBAYNES, R. (1984): "Place respective des communautés de pectinidés et de gryphées dans les sequences klüpféliennes du Domérien du Quercy". *Geobios*, M.S. 8: 39-45.
- DAVIES, D.J.; STAFF, G.M.; CALLENDER, W.R. & POWELL, E.N. (1990): "Taphonomic signature and the imprint of taphonomic history; discriminating between taphofacies in the inner continental shelf and a microtidal inlet". In W. MILLER (Ed.): *Paleocommunity temporal dynamics; the long term development of multispecies assemblages*. Paleontological Society, Knoxville, Tennessee: 328-350.
- DEBOER, P.L. & SMITH, D.G. (1994): "Orbital forcing and cyclic sequences". *International Association of Sedimentologists, Special Publications*, 19: 1-559.
- DELANCE, J.H. (1984): "Les successions paléocéologiques: signification biologique et caractérisation dans les environnements de plates-formes carbonatées". *Geobios*, M.S. 8: 419-424.
- DODD, J.R. & STANTON, R.J. (1981): *Paleoecology, Concepts and Applications*: 1-559. John Wiley & Sons, New York.
- DOGUZHAEVA, L. (1982): "Rhythms of ammonoid shell secretion". *Lethaia*, 15: 385-394.

- DOMMERMUES, J.L.; CARIOU, E.; CONTINI, D.; HANTZPERGUE, P.; MARCHAND, D.; MEISTER, C. & THIERRY, J. (1989): "Homéomorphies et canalisations évolutives: le rôle de l'ontogénèse. Quelques exemples pris chez les ammonites du Jurassique". *Geobios*, 22: 5-48.
- & EL HARIRI, K. (2002): "Endemism as a palaeobiogeography parameter of basin history illustrated by early- and mid-Liassic peri-Tethyan ammonite faunas". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 184: 407-418.
- DROMART, G.; GARCIA, J.-P.; PICARD, S.; ATROPS, F.; LE CUYER, C. & SHEPPARD, S.M.F. (2003): "Ice age at the Middle-Late Jurassic transition?" *Earth and Planetary Science Letters*, 213: 205-220.
- DROSER, M.L. & BOTTJER, D.J. (1993): "Trends and patterns of Phanerozoic ichnofabrics". *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 21: 204-225.
- DRUMMOND, C.N. & WILKINSON, B.H. (1996): "Stratal thickness frequencies and the prevalence of orderliness in stratigraphic sequences". *Journal of Geology*, 104: 1-18.
- EINSELE, G. (1992): *Sedimentary basins*: 1-628. Springer, Berlin.
- (1998): "Event stratigraphy: recognition and interpretation of sedimentary event horizons". In P. DOYLE & M.R. BENNETT (Eds.): *Unlocking the stratigraphical record*: 145-193. J. Wiley & Sons, Chichester.
- ; RICKEN, W. & SEILACHER, A. (Eds.) (1991): *Cycles and Events in Stratigraphy*: 1-955. Springer-Verlag, Berlin.
- & SEILACHER, A. (Eds.) (1982): *Cyclic and Event Stratification*: 1-536. Springer-Verlag, Berlin.
- ELDER, W.P. (1987): "Paleoecology of the Cenomanian-Turonian (Cretaceous) stage boundary extinctions at Black Mesa, Arizona". *Palaiois*, 2: 24-40.
- ELMI, S. (1990): "Réflexion sur les interactions entre l'évolution et l'adaptation des Ammonoïdes et la dynamique des aires sédimentaires". *Cahiers de l'Université Catholique de Lyon*, 4: 153-159.
- ENAY, R. (1980): "Paléobiogéographie et Ammonites jurassiques: rythmes fauniques et variations du niveau marin; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques". *Mémoires hors série de la Société Géologique de France*, 10: 261-281.
- (1993): "Les apports sud-téthysiens parmi les faunes jurassiques nord-ouest européennes: interprétation paléobiogéographique". *Comptes Rendues de l'Académie des Sciences de Paris*, 317: 115-121.
- FELS, A. (1995): "Prozesse und Produkte geologischer Kondensation im Jura der westlichen Tethys". *Profil*, 8: 363-472.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. (1991): "Taphonomic concepts for a theoretical Biochronology". *Revista Española de Paleontología*, 6: 37-49.
- (1995): "Taphonomie et interprétation des paléoenvironnements". *Geobios*, M.S. 18: 137-154.
- (1997a): "Ammonites, dinos tafonómicos y ambientes sedimentarios". *Revista Española de Paleontología*, 12: 102-128.
- (1997b): "Fósiles de intervalos sin registro estratigráfico: una paradoja geológica". En E. AGUIRRE, J. MORALES Y D. SORIA (Eds.): *Registros fósiles e Historia de la Tierra*: 70-105. Cursos de Verano de El Escorial, 1995. Editorial Complutense, Madrid.
- (1997c): "Ammonites, ciclos tafonómicos y ciclos estratigráficos en plataformas epicontinentales carbonáticas". *Revista Española de Paleontología*, 12: 151-174.
