

ASOCIACIONES DE BRAQUIÓPODOS DEL OXFORDIENSE MEDIO-KIMMERIDGIENSE INFERIOR EN LA ZONA PREBÉTICA (SURESTE DE ESPAÑA): RELACIÓN CON LAS LITOFACIES Y EL GRADIENTE PROXIMAL-DISTAL DE LA PLATAFORMA

Matías REOLID

Departamento Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. Campus Fuentenueva, 18071-Granada, España. E-mail: mreolid@ugr.es
Institutt for Geologi, Det Matematisk-Naturvitenskapelige Fakultet, Universitetet i Oslo, Postboks 1047, Blindern N-0316 Oslo, Noruega.
E-mail: m.r.prez@geo.uio.no

Reolid, M. 2005. Asociaciones de braquiópodos del Oxfordiense medio-Kimmeridgiense inferior en la Zona Prebética (Sureste de España): Relación con las litofacies y el gradiente proximal-distal de la plataforma. [Middle Oxfordian-lowermost Kimmeridgian brachiopods assemblages from the Prebetic Zone (Southern Spain): relation to the lithofacies and the proximal-distal gradient in the platform.] *Revista Española de Paleontología*, **20** (1), 21-36. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

The middle Oxfordian (Transversarium Zone) to lowermost Kimmeridgian (Planula p.p. Zone) benthic macroinvertebrates assemblages from the Prebetic Zone, are analyzed with special attention in the brachiopods. The analysis is centred in the taxonomic composition of benthic macroinvertebrates assemblages and diversity. A taphonomic analysis of registered brachiopods has been made. These analysis have allowed to determine the relation between the taxonomic composition of brachiopod assemblages, the proximal-distal gradient and the lithofacies. Some genera of brachiopods are limited almost exclusively to determinate lithofacies. *Nucleata* and *Lacunosella* are related with lumpy lithofacies group that constitute the more intraclastic sedimentation with coarser grain, corresponding to the comparatively most distal areas in the platform (Internal Prebetic). In other hand, in the comparatively most proximal areas where spongiolithic lithofacies group dominate (eastern sector of External Prebetic), the brachiopods are more abundant and diverse, mainly *Monticlarella* and *Placothyris*, while where marl-limestone rhythmite dominate (central sector of External Prebetic) the brachiopods and other sessile organisms are scarce and they appear related to local buildups. The environmental factors that determine the taxonomic composition and distribution of benthic macroinvertebrates assemblages, and specially the brachiopods were: type of substrate, environmental energy, sedimentation rate and nutrient availability in suspension.

Key words: Brachiopods assemblages, taphonomy, lithofacies, epicontinental platform, Upper Jurassic, Prebetic Zone

RESUMEN

Las asociaciones de macroinvertebrados bentónicos del Oxfordiense medio (Zona Transversarium)-Kimmeridgiense inferior (Zona Planula p.p.) correspondientes al Prebético, son analizadas prestando especial atención a la composición y rasgos tafonómicos de los braquiópodos. Este análisis ha permitido observar una estrecha relación entre la composición taxonómica de las asociaciones de braquiópodos, el gradiente proximal-distal y el tipo de litofacies. Algunos géneros de braquiópodos se encuentran limitados casi exclusivamente a determinadas litofacies, así *Nucleata* y *Lacunosella* se registran preferentemente en el grupo de litofacies grumosas que constituyen la sedimentación más intraclástica y de tamaño de grano más grueso, correspondientes a las áreas más distales de la plataforma (Prebético Interno). Los sectores comparativamente más proximales presentan áreas con predominio del grupo de litofacies espongiolíticas (sector oriental del Prebético Externo) donde los braquiópodos son más abundantes y diversos, siendo mayoritarios *Monticlarella* y *Placothyris*, y áreas con predominio de la litofacies de ritmita margoso-calcárea (sector central del Prebético Externo) donde los braquiópodos y otros organismos

bentónicos sésiles aparecen en relación con pequeñas bioconstrucciones. Los factores que influyeron en la composición taxonómica y distribución de las asociaciones de macroinvertebrados bentónicos, y concretamente en las asociaciones de braquiópodos, fueron: el tipo de sustrato, la energía del medio, la tasa de sedimentación y la disponibilidad de nutrientes en suspensión.

Palabras clave: Asociaciones de braquiópodos, tafonomía, litofacies, plataforma epicontinental, Jurásico Superior, Zona Prebética

INTRODUCCIÓN Y CONTEXTO GEOLÓGICO

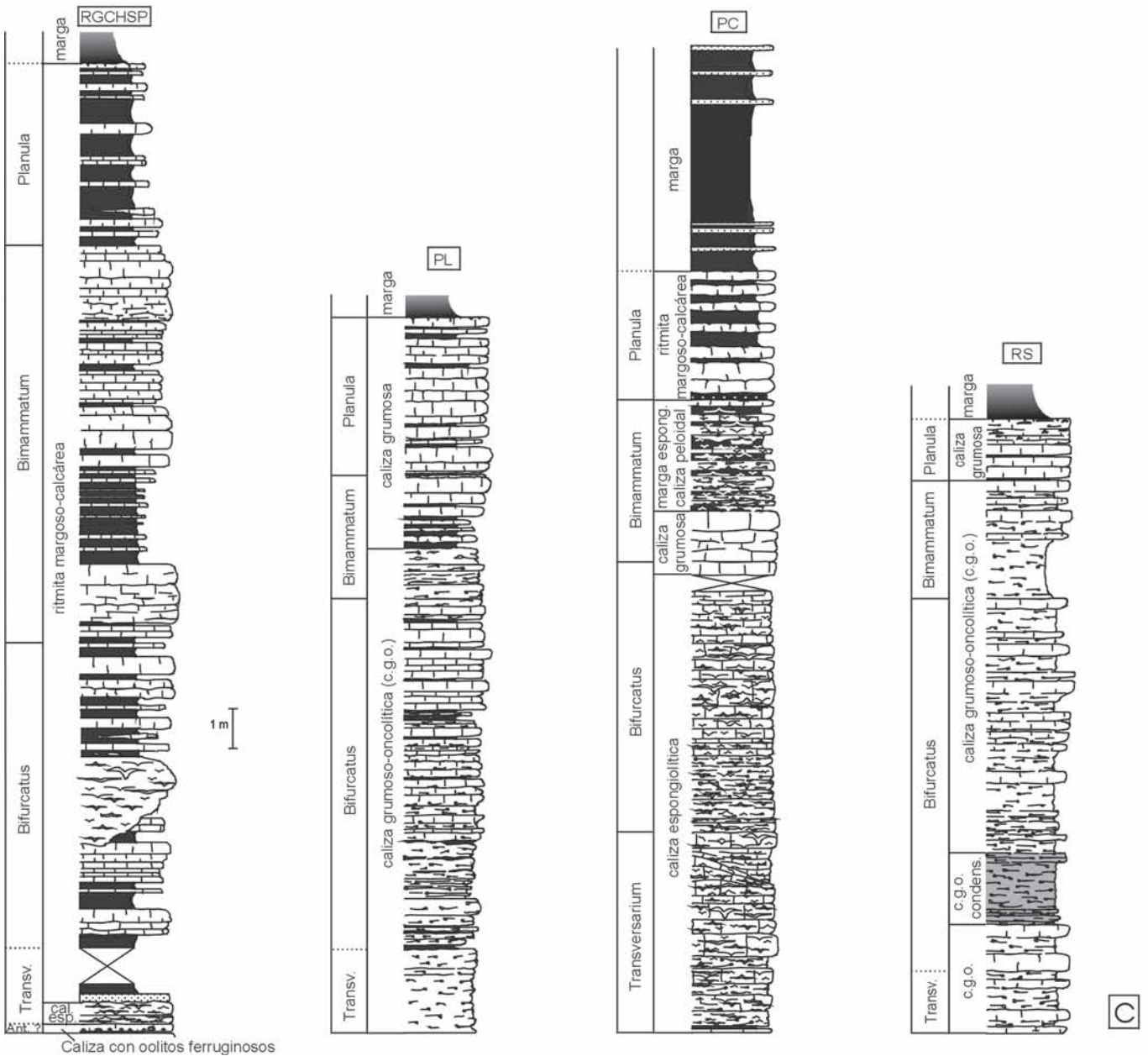
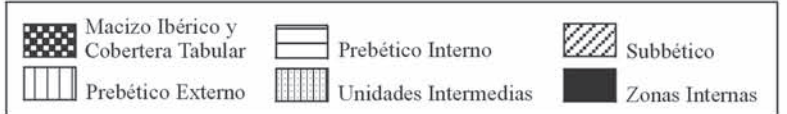
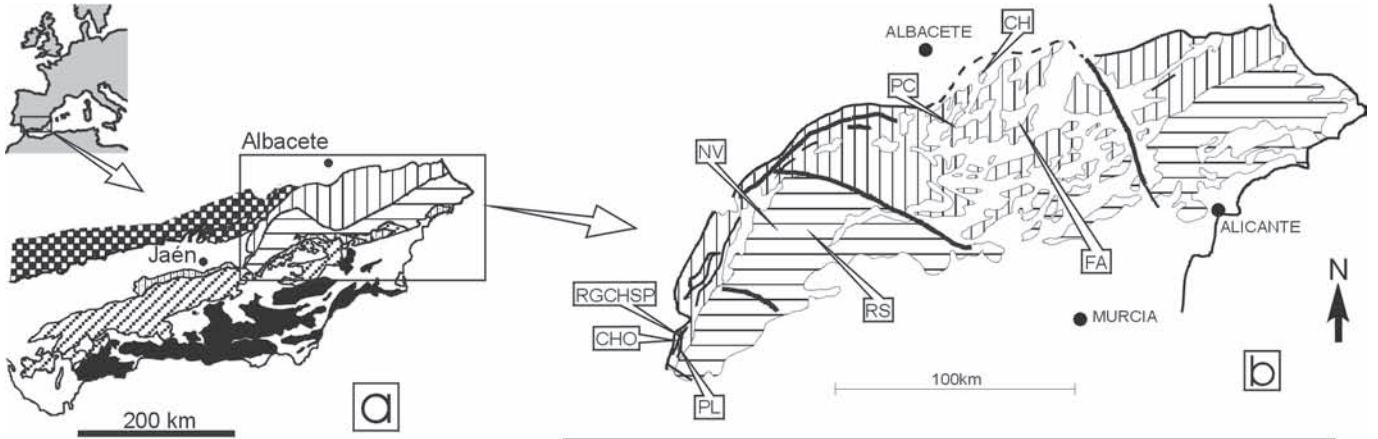
Son numerosos los trabajos de carácter general en la Zona Prebética en los que se destaca la abundancia de macroinvertebrados fósiles en materiales del Oxfordiense superior y se aportan listas más o menos detalladas de los fósiles registrados (desde Behmel, 1970, a Acosta, 1989). En la mayoría de los trabajos, estos listados carecen de datos cuantitativos que faciliten la evaluación de los aspectos paleoecológicos y de depósito que controlaron las asociaciones. Recientemente se ha iniciado la cuantificación de las asociaciones de macroinvertebrados fósiles registradas en materiales del Oxfordiense superior-Kimmeridgiense inferior de la Zona Prebética (Rodríguez-Tovar, 1993; Olóriz *et al.*, 2003a; Reolid, 2003). Estos trabajos ponen de manifiesto la relación del bentos con las litofacies, destacando el interés de los braquiópodos como uno de los componentes mayoritarios. No obstante, son escasos los datos existentes sobre este grupo en materiales del Jurásico superior de la Cordillera Bética (Sequeiros, 1977; Reolid & Boullier, 2003). Por otra parte, son prácticamente inexistentes los estudios sobre braquiópodos del Jurásico superior en la Península Ibérica. El estudio de los braquiópodos del Oxfordiense medio-Kimmeridgiense inferior de la Zona Prebética, es un trabajo inicial que permitirá posteriores investigaciones en este grupo y en definitiva constituye una aportación al conocimiento de las asociaciones de macroinvertebrados bentónicos del Jurásico superior en el margen sur de Iberia.

