



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA

**Morfología teórica en ammonoideos:
el caso de *Idoceras* Burckhardt, 1906**

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS DE LA TIERRA

P R E S E N T A

Gabriela Contreras Figueroa

T U T O R

Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez
Instituto de Geología

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR

Dr. José Luis Aragón Vera (CFATA, UNAM)

Dra. Marina Manea (CGEO, UNAM)

Dr. Josep Anton Moreno Bedmar (Instituto de Geología, UNAM)

Dr. Federico Olóriz Sáez (Facultad de Ciencias, Universidad de Granada)

UNAM-Juriquilla. Noviembre, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Declaración de ética

“Declaro conocer el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, plasmado en la Legislación Universitaria. Con base en las definiciones de integridad y honestidad ahí especificadas, aseguro mediante mi firma al calce que el presente trabajo es original y enteramente de mi autoría. Todas las citas de, o referencias a, la obra de otros autores aparecen debida y adecuadamente señaladas, así como acreditadas mediante los recursos editoriales convencionales.”

A handwritten signature in black ink, appearing to read "Gabriel". The signature is written in a cursive style with a large initial "G" and a long horizontal stroke extending to the right.

Eadem mutata resurgo

Agradecimientos

La vida es la expresión más hermosa del universo. Sólo el estudio geométrico de la forma orgánica nos acerca al entendimiento de esta belleza. El proyecto desarrollado en el posgrado es una pequeña aportación a este campo del conocimiento, inspirándose en la geometría espiral que exhiben las conchas de moluscos fósiles. El presente trabajo no hubiera sido posible sin la ayuda de las siguientes personas e instituciones a las que reitero mi más grande y profundo agradecimiento.

Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez, gracias por ser la guía principal para realizar este proyecto; por todas las oportunidades brindadas durante mi estancia en el posgrado que fortalecieron mi crecimiento académico-personal. Agradezco su acertada orientación que me permitió seleccionar un área de investigación novedosa dentro del fascinante mundo de la paleontología de ammonoideos.

Dr. Roberto Molina Garza, gracias por brindarme el apoyo inicial dentro del posgrado, por inculcarme el asombro e interés hacia la Geología y por formar parte del proceso de este proyecto cada semestre.

Dr. José Luis Aragón y Carmen Aguirre, por ser el eje central en el desarrollo matemático de este trabajo, muchas gracias por acercarme a tan bella disciplina y siempre responder pacientemente mis preguntas sobre geometría.

A los revisores del escrito de la presente Tesis, por sus valiosas correcciones y sugerencias: Dra. Marina Manea, Dr. José Luis Aragón, Dr. Josep Moreno y Dr. Federico Olóriz muchas gracias por el interés de formar parte del Comité Tutor. De manera especial expreso mi gratitud al Dr. Federico Olóriz, su conocimiento geológico y paleontológico fue una pieza fundamental en el desarrollo de este proyecto.

Dr. Eduardo González Partida muchas gracias por el increíble apoyo con las tomografías de rayos X, sin su ayuda no hubiera sido posible comprender la geometría interna de la concha de estos ammonoideos. También manifiesto mi agradecimiento al personal del Laboratorio Universitario de Micro-Tomografía de Rayos X (LUMIR).

Dr. Jesús Alvarado y M. en C. Violeta Amparo de la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, por su gran ayuda en la consulta del materia fósil y por las fotografías de los tipos brindados para este trabajo.

Al Posgrado en Ciencias de la Tierra, al Proyecto PAPIIT IN102016 y al CONACYT, gracias por el apoyo académico y económico otorgado que me permitió estudiar este posgrado, así como por la oportunidad de contribuir a la ciencia que se desarrolla en nuestro país.

Al Centro de Geociencias, al Instituto de Geología y a la Universidad Nacional Autónoma de México, gracias por ser mi casa de estudios y por reforzar en mí un corazón universitario.