- (1999): "Applied palaeontology and sequence stratigraphy in carbonate epicontinental platforms". In R.B. ROCHA, C.M. SILVA, P.S. CAETANO Y J.C. KULLBERG (Eds.): *Links between fossils assemblages and sedimentary cycles and sequences*: 9-13. Workshop European Paleontological Association, Lisboa.
- (2000a): "Ammonite taphocycles in carbonate epicontinental platforms". *GeoResearch Forum*, 6: 293-300.
- (2000b): "*Trimarginia iberica*, un ammonites endémico en la Cuenca Ibérica, frecuente en el Jurásico Medio de Aragón". *Naturaleza Aragonesa*, 6: 17-19.
- (2003): "Deepening/shallowing cycles in carbonate epicontinental platforms". *Abstracts and Program. 6th International Symposium on the Jurassic System* (Sicily, 2003): 63.
- ; AURELL, M.; GARCIA JORAL, F.; GÓMEZ, J.J.; HENRIQUES, M.H.P.; MARTÍNEZ, G.; MELÉNDEZ, G. Y SUÁREZ VEGA, L.C. (1998): "La Plataforma de Tortosa (Cuenca Catalana) durante el Jurásico Medio: unidades litoestratigráficas, paleogeografía y ciclos ambientales". *Cuadernos de Geología Ibérica*, 24: 185-221.
- Y GÓMEZ, J.J. (1991): "Condensación: significados y aplicaciones al análisis de cuencas". *Estudios Geológicos*, 47: 67-111.
- & GÓMEZ, J.J. (2003) (i.p.): "The Middle Jurassic eastern margin of the Iberian platform system (Eastern Spain): Palaeogeography and biodispersal routes of ammonoids". *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*.
- ; HENRIQUES, M.H.P. & DUARTE, L.V. (2002): "Taphonomy of ammonite condensed associations. Jurassic examples from carbonate platforms of Iberia". *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*, 57: 423-430.
- & MELÉNDEZ, G. (1994): "Abrasion surfaces on internal moulds of ammonites as palaeobathymetric indicators". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 110: 29-42.
- & - (1995b): "Taphonomic gradients in Middle Jurassic ammonites of the Iberian Range (Spain)". *Geobios*, M.S. 18: 155-165.
- & - (1996): "Phylloceratina ammonoids in the Iberian Basin during the Middle Jurassic: a model of biogeographical and taphonomic dispersal related to relative sea-level changes". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 120: 291-302.
- ET MOUTERDE, R. (1994): "L'horizon à Gervillii (Bajocien inférieur) de Tendron (Cher, France). Taphonomie et populations d'ammonites". *Miscellanea del Servizio Geologico Nazionale*, 5, 117-159.
- FERRY, S. (1991): "Une alternative au modèle de stratigraphie séquentielle d'Exxon: la modulation tectono-climatique des cycles orbitaux". *Géologie alpine*, 18, h.s.: 47-99.
- ET MANGOLD, C.H. (1995): "Faciès de dépôt et Stratigraphie Séquentielle des calcaires bajociens du Jura Méridional". *Documents des Laboratoires de Géologie Lyon*, 133: 1-96.
- FISCHER, A.G. (1986): "Climatic rhythms recorded in strata". *Annual Reviews of Earth and Planetary Sciences*, 14: 351-376.
- FREY, R.W.; PEMBERTON, S.G. & SAUNDERS, T.D.A. (1990): "Ichnofacies and bathymetry: a passive relationship". *Journal of Paleontology*, 64: 155-158.
- FRIEBE, A. (1995): "Die Schwammfazies im Mitteljura des nordöstlichen Keltiberikums (Spanien)". *Profil*, 8: 281-304.
- FULTHORPE, C.S. (1991): "Geological controls on seismic sequence resolution". *Geology*, 19: 61-65.
- FÜRSICH, F.T. (1979): "Genesis, environments and ecology of Jurassic hardgrounds". *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 158: 1-63.
- (1994): "Palaeoecology and evolution of Mesozoic salinity-controlled benthic assemblages". *Lethaia*, 26: 327-346.
- & OSCHMANN, W. (1993): "Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic of Kachchh, estern India". *Journal of the Geological Society*, 150: 169-185. London.
- & PANDEY, D.K. (2003): "Sequence stratigraphic significance of sedimentary cycles and shell concentrations in the Upper Jurassic-Lower Cretaceous of Kachchh, western India". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 193: 285-309.
- ; OSCHMANN, W.; JAITLY, A.K. Y SINGH, I.B. (1994): "Ecology and adaptive strategies of corals in unfavourable environments: examples from the Middle Jurassic of the Kachchh Basin, Western India". *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 194: 269-303.
- GALE, A.S. (1989): "A Milankovitch scale for Cenomanian time". *Terra Nova*, 1: 420-425.
- (1998): "Cyclostratigraphy". In P. DOYLE & M.R. BENNETT (Eds.): *Unlocking the stratigraphical record*: 195-220. J. Wiley & Sons, Chichester.