Los afloramientos estudiados se encuentran en la Zona Prebética (Fig. 1), parte más externa y septentrional de la Cordillera Bética que se divide en Prebético Interno y Prebético Externo de acuerdo con las características estra-

tigráficas y tectónicas (Jerez-Mir, 1973). Desde el punto de vista paleogeográfico la Zona Prebética representa parte del sistema de plataforma marina epicontinental, desarrollado en el margen S-SE de Iberia durante el Mesozoico. El Prebético Externo e Interno corresponderían, respectivamente, a los dominios paleogeográficos comparativamente proximales y distales. Los afloramientos del Prebético se suelen agrupar en un sector central y otro oriental, siendo el primero aquel correspondiente a las Sierras de Cazorla y Segura, y los afloramientos que aparecen al este de estos relieves los correspondientes al sector oriental del Prebético. Los materiales correspondientes al sector occidental no afloran y los datos de subsuelo son limitados.

Los materiales de edad Oxfordiense en la Zona Prebética, representan el primer intervalo de sedimentación pelágica-hemipelágica en el sistema de plataforma epicontinental estudiado. Litofacies con abundantes *lumps* y oncoídes de nubeculáridos caracterizan las áreas distales de la plataforma (Prebético Interno), mientras que las áreas más proximales (Prebético Externo) poseen un gran contenido en siliciclásticos (Olóriz *et al.*, 2002a; Reolid, 2003). En el sector más distal de la plataforma se depositó una serie más condensada con materiales correspondientes al grupo de litofacies grumosas (caliza grumosa, caliza grumoso-oncolítica y caliza grumoso-oncolítica condensada). En los sectores más proximales se diferencian un área con predominio de la litofacies de ritmita margoso-calcárea (sector central del Prebético Externo) y un área correspondiente al sector oriental donde predomina el grupo de litofacies espongiolíticas (caliza espongiolítica y marga espongiolítica-caliza peloidal). El espesor de estos materiales varía entre medio metro y una veintena de metros (ver citas en Olóriz *et al.*, 1999). Estos materiales están limitados en

Figura 1. Localización geográfica y geológica del sector estudiado. **a**, Esquema geológico de la Cordillera Bética. **b**, Localización de los perfiles estudiados en la Zona Prebética: Riogazas-Chorro-Esponjas (RGCHSP), EL Chorro (CHO), Puerto Lorente (PL), Navalperal (NV), Río Segura (RS), Pozo Cañada (PC), Chichilla (CH) y Fuente Álamo (FA). **c**, Perfiles más representativos para el intervalo estratigráfico estudiado en el sector central del Prebético Externo (RGCHSP y PL), sector oriental del Prebético Externo (PC) y Prebético Interno (RS), señalando las zonas bioestratigráficas y las litofacies diferenciadas (litofacies indicadas en la Fig. 5). Columnas estratigráficas procedentes de Olóriz *et al.* (2002a) y Reolid (2003).
Geographic and geological location of studied sector. a, *Geological sketch of the Betic Cordillera. b*, *Location of studied sections in the Prebetic Zone: Riogazas-Chorro-Esponjas (RGCHSP), EL Chorro (CHO), Puerto Lorente (PL), Navalperal (NV), Río Segura (RS), Pozo Cañada (PC), Chichilla (CH) and Fuente Álamo (FA). c*, *More representative sections for the stratigraphic interval studied in the central sector (RGCHSP and PL) and eastern sector (PC) of External Prebetic, and Internal Prebetic (RS), showing the biostratigraphic zones and lithofacies (indicated in Fig. 5). Stratigraphic columns from Olóriz et al. (2002a) y Reolid (2003).*



C

la base por una discontinuidad reconocida a techo de las calizas oolíticas y dolomías del Jurásico inferior y medio, mientras el límite superior se reconoce bioestratigráficamente en el interior de una ritmita margoso-calcárea o bien en una superficie de omisión o un *hardground* que precede a dicha ritmita.

MATERIAL Y MÉTODOS

Han sido estudiados alrededor de 12.000 macroinvertebrados fósiles incluyendo ejemplares completos y fragmentos, de los que 1.390 corresponden a braquiópodos (Reolid, 2003), sobre la base de una metodología previamente empleada y contrastada en recientes trabajos (Olóriz *et al.*, 1993, 1995; Rodríguez-Tovar, 1993; Caracuel, 1996). El trabajo sobre el afloramiento consiste en el estudio detallado estrato a estrato de la sucesión en los distintos perfiles, la toma de muestras con un tamaño de muestra estándar y representativo (50 ejemplares), y la realización de un análisis tafonómico preliminar. El análisis de la asociación se ha llevado a cabo mediante la realización de espectros faunísticos (representación en diagramas circulares) a nivel general y del bentos. El espectro faunístico general sólo diferencia tres componentes en la asociación de macroinvertebrados fósiles: ammonoideos, belemnoides y bentos. En el espectro faunístico del bentos se ha diferenciado: braquiópodos, bivalvos, erizos regulares, erizos irregulares y otros organismos bentónicos (gasterópodos, corales ahermatípicos y crustáceos). Dentro de las asociaciones de macroinvertebrados bentónicos se ha analizado la diversidad aplicando el α -index de Fischer *et al.* (1943).

Para realizar este estudio se han seleccionado un total de 8 perfiles (Fig. 1), 6 pertenecientes al Prebético Externo: Pozo Cañada (PC), Chinchilla (CH) y Fuente Álamo (FA) en el sector oriental, y Riogazas-Chorro-Esponjas (RGCHSP), El Chorro (CHO) y Puerto Lorente (PL) en el sector central; y 2 pertenecientes al Prebético Interno: Navalperal (NV) y Río Segura (RS). Estos materiales han sido datados con ammonites (Reolid, 2003), reconociéndose el intervalo entre las zonas *Transversarium* (Oxfordiense medio)-*Planula* (Kimmeridgiense basal).

ASOCIACIONES DE BRAQUIÓPODOS: COMPOSICIÓN Y DISTRIBUCIÓN

A grandes rasgos la asociación registrada de macroinvertebrados fósiles (Fig. 2) está claramente dominada por los ammonoideos (78% en el Prebético Interno y el 56% en el Prebético Externo) (Olóriz *et al.*, 2002a; Reolid, 2003), el segundo lugar lo ocupan los bentónicos (16% en el Prebético Interno y 30% en el Prebético Externo), son minoritarios otros cefalópodos (belemnoides y nautiloideos). Entre los macroinvertebrados fósiles bentónicos predominan los braquiópodos (47%). El segundo grupo en importancia son los bivalvos (Fig. 2), con una proporción mayor en el Prebético Externo (31%) que en el Prebético Interno (20%). Los equinoideos alcanzan 12% en el Prebético Externo (7% erizos irregulares y 5% eri-

zos regulares) y 24% en el Interno (20% erizos irregulares y 4% erizos regulares). Otros restos de organismos bentónicos son escasos. Las esponjas se han registrado mayoritariamente en el Prebético Externo caracterizando el grupo de litofacies espongiolíticas. La composición de estas asociaciones es congruente con la asociación proximal ("*Proximal Association*" *sensu* Olóriz, 1985, 1990) propia del ambiente epicontinental ("*Platform Ambitus*" *sensu* Olóriz, 1985, 1990; "*epicontinental environment*" *sensu* Olóriz, 2000).

Centrándonos en los braquiópodos, entre los registrados se han diferenciado formas pertenecientes a los órdenes Terebratulida y Rhynchonellida (Figs 3 y 4). Su clasificación plantea numerosas dificultades derivadas de: a) la abundancia de formas juveniles de pequeña talla, b) la conservación y c) del registro de algunos ejemplares correspondientes a nuevas especies. No existen estudios previos en los que se hayan descrito estos taxones de braquiópodos en la Cordillera Bética. No obstante, el objetivo del trabajo es paleoecológico y no sistemático. Se pretende informar de cuales son los géneros registrados, su relación con las litofacies y distribución paleogeográfica, así como interpretarlos en clave paleoecológica. La clasificación de los braquiópodos se ha llevado a cabo en estrecha colaboración con la Prof. Annick Boullier (Université de Franche-Comte, Besançon, Francia). Se han empleado numerosas láminas procedentes de Moesch (1867), Quenstedt (1871), Haas (1893), De Loriol & Girardot (1904), Rollier (1919), Owen (1970), Westphal (1970), Rollet (1972), Boullier (1976, 1981), Sulser & Calzada (1991), Gradinaru & Barbulescu (1994) y Sulser (1999).

Dentro del Orden Terebratulida se han reconocido géneros pertenecientes a las superfamilias Terebratulacea (*Dictyothyris* Douville, 1879, *Nucleata* Quenstedt, 1868, *Argovithyris* Rollet, 1872 y *Placothyris* Westphal, 1970), Zeilleriacea (*Zeilleria* Bayle, 1878 y *Digonella* Muir-Wood, 1934), Terebratellacea (*Zittelina* Rollier, 1919 y *Trigonellina* Buckman, 1907) y Thecideacea (*Rioulina* Pajaud, 1966). El Orden Rhynchonellida (Superfamilia Rhynchonellacea) está representado principalmente por los géneros *Monticlarella* Wisniewska, 1932 y *Lacunosella* Wisniewska, 1932, y minoritariamente por *Capillirhynchia* Buckmann, 1918 y *Fortunella* Calzada, 1985.