Finalmente, nunca podría haber completado este trabajo sin el apoyo incondicional de familiares y amigos. En especial, muchas gracias a la M. en C. Blanca Contreras por sus aportaciones en la redacción de este texto, por su apoyo inigualable y por ser una maravillosa mamá. Gracias a mis compañeros y amigos del posgrado con los que pude asombrarme observando una roca o resolviendo una ecuación. Un agradecimiento fosilizado para Adolfo Pacheco, por sus consejos y palabras de aliento que siempre alimentaron mi quehacer de biólogo, gracias por ser mi compañero paleontológico.

...

Por mi raza hablará el espíritu

Índice general

Resumen	1
Abstract	3
1. Introducción	5
2. Marco teórico	7
2.1. Estudio de la forma en ammonoideos	7
2.1.1. Morfología: generalidades	7
2.1.2. Morfología clásica en ammonoideos	8
2.1.3. Morfología teórica	12
2.2. Variación de la forma en ammonoideos	21
2.2.1. Variación ontogenética	22
2.2.2. Variación intraespecífica	23
2.3. Género <i>Idoceras</i> Burckhardt, 1906	25
2.3.1. Propuesta del género: trabajos de Burckhardt	25
2.3.2. Diagnósis del género <i>Idoceras</i>	27
2.3.3. Trabajos previos del género	28
2.4. Área de procedencia del material de estudio	29
2.4.1. Geología regional del noreste de México durante el Jurásico	30
2.4.2. Perfiles de procedencia de los ejemplares	32
3. Metodología	35
3.1. Revisión del material fósil	35
3.2. Propuesta de clasificación de morfotipos	35
3.3. Obtención de parámetros de Raup	37
3.4. Propuesta del modelo y morfoespacio teórico	38
3.5. Análisis de tomografía computarizada de rayos X	42
3.6. Análisis morfológico-estratigráfico	44
4. Resultados	45
4.1. Clasificación de morfotipos	45
4.2. Caracterización mediante el morfoespacio teórico de Raup	45
4.3. Caracterización mediante el morfoespacio teórico propuesto	48
4.4. Evaluación del modelo teórico propuesto	48
4.5. Análisis ontogenético mediante morfoespacios teóricos	53
4.6. Análisis morfológico-estratigráfico	58
4.6.1. Comparación morfológica entre intervalos estratigráficos del perfil MZ-3	58
4.6.2. Comparación morfológica entre perfiles	59

5. Discusión	65
5.1. Propuesta de clasificación en morfotipos	65
5.2. Morfoespacio teórico de Raup	66
5.3. Morfoespacio teórico propuesto	68
5.4. Covariación de caracteres morfológicos	70
5.5. Análisis de tomografía de rayos X	71
5.6. Aplicaciones de los morfoespacios teóricos	72
5.6.1. Análisis del desarrollo ontogenético	72
5.6.2. Análisis morfológico-estratigráfico	73
5.7. Discusiones generales y perspectivas de la morfología teórica	75
6. Conclusiones	77
Referencias	79
Anexo	85

Resumen

La morfología es una disciplina esencial en paleontología ya que usualmente la forma es la única evidencia para clasificar e inferir la paleobiología de un organismo extinto. Actualmente, la mayoría de los análisis morfológicos se restringen a discusiones cualitativas y estudios de morfología clásica, sin embargo la geometría de la concha espiral de los ammonoideos puede ser analizada desde una nueva perspectiva: la morfología teórica. La morfología teórica se define como la simulación matemática de la forma orgánica mediante la construcción de morfoespacios.

Los morfoespacios teóricos son una abstracción matemática basada en ciertos parámetros geométricos que describen la forma general del organismo, en este caso de los ammonoideos planiespirales, lo cual permite la visualización de todas las formas geoméricamente posibles. Con los avances actuales en la computación y gráficos, el enfoque de la morfología teórica se convierte en una técnica cada vez más útil, sin embargo su aplicación en análisis morfológicos es aún limitada, especialmente en los estudios mexicanos de ammonoideos.