- GARCIA, J.P.; COURVILLE, P.; LAURIN, B. & THIERRY, J. (1989): "Dégradation différentielle et encroûtement des constructions à madréporaires du Callovien inférieur (Jurassique moyen) d'Etrochey (Côte-d'Or)". *Bulletin de la Société géologique de France*, 5: 1217-1225.
- GARCÍA-RAMOS, J.C.; VALENZUELA, M. Y SUÁREZ DE CENTI, C. (1992): *Rampa carbonatada del Jurásico de Asturias*. Reunión monográfica sobre Biosedimentación: 1-50. Dpto. Geología, Universidad de Oviedo.

- GÓMEZ, J.J. Y FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. (1994): "Condensation processes in shallow platforms". *Sedimentary Geology*, 92: 147-159.
- & GOY, A. (2000): "Definition and organization of limestone-marl cycles in the Toarcian of the Northern and East-Central part of the Iberian Subplate (Spain)". *GeoResearch Forum*, 6: 301-310.
- GONNIN, CH.; CARIOU, E. ET BRANGER, P. (1992): "Les facteurs de contrôle de la sédimentation au début du Jurassique moyen sur le seuil du Poitou et ses abords". *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 315: 853-859.
- ; ET - (1993): "Stratigraphie séquentielle des séries du Bajocien inférieur au Bathonien moyen su seuil du Poitou et de son versant aquitain (France)". *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 316: 209-215.
- GONZALEZ, R. (1996): "Response of shallow-marine carbonate facies to third-order and high frequency sea-level fluctuations: Hauptrogenstein Formation, northern Switzerland". *Sedimentary Geology*, 102: 111-130.
- GRACIANSKY, P.C. (1999): "Hierarchy of stratigraphic cycles: the influence of eustasy, subsidence and sedimentary supply". In R.B. ROCHA, C.M. SILVA, P.S. CAETANO & J.C. KULLBERG (Eds.): *Links between fossils assemblages and sedimentary cycles and sequences*: 5 p. Workshop European Paleontological Association, Lisboa.
- ; DARDEAU, G.; DUMONT, T.; JACQUIN, T.; MARCHAND, D.; MOUTERDE, R. Y VAIL, P.R. (1993): "Depositional sequence cycles, transgressive-regressive facies cycles, and extensional tectonics: example from the southern Subalpine Jurassic basin, France". *Bulletin de la Société géologique de France*, 164: 709-718.
- GRADSTEIN, F.M. & OGG, J. (1996): "A Phanerozoic time scale". *Episodes*, 19: 3-5.
- ; AGTERBERG, F.P.; OGG, J.G.; HARDENBOL, J.; VEEN, P. VAN; THIERRY, J. & HUANG, Z. (1994): "A Mesozoic time scale". *Journal of Geophysical Research*, 99: 24.051-24.074.
- ; SANDVIK, K.O. & MILTON, N.J. (1998) (Eds.): *Sequence stratigraphy - concepts and applications*. 1-437. Elsevier, Amsterdam.
- HALLAM, A. (1987): "Radiations and extinctions in relation to environmental change in the marine Lower Jurassic of northwest Europe". *Paleobiology*, 13: 152-168.
- (1988): "A reevaluation of Jurassic eustasy in the light of new data and the revised Exxon curve". *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, 42: 261-273.
- (1992): *Phanerozoic sea-level changes*: 1-266. Columbia University Press, New York.
- (1998): "Speciation patterns and trends in the fossil record". *Geobios*, 30: 921-930.
- & WIGNALL, P.B. (1999): "Mass extinctions and sea-level changes". *Earth-Science Reviews*, 48: 217-250.
- HANDFORD, CR. & LOUCKS, R.G. (1993): "Carbonate depositional sequences and systems tracts - Responses of carbonate platforms to relative sea-level changes". *American Association of Petroleum Geologists, Mémoire*, 57: 3-41.
- HANTZPERGUE, P. (1995): "Faunal trends and sea-level changes: biogeographic patterns of Kimmeridgian ammonites on the Western European Shelf". *Geologische Rundschau*, 84: 245-254.
- HAQ, B.U.; HARDENBOL, J. & VAIL, P.R. (1987): "Chronology of fluctuating sea-levels since the Triassic". *Science*, 235: 1156-1167.
- ; - & - (1988): "Mesozoic and Cenozoic Chronostratigraphy and Eustatic Cycles". *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, 42: 71-108.
- HOLLAND, S.M. (1995): "The stratigraphic distribution of fossils". *Paleobiology*, 21: 92-109.
- HOMEWOOD, P.W. (1996): "The carbonate feedback system: interaction between stratigraphic accommodation, ecological succession and the carbonate factory". *Bulletin de la Société géologique de France*, 167, 6: 701-715.
- ; GUILLOCHEAU, F.; ESCHARD, R. ET CROSS, T.A. (1992): "Corrélations haute résolution et stratigraphie génétique: une démarche intégrée". *Bulletin des Centres de Recherche et Exploration-Production Elf Aquitaine*, 16: 357-381.