La proporción de braquiópodos frente al resto de macroinvertebrados fósiles bentónicos es aproximadamente la misma para el Prebético Externo (47%) que para el Prebético Interno (48%), con un claro predominio de Terebratulida (66% en el Prebético Externo y 78% en el Prebético Interno), sobre Rhynchonellida (Fig. 2). Asimismo, existen diferencias en la distribución de los distintos géneros de braquiópodos en relación con la paleogeografía (Prebético Externo vs. Prebético Interno, Tabla 1). Dentro del orden Terebratulida, *Placothyris* y *Dictyothyris* son más abundantes en el Prebético Externo, mientras que *Nucleata* lo es en el

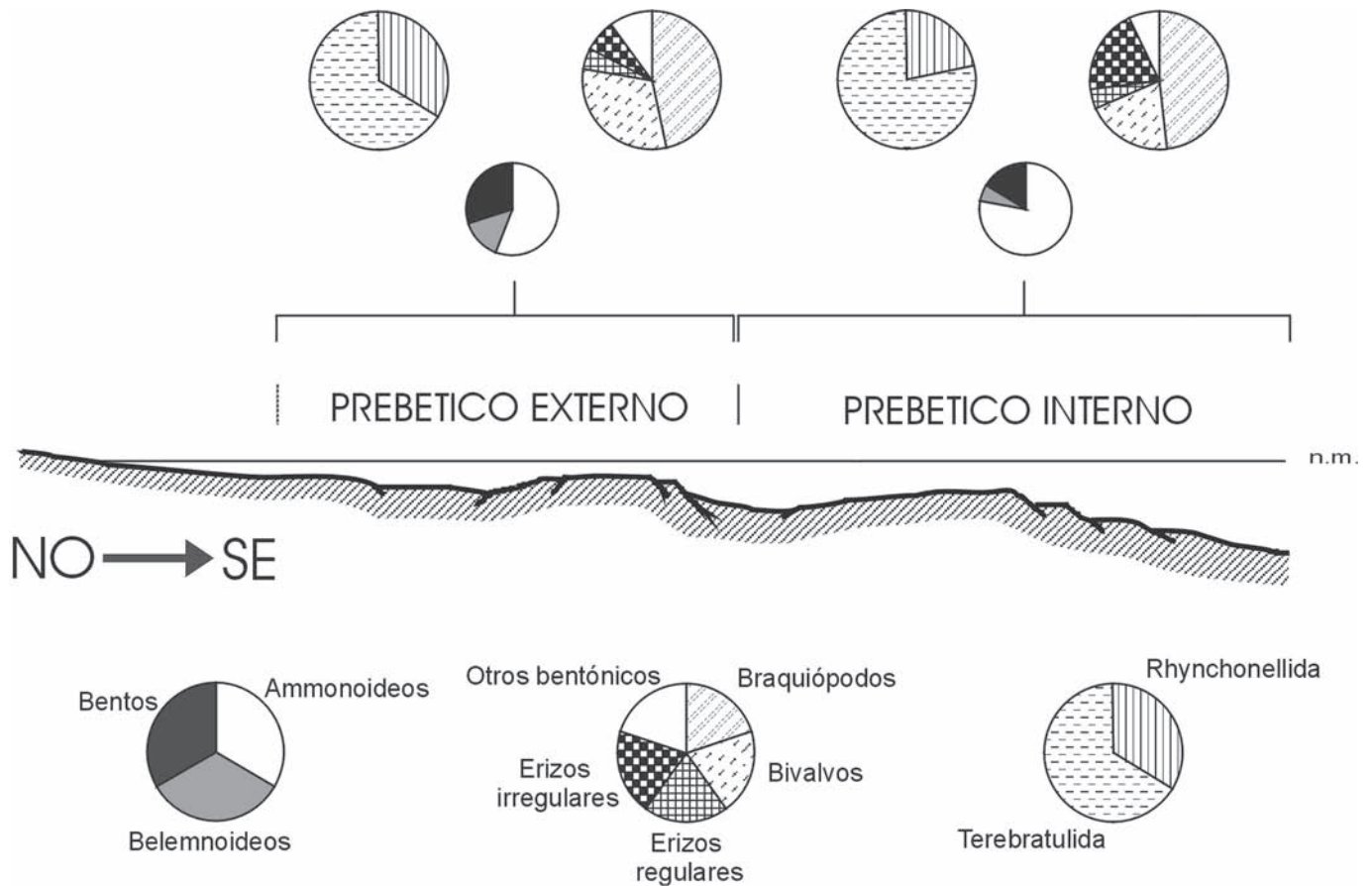


Figura 2. Valor medio de la composición de las asociaciones de macroinvertebrados con especial atención en el bentos y los braquiópodos, de acuerdo con el transecto proximal-distal.
Mean values in composition of macroinvertebrate assemblages, focused in benthic macroinvertebrates and brachiopods, according to the proximal-distal transect in the platform.

Rhynchonellida	Prebético Externo	Prebético Interno
<i>Lacunosella</i>	8.7%	90.6%
<i>Monticlarella</i>	89.9	3.1
Otros	1.5	6.3

Terebratulida	Prebético Externo	Prebético Interno
<i>Argovithyris</i>	12.5%	9.5%
<i>Dictyothyris</i>	18.8	1.1
<i>Nucleata</i>	2.3	79.0
<i>Placothyris</i>	53.1	7.2
<i>Zittelina</i>	9.4	1.1
Otros	4.0	2.2

Tabla 1. Cuadro de proporciones de los géneros más significativos de Terebratulida y Rhynchonellida en el Prebético Externo e Interno.
Mean proportions of most abundant genus from Terebratulida and Rhynchonellida in the External and Internal Prebetic.

Prebético Interno. En el orden Rhynchonellida se observa un claro predominio de *Monticlarella* en el Prebético Externo y *Lacunosella* en el Prebético Interno. La composición de la asociación en el perfil de Puerto Lorente (PL), muestra valores intermedios entre el Prebético Externo e Interno, con alta proporción de *Nucleata*, *Lacunosella* y *Monticlarella* en determinados intervalos estratigráficos.

BRAQUIÓPODOS Y LITOFACIES

El análisis de la composición de las asociaciones de macroinvertebrados fósiles bentónicos y especialmente las asociaciones de braquiópodos, pone de manifiesto variaciones en relación con las diferentes litofacies registradas (Olóriz *et al.*, 2002a; Reolid, 2003), (Fig. 5 y 6).

Caliza grumosa: Caliza bien estratificada en capas de aproximadamente 25 cm de espesor. Presenta una textura *wackestone-packstone* con alto contenido en *lumps* (39% de los granos), bioclastos (17%), peloides (15%) y ooides (15%). Los macroinverte-

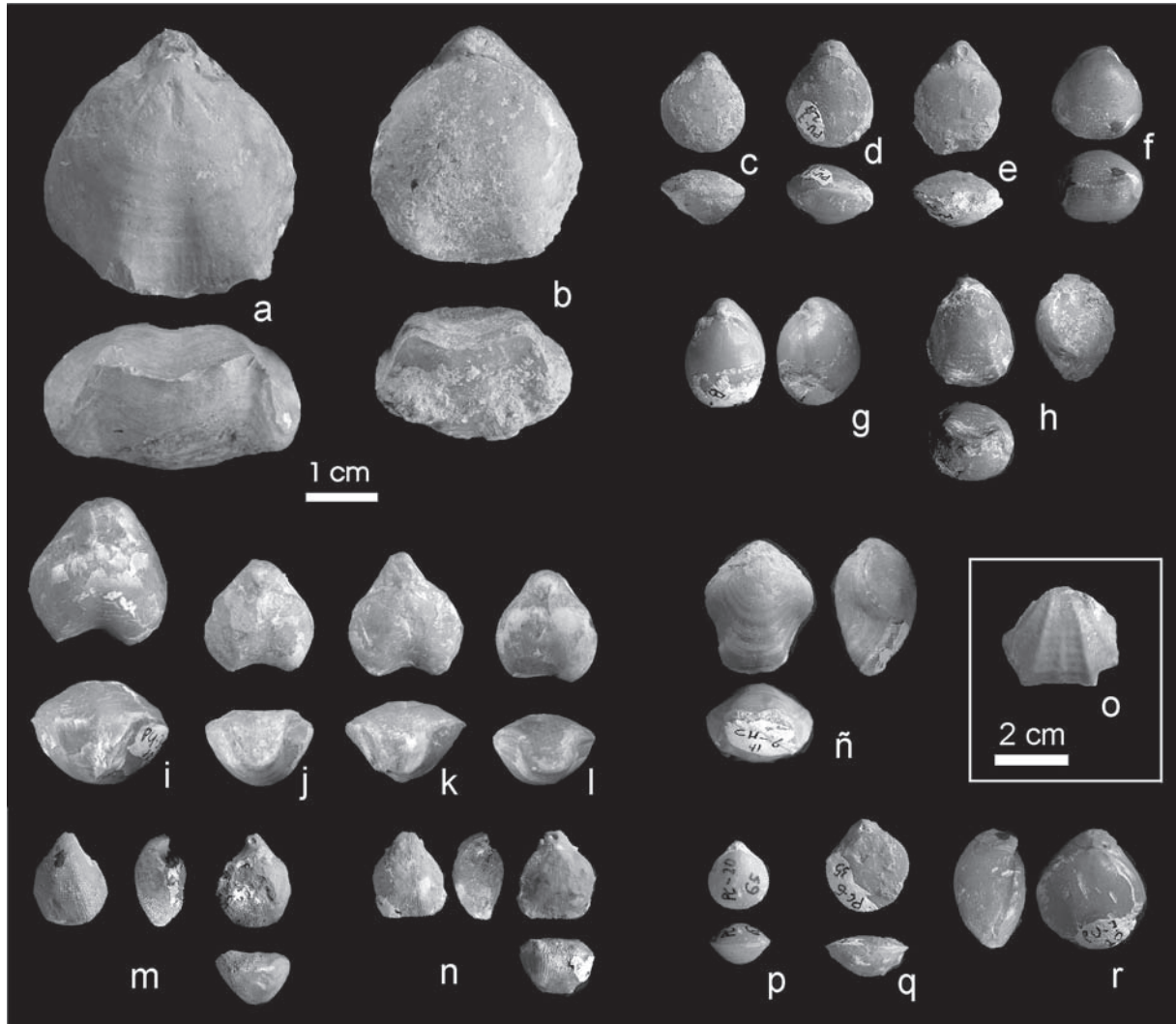


Figura 3. Terebratulida. Superfamilia Terebratulacea: **a**, *Placothyris carsiensis* (Simionescu, 1910) (CH-10-10, caliza espongiolítica, Preb. Externo). **b**, *P. carsiensis* (Simionescu, 1910) (CH-8-15, caliza espongiolítica, Preb. Externo). **c**, *Argovithyris birmensdorfensis* (Moesh, 1867) (CH-9-59, caliza espongiolítica, Preb. Externo). **d**, *A. birmensdorfensis* (Moesh, 1867) (PL-7-28, caliza grumoso-oncolítica, Preb. Externo). **e**, *Argovithyris* sp., ejemplar juvenil (PC-12-131, caliza espongiolítica, Preb. Externo). **f**, *Argovithyris* sp. (RS-32-20, caliza grumosa, Preb. Interno). **g**, *A. aff. baugieri* (D'Orbigny, 1850) (CH-8-7, caliza espongiolítica, Preb. Externo). **h**, *Argovithyris* sp. (RS-8m-63, caliza grumoso-oncolítica condensada, Preb. Interno). **i**, *Nucleata nucleata* Schlotheim, 1820 (PL-34-10, caliza grumoso-oncolítica, Preb. Externo). **j**, *N. nucleata* Schlotheim, 1820 (PL-3-26, caliza grumoso-oncolítica, Preb. Externo). **k**, *N. nucleata* Schlotheim, 1820 (PL-4-69, caliza grumoso-oncolítica, Preb. Externo). **l**, *N. nucleata* Schlotheim, 1820 (PL-4-51, caliza grumoso-oncolítica, Preb. Externo). **m**, *Dictyothyris kurri* (Oppel, 1857) (PC-40,41-40, marga espongiolítica-caliza peloidal, Preb. Externo). **n**, *D. kurri* (Oppel, 1857) (PC-38,39-60, marga espongiolítica-caliza peloidal, Preb. Externo). Superfamilia Zeilleriacea: **ñ**, *Zeilleria gradata* Douville, 1886 (CH-6-41, caliza espongiolítica, Preb. Externo). Superfamilia Terebratellacea: **o**, *Trigonellina subtrigonella* (Oppel & Waagen, 1866) (PC-31-41, caliza espongiolítica, Preb. Externo). **p**, *Zittelina* sp. (PC-20-65, caliza espongiolítica, Preb. Externo). **q**, *Zittelina* sp. (PC-6-35, caliza espongiolítica, Preb. Externo). **r**, *Z. orbis* (Quenstedt, 1858) (PL-7-20, caliza grumoso-oncolítica, Preb. Externo).