El género *Idoceras* Burckhardt, 1906 ha sido reconocido como un grupo de alta variación morfológica, desencadenando un problema taxonómico que no considera la variación poblacional ni ontogenética. Por ello el presente trabajo tiene como finalidad caracterizar la morfología del género *Idoceras* mediante el uso e implementación de morfoespacios teóricos. Se analizaron 104 ejemplares del género *Idoceras* pertenecientes al área de Mazapil, Zacatecas y a los tipos de Burckhard 1906 y 1912. Con base en su revisión se propuso una clasificación de cuatro morfotipos, que fueron caracterizados mediante el morfoespacio teórico de Raup, siendo el primero y más utilizado morfoespacio teórico diseñado para ammonoideos. En este trabajo también se presenta un nuevo morfoespacio teórico basado en la superficie paramétrica del *torus*. En comparación con el modelo de Raup, esta propuesta mostró un mejor ajuste en la descripción geométrica de las conchas de los ejemplares ocupados. Ambos morfoespacios teóricos se aplicaron al desarrollo ontogenético y a los cambios morfológicos relacionados con su procedencia estratigráfica.

Con el análisis de morfología teórica realizado en este trabajo se obtienen las siguientes aportaciones: el género *Idoceras* se distribuye en una amplia región de los morfoespacios teóricos en donde es posible distinguir que los morfotipos propuestos ocupan regiones distintas, ofreciendo una solución para la revisión taxonómica a nivel de especie; se revela la covariación de caracteres morfológicos de la ley de Buckman; se observa la trayectoria ontogenética para el género; y finalmente, el género *Idoceras* muestra una separación de dos grupos morfológicamente distintos relacionados con la posición estratigráfica de las biozonas: Asociación inferior de *Idoceras* y la Asociación superior de *Idoceras*.

Abstract

Morphology is a fundamental discipline in paleontological studies since form is usually the only evidence to classify and deduce the paleobiology of an extinct organism. Nowadays, most of the morphological analysis focus on qualitative discussions and classical morphological studies, however the geometry of the ammonoid coiled shell can be analyzed from a new perspective: theoretical morphology. Theoretical morphology is defined as the mathematical simulation of organic form through the construction of morphospaces.

Theoretical morphospaces are a mathematical abstraction based on certain geometric parameters that describe the general form of an organism, in this case planispiral ammonoids, which allows the visualization of all geometrically possible forms. With the current advances in computing and graphics theoretical morphology is becoming an increasingly useful technique, however its application in morphological analysis is still limited, especially in Mexican studies of ammonoids.

The genus *Idoceras* Burckhardt, 1906 has been recognized as a group with high morphological variability, triggering a taxonomic problem that does not take into account population or ontogenetic variation. Therefore, this work has the purpose of characterizing genus *Idoceras*'s morphology through the use and implementation of theoretical morphospaces. In this study 104 specimens of genus *Idoceras* from Mazapil, Zacatecas and types collected by Burckhardt in 1906 and 1912 were analyzed. Based on their examination, a four morphotype classification was proposed and tested using Raup's theoretical morphospace; the first and most used morphospace for ammonoids. Also a new theoretical morphospace is presented based on torus parametric surface. This proposal displayed a better fit for geometric description of the ammonoid shells when is compared with Raup's model. Both theoretical morphospaces were applied to the ontogenetic development and to the morphological changes related to their stratigraphic origin.

The following contributions are obtained with the analysis of theoretical morphology carried out in this work: genus *Idoceras* is distributed in a wide region of the theoretical morphospaces where it is possible to distinguish the proposed morphotypes occupying different regions, offering a solution for taxonomic revision at species level; the covariation of morphological characters of Buckman's law is revealed; the ontogenetic trajectory in the genus *Idoceras* is observed; and finally, the specimens show a separation of two morphologically distinct groups related to the stratigraphic position of the biozones: Lower *Idoceras* Assemblage and Upper *Idoceras* Assemblage.