- HOUSE, M.R. (1985): "A new approach to an absolute time scale from measurements of orbital cycles and sedimentary microrhythms". *Nature*, 316: 721-725.
- JABLONSKI, D. (1980): "Apparent versus real biotic effects of transgressions and regressions". *Paleobiology*, 6: 397-407.
- JACQUIN, T.; GARCÍA, J.P.; PONSOT, C; THIERRY, J. ET VAIL, P.R. (1992): "Séquences de dépôt et cycles régressif/transgressifs en domaine marin carbonaté: exemple du Dogger du Bassin de Paris". *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 315: 353-362.
- & VAIL, P.R. (1995): "Shelfal accommodation as a major control on carbonate platforms". *Bulletin de la Société géologique de France*, 166: 423-435.
- JAMES, N.P. (1983): "Depositional models for carbonate rocks". In A. PARKER Y B.W. SELLWOOD (Eds.): *Sediment Diagenesis*: 289-348. Reidel Publ. Company, Boston.
- JOHNSON, J.G. (1974): "Extinction of perched faunas". *Geology*, 2: 471-482.
- JOHNSON, A.L.A. & LENNON, CD. (1990): "Evolution of gryphaeate oysters in the mid-Jurassic of Western Europe". *Palaeontology*, 33: 453-485.
- JORAL, F.G. & GOY, A. (2000): "Stratigraphic distribution of Toarcian brachiopods from the Iberian Range (Spain) and its relation to depositional sequences". *GeoResearch Forum*, 6: 381-386.
- KAUFFMAN, E.G. (1986): "High-resolution event stratigraphy: regional and global Cretaceous bio-events". *Lecture Notes in Earth Sciences*, 8: 279-335.
- (1988): "Concepts and methods of high-resolution event stratigraphy". *Annual Review of Earth Planetary Sciences*, 16: 605-654.
- KIDWELL, S.M. (1986): "Models for fossil concentrations: paleobiology implications". *Paleobiology*, 12: 6-24.
- KRAUTTER, M. (1997): "Aspekte zur Paläökologie postpaläozoischer Kieselchwämme". *Profil*, 11: 199-324.
- (1998): "Ecology of siliceous sponges-Application to the environmental interpretation of the Upper Jurassic sponge facies (Oxfordian) from Spain". *Cuadernos de Geología Ibérica*, 24: 223-239.
- LAURIN, B.; GARCÍA, J.P.; MARCHAND, D. ET THIERRY, J. (1990): "Hiérarchisation et datation des discontinuités sédimentaires: démarches et limites dans le Jurassique moyen de la plate-forme bourguignonne". *Bulletin de la Société géologique de France*, 6: 975-983.
- LEINFELDER, R.R.; KRAUTTER, M.; LATERNSE, R.; NOSE, M.; SCHMID, D.U.; SCHWEIGERT, G.; WERNER, W.; KEUPP, H.; BRUGGER, H.; HERRMANN, R.; REHFELD-KIEFER, U.; SCHROEDER, J.H.; REINHOLD, C; KOCH, R.; ZEISS, A.; SCHWEIZER, V.; CHRISTMANN, H.; MENGES, G. & LUTERBACHER, H. (1994): "The origin of Jurassic reefs: current research developments and results". *Facies*, 31: 1-56.
- ; WERNER, W.; NOSE, M.; SCHMID, D.U. KRAUTTER, M.; LATERNSE, R.; TAKACS, M. Y HARTMANN, D. (1996): "Paleoecology, growth parameters and dynamics of coral, sponge and microbolite reefs from the Late Jurassic". *Göttinger Arbeiten Geologie und Paleontologie*, Sb2: 227-248.
- LEVINTON, J.S. (1982): *Marine ecology*. 1-526. Prentice-Hall, Inc., Englewood.
- MACCHIONI, F & CECCA, F. (2002): Biodiversity and biogeography of middle-late Liassic ammonoids: implications for the Early Toarcian mass extinction. *Geobios*, M.S. 24: 165-175.
- MACKINNEY, M.L. (1988): *Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach*. 1-348. Plenum Press, New York.
- MACLEOD, N. (1991): "Punctuated anagenesis and the importance of stratigraphy to paleobiology". *Paleobiology*, 17: 167-188.
- MALINKY, J.M. & HECKEL, P.H. (1998): "Paleoecology and taphonomy of faunal assemblages in Gray "Core" (offshore) Shales in Midcontinent Pennsylvanian cyclothems". *Palaos*, 13: 311-334.
- MARCHAND, D. & THIERRY, J. (1997): "Enregistrement des variations morphologiques et de la composition des peuplements d'ammonites durant le cycle régressif/transgressif de 2e ordre Bathonien inférieur-Oxfordien inférieur en Europe occidentale". *Bulletin de la Société géologique de France*, 168: 121-132.
- MARGALEF, R. (1977): *Ecología*. 1-951. Omega, Barcelona.
- MARTIRE, L. & PAVIA, G. (2000): "Taphonomic analysis of Bajocian ammonites from NW France (Normandy, Poiteau)". *GeoResearch Forum*, 6: 305-316.