Terebratulida. Superfamily Terebratulacea: a, *Placothyris carsiensis* (Simionescu, 1910) (CH-10-10, spongiolithic limestone, Ext. Prebetic). *b*, *P. carsiensis* (Simionescu, 1910) (CH-8-15, spongiolithic limestone, Ext. Prebetic). *c*, *Argovithyris birmensdorfensis* (Moesh, 1867) (CH-9-59, spongiolithic limestone, Ext. Prebetic). *d*, *A. birmensdorfensis* (Moesh, 1867) (PL-7-28, lumpy-oncolitic limestone, Ext. Prebetic). *e*, *Argovithyris* sp., young specimen (PC-12-131, spongiolithic limestone, Ext. Prebetic). *f*, *Argovithyris* sp. (RS-32-20, lumpy limestone, Int. Prebetic). *g*, *A. aff. baugieri* (D'Orbigny, 1850) (CH-8-7, spongiolithic limestone, Ext. Prebetic). *h*, *Argovithyris* sp. (RS-8m-63, condensed lumpy-oncolitic limestone, Int. Prebetic). *i*, *Nucleata nucleata* Schlotheim, 1820 (PL-34-10, lumpy-oncolitic limestone, Ext. Prebetic). *j*, *N. nucleata* Schlotheim, 1820 (PL-3-26, lumpy-oncolitic limestone, Ext. Prebetic). *k*, *N. nucleata* Schlotheim, 1820 (PL-4-69, lumpy-oncolitic limestone, Ext. Prebetic). *l*, *N. nucleata* Schlotheim, 1820 (PL-4-51, lumpy-oncolitic limestone, Ext. Prebetic). *m*,

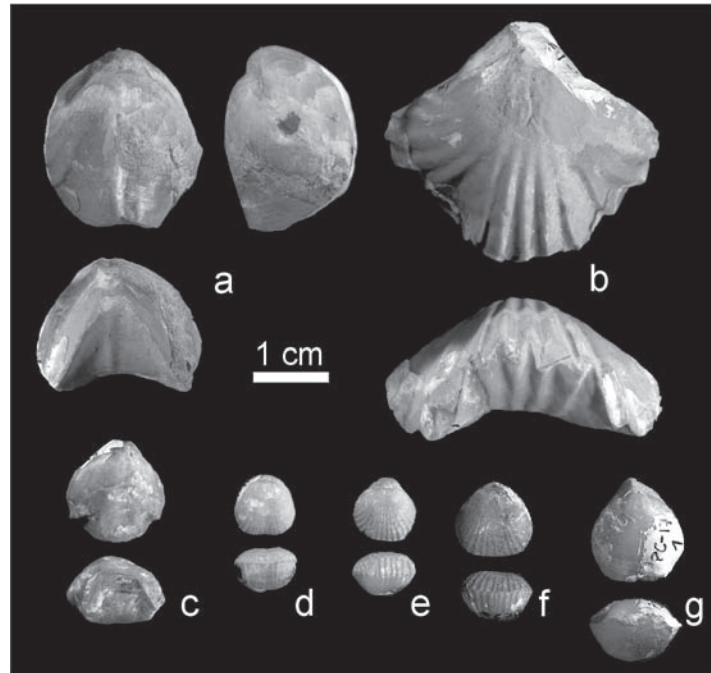


Figura 4. Rhynchonellida. Superfamilia Rhynchonellacea: **a**, *Fortunella fastigata* (Gillieron, 1873) (RS-12-12, caliza grumoso-oncolítica, Preb. Interno). **b**, *Lacunosella trilobataeformis* Wisniewska, 1932 (CH-13-31, caliza grumosa, Preb. Externo). **c**, *Monticlarella strioplanata* Quenstedt, 1870 (PC-45-15, caliza espongiolítica, Preb. Externo). **d**, *M. striocincta* (Quenstedt, 1852) (CH-13-67, caliza espongiolítica, Preb. Externo). **e**, *M. triloboides* Quenstedt, 1852 (CH-6-52, caliza espongiolítica, Preb. Externo). **f**, *M. striocincta* (Quenstedt, 1852) (RS-30-28, caliza grumoso-oncolítica, Preb. Interno). **g**, *M. strioplicata* Quenstedt, 1870 (PC-17-1, caliza espongiolítica, Preb. Externo).

Rhynchonellida. Superfamily Rhynchonellacea: **a**, *Fortunella fastigata* (Gillieron, 1873) (RS-12-12, lumpy-oncolitic limestone, Int. Prebetic). **b**, *Lacunosella trilobataeformis* Wisniewska, 1932 (CH-13-31, lumpy limestone, Ext. Prebetic). **c**, *Monticlarella strioplanata* Quenstedt, 1870 (PC-45-15, spongiolithic limestone, Ext. Prebetic). **d**, *M. striocincta* (Quenstedt, 1852) (CH-13-67, spongiolithic limestone, Ext. Prebetic). **e**, *M. triloboides* Quenstedt, 1852 (CH-6-52, spongiolithic limestone, Ext. Prebetic). **f**, *M. striocincta* (Quenstedt, 1852) (RS-30-28, lumpy-oncolitic limestone, Int. Prebetic). **g**, *M. strioplicata* Quenstedt, 1870 (PC-17-1, spongiolithic limestone, Ext. Prebetic).

brados bentónicos constituyen el 6% de la asociación global. Los braquiópodos (39%) y los bivalvos (33%) son los componentes más importantes de la asociación de macroinvertebrados fósiles bentónicos, seguidos de los erizos irregulares (12%). La abundancia de formas bentónicas por volumen de roca es baja, aunque muy diversificada (α -index= 20). En los braquiópodos predomina *Nucleata nucleata* Schlotheim, 1820, acompañada en menor proporción por *Monticlarella striocincta* (Quenstedt, 1852), *Zittelina* sp. y *Placothyris carsiensis* (Simionescu, 1910).

Caliza grumoso-oncolítica: Esta litofacies presenta un aspecto anodulado y una estratificación irregular con gran abundancia de moldes de ammonoideos. A nivel de microfacies muestra texturas *packstone* y *wackestone* donde los granos más comunes son *lumps* (35% de los granos), oncoideos (24%) y bioclastos (17%), principal-

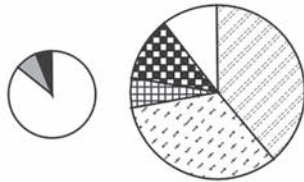
mente fragmentos de equinoideo y foraminíferos. El bentos constituye el 27% de la asociación de macroinvertebrados, compuesto en su mayor parte por braquiópodos (49%), erizos irregulares (21%) y bivalvos (19%). La abundancia de formas bentónicas por volumen de roca es variable entre media y alta, siendo mayor en las zonas *Transversarium* y *Bimammatum*. La asociación presenta un α -index= 10. Los braquiópodos están ampliamente dominados por *Nucleata nucleata* y *Lacunosella* sp., aunque localmente se han registrado altas proporciones de *Lacunosella selliformis* (Lewinski, 1908). Son minoritarios: *Zittelina orbis* (Quenstedt, 1858), *Argovithyris* sp., *Placothyris carsiensis*, *Fortunella fastigata* (Gillieron, 1873), *Monticlarella striocincta* y *Capillirhynchia* sp.

Caliza grumoso-oncolítica condensada: Niveles calizos con apariencia nodular y superficies de estratificación poco marca-

Dictyothyris kurri (Oppel, 1857) (PC-40,41-40, spongiolithic marl-peloidal limestone, Ext. Prebetic). **n**, *D. kurri* (Oppel, 1857) (PC-38,39-60, spongiolithic marl-peloidal limestone, Ext. Prebetic). Superfamily Zeilleriaceae: **ñ**, *Zeilleria gradata* Douville, 1886 (CH-6-41, spongiolithic limestone, Ext. Prebetic). Superfamily Terebratellacea: **o**, *Trigonellina subtrigone-lla* (Oppel & Waagen, 1866) (PC-31-41, spongiolithic limestone, Ext. Prebetic). **p**, *Zittelina* sp. (PC-20-65, spongiolithic limestone, Ext. Prebetic). **q**, *Zittelina* sp. (PC-6-35, spongiolithic limestone, Ext. Prebetic). **r**, *Z. orbis* (Quenstedt, 1858) (PL-7-20, lumpy-oncolitic limestone, Ext. Prebetic).

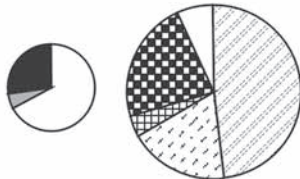
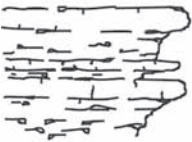
Grupo de litofacies grumosas

Caliza grumosa



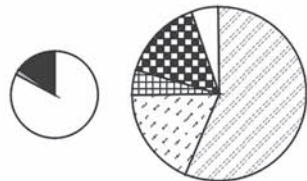
"α-index"=20

Caliza grumoso-oncolítica

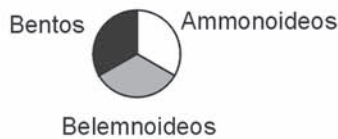


"α-index"=10

Caliza grumoso-oncolítica condensada

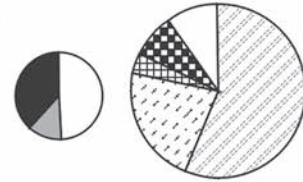
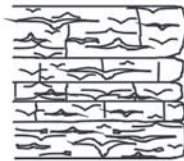


"α-index"=4



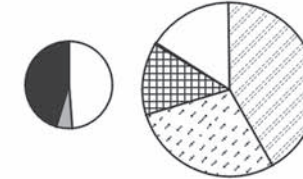
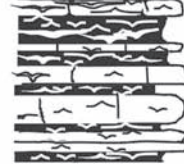
Grupo de litofacies espongiolíticas

Caliza espongiolítica



"α-index"=20

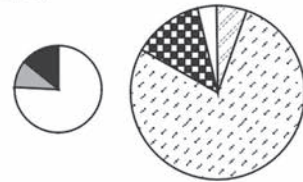
Marga espongiolítica-caliza peloidal



"α-index"=20

Grupo de litofacies de ritmita margoso-calcárea

Ritmita margoso-calcárea



"α-index"=21



Figura 5. Valores medios de la composición de las asociaciones de macroinvertebrados a nivel general y del bentos en relación con las litofacies diferenciadas (Olóriz *et al.*, 2002a).

