

*Dispersión biogeográfica y tafonómica de ammonoideos filoceratinos hacia la Cuenca Ibérica durante el Jurásico Medio*

Biogeographic and taphonomic dispersal of Phylloceratid ammonoids towards the Iberian Basin during the Middle Jurassic

Sixto FERNÁNDEZ-LÓPEZ<sup>1</sup> y Guillermo MELÉNDEZ<sup>2</sup>

**RESUMEN**

Los Phylloceratina (Filoceratáceos y Litoceratáceos) representan menos del 1% de los ammonoideos en las asociaciones registradas del Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica. Sin embargo, su presencia es relativamente constante en los materiales del Bajociense superior y del Calloviense inferior/medio. Estos dos episodios de dispersión de filoceratinos hacia la Cuenca Ibérica representan cambios en su comportamiento paleoecológico y tafonómico debido a cambios relativos del nivel del mar durante el Jurásico Medio. El aumento relativo del nivel del mar durante el Bajociense superior favoreció la dispersión biogeográfica de algunas especies y la llegada ocasional de filoceratáceos inmigrantes. Algunos individuos juveniles de *Phylloceras* y *Adabofoloceras* llegaron a la Cuenca Ibérica, pero no hay evidencias de que encontraran condiciones favorables para su desarrollo, y representan individuos miodémicos. En cambio, los filoceratinos de las asociaciones registradas en los materiales del Calloviense inferior/medio corresponden en su mayoría a individuos adultos. El descenso relativo del nivel del mar durante el Calloviense inferior/medio, asociado al incremento en la homogeneidad del relieve del fondo de la Cuenca Ibérica, aumentó la accesibilidad de las conchas de ammonoideos por deriva necroplanctónica y favoreció la concentración de restos de filoceratinos adémicos procedentes de otras áreas marinas más abiertas u oceánicas.

---

<sup>1</sup> Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas (UCM) e Instituto de Geología Económica (UCM-CSIC). 28040 Madrid (España).

<sup>2</sup> Area de Paleontología, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza. 50009 Zaragoza (España).

## ABSTRACT

Phylloceratid ammonoids (Phyllocerataceae and Lytocerataceae) in the Middle Jurassic of the Iberian Chain represent less than 1% of the whole spectra of ammonoidea. Their presence is, however, remarkably constant in two intervals, at the upper Bajocian and at the lower/middle Callovian boundary. These two separate episodes of dispersal for representatives of Phylloceratina towards the Iberian Basin are regarded to represent meaningful changes in their palaeoecological and taphonomical behavior, as a consequence of regional sea-level changes during the Middle Jurassic. A relative sea-level rise during the upper Bajocian favored the biogeographic dispersal of some species and the occasional arrival of immigrant filocerataceans. Some juvenile individuals of *Phylloceras* and *Adabofoloceras* reached the Iberian Basin, though no evidence that they could develop and evolve there can be found, so they are rather regarded as miademic individuals. On the other hand, phylloceratid associations recorded at the lower/middle Callovian boundary, mainly formed by adult, polyspecific assemblages, had a very different origin, resulting from a relative sea-level fall and to a general homogenization of the shelf bottom, which led to an increase of the accessibility of ammonite shells by nekroplanktonic drift, hence favoring the concentration of ademic individuals from more open to oceanic marine areas.

**Palabras clave:** Ammonoideos. Paleobiogeografía. Paleoecología. Tafonomía. Cambios regionales del nivel del mar. Bajociense. Calloviense. Cordillera Ibérica.

**Key words:** Ammonoids. Palaeobiogeography. Palaeoecology. Taphonomy. Regional sea-level changes. Bajocian. Callovian. Iberian Range. Middle Jurassic.

## INTRODUCCIÓN

Tradicionalmente se ha considerado que los ammonoideos del suborden Phylloceratina carecen de registro paleontológico en los materiales del Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica (NEUMAYR, 1885 *vide* DEREIMS 1898; HAUG, 1908; BATALLER, 1922; ELMI, 1985; SEQUEIROS, 1987; THIERRY & WILDE, 1990). Sin embargo hay restos de filoceratinos en la Cordillera Ibérica y su presencia es relativamente constante en determinados intervalos estratigráficos del Jurásico Medio. Las conchas de estos ammonoideos, considerados como característicos de ambientes marinos abiertos u oceánicos, tienen mayor frecuencia y persistencia geográfica en los materiales del Bajociense superior y del tránsito Calloviense inferior/medio. El objetivo principal del presente trabajo es mostrar que la distribución de los filoceratinos en la Cuenca Ibérica durante estos dos episodios estuvo condicionada por cambios relativos del nivel del mar que favorecieron su dispersión biogeográfica y tafonómica.

## DISTRIBUCIÓN DE LOS FILOCERATINOS DEL JURÁSICO MEDIO DE LA CORDILLERA IBÉRICA

Varios autores han identificado representantes de las superfamilias *Phyllocerataceae* y *Lytocerataceae* en el Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica. Han sido encontrados más de ochenta ejemplares de Filoceratinos, en materiales aalenienenses, bajocienses, bathonienses y callovienses de dieciséis localidades (Fig. 1), aunque este número de ejemplares sólo representa menos del 1% de los ammonoideos en las asociaciones registradas.

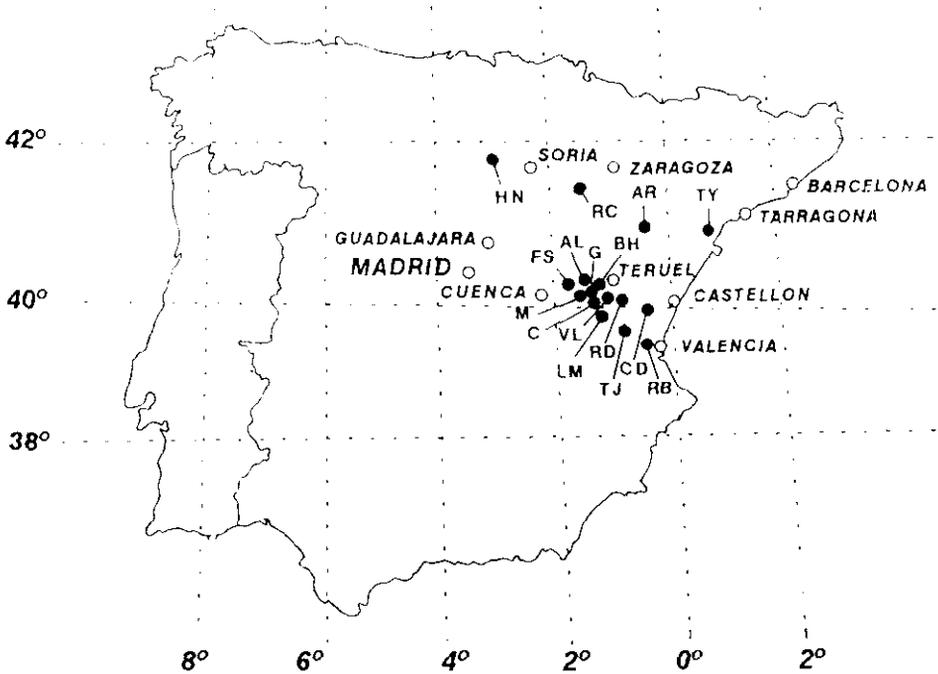


Figura 1.—Situación geográfica de las localidades mencionadas en el texto (AL= Albarracín, AR= Ariño, BH= Embalse San Blas, C= Barranco La Canaleja, CD= Caudiel, FS= Frías de Albarracín, G= Rambla La Gotera, HN= Hontoria, LM= La Olmeda, M= Moscardón, RB= Ribarroja, RC= Riela, RD= Riodeva, TJ= Tuéjar, TY= Tivenys, VL= Villel).