- MATYJA, B.A. & WIERZBOWSKI, A. (2000): "Biological response of ammonites to changing environmental conditions: an example of Boreal Amboeceras invasions into Submediterranean Province during Late Oxfordian". *Acta Geologica Polonica*, 50: 45-54.
- MCGHEE, G.R.; BAYER, U. & SEILACHER, A. (1991): "Biological and evolutionary responses to transgressive-regressive cycles". In G. EINSELE, W. RICKEN Y A. SEILACHER (Eds.): *Cycles and event in Stratigraphy*: 696-708 Springer, Berlin.
- MCKERROW, W.S. (1978) (Ed.): *The ecology of fossils: an illustrated guide*. 1-384. Duckworth, London.
- MCKINNEY, M.L. & DRAKE, J.A. (1998) (Eds.): *Biodiversity dynamics: turnover of populations, taxa, and communities*. 1-528. Columbia University Press, New York.
- MCNAMARA, K.J. (1990): *Evolutionary trends*. 1-368. Belhaven Press, London.
- MCRROBERTS, C.A. & ABERHAN, M. (1997): "Marine diversity and sea-level changes: numerical tests for association using Early Jurassic bivalves". *Geologische Rundschau*, 86: 160-167.
- MELÉNDEZ, G.; AURELL, M.; FONTANA, B. Y LARDIÉS, D. (1990): "El tránsito Dogger-Malm en el sector nororiental de la Cordillera Ibérica: Análisis tafonómico y reconstrucción paleogeografía". En S. FERNÁNDEZ-LÓPEZ (Coord.): *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización*: 221-229. Dpto. Paleontología, Universidad Complutense, Madrid.
- ; BELLO, J.; DELVENE, G. Y PÉREZ-URRESTI, I. (1997): "El Jurásico Medio y Superior (Calloviense - Kimmeridgiense) en el sector de la Llanura de Arcos (Ariño-Oliete, Teruel). Análisis tafonómico y bioestratigrafía". *Cuadernos de Geología Ibérica*, 23: 269-300.
- MIALL, A.D. (1995): "Whither stratigraphy?" *Sedimentary Geology*, 100: 5-20.
- (1997): *The geology of stratigraphic sequences*. 1-433. Springer, Berlin.
- MIAL, D.M. & MIAL, C.E. (2001): "Sequence stratigraphy as a scientific enterprise: the evolution and persistence of conflicting paradigms". *Earth-Sciences Reviews*, 54: 321-348.
- MIGNOT, Y. (1993): "Un problème de paléobiologie chez les Ammonoïdes (Cephalopoda): croissance et miniaturisation en liaison avec les environnements". *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 124: 1-113.
- ; ELMI, S. & DOMMERGUES, J.L. (1993): "Croissance et miniaturisation de quelques Hildoceras (Cephalopoda) en liaison avec des environnements contraignants de la Tethys toarciense". *Geobios*, M.S. 15: 305-312.
- MILLER, W. (1986): "Paleoecology of benthic community replacement". *Lethaia*, 19: 225-231.
- MOLINA, J.M.; O'DOGHERTY, L.; SANDOVAL, J. & VERA, J.A. (1999): "Jurassic radiolarites in a Tethyan continental margin (Subbetic, southern Spain): palaeobathymetric and biostratigraphic considerations". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 150: 309-330.
- ; RUIZ-ORTIZ, P.A. Y VERA, J.A. (1987): "Capas de tormentas (tempestitas) en el Jurásico del Subbético Externo (Cordilleras Béticas)". *Acta Geológica Hispánica*, 21-22: 167-175.
- ; RUIZ-ORTIZ, P.A. & VERA, J.A. (1997): "Calcareous tempestites in pelagic facies (Jurassic, Betic Cordilleras, Southern Spain)". *Sedimentary Geology*, 109: 95-109.
- MONACO, P. (1995): "Hummocky cross-stratifications and trace fossils in the Middle Toarcian of some sequences of Umbria-Marche Apennines". *Geobios*, M.S. 17 (1994): 679-688.
- (1999): "Computer database as a tool to investigate taphonomy and events in carbonate platform environments". *Palaeopelagos*, Special Publication 2: 105-122.
- (2000): "Biological and physical agents of shell concentrations of Lithiotis facies enhanced by microstratigraphy and taphonomy, Early Jurassic, Trento Area (Northern Italy)". *GeoResearch Forum*, 6: 473-486.
- Y GIANNETI, A. (2001): "Stratigrafía tafonómica nel Giurassico inferiore dei Calcarì Grigi della piattaforma di Trento". *Atti Ticinesi di Scienze della Terra*, 42: 175-209.
- & MORETTINI, E. (2001): "Marl-limestone rhythmite and event beds in the Toarcian-Aalenian 'Calcarì e mame a Posidonia' Unit of Fiuminata (Pioraco, Central Apennines)". *Bollettino del Servizio Geologico d'Italia*, 116: 31-52.