Mean values of the composition of macroinvertebrate assemblages from general point of view and benthic macroinvertebrates according to the lithofacies (Olóriz et al., 2002a).

das e irregulares con gran abundancia de moldes de ammonioideos. La textura es un *wackestone-packstone* de *lumps* (30% de los granos), oncoides (24%) y bioclastos (24%) entre los que destacan fragmentos de equinoideo, foraminíferos plactónicos y radiolarios. En esta litofacies el bentos supone el 15% de la asociación de macroinvertebrados. Predominan los braquiópodos (57%) y en segundo término los bivalvos (20%) y erizos irregulares (15%). Aunque la proporción de macroinvertebrados fósiles por volumen de roca es alta, el registro de formas bentónicas es muy bajo, así como los valores de diversidad en comparación con el resto de litofacies (α -index= 4). Los braquiópodos están

representados casi exclusivamente por *Nucleata nucleata* y ocasionalmente *Argovithyris* sp.

Caliza espongiolítica: Litofacies bien estratificada con estratos de espesor inferior a 50 cm, caracterizada por la gran abundancia de restos de esponjas silíceas. La textura varía entre *packstone* y *wackestone* de bioclastos (24% de los granos) tales como foraminíferos, espículas de esponjas y fragmentos de equinodermos, y *lumps* (24%). Con la excepción de las esponjas, fósiles claramente dominantes en esta litofacies, el resto del bentos constituye el 39% de la asociación global (Olóriz *et al.*, 2003a; Reolid, 2003). La asociación de macroinvertebrados

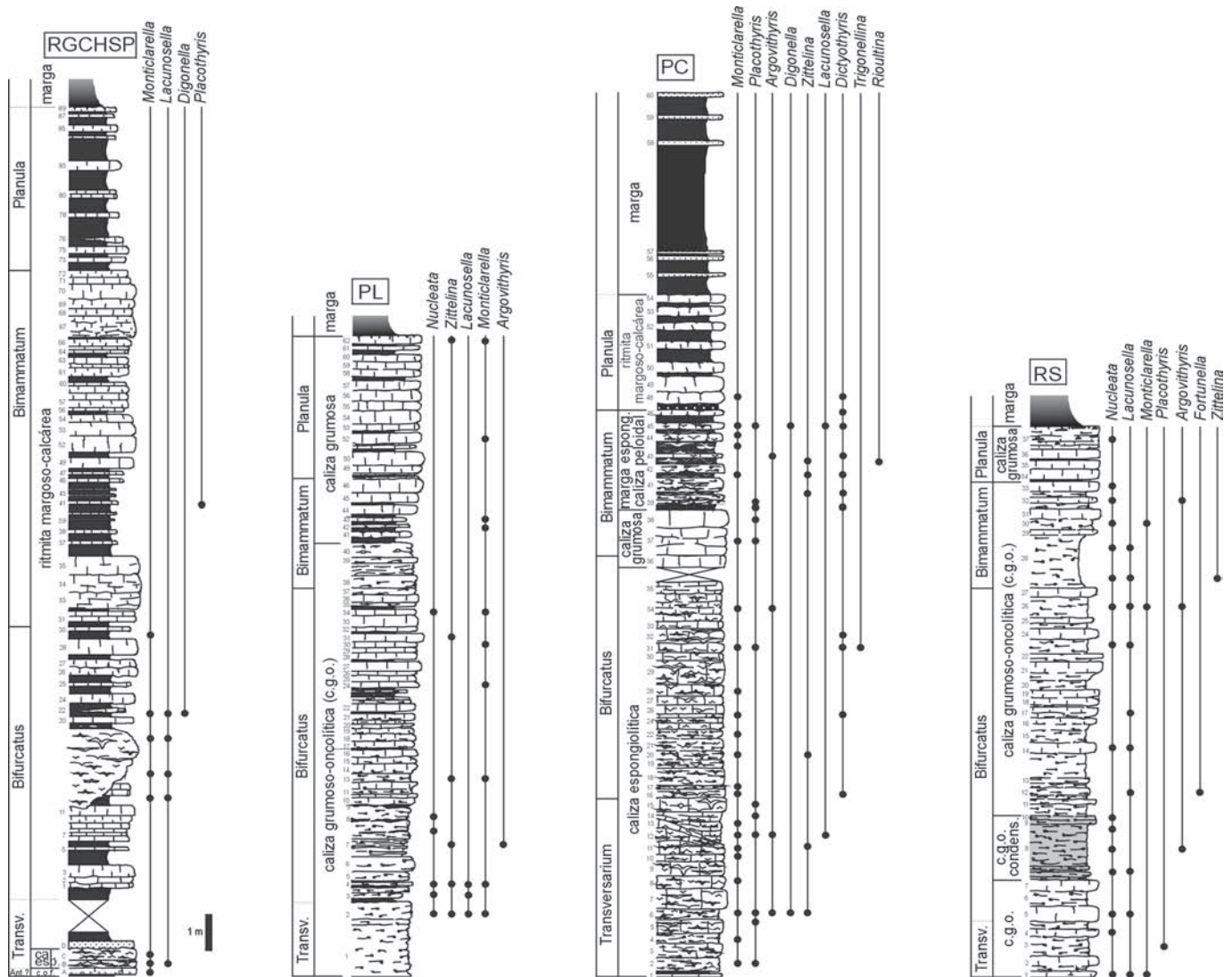


Figura 6. Distribución estratigráfica de los género de braquiópodos registrados para cuatro perfiles representativos de cada uno de los sectores estudiados: Riogazas-Chorro-Esponjas (RGCHSP) y Puerto Lorente (PL), para escamas más occidentales y orientales respectivamente, del sector central del Prebético Externo; Pozo Cañada (PC) para el sector oriental del Prebético Externo; Río Segura (RS) para el Prebético Interno (ver litofacies en la figura 5).

Stratigraphic distribution of the brachiopods genus from four representative sections corresponding to each studied sectors: Riogazas-Chorro-Esponjas (RGCHSP) and Puerto Lorente (PL), from western and eastern sheets of the central sector of External Prebetic respectively; Pozo Cañada (PC) from eastern sector of External Prebetic; Río Segura (RS) from Internal Prebetic (lithofacies according to figure 5).

bentónicos muestra un predominio de los braquiópodos (55%), a los que siguen los bivalvos (22%). La abundancia de macroinvertebrados bentónicos es muy alta y presenta una alta diversidad (α -index= 20). Los braquiópodos están ampliamente dominados por *Monticlairella striocincta*, *M. strioplicata* Quenstedt, 1870, *M. strioplanata* Quenstedt, 1870, *M. triloboides* Quenstedt, 1852 y *Placothyrus carsiensis*. En menor proporción se registran *Argovithyrus birmensdorfensis* (Moesh, 1867), *A. baugieri* (D'Orbigny, 1850), *Lacunosella* sp., *Lacunosella trilobataeformis* Wisniewska, 1932, *Dictyothyris kurri* (Oppel, 1857), *Zeilleria* sp. y *Trigonellina subtrigonella* (Oppel & Waagen, 1866).

Marga espongiolítica-caliza peloidal: Alternancia de calizas y margas con gran cantidad de restos de esponjas silíceas. Los

niveles calizos constituyen presentan una textura *wackestone* de granos pequeños y homométricos, mayoritariamente peloides (41%), bioclastos (27%) y pequeños *lumps* (19%). El resto de granos es fundamentalmente cuarzo. En esta litofacies el bentos (con excepción de las esponjas) supone el 45% de la asociación. Las esponjas son los macroinvertebrados fósiles dominantes, con un incremento de morfotipos en copa y ramosos (Olóriz *et al.*, 2003a). En el resto de la asociación de macroinvertebrados bentónicos son mayoritarios los braquiópodos (43%) y bivalvos (29%). Los erizos regulares presentan las proporciones más altas en esta litofacies (13%), siendo comunes sus radiolas, y los erizos irregulares están prácticamente ausentes. La abundancia de macroinvertebrados bentónicos, aparte de las esponjas, es muy alta y

diversificada (α -index= 20). Los braquiópodos están constituidos mayoritariamente por *Dictyothyris kurri*, *Monticlairella striocincta* y *M. triloboides*, seguidos en menor proporción de *Zittelina* sp., *Placothyris* sp., *Lacunosella* sp., y *Argovithyris* sp.

Ritmita margoso-calcárea: Esta constituida por una alternancia de niveles calizos bien estratificados (25-45 cm) y margas, organizados en secuencias estratocrecientes que intercalan bioconstrucciones de esponjas y microbialita (Olóriz *et al.*, 2003a; Reolid, 2003). La textura es un *packstone-wackestone* de peloides (46%), pequeños *lumps* (19%) y bioclastos (14%). La asociación de macroinvertebrados fósiles está constituida en un 14% por formas bentónicas. Predominan los bivalvos (80%), seguidos de los erizos irregulares (11%) (Olóriz *et al.*, 2003a). Los braquiópodos son muy escasos y sólo se han registrado algunas radiolas de erizos regulares en las bioconstrucciones. Asimismo, la presencia de esponjas y crinoideos está limitada a las bioconstrucciones. La abundancia de formas bentónicas es baja aunque muy diversificada (α -index= 21), fundamentalmente por el gran número de géneros de bivalvos diferenciados (Reolid, 2003). Los braquiópodos identificados corresponden en su mayor parte a los géneros *Monticlairella* y *Placothyris*, y en menor proporción *Dictyothyris* y *Lacunosella*. La exposición de algunas bioconstrucciones ha permitido realizar análisis cuantitativos de macroinvertebrados fósiles (incluyendo esponjas) en superficie. Estos muestreos han mostrado una asociación de macroinvertebrados fósiles dominada por las esponjas (75%), seguidas del resto de formas bentónicas (13%), mientras que los ammonoideos y belemnoides son minoritarios. La composición del bentos muestra claras diferencias respecto a la asociación descrita para la ritmita margoso-calcárea circundante, no sólo en lo referente a la abundancia de esponjas en las bioconstrucciones, sino también al dominio de braquiópodos sobre bivalvos y la abundancia de epizoos (serpúlidos) y crinoideos. En el caso de las bioconstrucciones se han reconocido los géneros *Lacunosella* y *Monticlairella*.

BRAQUIÓPODOS Y ASOCIACIONES TIPO DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS

El análisis cualitativo y cuantitativo de las asociaciones de macroinvertebrados bentónicos muestra una compleja distribución areal, claramente relacionada con las litofacies y la distribución paleogeográfica de las mismas, pudiéndose agrupar en cuatro asociaciones tipo principales (Reolid, 2003): *Nucleata-Lacunosella* correspondiente al Prebético Interno, localmente en el perfil de PL, y *Monticlairella-Placothyris*, *Dictyothyris-Monticlairella* y *Procardia-Entolium*, correspondientes al Prebético Externo. Estas asociaciones se han nombrado en función de los dos taxones dominantes en el núcleo trófico (Walker, 1972; Aberhan, 1994), el cual está formado por los elementos numéricamente más importantes que constituyen el 80% de la asociación.