Figure 1.—Geographical location of the referred localities (AL= Albarracín, AR= Ariño, BH= San Blas dam, C= La Canaleja cliff, CD= Caudiel, FS= Frías de Albarracín, G= Rambla La Gotera, HN= Hontoria, LM= La Olmeda, M= Moscardón, RB= Ribarroja, RC= Riela, RD= Riodeva, TJ= Tuéjar, TY= Tivenys, VL= Villel).

Se ha mencionado la presencia de *Phylloceras* en los materiales del Bajociense inferior de Villel (Biozonas *Sauzei* y *Humphriesianum*, HINKELBEIN, 1975),

en los materiales del Bajociense superior de Tivenys (Biozonas Niortense y Garantiana, FALLOT & BLANCHET, 1923; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1983; FERNÁNDEZ-LÓPEZ & MOUTERDE, 1985), Hontoria (WESTERMANN, 1955), Ricla (MENSINK, 1966), Tuéjar, Riodeva y Albarracín (Biozonas Niortense y Garantiana, HINKELBEIN, 1975), Ribarroja y Rambla La Gotera (Biozona Niortense, FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1980), así como en los materiales callovienses de Frías de Albarracín (RIBA ARDERIU, 1959), Tuéjar, Riodeva, Villel (HINKELBEIN, 1975) y Ricla (SEQUEIROS & CARIU, 1985). Varios ejemplares callovienses de *Phylloceras kudernatschi* (HAUER) han podido ser determinados (Lám. 1, Fig. 1). Los ejemplares callovienses suelen ser de talla grande y algunos tienen un diámetro superior a 15 cm. Sin embargo, la mayoría de los ejemplares bajocienses son de tamaño milimétrico, sin suturas conservadas, y no se puede excluir la posibilidad de que correspondan al género *Adabofoloceras*.

Se ha identificado varios *Adabofoloceras* del Bajociense inferior en La Olmeda y en el Barranco La Canaleja (Lám. 1, Fig. 2, Biozona Humphriesianum, FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1985c). Los representantes de este género son relativamente frecuentes en el Bajociense superior de Tivenys, Ribarroja y del Barranco La Canaleja (Lám. 1, Fig. 3, Biozonas Niortense y Garantiana, FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1980, 1983, 1985c).

En los materiales del Bajociense superior de Albarracín (Biozona Niortense, HINKELBEIN, 1975) y Ricla (Biozona Garantiana, FERNÁNDEZ-LÓPEZ & AURELL, 1988) han sido encontrados algunos representantes de *Calliphylloceras*. Sin embargo, los *Calliphylloceras* son más frecuentes y constantes en los materiales callovienses, a juzgar por el número de ejemplares obtenidos en la región de Ariño (MARIN & TOULOUSE, 1972), en Tuéjar, Riodeva y Villel (HINKELBEIN, 1975), en Moscardón y Frías de Albarracín (FERNÁNDEZ-LÓPEZ *et al.*, 1978). La especie *C. disputabile* (ZITTEL) es probablemente la que está representada por un mayor número de ejemplares callovienses (Lám. 1, Fig. 4).

Se ha mencionado varios *Holcophylloceras* en el Bajociense inferior de Albarracín (Biozona Sauzei, HINKELBEIN, 1975), y en el Bajociense superior de Tivenys y Ricla (Lám. 2, Figs. 2 y 3, Biozona Garantiana, FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1983; FERNÁNDEZ-LÓPEZ & MOUTERDE, 1985, FERNÁNDEZ-LÓPEZ & AURELL, 1988). Sin embargo, los representantes de este género son más frecuentes en los materiales del tránsito Calloviense inferior/medio. Han sido identificados en la región de Ariño (MARIN & TOULOUSE, 1972), en Tuéjar y Villel (HINKELBEIN, 1975), en Caudiel, Moscardón y Frías de Albarracín (Lám. 2, Fig. 5, FERNÁNDEZ-LÓPEZ *et al.*, 1978; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1985a).

Los *Ptychophylloceras* son muy escasos, aunque han sido identificados en el Bajociense superior de Villel y Ribarroja (Biozona Garantiana, HINKELBEIN, 1975, y Biozona Niortense, FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1980), así como en el Calloviense de Tuéjar y Villel (HINKELBEIN, 1975). En Moscardón hemos encontrado un ejemplar calloviense (Lám. 2, Fig. 1).

Ningún representante del género *Sowerbyceras* ha sido identificado hasta ahora en los materiales del Dogger de la Cordillera Ibérica. Los ejemplares encontrados en facies de oolitos ferruginosos junto a otros ammonites del Jurásico Medio y del Jurásico superior, por ejemplo en Tuéjar y Moscardón, forman parte de asociaciones condensadas que contienen elementos reelaborados del Calloviense y elementos resedimentados del Oxfordiense (HINKELBEIN, 1975; SEQUEIROS *et al.*, 1985; MELÉNDEZ, 1989), y deben ser oxfordienses.

Se han encontrado varios ejemplares adultos de *Lytoceras* en los materiales del Bajociense inferior en Ribarroja (Biozona Humphriesianum, FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1980), del Bajociense superior en San Blas (Biozona Niortense, FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1985c), del Bathoniense inferior en Ricla (FERNÁNDEZ-LÓPEZ & AURELL, 1988) y del Calloviense en Riodeva, Villel, Moscardón, Frías de Albarraçín y Ricla (HINKELBEIN, 1975;

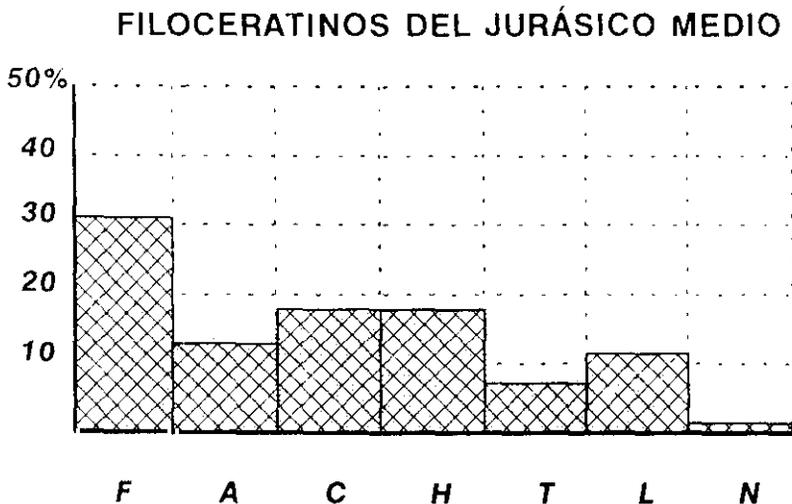


Figura 2.—Frecuencias relativas a nivel genérico de los ammonoideos filoceratinos encontrados en materiales del Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica (F= Phylloceras, A= Adabofolloceras, C= Calliphylloceras, H= Holcophylloceras, T= Ptychophylloceras, L= Lytoceras, N= Nannolytoceras).

Figure 2.—Relative frequencies, at a generic level, of Phylloceratid ammonoids recorded from the Middle Jurassic of the Iberian Chain (F= Phylloceras, A= Adabofolloceras, C= Calliphylloceras, H= Holcophylloceras, T= Ptychophylloceras, L= Lytoceras, N= Nannolytoceras).

FERNÁNDEZ-LÓPEZ *et al.*, 1978; SEQUEIROS & CARIOU, 1985). Hemos encontrado un ejemplar de *Nannolytoceras cf. polyhelictum* (BOECKH) en el Bajociense superior de San Blas (Lám. 2, Fig. 4, Biozona Parkinsoni, FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1985c).