- MOUSTERDE, R.; SADKI, D.; CHEVALLIER, T. & FERRY, S. (1989): "Sea level changes and ammonite turnovers in the Bajocian of the Vocontian Trough (SE France)". *2e Congrès français de Sédimentologie, Lyon*: 48-50.
- MUTO, T. & STEEL, R.J. (2000): "The accommodation concept in sequence stratigraphy: some dimensional problems and possible redefinition". *Sedimentary Geology*, 130: 1-10.
- NORRIS, M.S. & HALLAM, A. (1995): "Facies variations across the Middle-Upper Jurassic boundary in Western Europe and the relationship to sea-level changes". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 116: 189-245.
- ODIN, G.S.; GALBRUN, B. & RENARD, M. (1995): "Physico-chemical tools in Jurassic stratigraphy". *Geobios*, M.S. 17 (1994): 507-518.
- ODUM, E.P. (1971): *Fundamentals of ecology*. 1-574. W.B. Saunders Co., Philadelphia.
- OLIVIER, N.; HANTZPERGUE, P.; GAILLARD, C.; PITTET, B.; LEINFELDER, R.R.; SCHMID, D. & WERNER, W. (2003): "Microbialite morphology, structure and growth: a model of the Upper Jurassic reefs of the Chay Peninsula (Western France)". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 193: 383-404.
- OLÓRIZ, F.; REOLID, M. & RODRÍGUEZ-TOVAR, F.J. (2002): "Fossil assemblages, lithofacies, taphofacies and interpreting depositional dynamics in the epicontinental Oxfordian of the Prebetic Zone, Betic Cordillera, southern Spain". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 185: 53-75.
- & RODRÍGUEZ-TOVAR, F.J. (2002): "Trace-fossils and minor discontinuities in a marl limestone rhythmite, Lower-Middle Kimmeridgian, southern Spain". *Geobios*, 35: 581-593.
- OSCHMANN, W. (1995): "Black shales models: an actualistic approach". *Europal*, 8: 26-35.
- ; SCHMIDT-RÖHL, A.; RÖHL, H.J. & HERBIN, J.P. (1999): "Toarcian and Kimmeridgian black shale environments and faunas: a comparison". In R.B. ROCHA, C.M. SILVA, P.S. CAETANO & J.C. KULLBERG (Eds.): *Links between fossils assemblages and sedimentary cycles and sequences*: 79-83. Workshop European Paleontological Association, Lisboa.
- PALFY, J.; MORTENSEN, J.K. & SMITH, P.L. (2000): "Bajocian and Bathonian radiometric ages and boundary estimates within a revised Jurassic numeric time scale". In A. GÁLACZ (Ed.): *Bajocian-Bathonian Working Groups Meeting*: 29-30. Bolay Kollegium, Budapest.
- PAVIA, J. & MARTIRE, L. (1997): "The importance of taphonomic studies on biochronology: examples from the European Middle Jurassic". *Cuadernos de Geología Ibérica*, 23: 153-181.
- PETERS, S.E. & BORK, K.B. (1999): "Species-abundance models: an ecological approach to inferring paleoenvironment and resolving paleoecological change in the Waldron Shale (Silurian)". *Palaios*, 14: 234-245.
- PHILIP, J. (2003): "Peri-Tethyan neritic carbonate areas: distribution through time and driving factors". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 196: 19-37.
- RAMAJO, J. Y AURELL, M. (1997): "Análisis sedimentológico de las discontinuidades y depósitos asociados del Calloviense superior-Oxfordiense medio en la Cordillera Ibérica Noroccidental". *Cuadernos de Geología Ibérica*, 22: 213-236.
- Y MELÉNDEZ, G. (1996): "El límite Calloviense-Oxfordiense en Ricla (Zaragoza). Análisis sedimentológico y tafonómico de una sucesión condensada rica en ammonioideos". In G. MELÉNDEZ HEVIA, M.F. BLASCO SANCHO Y I. PÉREZ URRESTI (Eds.): *Comunicaciones de la II Reunión de Tafonomía y Fosilización*: 337-346. Institución "Fernando el Católico", Zaragoza.
- RAVENNE, C. (2002): "Sequence stratigraphy evolution since 1970". *Comptes Rendues Palaeovol*, 1: 415-438.
- REBOULET, S. (1995): "L'évolution des ammonites du Valanginien-Hauteriviens inférieur du Bassin Vocontien et de la Plate-forme Provençale (sud-est de la France): relations avec la stratigraphie séquentielle et implications biostratigraphiques". *Documentes du Laboratoire de Géologie, Université de Lyon*, 137: 1-371.
- RIOLT, M.; DUGUE, O.; DU CHENE, J.; PONSOT, C.; FILY, G.; MORÓN, J.M. Y VAIL, P.R. (1991): "Outcrop Sequence stratigraphy of the Anglo-Paris Basin Middle to Upper Jurassic (Normandy, Maine, Dorset)". *Bulletin des Centres de Recherche et Exploration-Production Elf Aquitaine*, 15: 101-194.
- ROBLES, S.; PUJALTE, V. Y VALLES, J.C. (1989): "Sistemas sedimentarios del Jurásico de la parte occidental de la cuenca Vasco-Cantábrica". *Cuadernos de Geología Ibérica*, 13: 185-198.