Capítulo 1

Introducción

La morfología es una disciplina fundamental en paleontología debido a que generalmente la forma es la única evidencia para identificar y clasificar un organismo, así como para inferir su comportamiento, ecología y el ambiente donde habitaba. Dentro del campo de la paleontología, los ammonoideos han sido objeto de numerosos estudios morfológicos con distintos enfoques. Los ammonoideos, comúnmente nombrados ammonites, son una subclase de cefalópodos extintos que poseían una concha externa generalmente planiespiral. Los ammonoideos son considerados como un organismo modelo para estudios evolutivos y paleobiológicos, debido a la gran diversidad de formas de conchas, al seguimiento completo de su desarrollo ontogenético y al abundante registro fósil en el tiempo geológico.

Actualmente, en la paleontología la mayoría de los análisis morfológicos se restringen a discusiones cualitativas y estudios de morfología clásica que se basan en medidas simples como longitud, amplitud y ángulos de las estructuras de los especímenes (Klug et al., 2015). Sin embargo la geometría espiral de la concha de ammonoideos ha cautivado la atención de distintos naturalistas (Moseley, 1838; Thompson, 1917; Raup, 1962), cuyos trabajos han desarrollado una nueva perspectiva en el estudio morfológico de estos organismos: la morfología teórica. La morfología teórica se define como la simulación matemática de la forma orgánica mediante la construcción de morfoespacios (McGhee, 1999).

Los morfoespacios teóricos son una abstracción matemática basada en cierto número de parámetros morfológicos del organismo de estudio, en este caso de los ammonoideos planiespirales. Uno de los aportes más relevantes de la morfología teórica, a diferencia de la morfología clásica, es la modelación y visualización del espectro de todas las formas geométricas y teóricamente posibles. Esto permite reconocer la distribución de formas de un determinado grupo, tiempo geológico, región biogeográfica o inclusive morfologías que no se han encontrado en el registro fósil.

Con los avances actuales en la computación y en las técnicas de gráficos, el enfoque de la morfología teórica se vuelve una herramienta cada vez más útil para comprender la morfología de organismos extintos, incluyendo los ammonoideos (Okamoto, 1996). Sin embargo su aplicación en análisis morfológicos es aún limitada, especialmente en los estudios mexicanos de ammonoideos. Dentro de los géneros de ammonoideos presentes en México que presentan gran diversidad morfológica se encuentra el género *Idoceras* Burckhardt, 1906, el cual ha sido reconocido como uno de los grupos de ammonites de alta variación fenotípica y de los más abundantes durante el Jurásico Superior de México. Este género se distribuye en el Kimmeridgiano Inferior con un registro importante en el noreste de México en la Formación La Caja. El problema taxonómico que presenta el género es que la designación de especies es altamente tipológica, ya que no considera la variación intraespecífica ni los cambios ontogenéticos propios del género, así como la carencia de un control bioestratigráfico preciso en los ejemplares tipo de Burckhardt (1906 y 1912).

Reuniendo las dos debilidades morfológicas en relación a la escasez de trabajos sobre morfología teórica y la alta variación fenotípica del género *Idoceras*, se realiza la siguiente investigación con la finalidad de solventar esta problemática. El presente trabajo tiene como objetivo general caracterizar la morfología del género *Idoceras* mediante el uso e implementación de morfoespacios teóricos. El material utilizado para este fin corresponde a 104 ejemplares del noreste de México, de la región de Mazapil, Zacatecas. Se espera que la alta variación morfológica del género *Idoceras*, ofrecerá elementos ideales para una evaluación poblacional, ontogenética y bioestratigráfica dentro de los morfoespacios teóricos.

Los objetivos específicos que permitirán desarrollar esta investigación son: revisión general de los tipos de ejemplares con similitudes y diferencias de caracteres en relación al diseño y ornamentación de la concha; realizar la caracterización de variedad de conchas con base en el morfoespacio de Raup (Raup, 1967), que es el primero y más utilizado morfoespacio teórico diseñado para ammonoideos; proponer un nuevo morfoespacio teórico basado en un modelo geométrico con un mínimo de parámetros que describa correctamente la concha de ammonoideos planiespirales; aplicar ambos morfoespacios teóricos en la caracterización del desarrollo ontogenético y en los posibles cambios estratigráficos dentro de los perfiles de procedencia.