Entre los filoceratinos del Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica, los filoceratáceos (88%) son más frecuentes que los litoceratáceos (12%). En orden decreciente de frecuencia a nivel genérico (Fig. 2), se encuentran representantes de *Phylloceras* (30,8%), *Calliphylloceras* (17,9%), *Holcophylloceras* (17,9%), *Adabofoloceras* (12,8%), *Lytoceras* (11,6%) *Ptychophylloceras* (7,7%), y *Nannolytoceras* (1,3%).

Aunque son escasos y representan menos del 1% de los ammonioideos en las asociaciones registradas del Jurásico medio, los filoceratinos presentan sus máximos valores de frecuencia en los materiales del tránsito Calloviense inferior/medio (51,3%) y en los del Bajociense superior (37,2%; Biozona Niortense, Biohorizonte Baculata, y Biozona Garantiana). Estos dos intervalos estratigráficos del Jurásico Medio (Fig. 3) son también los que presentan mayor abundancia de ammonites en la Cordillera Ibérica. Es posible que la ausencia virtual de filoceratinos del Bathoniense superior y del Calloviense superior se deba a la escasez del registro fósil y del registro estratigráfico de estos dos intervalos en la Cordillera Ibérica. Sin embargo, la ausencia virtual de filoceratinos en los materiales del Aalenense medio y superior y del Bathoniense medio está contrastada con muestreos que sobrepasan el millar de ejemplares.

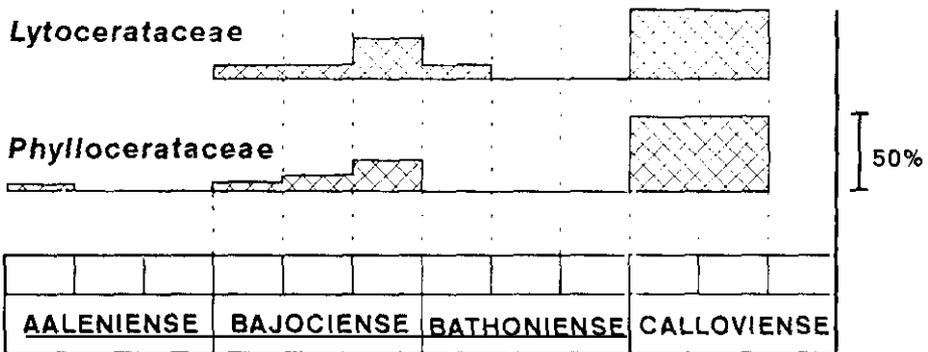


Figura 3.—Frecuencias relativas de Filoceratáceos y Litoceratáceos encontrados en la Cordillera Ibérica respecto a los pisos del Jurásico Medio.

Figure 3.—Relative frequencies of Phyllocerataceae and Lytocerataceae from the Iberian Chain in Middle Jurassic stages.

Entre los filoceratinos del Bajociense superior, con valores decreciente de frecuencia a nivel genérico (Fig. 4), se encuentran representantes de *Phylloceras*

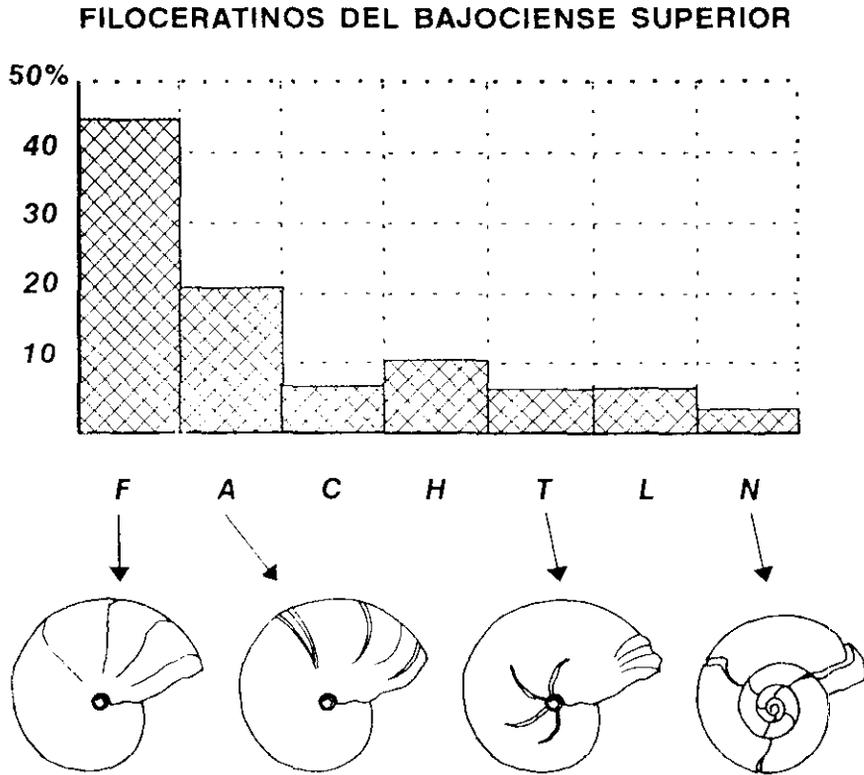


Figura 4.— Frecuencias relativas a nivel genérico de los ammonoideos filoceratinos encontrados en materiales del Bajociense superior.

Figure. 4.—Relative frequencies, at a generic level, of *Phylloceratid* ammonoids from upper Bajocian of the Iberian Chain.

s.l. (44,8%), *Adabofoloceras* (20,7%), *Holcophylloceras* (10,3%), *Calliphylloceras* (6,9%), *Ptychophylloceras* (6,9%) *Lytoceras* (6,9%) y *Nannolytoceras* (3,5%). En el Calloviense inferior/medio (Fig. 5) se encuentran representantes de *Calliphylloceras* (30%), *Holcophylloceras* (25%), *Phylloceras* (22,5%), *Lytoceras* (12,5%) y *Ptychophylloceras* (10%). Los filoceratinos presentan menor diversidad y mayor equitabilidad a nivel genérico en el Calloviense inferior/medio que en el Bajociense superior. Los filoceratáceos provistos de constricciones o pseudoconstricciones acusadas (*Holcophylloceras* y *Calliphylloceras*) también son más frecuentes en el Calloviense inferior/medio que en el Bajociense superior.

### FILOCERATINOS DEL CALLOVIENSE INFERIOR/MEDIO

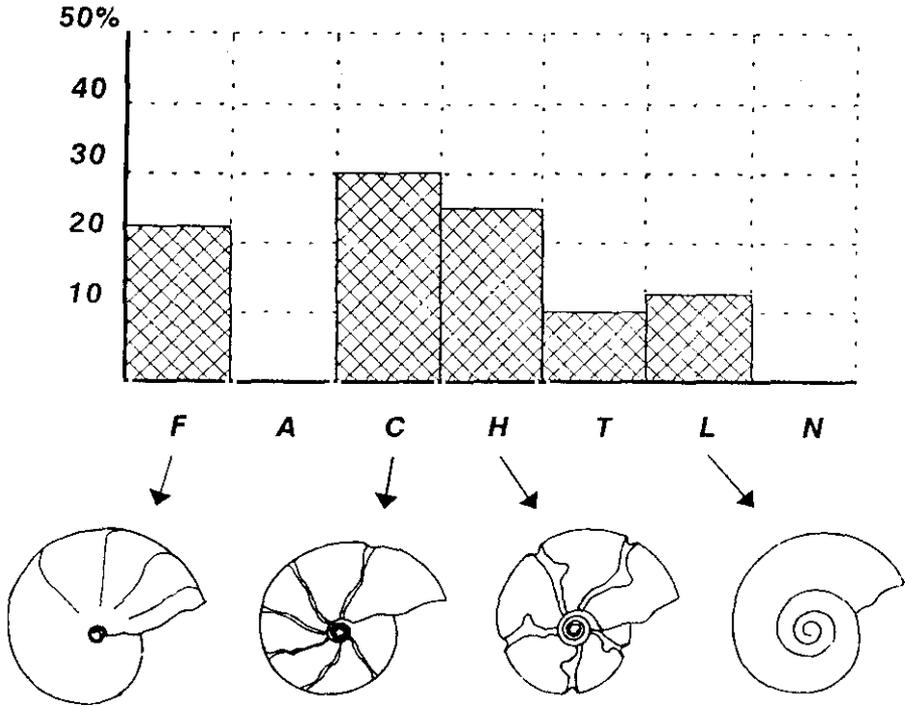


Figura 5.—Frecuencias relativas a nivel genérico de los ammonoideos filoceratinos encontrados en materiales del Calloviense inferior/medio.