- RÖHL, H.J.; SCHMID-RÖHL, A. Y OSCHMANN, W. (1999): "The controlling factors of the Posidonia shale (Lower Toarcian) depositional environment: sedimentological and palaeoecological results". In R.B. ROCHA, C.M. SILVA, P.S. CAETANO Y J.C. KULLBERG (Eds.): *Links between fossils assemblages and sedimentary cycles and sequences*: 94-97. Workshop European Paleontological Association, Lisboa.
- ROLLINS., H.B.; CAROTHERS, M. & DONAHUE, J. (1979): "Transgression, regression and fossil community succession". *Lethaia*, 12: 89-104.
- ROUSSELLE, B. (1997): "Partition stratigraphique des faciès et des volumes de dépôt en domaine de plate-forme carbonatée: exemples dans l'Aalénien du Sud-Est de la France". *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 143:1-225.
- SAGEMAN, B.B. (1992): "Paleoecology - A cure for sequence syndrome?". *Palaïos*, 7: 485-486.
- ; KAUFFMAN, E.G.; HARRIES, P.J. & ELDER, W.P. (1997): "Cenomanian/Turonian bioevents and ecostratigraphy in the Western Interior basin: contrasting scales of local, regional, and global events". In C.E. BRETT & G.C. BAIRD (Eds.): *Paleontological events. Stratigraphic, ecological and evolutionary implications*: 520-570. Columbia University Press, New York.
- SANDEVAL, J.; O'DOGHERTY, L. & GUEX, J. (2001): "Evolutionary rates of Jurassic ammonites in relation to sea-level fluctuations". *Palaïos*, 16:311-335.
- SARG, J.F. (1988): "Carbonate sequence stratigraphy". *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, 42:155-181.
- SCHENCK, H.G. (1940): "Applied paleontology". *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists*, 24: 1752-1778.
- SCHMID, D.U.; LEINFELDER, R.R. & NOSE, M. (2001): "Growth dynamics and ecology of Upper Jurassic mounds, with comparisons to Mid-Palaeozoic mounds". *Sedimentary Geology*, 145: 343-376.
- SCHMID-RÖHL, A.; RÖHL, H.J.; OSCHMANN, W.; FRIMMEL, A. & SCHWARK, L. (2002): "Palaeoenvironmental reconstruction of Lower Toarcian epicontinental black shales (Posidonia Shale, SW Germany): global versus regional control". *Geobios*, 35: 13-20.
- SCHWARZACHER, W. (2000): "Repetitions and cycles in stratigraphy". *Earth-Science Reviews*, 50: 51-75.
- SEILACHER, A. (1967): "Bathymetry of trace fossils". *Marine Geology*, 5:413-428.
- (1992): "Dynamic taphonomy: the process-related view of fossil-lagerstätten". In S.R. FERNÁNDEZ LÓPEZ (Coord.): *Conferencias de la reunión de tafonomía y fosilización*: 109-125. Editorial Complutense, Madrid.
- & AIGNER, T. (1991): "Storm deposition and the bed, facies and basin scale: the geological perspective". In G. EINSELE, W. RICKEN & A. SEILACHER (Eds.): *Cycles and event in Stratigraphy*: 249-267. Springer, Berlin.
- ; MATYJA, B.A. & WIERZBOWSKI, A. (1985): "Oyster beds: morphological response to changing substrate conditions". In U. BAYER & A. SEILACHER (Eds.): *Sedimentary and Evolutionary cycles*: 421-453. Springer-Verlag, Berlin.
- SKELTON, P. (1993) (Ed.): *Evolution. A biological and Paleontological approach*. 1-1063. Addison-Wesley Publishing Company y Open University, Wokingham.
- SPEYER, S.E. & BRETT, C.E. (1988): "Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63: 225-262.
- & - (1991): "Taphonomic controls: Background and episodic processes in fossil assemblage preservation". In P.A. ALLISON & D.E.G. BRIGGS (Eds.): *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*: 502-546. Plenum Press, New York.
- STAFF, G.M. & POWELL, E.N. (1990): "Taphonomic signature and the imprint of taphonomic history; discriminating between taphofacies in the inner continental shelf and a microtidal inlet". In W. MILLER (Ed.): *Paleocommunity temporal dynamics; the long term development of multispecies assemblages*: 370-390. Paleontological Society, Knoxville, Tennessee.
- STRASSER, A.; PITTET, B.; HILLGÄRTNER, H. & PASQUIER, J.B. (1999): "Depositional sequences in shallow carbonate-dominated sedimentary systems: concepts for a high-resolution analysis". *Sedimentary Geology*, 128: 201-221.
- TAYLOR, P.D. & WILSON, M.A. (2002): "Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities". *Earth-Science Reviews*, 62: 1-103.
- TAYLOR, S.P. & SELLWOOD, B.W. (2002): "The context of lowstand events in the Kimmeridgian (Late Jurassic) sequence stratigraphic evolution of the Wessex-Weald Basin, Southern England". *Sedimentary Geology*, 151:89-106.