1.- Asociación *Nucleata-Lacunosella*: Es la asociación mayoritaria en el grupo de litofacies grumosas y se localiza en el Prebético Interno y localmente en el perfil PL (Prebético Externo). El núcleo trófico está constituido por 13 géneros,

entre los que destacan *Nucleata* (25%), *Lacunosella* (13%), *Holactypus* Desor, 1842 (11%) *Arcomytilus* Sowerby, 1842 (10%) y *Collyrites* Desmoulin, 1835 (6%). Esta asociación muestra un predominio del grupo trófico de los suspensívoros (73%) sobre los sedimentívoros (20%) y generalistas (7%). En cuanto al modo de vida, son mayoritarias las formas de modo de vida epifaúnico (64%) que corresponden fundamentalmente a braquiópodos.

2.- Asociación *Monticlairella-Placothyris*: Aparece en la litofacies de caliza espongiolítica correspondiente al Prebético Externo. En esta litofacies dominan claramente las esponjas, aunque estos restos no se han incluido en el análisis cuantitativo dadas las dificultades de extracción y conteo. El análisis cuantitativo permite reconocer un núcleo trófico constituido por 22 géneros entre los que destaca *Monticlairella* (30%), *Placothyris* (13%), *Collyrites* (7%), *Argovithyris* (3,5%), *Isoarca* Münster, 1842 (3%), *Plegiocidaris* Pomel, 1883 (3%) y *Procardia* Meek, 1871 (3%). El grupo trófico dominante son los suspensívoros, constituidos principalmente por esponjas con morfología planar. El análisis cuantitativo del resto de formas bentónicas fósiles también indica el predominio de los suspensívoros (79%), como braquiópodos y bivalvos (Pectinacea y Pholadomyacea principalmente). Predomina la epifauna (78%) constituida por braquiópodos y bivalvos epifaúnicos bisados (Pectinidae y Limidae) y de vida libre (Entolidae).

3.- Asociación *Dictyothyris-Monticlairella*: Esta asociación se encuentra muy localizada, en relación con la litofacies de marga espongiolítica-caliza peloidal del sector oriental del Prebético Externo. Desde el punto de vista cualitativo las esponjas son el grupo dominante. En el análisis cuantitativo el núcleo trófico lo componen 17 géneros, con predominio de *Dictyothyris* (14%), *Monticlairella* (14%), *Isoarca* (9%), *Chlamys* Röding, 1798 (7%), *Plegiocidaris* (6%) y *Zittelina* (5%). Existe mayoría de formas suspensívoras (74%) con gran proporción de braquiópodos y en menor abundancia bivalvos (Pectinacea y Ostreacea). La epifauna (82%) está constituida por braquiópodos, erizos regulares y bivalvos bisados (Pectinacea) y cementados (Ostreacea).

4.- Asociación *Procardia-Entolium*: Esta asociación se registra en la litofacies de ritmita margoso-calcárea del Prebético Externo. El núcleo trófico está compuesto por 26 géneros, entre los que destaca *Procardia* (18%), *Entolium* Meek, 1865 (12%), *Collyrites* (8%) y *Propeamusium* De Gregorio, 1884 (4%). En los niveles próximos al contacto con la caliza espongiolítica se puede registrar *Monticlairella* y *Placothyris*. Esta asociación está constituida principalmente por suspensívoros (84%), mayoritariamente bivalvos (Pectinacea y Pholadomyacea), destacando la escasez de braquiópodos. La epifauna predomina (51%), constituida por bivalvos bisados y libres de la superfamilia Pectinacea y Limacea, aunque la infauna alcanza los valores más altos.

TAFONOMÍA

La conservación de los braquiópodos está condicionada, en primer lugar, por la composición original de la concha en calcita con bajo contenido en Mg, que se ha preservado como calcita neomórfica. No se han registrado moldes de braquiópodo sin concha. No existen diferencias notables entre la composición del sedimento de los moldes internos

y el de la matriz sedimentaria que los engloba, salvo la ausencia de granos o el menor tamaño de los mismos en los moldes internos. No obstante, en ocasiones se reconocen crecimientos de calcita esparítica en algunos braquiópodos, mayoritariamente en aquellos de menor talla (formas juveniles y numerosos ejemplares del género *Monticlarella*). El tamaño medio de los braquiópodos registrados es 12,8 mm, siendo muy escasos los ejemplares registrados que superan los 30 mm (6%). A nivel de género el tamaño medio oscila entre 6,7 mm de *Monticlarella striocincta* y 28,2 mm de *Placothyris carsiensis*.

La mayoría de los braquiópodos se registran en posición vertical o inclinada respecto a la superficie de estratificación (61,4 %) siendo en tal caso la orientación más frecuente con la comisura frontal orientada hacia el techo. Los ejemplares registrados en posición quasi-horizontal (38,6%) suelen reposar sobre la valva peduncular. Se ha observado una disminución de ejemplares registrados en posición quasi-horizontal según aumenta su tamaño, independientemente de la litofacies considerada.

La *corrasion* es casi ausente con valores medios del índice de *corrasion* (Ic) (C_i sensu Olóriz *et al.*, 2002a) de 7%. No obstante, el análisis del Ic en relación con el tamaño ha mostrado un incremento de la *corrasion* de acuerdo con el incremento en tamaño (Ic= 4% para <10 mm, 15% en 10-20 mm, 25% en 20-30 mm, y 34% en > 30 mm).

La fragmentación es escasa y afecta normalmente al foramen o la comisura frontal, presentando unos valores medios del índice de fragmentación (If, sensu Olóriz *et al.*, 2002a) de 11%. La desarticulación de los braquiópodos (12%) es escasa comparada con la de los bivalvos (89%), siendo mayoritarias las valvas pedunculares y predominando la orientación con la concavidad hacia techo (64%) en aquellas conchas registradas en posición quasi-horizontal. De acuerdo con Velbel & Brandt (1989) el predominio de valvas pedunculares entre las valvas desarticuladas, se debe a que la valva braquial es más vulnerable a la fragmentación mecánica y la valva peduncular suele ser más gruesa y resistente a la rotura. Los valores más bajos de desarticulación corresponden a la caliza espongiolítica (8%) y los más altos a la marga espongiolítica-caliza peloidal (28%).

Por último, la colonización de las conchas por parte de epibiontes es escasa en comparación con la que presentan las esponjas o los ammonoideos (Olóriz *et al.*, 2002a). Sin embargo se observa una relación directa entre la presencia de epibiontes y el tamaño de los braquiópodos, de este modo sólo presentan epibiontes el 5% de los braquiópodos <10 mm, 16% para 10-20 mm, 29% para 20-30 mm y 50% para >30 mm, aunque estos últimos son muy escasos. Los epibiontes más abundantes registrados sobre braquiópodos son pequeños serpúlidos (*Cycloserpula* Schloteim, 1820) y briozoos, siendo más comunes en la valva peduncular. Las perforaciones en braquiópodos del Prebético son escasas

y afectan mayoritariamente a la valva braquial, al igual que observan Noble & Logan (1981) para braquiópodos actuales de Norte América.

INTERPRETACIÓN

Existe una clara relación entre las asociaciones de macroinvertebrados bentónicos, el gradiente proximal-distal (Fig. 2) y las litofacies (Fig. 5 y 6). Se observan diferencias importantes entre Prebético Externo e Interno, fundamentalmente en la distribución de braquiópodos, bivalvos y esponjas, que pueden ser relacionadas con los factores ambientales propios del medio de plataforma epicontinental con sedimentación carbonatada-siliciclástica. Determinados géneros de braquiópodos se encuentran limitados casi exclusivamente a determinadas litofacies, así *Nucleata* y *Lacunosella* aparecen en relación con el grupo de litofacies grumosas que constituyen la sedimentación más intraclástica y de tamaño de grano más grueso, correspondientes a áreas más distales de la plataforma (Prebético Interno). Por el contrario en los sectores más proximales en los que predomina el grupo de litofacies espongiolíticas, correspondientes principalmente al sector oriental del Prebético Externo, dominan *Monticlarella* y *Placothyris*, y en menor medida *Dictyothyris* y *Argovithyris*, siendo la fauna de braquiópodos más abundante y diversa. Otros sectores donde predomina la litofacies de ritmita margosocalcárea (sector central del Prebético Externo) se caracterizan por la ausencia de braquiópodos y otros organismos bentónicos sésiles.

La estrecha relación de los braquiópodos con las litofacies, tradicionalmente reconocida (Ager, 1967; Rollet, 1972; Boullier, 1976, 1981, 1984, 1999; Gradinaru & Barbulescu, 1994), manifiesta la adaptación a las características medioambientales que determinaron las distintas litofacies y asociaciones tipo de macroinvertebrados bentónicos. Una muestra más de dicha adaptación a los parámetros ambientales en las facies con esponjas la constituyen *Argovithyris baugieri* (D'Orbigny, 1850) y *Placothyris carsiensis* (Simionescu, 1910) (ver Boullier, 1981; Gradinaru & Barbulescu, 1994), con características homeomórficas en su morfología externa (contorno pentagonal, valva braquial aplanada y comisura frontal uniplicada a débilmente sulcificada).

Son numerosos los parámetros que pudieron influir en la composición y distribución de las asociaciones tipo y fundamentalmente en los braquiópodos, si bien los factores determinantes parecen ser el tipo de sustrato, la tasa de sedimentación, la energía del medio y la disponibilidad de nutrientes en suspensión (Almeras & Elmi, 1985).

TIPO DE SUSTRATO

Uno de los factores que ejercen mayor control sobre las asociaciones de macroinvertebrados bentónicos fue el tipo de sustrato. El grado de consolidación del sustrato y el tamaño de grano están estrechamente relacionados con el modo de vida de los organismos bentónicos. Los sustratos más consolidados y/o con mayor tamaño de grano están dominados por formas suspensívoras epifaúnicas sésiles, mientras que los sustratos menos consolidados y con menor tamaño de grano favorecen a la infauna (Fürsich, 1984; Fürsich & Werner, 1986; Fürsich *et al.*, 1991; Copper, 1992). El dominio de formas epifaúnicas sésiles en el grupo de litofacies grumosas donde se registra la asociación *Nucleata-Lacunoseella*, y en la caliza espongiolítica donde se registra la asociación *Monticlarella-Placothyrus*, es indicativo de un sustrato relativamente estable y consistente. La abundancia y diversidad de los braquiópodos en la litofacies de caliza espongiolítica indica unas condiciones más favorables para este grupo que para los bivalvos y equinoideos. El predominio de terebratulidos en la caliza espongiolítica y en el grupo de litofacies grumosas corrobora la existencia de un sustrato firme (Almeras & Elmi, 1985), más acentuado en las segundas dada la mayor proporción en terebratulidos del Prebético Interno. No obstante en las litofacies grumosas la diversidad de terebratulidos es muy baja, limitados casi exclusivamente a *Nucleata nucleata* Schlotheim, 1820. El género *Lacunoseella*, frecuente en las facies grumosas y en las bioconstrucciones con esponjas, presenta una concha gruesa y un foramen bien desarrollado que evidencian un pedúnculo funcional en estado adulto que supone una adaptación a la fijación en sustratos firmes propios de medios de energía moderada (Gradinaru & Barbulescu, 1994).