Figure 5.—Relative frequencies, at a generic level, of *Phylloceratid* ammonoids from lower to middle Callovian of the Iberian Chain.

### OBSERVACIONES PALEOECOLÓGICAS Y PALEOBIOGEOGRÁFICAS SOBRE LOS FILOCERATINOS

Numerosos autores han destacado las diferencias paleoecológicas y paleobiogeográficas que debieron tener los filoceratinos (Filoceratáceos y Litoceratáceos) respecto al resto de los ammonoideos. Los Filoceratinos o Ammonoideos leiostracos son considerados como característicos de aguas marinas profundas u oceánicas, en contraposición a los Ammonitinos o Ammonoideos traquiostracos característicos de hábitats marinos menos profundos (ARKELL *et al.* 1957). Los datos que han llevado a estas conclusiones son de distintos tipos: morfología funcional, comportamiento evolutivo, distribución paleogeográfica y análisis de facies.

La forma geométrica de la concha, su estructura, el mayor espesor de los tabiques, la mayor complejidad de las suturas septales y el menor diámetro relativo de los anillos conectivos del sifón de los filoceratinos representan diferencias significativas respecto a otros ammonoideos, que son indicativas de una mayor capacidad para habitar ambientes de aguas profundas. Los ammonites adultos debieron tener mayor resistencia a la presión hidrostática que los juveniles, y se ha sugerido que pudieron descender a profundidades de varios cientos de metros. La resistencia a la implosión de las conchas de los ammonites no sobrepasaría los 400-500 m de profundidad. Sólo algunos filoceratinos podrían haber alcanzado profundidades superiores a 1000 m. Entre los filoceratinos, las formas con constricciones suelen tener también tabiques y sifones menos resistentes a la presión hidrostática, por lo que han sido consideradas como características de hábitats relativamente menos profundos que los de las formas sin constricciones (WARD & WESTERMANN 1985; HEWITT & WESTERMANN, 1987; WESTERMANN, 1990).

Teniendo en cuenta las tasas de aparición y extinción de taxones y el rango temporal medio de los diferentes géneros de ammonoideos, parece ser que los cambios ambientales ocurridos durante el Jurásico y Cretácico, y más concretamente las oscilaciones eustáticas, afectaron en menor grado a los filoceratinos que a los ammonitinos. La mayor longevidad específica y genérica de los Filoceratinos también ha sido interpretada en favor del carácter más oceánico de este grupo taxonómico (WARD & SIGNOR, 1983).

Las conchas de filoceratinos son abundantes, tanto en número de ejemplares como de especies, en muchos depósitos formados en ambientes pelágicos del Tethys, pero son muy escasas o están ausentes en los depósitos epicontinentales. Esta distribución restringida a unas limitadas condiciones paleogeográficas ha sido utilizada como argumento en contra del transporte a grandes distancias por deriva necroplanctónica de las conchas de ammonoideos (HALLAM, 1975) y como evidencia a favor de un control ecológico más que de un verdadero provincialismo (GECZY, 1967; ZIEGLER, 1967). La presencia de filoceratáceos (*Phylloceras*, *Calliphyloceras* y *Holcophylloceras*) en el Dominio Boreal durante el Jurásico Medio también es indicativa de que este grupo taxonómico llegó a ser cosmopolita (IMLAY, 1962, 1964, 1973, 1982; POULTON, 1982; POULTON *et al.*, 1992). Por otra parte, algunos Alocolytoceratinae toarcienses y aalenienses son más frecuentes en las cuencas sedimentarias del noroeste de Europa y debieron estar adaptados a hábitats menos profundos (ZIEGLER, 1981). También se ha indicado que algunos individuos de *Calliphyloceras* invadieron áreas del noroeste de Europa durante los episodios de expansión de su máxima diversidad (por ejemplo, durante el Toarciense y el Calloviense;

GALACZ, 1980). Por tanto, Los Filoceratinos, y en particular los Filoceratáceos, debieron ocupar principalmente, pero no exclusivamente, el Tethys y tuvieron preferencia por los hábitats marinos abiertos y oceánicos (JOLY, 1976; GALACZ, 1990; ENAY, 1980; TINTANT *et al.*, 1982; PAVIA, 1983; CARIOU *et al.*, 1985; THIERRY, 1988a, 1988b; ELM1, 1990; CECCA, 1992; MARCHAND, 1992).

A partir del estudio de las litofacies y biofacies en que se encuentran, la proporción de filoceratinos respecto al resto de los ammonoideos ha sido correlacionada en varias cuencas sedimentarias con la profundidad oceánica. Los valores obtenidos varían desde menos del 10% de filoceratinos en algunos hábitats interpretados como neríticos hasta casi el 100% de filoceratinos en los hábitats oceánicos (GECZY, 1967, 1984). Las conchas de filoceratinos fueron acumuladas y conservadas preferentemente en los depósitos de aguas profundas: sexto piso batimétrico (300-500 m) de ZIEGLER (1967) y zona infrabatial de SCOTT (1940). No obstante, aunque generalmente se encuentran en sedimentos de áreas profundas con escasos organismos bentónicos, los sedimentos ricos en bentos del borde de la plataforma de los mares epicontinentales también pueden presentar una alta proporción (>25%) de filoceratinos (GEYER, 1971). Por otra parte hay que tener en cuenta que la distribución actual de las conchas ha podido estar condicionada no sólo por la dispersión de los individuos vivos (dispersión biogeográfica) sino también por la deriva necroplañctónica (dispersión tafonómica; TINTANT, 1984; CALLOMON, 1985; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1985c; FERNÁNDEZ-LÓPEZ & MOUTERDE, 1985; WESTERMANN, 1990; ENAY, 1993).

## **OBSERVACIONES TAFONÓMICAS SOBRE LOS FILOCERATINOS DEL JURÁSICO MEDIO DE LA CORDILLERA IBÉRICA**

Los restos de filoceratinos del Bajociense superior (Biozona Niortense, Biohorizonte Baculata, y Biozona Garantiana) presentan otras diferencias significativas respecto a los del Calloviense inferior/medio, desde el punto de vista tafonómico y paleoecológico. Los ejemplares del Bajociense superior suelen ser de pequeño tamaño (D=10-30 mm, a excepción de un ejemplar de *Lytoceras* que sobrepasa los 300 mm). Corresponden a individuos jóvenes o no-adultos, sin señales de miniaturización (cf. MIGNOT, 1993). Son elementos resedimentados o acumulados, que no suelen presentar señales de colonización por epizoarios. Forman parte de asociaciones registradas de ammonites con baja riqueza taxonómica a nivel específico, y baja equitabilidad, constituidas por poblaciones tafónicas de tipo 1 (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1985c, 1987, 1994) que se carac-

terizan por el predominio de restos de individuos juveniles y la presencia de dimorfos homólogos (macroconchas y microconchas). Por ejemplo, entre los representantes de *Spiroceras*, *Bajocisphinctes*, *Lissoceras* y *Trimarginia*, que debieron colonizar la Cuenca Ibérica al final del Biocrón Subfurcatum y cuyos elementos representan organismos eudémicos durante el Biocrón Garantiana, localmente llegan a predominar los restos de individuos juveniles junto a macroconchas y microconchas de la misma especie.