- TIEDEMANN, R.; SARTHEIN, M. & SHACKLETON, N.J. (1994): "Astronomical timescale for the Pliocene Atlantic d18O and dust flux records of Ocean Drilling Program site 659". *Paleoceanography*, 9: 619-638.
- UNDERHILL, J.R. & PARTINGTON, M.A. (1993): "Jurassic thermal doming and deflation in the North Sea: implications of the sequence stratigraphic evidence". In J.R. PARKER (Ed.): *Petroleum Geology of Northwest Europe*: 337-345. The Geological Society, London.
- VAIL, P.R.; AUDEMARD, F.; BOWMAN, S.A.; EISNER, P.N. & PÉREZ-CRUZ, C. (1991): "The stratigraphic signatures of tectonics, eustasy and sedimentology - an overview". In G. EINSELE, W. RICKEN & A. SEILACHER (Eds.): *Cycles and event in Stratigraphy*: 617-659. Springer, Berlin.
- ; COLIN, J.P.; CHENE, R.J. DU; KUCHLY, J.; MEDIAVILLA, F. & TRIFILIEFF, V. (1987): "La stratigraphie séquentielle et son application aux corrélations chronostratigraphiques dans le Jurassique du bassin de Paris". *Bulletin de la Société géologique de France* (8), 3, 7: 1301-1321.
- ; MITCHUM, R.M., JR. & THOMPSON, S., III. (1987): "Global cycles of relative changes sea-level". *American Association of Petroleum Geologists, Mémoire* 26: 83-97.
- ; -; TODD, R.G.; WIDMIER, J.M.; THOMPSON, S.; SANGREE, J.B.; BUBB, J.N. & HATLELID, W.G. (1977): "Seismic stratigraphy and global changes of sea level". *American Association of Petroleum Geologists, Memoire* 26: 49-212.
- VALENZUELA, M.; GARCÍA-RAMOS, J.C. Y SUAREZ DE CENTI, C. (1989): "La sedimentación en una rampa carbonatada dominada por tempestades, ensayos de correlación de ciclos y eventos en la ritmita margo-calcárea del Jurásico de Asturias". *Cuadernos de Geología Ibérica*, 13:217-235.
- VAN DER ZWAN, C.J. (2002): "The impact of Milankovitch-scale climatic forcing on sediment supply". *Sedimentary Geology*, 147: 271-294.
- VAN LOON, A.J. (2000): "The stolen sequence". *Earth-Science Reviews*, 52: 237-244.
- VAN WAGONER, J.C., POSAMENTIER, H.W., MITCHUM, R.M., VAIL, P.R., SARG, J.F., LOUITT, T.S. & HARDENBOL, J. (1988): "An overview of the fundamentals of sequence stratigraphy and key definitions". *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, 42: 39-45.
- VECSEY, A. & DURINGER, P. (2003): "Sequence stratigraphy of Middle Triassic carbonates and terrigenous deposits (Muschelkalk and Lower Keuper) in the SW Germanic Basin: maximum flooding versus maximum depth in intracratonic basins". *Sedimentary Geology*, 160: 81-105.
- VERA TORRES, J.A. (1994): *Estratigrafía. Principios y métodos*. Editorial Rueda, Madrid: 1-806.
- VERA, J.A. & MOLINA, J.M. (1998): "Shallowing-upward cycles in pelagic troughs (Upper Jurassic, Subbetic, Southern Spain)". *Sedimentary Geology*, 119:103-121.
- WESTROP, S.R. (1986): "Taphonomic versus ecologic controls on taxonomic relative abundance patterns in tempestites". *Lethaia*, 19:123-132.
- WIGNALL, P.W. (1994): *Black shales. Oxford Monographs on Geology and Geophysics*, 30: 1-127.
- & NEWTON, R. (2001): "Black shales on the basin margin: a model based on examples from the Upper Jurassic of the Boulonnais, northern France". *Sedimentary Geology*, 144: 335-356.
- WILGUS, C.K.; HASTINGS, B.S.; KENDALL, C.G. ST.C.; POSAMENTIER, H.W.; ROSS, C.A. & VAN WAGONER, J.C. (1988) (Eds.): "Sea-level changes - an integrated approach". *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, 42: 1-407.
- WILSON, J.L. (1975): *Carbonate facies in Geologic History*. 1-471. Springer, Berlin.
- WILSON, M.A. & PALMER, T.J. (1992): "Hardgrounds and hardground faunas". *University of Wales, Aberystwyth, Institute of Earth Studies Publications*, 9: 1-131.
- WRIGHT, V.P. & BURCHETTE, T.P. (1996): "Shallow-water carbonate environments". In H.G. READING (Ed.): *Sedimentary Environments: processes, facies and stratigraphy*: 325-394. Blackwell, Oxford.
- ZACHOS, J.C.; FLOWER, B.P. & PAUL, H. (1997): "Orbitally placed climate oscillations across the Oligocene/Miocene boundary". *Nature*, 388: 567-570.