La asociación *Procardia-Entolium*, registrada en la litofacies de ritmita margoso-calcárea, representaría el sustrato con menor consistencia. Los valores más altos de infauna somera y profunda, indican un sustrato lo suficientemente blando para que bivalvos y erizos irregulares pudieran excavar. En el caso de la ritmita margoso-calcárea, el sedimento fino cubre las superficies duras y reduce las zonas potenciales para la fijación de larvas de esponja, de ahí su ausencia en esta litofacies. Sin embargo localmente las esponjas y otros organismos epibentónicos proliferan cuando aparece un sustrato adecuado, dando lugar a un crecimiento comparativamente alto que favorece la formación de bioconstrucciones (Olóriz *et al.*, 2003a). Los fondos lodosos representados por la ritmita margoso-calcárea fueron muy blandos y poco consolidados para los braquiópodos y no proporcionan un sustrato firme para la fijación del pedúnculo (Ager, 1965), por lo que estos fondos se suelen caracterizar por la presencia de bivalvos endobentónicos. Middlemiss (1962) y Ager (1965) sugieren la fijación de braquiópodos a esponjas e incluso crinoideos. *Monticlarella*, ampliamente registrado en las litofacies con

esponjas del Prebético Externo, pudo seguir esta estrategia como indican Gradinaru & Barbulescu (1994), basándose en su pequeño tamaño y delicada concha. El registro de *Rioulina* es muy escaso y siempre está relacionado con la colonización de esponjas. Asimismo, Boullier (1981) señala que gran número de braquiópodos que emplearon las esponjas como soporte se debieron beneficiar de las corrientes de agua creadas por las esponjas.

ENERGÍA DEL MEDIO

Estudios previos en el dominio Prebético basados en las microfacies y la tafonomía de macroinvertebrados (Olóriz *et al.*, 2002a, 2002b, 2003a; Reolid, 2003), han interpretado que la energía del medio varió entre moderada y baja. Estas observaciones pueden confirmarse por el estudio de las asociaciones de organismos bentónicos. El predominio de suspensívoros en todas las asociaciones estudiadas reflejaría cierta energía, suficiente para mantener la materia orgánica en suspensión. El nivel de energía relacionado con la asociación *Nucleata-Lacunoseella* fue mayor que para otras asociaciones, dado el predominio de braquiópodos de concha gruesa y foramen amplio que indica un pedúnculo fuerte (Fürsich & Hurst, 1974), y de bivalvos semi-infáunicos bisados, adaptaciones para la fijación fuerte al sustrato. Esto es congruente con el desarrollo de oncoides y la abundancia de intraclastos en el grupo de litofacies grumosas. Asimismo, la forma delgada y lisa y el reducido foramen peduncular que muestran las numerosas especies de *Monticlarella*, predominantes en las facies espongiolíticas, puede ser interpretado en relación con medios más tranquilos (Fürsich & Hurst, 1974).

La interpretación de los braquiópodos registrados en el grupo de litofacies grumosas, y fundamentalmente en relación con el registro de braquiópodos con comisura frontal sulcada (*N. nucleata*), ha sido diferente a la presente interpretación. Así, Laurin (1979) interpreta que la comisura anterior sulcada es una característica inusual de los braquiópodos, tanto en rhynchonellidos como terebratulidos, que indica una convergencia morfológica relacionada con ambientes tranquilos, poco oxigenados y depósitos de sedimento fino. Esta interpretación se basa en la constatación del hábitat profundo y poco energético del único rhynchonellido sulcado actual [*Neorhynchia* (Dall, 1908)] y el único terebratulido sulcado actual (*Abyssothyris* Thomson, 1927). Para Boullier (1993) la comisura anterior sulcada de *N. nucleata*, que facilita la separación de las corrientes de entrada y salida de agua, y el foramen mediano que sugiere un pedúnculo reducido, se interpreta en relación con medios poco energéticos. Laurin (1979) y Boullier (1993) registran *N. nucleata* en facies grumosas con "*Protoglobigerina*" y espículas de esponja (similares a las litofacies del Prebético Interno), para las que deducen condiciones poco energéticas con

ausencia de corrientes que pudieran provocar la agitación del agua. Sin embargo, en el caso del Prebético Interno, el grupo de litofacies grumosas refleja condiciones más energéticas interpretadas por trabajos recientes a partir del estudio detallado de las litofacies, microfacies y tafofacies (Olóriz *et al.*, 2002a, 2002b; Reolid, 2003). Algunas de estas evidencias son la abundancia de *lumps*, oncoides y facetas de desgaste en ammonoideos. No obstante la energía del medio no sería lo suficientemente importante para producir estructuras sedimentarias tractivas, ni para producir una resedimentación y desarticulación de los braquiópodos más acentuada.

TASA DE SEDIMENTACIÓN

La tasa de sedimentación, fundamentalmente en lo que respecta a aportes terrígenos, fue claramente distinta entre litofacies como se refleja en las asociaciones consideradas. En líneas generales una baja tasa de sedimentación favorece a la epifauna, mientras que una alta tasa beneficia a las formas infáunicas y semiinfáunicas (Fürsich, 1984; Kidwell, 1985, 1986). La asociación *Nucleata-Lacunosella*, correspondiente a las áreas más distales con desarrollo del grupo de litofacies grumosas, representa los valores más bajos de tasa de sedimentación, congruentemente con el predominio de formas epifáunicas sésiles (braquiópodos, bivalvos y serpúlidos). La gran extensión y homogeneidad de las calizas espongiolíticas y de la asociación *Monticlarella-Placothyris*, pueden relacionarse con la constancia de las condiciones de baja tasa de sedimentación en amplias áreas del sector oriental del Prebético Externo, permitiendo la prolongada colonización del fondo por suspensívoros epifáunicos sésiles, fundamentalmente por esponjas y braquiópodos. Esto es congruente con el predominio de esponjas hexactinélidas de morfotipo plano (Olóriz *et al.*, 2003a).

La ritmita margoso-calcárea refleja mayor tasa de sedimentación, especialmente de aportes terrígenos, lo que es coherente con una disminución de la epifauna, destacando la práctica ausencia en la asociación *Procardia-Entolium* de formas epifáunicas sésiles como braquiópodos, esponjas, crinoideos y serpúlidos. El menor tamaño de grano y la consiguiente menor estabilidad del sustrato dificultó la proliferación de organismos epifáunicos sésiles como braquiópodos, mejor desarrollados en los complejos biohermo de esponjas-litohermo microbiano (Olóriz *et al.*, 2003a).

DISPONIBILIDAD DE NUTRIENTES EN SUSPENSIÓN

De acuerdo con Almeras & Elmi (1985), la producción primaria orgánica es un factor condicionante de la insta-

lación y desarrollo de los braquiópodos, así como de la competencia con otros organismos filtradores. Suchanek & Levinton (1974) y Stanton & Nelson (1980) afirman que la alimentación de los braquiópodos se compone principalmente de fitoplancton. Para Fürsich & Hurst (1974) la distribución de braquiópodos depende de tres factores directamente relacionados con la alimentación: aporte de alimento, capacidad de filtración (área del lofóforo) y adaptaciones morfológicas para facilitar la filtración de alimento. Estudios previos en el Prebético (Olóriz *et al.*, 2003a, 2003b; Reolid, 2003) señalan que los nutrientes en este sector se encontraron fundamentalmente en suspensión, siendo más abundantes en las áreas de plataforma media (Prebético Externo) que en las de plataforma externa (Prebético Interno), y estando relacionados en gran medida con los flujos de aportes terrígenos. Esta interpretación es congruente con la disminución de la diversidad del bentos hacia áreas más distales, asumiendo una relación directa entre disponibilidad de nutrientes en el medio y diversidad del bentos (Walker, 1972), y núcleos tróficos con mayor número de géneros. Asimismo la diversidad de braquiópodos y su abundancia es mayor en áreas comparativamente más proximales. En este contexto, la presencia de braquiópodos con comisura sulcada como *N. nucleata*, resultaría una adaptación para mejorar la eficacia de la filtración en medios con escasos nutrientes en suspensión.

CONCLUSIONES

El estudio detallado de las asociaciones de braquiópodos del Oxfordiense de la Zona Prebética, constituye el primer trabajo cuantitativo acerca de este grupo de organismos fósiles en el Jurásico superior de la Península Ibérica. Destacan en este estudio las siguientes observaciones:

a.- Se han identificado 9 géneros correspondientes al orden Terebratulida siendo mayoritarios *Nucleata* y *Placothyris*, y 4 géneros correspondientes al orden Rhynchonellida, siendo más abundantes *Monticlarella* y *Lacunosella*.

b.- Existe una clara relación entre la composición de las asociaciones de braquiópodos, el gradiente proximal-distal y las litofacies. Así, determinados géneros de braquiópodos se encuentran limitados casi exclusivamente a determinadas litofacies. *Nucleata* y *Lacunosella* aparecen en relación con el grupo de litofacies grumosas que constituyen la sedimentación más intraclástica y de tamaño de grano más grueso, correspondientes a áreas más distales de la plataforma (Prebético Interno). En los sectores más proximales en los que predomina el grupo de litofacies espongiolíticas (sector oriental del Prebético Externo), los braquiópodos son más abundantes y diversos, siendo mayoritarios *Monticlarella*, *Placothyris* y en

menor medida *Dictyothyris* y *Argovithyris*, mientras que donde predomina la litofacies de ritmita margoso-calcárea (sector central del Prebético Externo) los braquiópodos y otros organismos bentónicos sésiles se limitan a las bioconstrucciones.

c.- Los parámetros que influyeron en la composición y distribución de las asociaciones de braquiópodos y, en general en las asociaciones de macroinvertebrados bentónicos, fueron el tipo de sustrato, la tasa de sedimentación, la energía del medio y la disponibilidad de nutrientes en suspensión. Los braquiópodos estuvieron favorecidos en el grupo de litofacies grumosas y el grupos de litofacies espongiolíticas, donde el sustrato fue más firme, la tasa de sedimentación fue baja y la energía del medio lo suficientemente alta para mantener partículas de materia orgánica en suspensión, siendo los aportes de nutrientes mayores en las áreas más comparativamente más proximales (Prebético Externo). En cambio, la ritmita margoso-calcárea representa las condiciones más desfavorables para los braquiópodos, entre las litofacies registradas, con un sustrato lodoso y una tasa de sedimentación comparativamente más alta.

AGRADECIMIENTOS

Mi agradecimiento a la Prof. Annick Boullier (Univ. Franche-Comté, Besançon) por su inestimable ayuda en la clasificación de los braquiópodos y su asesoramiento en la interpretación paleoecológica de los mismos. Este agradecimiento se extiende al Prof. Francisco J. Rodríguez Tovar (Univ. Granada, España) por el asesoramiento en fases iniciales de la redacción del texto, y a los revisores, la Dra. M^a José Comas Rengifo y el Dr. Fernando García Joral (Universidad Complutense de Madrid) cuyas sugerencias han contribuido en la mejora de la presentación del trabajo y de los resultados obtenidos. Este estudio ha sido realizado en el marco de trabajo del Grupo EMMI (Evolución de los Márgenes Mesozoicos de Iberia) y financiado por el proyecto BTE2002-3029.