En cambio, los filoceratinos del tránsito Calloviense inferior/medio suelen ser de mayor tamaño (D=50-300 mm). Corresponden a individuos adultos o a fragmoconos incompletos de individuos no-juveniles. Son elementos resedimentados o reelaborados, que suelen presentar señales de colonización interna y/o externa en ambos flancos de las conchas. Los epizoarios más frecuentes son serpúlidos y briozoarios. Se encuentran en asociaciones registradas de ammonites con mayor riqueza taxonómica a nivel específico, así como de mayor equitabilidad, que las del Bajociense superior. Las poblaciones tafónicas de ammonites son de tipo 3 ó 2 que se caracterizan por el predominio de individuos adultos y la ausencia de individuos jóvenes.

Desde el punto de vista tafonómico también es significativo el grado de persistencia geográfica que muestran los filoceratinos a nivel genérico (P). Los valores de este índice pueden ser estimados por la proporción entre el número de localidades de cada subpiso con representantes del género y el número total de localidades del mismo subpiso con representantes del suborden Phylloceratina. De las dieciséis localidades de la Cordillera Ibérica donde se han encontrado restos de filoceratinos, 10 localidades corresponden al Bajociense superior y 8 al Calloviense inferior/medio. Los filoceratinos de mayor frecuencia relativa (F=44,8%) y de mayor persistencia geográfica (P=70%) en los materiales del Bajociense superior son los representantes del género *Phylloceras* s.l. (Fig. 6), seguidos por los *Adabofoloceras* (F=20,7%, P=50%). Entre los filoceratinos del Calloviense inferior/medio predominan los representantes de *Calliphyloceras* (F=30%, P=75%) y *Holcophylloceras* (F=25%, P=75%) que tienen menor frecuencia relativa pero mayor persistencia geográfica que los *Phylloceras* bajocienses. Los filoceratinos más frecuentes y de mayor persistencia geográfica en el Calloviense inferior/medio son los filoceratáceos provistos de constricciones acusadas (*Holcophylloceras* y *Calliphyloceras*). Por el contrario, los filoceratáceos provistos de constricciones acusadas son muy escasos y fortuitos en el Bajociense superior.

Las facies marinas carbonáticas del Bajociense superior y las del Calloviense inferior/medio de la Cuenca Ibérica también corresponden a dos tipos muy diferentes entre sí, aunque en ambas son abundantes los restos de ammonoideos.

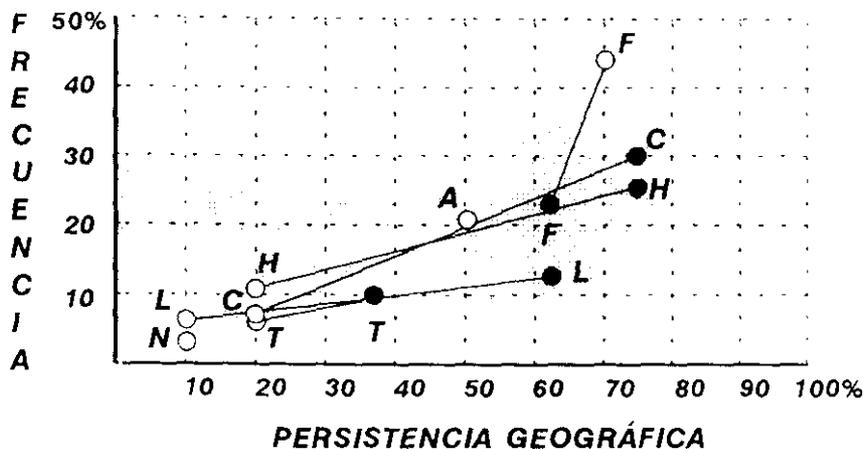


Figura 6.—Valores relativos de frecuencia y persistencia geográfica de los distintos géneros de ammonoideos filoceratinos del Bajociense superior (círculos blancos) y del Calloviense inferior medio (círculos negros).

Figure 6.—Relative values of frequencies and geographic persistence, at a generic level, of *Phylloceratid* ammonoids from upper Bajocian (white dots) and from lower to middle Callovian (black dots).

Los restos de filoceratinos del Bajociense superior están asociados a facies transgresivas y a secuencias de profundización, formadas en condiciones de baja turbulencia hidráulica en las que se desarrollaron secciones expandidas, que corresponden a ambientes submareales relativamente profundos (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1983, 1985c, 1987; FERNÁNDEZ-LÓPEZ & GÓMEZ, 1991). Por el contrario, los restos de filoceratinos callovienses están asociados a facies regresivas y a secuencias de somerización, formadas en condiciones de alta turbulencia hidráulica en las que se desarrollaron secciones condensadas, que corresponden a ambientes submareales muy someros de una plataforma marina de relieve extremadamente homogéneo y localmente expuesta a condiciones subaéreas (cf. GEYER *et al.*, 1974; GÓMEZ, 1979; GÓMEZ & GOY, 1979; BENKE, 1981; MENSINK & MERTMANN, 1984; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1985b; WILDE, 1988; AURELL, 1990; AURELL & MELÉNDEZ, 1990; MELÉNDEZ *et al.* 1990; GÓMEZ & FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1992; AURELL *et al.*, 1994; FERNÁNDEZ-LÓPEZ & MELÉNDEZ, 1994).

## INTERPRETACIÓN DE LOS FILOCERATINOS DEL JURÁSICO MEDIO DE LA CORDILLERA IBÉRICA

La aparición de restos de filoceratinos en el Bajociense superior y en el tránsito Calloviense inferior/medio de la Cuenca Ibérica asociada a una mayor abundancia de ammonites no representa dos eventos evolutivos regionales sino dos cambios ambientales a escala regional que determinaron el incremento en el potencial tafonómico de la cuenca respecto a los restos de ammonoideos. Durante estos dos episodios se produjo e importó una proporción de conchas de filoceratinos mayor que durante el resto del Jurásico Medio. La dispersión biogeográfica y/o tafonómica de estos ammonoideos hacia la Cuenca Ibérica ocurrió en dos condiciones batimétricas extremas: ambientes transgresivos más profundos durante el Bajociense superior (Biocrón Garantiana) y ambientes

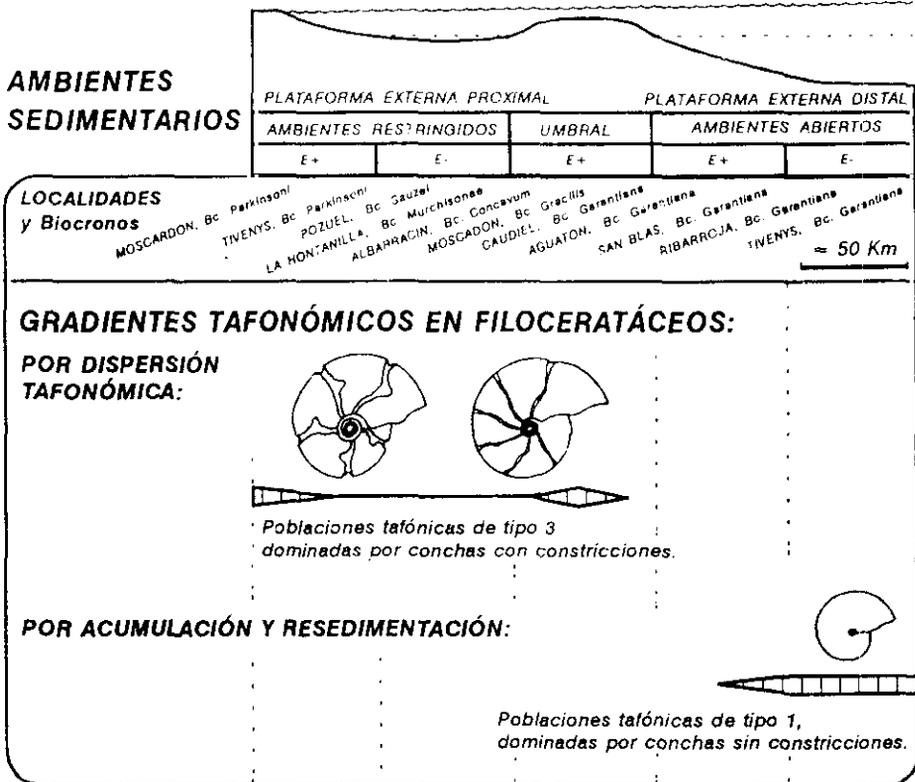


Figura 7. --Gradientes tafonómicos en filoceratáceos de la Cuenca Ibérica, por dispersión tafonómica o por acumulación tafonómica y resedimentación, durante el Jurásico Medio.