BIBLIOGRAFÍA

- Aberhan, M. 1994. Guild-structure and evolution of mesozoic benthic shelf communities. *Palaios*, **9**, 516-545.
- Acosta, P. 1989. *Estudio del Jurásico de un sector de la Sierra de Cazorla (Zona Prebética)*. Tesis Licenciatura, Universidad de Granada, 117 pp. (inédito).
- Ager, D.V. 1965. The adaptation of mesozoic brachiopods to different environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **1**, 143-172.
- Ager, D.V. 1967. Brachiopod palaeoecology. *Earth-Sciences Review*, **3**, 157-179.
- Almeras, Y. & Elmi, S. 1985. Le contrôle des peuplements de brachiopodes: comparaison des dominées du Jurassique et de l'actuel. *Annales de la Société Géologique du Nord*, **104**, 127-140.
- Behmel, H. 1970. Beiträge zur stratigraphie und paläontologie des Juras von Ostspanien. V. Stratigraphie und Fazies im Präbetschen Jura von Albacete und Nord-Murcia. *Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **137**, 1-102.
- Boullier, A. 1976. *Les Térébratulidés de l'Oxfordien du Jura et de la bordure sud du Bassin de Paris*. Tesis Université de Besançon, 457 pp.
- Boullier, A. 1981. Les faunes de brachiopodes de l'Oxfordien moyen du Jura. *Annales Scientifiques Université Franche-Comté Besançon*, **4**, 21-31.
- Boullier, A. 1984. Les associations de brachiopodes de l'Oxfordien supérieur du Berry. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris*, **21**, 9-20.
- Boullier, A. 1993. Intérêt des brachiopodes jurassiques en paleobathymetrie. *Bulletin Association Géologique Aubeoise*, **15**, 15-25.
- Boullier, A. 1999. Modalités évolutives chez les térébratulidés mésozoïques (Brachiopodes). *Bulletin Association Géologique Aubeoise*, **20**, 27-47.
- Caracuel, J.E. 1996. *Asociaciones de megainvertebrados, evolución sedimentaria e interpretaciones ecostratigráficas en umbrales epioceánicos del Tethys occidental (Jurásico superior)*. Tesis Universidad de Granada, 458 pp. (inédita).
- Copper, P. 1992. Organisms and carbonate substrates in marine environments. *Geoscience Canada*, **19**, Paleoscene **14**, 97-112.
- Fisher, R.A., Corbet, A.S. & Williams, C.B. 1943. The relations between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, **12**, 42-58.
- Fürsich, F.T. 1984. Palaeoecology of boreal invertebrate faunas from the Upper Jurassic of Central East Greenland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **48**, 309-364.
- Fürsich, F.T. and Hurst, J.M. 1974. Environmental factors determining the distribution of brachiopods. *Paleontology*, **17**, 879-900.
- Fürsich, F.T. & Werner, W., 1986. Benthic associations and their environmental significance in the Lusitanian Basin (Upper Jurassic, Portugal). *Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **172**, 271-329.
- Fürsich, F.T., Oschmann, W., Jaitly, A.K. & Singh, I.B. 1991. Faunal response to transgressive-regressive cycles: example from the Jurassic of western India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **85**, 149-159.
- Gradinaru, E. & Barbulescu, A. 1994. Upper Jurassic brachiopod faunas of central and north Dobrogea (Romania): Biostratigraphy, paleoecology and paleobiogeography. *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt*, **137**, 43-84.
- Haas, H.J. 1893. Kritische Beiträge zur Kenntniss der jurassischen Brachiopodenfauna des schweizerischen Jura Gebirges und seiner angrenzen den Landestheile. III. Die Terebratulae buplicatae des Malm. *Mémoires Société paleontologie suisse*, **XX**, 103-147.
- Jerez-Mir, L. 1973. *Geología de la Zona Prebética en la transversal de Elche de la Sierra y sectores adyacentes*

- (provincias de Albacete y Murcia). Tesis Universidad de Granada, 749 pp.
- Kidwell, S.M. 1985. Palaeobiological and sedimentological implications of fossil concentrations. *Letters to Nature*, **318**, 457-460.
- Kidwell, S.M. 1986. Models for fossil concentrations: paleobiologic implications. *Paleobiology*, **12**, 6-24.
- Laurin, B. 1979. Convergence morphologique entre les brachiopodes sulqués: *Septocrurella sanctae-clarae* (Roemer) – Rhynchonellacea, Erymniariidae – et *Nucleata nucleata* (Schlotheim) – terebratulacea, Pygopidae – dans l'Oxfordien de la region d'Aiglun (Alpes-Maritimes). *Géologie Méditerranéenne*, **VI**, 417-422.
- Loriol de, P. & Girardot A. 1904. Etude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien supérieur et moyen du Jura lédonien. *Mémoires Société paleontologie suisse*, **XIX-XXXI**, 303 pp.
- Middlemiss, F.A. 1962. Brachiopod ecology and Lower Greensand palaeogeography. *Palaeontology*, **5**, 253-267.
- Moesch, C. 1867. Der Aargauer-Jura. *Beitrag geol. Karte Schweiz*, **4**, 320 pp.
- Noble, J.P.A. & Logan, A. 1981. Size-frequency distribution and taphonomy of brachiopods: a recent model. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **36**, 87-105.
- Quenstedt, F.A. 1871. *Petrefactenkunde Deutschlands-Brachiopoden*. Fues edit. Leipzig, 748 pp.
- Olóriz, F. 1985. Paleogeography and ammonites in the Upper Jurassic. Outlines for a pattern. In: *Fossili, Evoluzione, Ambiente*. (Ed.) G. Pallini, Atti 1st Conv., Pergola, 1984, 1-9.
- Olóriz, F. 1990. Ammonite phenotypes and ammonite distributions. Notes and comments. In: *Fossili, Evoluzione, Ambiente*. (Eds.) G. Pallini, F. Cecca, S. Cresta, M. Santantonio. Atti 2nd Conv., Pergola 1987, Tecnostampa, 417-426.
- Olóriz, F. 2000. Time-averaging and long-term palaeoecology in macroinvertebrate fossil assemblages with ammonites (Upper Jurassic). *Revue de Paléobiologie*, **8**, 123-140.
- Olóriz, F., Rodríguez-Tovar, F.J., Marques, B. & Caracuel, J.E. 1993. Ecostratigraphy and sequence stratigraphy in high frequency sea level fluctuations: examples from Jurassic macroinvertebrate assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **101**, 131-145.
- Olóriz, F., Caracuel, J. & Rodríguez-Tovar, F.J. 1995. Using ecostratigraphic trends in sequence stratigraphy. In: *Sequence stratigraphy and depositional response to eustatic, tectonic and climatic forcing*. (Ed. B. V. Hag) Kluwer Academic Publisher, 59-85.
- Olóriz, F., Reolid, M. & Rodríguez-Tovar, F.J., 1999. Fine-resolution ammonite biostratigraphy at the Río Gazas-Chorro II section in Sierra de Cazorla (Prebetic Zone, Jaén Province, southern Spain). *Profil*, **16**, 83-94.
- Olóriz, F., Reolid, M. & Rodríguez-Tovar, F.J. 2002a. Fossil assemblages, lithofacies and taphofacies for interpreting depositional dynamics in epicontinental Oxfordian (Prebetic Zone, Betic Cordillera, southern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **185**, 53-75.
- Olóriz, F., Reolid, M. & Rodríguez-Tovar, F.J. 2002b. Taphonomic features in Upper Oxfordian ammonite assemblages (Bifurcatus Zone) from the Navalperal section (Internal Prebetic, Betic Cordillera). In: *Currents topics on taphonomy and fossilization* (Eds. M. De Renzi, M. V. Pardo Alonso, M. Belinchón, E. Peñalver, P. Montoya & A. Márquez-Aliaga). Ayuntamiento de Valencia, 215-222.
- Olóriz, F., Reolid, M. & Rodríguez-Tovar, F.J. 2003a. A Late Jurassic carbonate ramp colonized by sponges and benthic microbial communities (External Prebetic, Southern Spain). *Palaios*, **18**, 528-545.
- Olóriz, F., Reolid, M. & Rodríguez-Tovar, F.J. 2003b. Palaeogeographic and stratigraphic distribution of Mid-Late Oxfordian foraminiferal assemblages in the Prebetic Zone (Betic Cordillera, southern Spain). *Geobios*, **36**, 733-747.
- Owen, E.F. 1970. A revision of the Brachiopod Subfamily Kingeninae ELLIOT. *Bulletin British Museum Natural History, Geology Series*, **19**, 27-83.
- Reolid, M. 2003. *Dinámica eco-sedimentaria durante el Oxfordiense medio-Kimmeridgiense temprano en la Zona Prebética: interpretación ecostratigráfica y secuencial*. Tesis Universidad de Granada, 254 pp. (inérita).
- Reolid, M. & Boullier, A. 2003. Asociaciones de braquiópodos oxfordienses de la Zona Prebética (Cordillera Bética): relación con las litofacies. En: *Libro de Resúmenes XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, 139-140.
- Rodríguez-Tovar, F.J. 1993. *Evolución sedimentaria y ecostratigráfica en plataformas epicontinentales del margen Sudibérico durante el Kimmeridgiense inferior*. Tesis Universidad de Granada, 377 pp.
- Rollet, A. 1972. *Argovithyris* nov. gen. et *A. birmensdorfensis* (Brachiopoda) des couches à spongiaires de l'Oxfordien moyen du Jura. *Geobios*, **5**, 91-118.
- Rollier, L. 1919. Sinopsis des Spirobranches (Brachiopodes) jurassiques celto-souabes. *Mémoires Société paleontologie suisse*, **XLI-XLIV**, 433 pp.
- Sequeiros, L. 1977. Nuevos datos paleontológicos y bioestratigráficos de *Glossothyris* (Brachiopoda, Terebratulidae) en la zona subbética (España meridional). *Acta Geológica Hispánica*, **12**, 8-11.
- Stanton Jr., R.J. & Nelson, P.C. 1980. Reconstruction of the trophic web in paleontology: Community structure in the Stone City Formation (Middle Eocene, Texas). *Journal of Paleontology*, **54**, 118-135.
- Suchanek, T.H. & Levinton, J. 1974. Articulate brachiopod food. *Journal of Paleontology*, **48**, 1-5.
- Sulser, H. 1999. *Die fossilen Brachiopoden der Schweiz und der angrenzenden Gebiete Juragebirge und Alpen*. Satz und Druck: H. Tschudy & Co, St Gallen, 315 pp.
- Sulser, H. & Calzada, S. 1991. The genus *Fortunella* (Brachiopoda, Rhynchonellida) and its related species in the Upper Jurassic and Lower Cretaceous. *Eclogae geologicae Helvetiae*, **84**, 851-871.
- Velbel, M.A. & Brandt, D.S. 1989. Differential preservation of brachiopod valves: taphonomic bias in *Platystrophia ponderosa*. *Palaios*, **4**, 193-195.

Walker, K.R. 1972. Trophic analysis: A method for studying the function of ancient communities. *Journal of Paleontology*, **46**, 82-93.

Westphal, K. 1970. Die *terebratulidae* (Brachipoda) des tieferen Weissjura des Schwäbischen. *Jahresleerichte*

und Mitteilungen der Oeerrheinischen Geologischen Vereines, **52**, 33-70.

Manuscrito recibido: 3 de Mayo, 2004

Manuscrito aceptado: 10 de Enero, 2005