Figure 7.—Taphonomic gradients in Middle Jurassic Phyllocerataceae of the Iberian Basin, by taphonomic dispersal and by taphonomic accumulation and resedimentation.

regresivos muy someros durante el tránsito Calloviense inferior/medio. La mayor homogeneidad del relieve del fondo marino durante este segundo episodio también debió favorecer la accesibilidad y la dispersión tafonómica de los elementos derivados.

Para que las conchas de filoceratinos callovienses pudieran ser colonizadas durante la fase bioestratinómica y después de la pérdida de partes blandas, tuvieron que estar sometidas a necrocinesis. La escasez o la ausencia de restos de individuos jóvenes en las asociaciones registradas de ammonoideos callovienses, el predominio de conchas de talla grande y el sesgo negativo en la distribución de frecuencias de tamaño de los representantes de cada género, debieron ser el resultado de la mayor capacidad de deriva necroplañctónica de las conchas más grandes (cf. CHAMBERLAIN *et al.*, 1982; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1983, 1987, 1990). Durante este episodio, los filoceratáceos con acusadas pseudoconstricciones o constricciones (*Calliphyloceras* y *Holcophyloceras*), característicos de hábitats menos profundos, debieron tener menor probabilidad de inundación y mayor capacidad de deriva que las formas sin constricciones de hábitats más profundos (*Phylloceras* y *Adabofoloceras*). El descenso relativo del nivel del mar durante el Calloviense inferior/medio, asociado al incremento en la homogeneidad de la plataforma ibérica, favoreció la accesibilidad de las conchas por deriva necroplañctónica y aumentó la concentración de conchas resedimentadas o reelaboradas de filoceratinos adémicos, procedentes de otras áreas marinas más abiertas u oceánicas (Fig.7).

En cambio, en el caso de los filoceratáceos bajocienses, el predominio de conchas acumuladas o resedimentadas y la presencia de individuos jóvenes o no-adultos de pequeño tamaño son criterios en contra de la posibilidad de que las conchas hayan llegado hasta el lugar de enterramiento por transporte o por deriva necroplañctónica desde otras áreas alejadas. Entre los filoceratáceos del Bajociense superior dominan y tienen mayor persistencia geográfica las formas poco ornamentadas o sin constricciones (*Phylloceras* y *Adabofoloceras*) respecto a las formas provistas de constricciones o pseudoconstricciones acusadas (*Holcophyloceras* y *Calliphyloceras*). Algunos individuos juveniles de *Phylloceras* y *Adabofoloceras* debieron inmigrar en la Cuenca Ibérica, aunque no hay evidencias de que encontraran condiciones favorables para su desarrollo, y representan filoceratinos miódémicos durante el Biocrón Garantiana. La Cuenca Ibérica debió actuar durante el Bajociense superior como una vía de migración para los filoceratáceos, y para algunos ammonites adaptados a ambientes menos profundos, entre las áreas occidentales del Tethys y el Proto-Atlántico o los mares epicontinentales del noroeste de Europa (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1985c). Sin embargo, los escasos restos bajocienses de litoceratáceos

adultos probablemente representan organismos adémicos o paradémicos en esta cuenca sedimentaria.

No hay evidencias de que esta vía de migración epicontinental (intracratónica) a través de la Cuenca Ibérica durante el Bajociense superior pudiera actuar durante otros episodios del Jurásico Medio. La ausencia o la extrema escasez de filoceratinos en el resto de los materiales del Jurásico Medio también es indicativo de que las condiciones ambientales de esta cuenca durante el Aalenense, Bajociense inferior y Bathoniense fueron intermedias entre las del Bajociense superior y las del Calloviense inferior/medio. En estas condiciones intermedias, con profundidades menores que durante el Bajociense superior y/o por la mayor irregularidad del fondo marino estructuralmente más diferenciado que durante el Calloviense inferior/medio, la cuenca no pudo actuar como vía de migración para los filoceratáceos e incluso se dificultó la dispersión tafonómica de filoceratinos (Fig. 7). Estas situaciones ambientales intermedias entre las del Bajociense superior y las del Calloviense inferior/medio, en las cuales se alcanzaron valores menores en el potencial tafonómico respecto a los ammonoideos, no representan episodios de emigración o de mayor destrucción tafonómica de filoceratinos, sino episodios de menor comunicación de la Cuenca Ibérica con otros ambientes marinos abiertos u oceánicos.

Si se tienen en cuenta otros datos tafonómicos y paleoecológicos de las asociaciones registradas, la frecuencia relativa y la persistencia geográfica de los restos de filoceratinos (Filoceratáceos y Litoceratáceos) pueden servir como índices para detectar algunos cambios relativos del nivel del mar en otras áreas epicontinentales próximas al Tethys. Sin embargo, en la medida en que la distribución de los restos de filoceratinos, y probablemente también la de otros ammonoideos, estuvo tafonómica y ecológicamente condicionada por los cambios relativos del nivel del mar cabe esperar que los distintos intervalos temporales representados por estos grupos taxonómicos en las distintas cuencas epicontinentales del Tethys occidental sean tan diacrónicos como lo fueron las condiciones batimétricas regionales.

## CONCLUSIONES

Durante el Jurásico Medio, el potencial tafonómico de la Cuenca Ibérica respecto a los restos de ammonoideos alcanzó los valores máximos en dos episodios de condiciones paleobatimétricas extremas: ambientes transgresivos más profundos durante el Bajociense superior (Biozona Niortense, Biohorizonte Baculata, y Biozona Garantiana) y ambientes regresivos muy someros durante el tránsito Calloviense inferior/medio. Durante estos dos episodios fue producida

e importada una proporción de conchas de filoceratinos mayor que durante el resto del Jurásico Medio.

El aumento relativo del nivel del mar durante el Bajociense superior, y en especial durante el Biocrón Garantiana, favoreció la dispersión biogeográfica de algunas especies y la llegada de ammonoideos inmigrantes. En esta etapa de máxima profundización de la cuenca durante el Jurásico Medio, algunos individuos juveniles de *Phylloceras* y *Adabofoloceras* debieron alcanzar la Cuenca Ibérica, pero no hay evidencias de que encontraran condiciones favorables para su desarrollo, y representan filoceratinos miodémicos. En cambio, durante el Calloviense inferior/medio, el descenso relativo del nivel del mar asociado al incremento en la homogeneidad de la plataforma ibérica aumentó la accesibilidad de las conchas de filoceratinos por deriva necroplanctónica (en particular de *Calliphylloceras* y *Holcophylloceras*) y favoreció la concentración de restos de individuos adémicos procedentes de otras áreas marinas más abiertas u oceánicas. Los escasos restos de litoceratáceos adultos, registrados en materiales de estos dos intervalos estratigráficos, probablemente representan organismos adémicos o paradémicos.

El predominio de ambientes submareales muy someros o intermareales durante el Calloviense inferior/medio impidió la dispersión biogeográfica de ammonoideos hacia la Cuenca Ibérica. Sin embargo, estos ambientes favorecieron la dispersión tafonómica por deriva necroplanctónica de las conchas y determinaron un aumento en la concentración de restos de individuos adémicos procedentes de otros ambientes marinos más profundos u oceánicos.

Los máximos descensos relativos del nivel del mar pudieron favorecer la dispersión tafonómica de los restos de ammonoideos hacia las plataformas epicontinentales e incrementar la abundancia, la riqueza y la equitabilidad de las asociaciones registradas.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores desean dedicar el presente trabajo al Profesor Bermudo MELÉNDEZ, director de sus tesis doctorales, por el apoyo científico y humano que recibieron durante su etapa de formación profesional e investigadora. Este trabajo es una contribución al proyecto PB92-0011 (DGICYT) y ha sido parcialmente financiado por la Sección de Paleontología del Instituto de Estudios Turolenses (CSIC).

Recibido el día 10 de Marzo de 1994

Aceptado el 6 de mayo de 1994

## BIBLIOGRAFÍA

- ARKELL, W.J.; KUMMEL, E. & WRIGHT, C.W. (1957): «Mesozoic Ammonoidea». In: R.C. MOORE (ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology*, (L), Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea. The Geological Society of America y The University of Kansas Press, Lawrence, Kansas: L80-L437.
- AURELL, M. (1990): *El Jurásico superior en la Cordillera Ibérica Central (provincias de Zaragoza y Teruel). Análisis de cuenca*. Tesis Doctoral, Depto. Geología, Serv. Public. Univ. de Zaragoza: 1-389.
- AURELL, M.; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & MELÉNDEZ, G. (1994): «The Middle-Upper Jurassic oolitic ironstone level in the Iberian Range (Spain). Eustatic implications». *Geobios*, en prensa.
- AURELL, M. & MELÉNDEZ, G. (1990): «Upper Jurassic of the Northeastern Iberian Chain (E. Spain); a synthesis». *Seminarios de Paleontología Univ. Zaragoza (SEPAZ)*, 2: 5-33.
- BATALIFR, J.R. (1922): «El Jurásico de la Provincia de Tarragona». *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales*, (Geol.), 29: 5-113. Madrid.
- BENKE, K. (1981): «Die Dogger/Malm-Wende in den NW-Keltiberischen Ketten (Spanien) und angrenzenden Gebieten - Sedimentologie, Stratigraphie und Paläogeographie». *Facies*, 4: 95-164.
- CALLOMON, J.H. (1985): «The evolution of the Jurassic ammonite family Cardioceratidae». *Special Papers in Palaeontology*, 33: 49-90.
- CARIOU, E.; CONTINI, D.; DOMMERGUES, J.L.; ENAY, R.; GEYSSANT, J.R.; MANGOLD, Ch. & THIERRY, J. (1985): «Biogéographie des Ammonites et évolution structurale de la Téthys au cours du Jurassique». *Bulletin de la Société Géologique de France*, 1: 679-697.
- CECCA, F. (1992): «Ammonite habitats in the Early Thitonian of Western Tethys». *Lethaia*, 25: 257-267.
- CHAMBERLAIN, J.A.; WARD, P.D. & WEAVER, J.S. (1982): «Post-mortem ascent of *Nautilus* shells: implications for cephalopod paleobiogeography». *Paleobiology*, 7: 495-509.
- DEREIMS, A. (1898): «Recherches géologiques dans le Sud de l'Aragon». Thèse Univ. Paris. *Annales Hébert*, 2: 1-199.
- ELMI, S. (1985): «Influence des haut-fonds sur la composition des peuplements et sur la dispersion des ammonites». In: *Géodynamique des seuils et des hauts-fonds*. *Bulletin de la Section des Sciences, Ministère de l'éducation nationale*, 9: 217-228.
- (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 Sciences de Paris*, **317**: 115-121.
- FALLOT, P. & BLANCHET, F. (1923): «Observations sur la faune des terrains Jurassiques de la région de Cardó et de Tortosa (Province de Tarragonne)». *Treballs de la Institució Catalana d'Historia Natural*, **6** (1921-1922): 73-264.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. (1980): «Estudio bioestratigráfico (Ammonoidea) de materiales aalenenses en Ribarroja (Valencia)». *Estudios Geológicos*, **35** (1979): 415-423 (1983): «La biozona Garantiana (Bajociense, Jurásico medio) en la región de Tivenys-Sierra de Cardó (Tarragona)». *Estudios Geológicos*, **38** (1982): 75-93.
- (1985a): «Criterios elementales de reelaboración tafonómica en ammonites de la Cordillera Ibérica». *Acta Geológica Hispánica*, **19** (1984): 105-116.
- (1985b): «Séquences sédimentaires et séquences taphonomiques». *Strata*, **2**: 116-121.
- (1985c): *El Bajociense en la Cordillera Ibérica*. Departamento de Paleontología, Univ. Complutense Madrid: 1-850.
- (1987): «Necrocinesis y colonización posmortal en *Bajocisphinctes* (Ammonoidea) de la Cuenca Ibérica. Implicaciones palcoecológicas y paleobatimétricas». *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, (Geol.), **82**: 151-184.
- (1990): «El significado de la autoctonía/aloctonía tafonómica». In: S. FERNÁNDEZ-LÓPEZ (coord.): *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fossilización*. Depto. Paleontología, Univ. Madrid: 115-124.
- (1994): «Taphonomic et interprétation des paléoenvironnements». *Geobios*, en prensa.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & AURELL, M. (1988): «El Bajociense y Bathoniense de Ricla (Zaragoza). Características bioestratigráficas y sedimentológicas». *Ciencias de la Tierra*, Geología, **11**: 251-264.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & GÓMEZ, J.J. (1991): «Condensación: significado y aplicaciones al análisis de cuencas». *Estudios Geológicos*, **47**: 169-181.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & MELÉNDEZ, G. (1994): «Taphonomic gradients in Middle Jurassic ammonites of the Iberian Range (Spain)». *Geobios*, en prensa
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S.; MELÉNDEZ, G. & SUÁREZ VEGA, L.C. (1978): «El Dogger y Malm en Moscardón (Teruel)». *Grupo Español de Mesozoico, Guía de excursiones: Jurásico Cordillera Ibérica*, VI: 1-20.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & MOUTERDE, R. (1985): «Le Toarcien, l'Aalénien et le Bajocien dans le secteur de Tivenys: nouvelles données biostratigraphiques». *Strata*, **2**: 71-82.

- GALACZ, A. (1980): «Bajocian and Bathonian Ammonites of Gyenespuszta Bakony Mts., Hungary». *Geologica Hungarica*, **39**: 1-228.
- (1990): «New collection of successive ammonite faunas from the Bajocian of Mombasa (Kenya, East Africa)». *Memorie descrittive della Carta Geologica d'Italia*, **40**: 199-204.
- GECZY, B. (1967): «Ammonoïdes jurassiques de Csernye, Montagne Bakony, Hongrie». *Geologica Hungarica*, **35**: 1-414.
- (1984): «Provincialism of Jurassic Ammonites; examples from Hungarian faunas». *Acta Geologica Hungarica*, **27**: 379-389.
- GEYER, O.F. (1971): «Zur paläobathymetrischen Zuverlässigkeit von Ammonoïdeen-Faunen-Spektren». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **10**: 265-272.
- GEYER, O.F.; BEHME, H. & HINKELBEIN, K. (1974): «Die Grenzoölithen im Jura von Ostspanien». *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **145**: 17-57.
- GÓMEZ, J.J. (1979): «El Jurásico superior en facies carbonatadas del sector levantino de la Cordillera Ibérica». *Seminarios de Estratigrafía* (serie monografías), **4**: 1-683.
- GÓMEZ, J.J. & FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. (1992): «Secciones condensadas y máximos transgresivos. Una relación equívoca». *Geogaceta*, **11**: 130-137.
- GÓMEZ, J.J. & GOY, A. (1979): «Las unidades litoestratigráficas del Jurásico medio y superior en facies carbonatadas del Sector Levantino de la Cordillera Ibérica». *Estudios Geológicos*, **35**: 569-598.
- HALLAM, A. (1975): *Jurassic environments*. Cambridge University Press: 1-269.
- HAUG, E. (1908-1911): *Traité de Géologie*. A. Colin, París: 1-2024.
- HEWITT, R.A. & WESTERMANN, G.E.G. (1987): «Function of complexly fluted septa in ammonoid shells. II. Septal evolution and conclusions». *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **174**: 135-169.
- HINKELBEIN, K. (1975): «Stratigraphie und Fazies im Mitteljura der zentralen Iberischen Ketten». *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **145**: 17-57.
- IMLAY, R.W. (1962): «Late Bajocian Ammonites from the Cook Inlet Region, Alaska». *Geological Survey Professional Paper*, **418-A**: 1-14.
- (1964): «Middle Bajocian Ammonites from the Cook Inlet Region, Alaska». *Geological Survey Professional Paper*, **418-B**: 1-61.
- (1973): «Middle Jurassic (Bajocian) Ammonites from Eastern Oregon». *Geological Survey Professional Paper*, **756**: 1-100.
- (1982): «Late Bajocian Ammonites from Southern Alaska». *Geological Survey Professional Paper*, **1189**: 1-19.

- JOLY, B. (1976): «Les Phylloceratidae malgaches au Jurassique. Generalités sur les Phylloceratidae et quelques Juraphyllitidae». *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté de Sciences de Lyon*, **67**: 1-471.
- MARCHAND, D. (1992): «Ammonites et paléoprofondeur: les faits, les interprétations». *Paleovox*, **1**: 51-68.
- MARIN, Ph. & TOULOUSE, D. (1972): «Le Jurassique moyen et supérieur du Nord de la province de Teruel (Espagne): un exemple du passage Dogger-Malm dans la région d'Ariño-Oliete». *Estudios Geológicos*, **28**: 111-118.
- MELÉNDEZ, G. (1989): *El Oxfordiense en el sector central de la Cordillera Ibérica (Provincias de Zaragoza y Teruel)*. Instituto Fernando el Católico e Instituto de Estudios Turolenses, Zaragoza-Teruel: 1-418.
- MELÉNDEZ, G.; AURELL, M.; FONTANA, B. & LARDIÉS, D. (1990): «El tránsito Dogger-Malm en el sector nororiental de la Cordillera Ibérica: análisis tafonómico y reconstrucción paleogeográfica». In: S. FERNÁNDEZ-LÓPEZ (coord.): *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización*. Depto. Paleontología, Univ. Madrid: 221-229.
- MENSINK, H. (1966): «Stratigraphie und Paläogeographie des marinen Jura in den nordwestlichen Iberischen Ketten (Spanien)». *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch*, **44**: 55-102.
- MENSINK, H. & MERTMANN, D. (1984): «Regressionen-Transgressionen während des unter-Callovium in den nordwestlichen Keltiberischen Ketten, Spanien». *Zeitschrift der deutschen Geologischen Gesellschaft*, **135**: 37-44.
- 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.
- PAVIA, G. (1983): «Il genere *Ptychophylloceras* SPATH, 1927 (Ammonoidea, Phyllocerataceae) nel Baiociano sudeuropeo. *Atti della Accademia Nazionale dei Lincei*, **17**: 1-31.
- POULTON, T.P. (1982): «Paleogeographic and tectonic implications of the Lower and Middle Jurassic facies patterns in northern Yukon Territory and adjacent Northwest Territories». In: A.F. EMBRY & H.R. BALKWILL (eds.): *Arctic Geology and Geophysics. Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoire*, **8**: 13-27.
- POULTON, T.P.; DETTERMAN, R.L.; HALL, R.L.; JONES, D.L.; PETERSON, J.A.; SMITH, P.; TAYLOR, D.G.; TIPPER, H.W. & WESTERMANN, G.E.G. (1992): «Western Canada and United States». In: G.E.G. WESTERMANN (ed.): *The Jurassic of the Circum-Pacific*. Cambridge University Press: 29-92.
- RIBAARDERIU, O. (1959): «Estudio geológico de la Sierra de Albarracín». *Monografías del Instituto «Lucas Mallada»*, **16**: 1-283.
- SCOTT, G. (1940): «Paleoecological factors controlling distribution and mode of life of Cretaceous ammonoids in Texas». *Journal of Paleontology*, **14**: 1164-1203.

- SEQUEIROS, L. (1987): «Índices de semejanza faunística en Paleogeografía: Aplicación al Calloviense inferior de España». *Paleontología i Evolució*, **20** (1986): 311-315.
- SEQUEIROS, L. & CARIOU, E. (1985): «Síntesis bioestratigráfica del Calloviense de Riela (Zaragoza, Cordillera Ibérica)». *Estudios Geológicos*, **40** (1984): 411-419.
- SEQUEIROS, L.; CARIOU, E. & MELÉNDEZ, G. (1985): «Algunos ammonoideos del Calloviense superior de Aguilón (Zaragoza, Cordillera Ibérica)». *Estudios Geológicos*, **40** (1984): 399-410.
- THIERRY, J. (1988a): «Provincialisme et/ou écologie des ammonites du Callovien en France». In: J. WIEDMANN & J. KULLMANN (eds.): *Cephalopods Present and Past*. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart: 387-402.
- (1988b): «Structure and palaeogeography of the Western Tethys during the Jurassic: tests based on ammonite palaeobiogeography». In: M.G. AUDLEY-CHARLES & A. HALLAM (eds.): *Gondwana and Tethys. Geological Society Special Publication*, **37**: 225-234.
- THIERRY, J. & WILDE, S. (1990): «Bathonian-Callovian (Middle Jurassic) ammonite faunas of the North-West Iberian Ranges: biostratigraphy and palaeobiogeography». *Cuadernos de Geología Ibérica*, **14**: 143-156.
- TINTANT, H. (1984): «Autochtonie ou allochtonie chez les Céphalopodes». *Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon*, **7** (1982):257-271
- TINTANT, H.; MARCHAND, D. & MOUTERDE, R. (1982): «Relations entre les milieux marins et l'évolution des Ammonoïdés: les radiations adaptatives du Lias». *Bulletin de la Société Géologique de France*, **5-6**: 951-961.
- WARD, P.D. & SIGNOR III, P.W. (1983): «Evolutionary tempo in Jurassic and Cretaceous ammonites». *Paleobiology*, **9**: 183-198.
- WARD, P.D. & WESTERMANN, G.E.G. (1985): «Cephalopod Paleocology». *University of Tennessee Studies in Geology*, **13**: 215-229.
- WESTERMANN, G. (1955): «Biostratigraphische Untersuchungen im Jura südlich der Sierra de la Demanda (Nord Spanien)». *Geologisches Jahrbuch*, **70**: 519-534.
- (1990): «New developments in ecology of Jurassic-Cretaceous ammonoids». In: G. PALLINI, F. CECCA, S. CRESTA & M. SANTANTONIO (eds.): *Fossili, Evoluzione, Ambiente*. Atti II Convegno Pergola: 459-478.
- WILDE, S. (1988): «Das Bathonium und Callovium der nordwest-iberischen Ketten (Jura, Spanien)». *Bochumer Geologische und Geotechnische Arbeiten*, **31**: 1-217.
- ZIEGLER, B. (1967): «Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura». *Geologische Rundschau*, **56**: 439-464.
- (1981): «Ammonoid biostratigraphy and provincialism: Jurassic-Old World». In: M.R. HOUSE & J.R. SENIOR (eds. 1980): *The Ammonoidea*. Academic Press, London, 433-457.