El presente trabajo de investigación inicia con el capítulo de Marco Teórico en donde se recopila la información más importante sobre cuatro aspectos: el estudio morfológico clásico y teórico en ammonoideos; la variación poblacional y ontogenética de estos organismos; la descripción y trabajos previos del género *Idoceras*; y finalmente, el área de estudio de los perfiles de procedencia de los ejemplares. La segunda sección de Metodología detalla todas las herramientas, técnicas y propuestas metodológicas utilizadas en este trabajo, incluyendo el desarrollo matemático del morfoespacio propuesto y una clasificación de morfotipos para el género *Idoceras*. En el siguiente capítulo de Resultados se presentan todos los datos obtenidos organizados en subsecciones que muestran el análisis con la propuesta de morfotipos, la caracterización morfológica mediante el morfoespacio de Raup y el morfoespacio propuesto, la evaluación del modelo que sustenta a dicho morfoespacio, la aplicación de los morfoespacios teóricos al análisis ontogenético y morfológico-estratigráfico. Siguiendo este mismo orden, en el cuarto capítulo de Discusiones se indaga en la explicación de los resultados obtenidos. Finalmente la última sección está destinada a las principales conclusiones que se generaron con este trabajo de estudios morfológicos.

Capítulo 2

Marco teórico

2.1. Estudio de la forma en ammonoideos

Los ammonoideos son una subclase de cefalópodos extintos caracterizados por poseer una concha externa de aragonita. Estos animales habitaban en los mares desde el Silúrico Tardío hasta su extinción en el límite Cretácico-Paleógeno. Los ammonoideos fueron un grupo de amplia distribución temporal y espacial que los convierte ahora en excelentes fósiles índices de correlación bioestratigráfica (Landman et al., 1996).

Por más de 300 Ma de evolución, los ammonoideos presentaron una amplia variedad de formas. La diversidad de formas de conchas ammonoideas abarca desde las llamadas heteromorfos (desenrolladas) hasta las icónicas conchas planiespirales. Debido a que las partes blandas del organismo son extremadamente raras en el registro fósil, el único testigo de su diversidad morfológica es la concha externa o, generalmente, su molde interno; debido a esto los estudios morfológicos en ammonoideos se enfocan en la forma general de la concha y en la ornamentación (Klug et al., 2015).

La enigmática espiral de la concha de los ammonoideos ha cautivado tanto a científicos como artistas, convirtiéndola en objeto de numerosos estudios morfológicos. Desde las observaciones descriptivas de Robert Hooke de 1687 (en Kusukawa, 2013) hasta las modelaciones tridimensionales de los últimos años (Okamoto, 1988; Hammer y Bucher, 2005; Moulton et al., 2015), todas ellas han revelado la importancia en el desarrollo de técnicas morfológicas para el estudio paleontológico de los ammonoideos.

Esta primera sección está destinada a presentar las técnicas utilizadas en los estudios de la forma en conchas planiespirales, haciendo énfasis en las herramientas de morfología clásica y de morfología teórica.

2.1.1. Morfología: generalidades

El análisis de la forma orgánica se formalizó en 1795 cuando Goethe instauró el término de Morfología (en Eble, 2000). Desde su formalización, los primeros trabajos morfológicos se basaron en descripciones meramente cualitativas, fue hasta principios del siglo XX que los estudios morfológicos tuvieron un acercamiento a elementos cuantitativos, realizando medidas morfométricas clásicas como longitud, amplitud y ángulos (Adams et al., 2004). Sin embargo con estas sencillas medidas existe una pérdida de información de la forma, siendo insuficientes para capturar la geometría completa. A finales del siglo XX surge una segunda revolución hacia la morfometría geométrica (Simon et al., 2011), la cual permite la descripción integral de

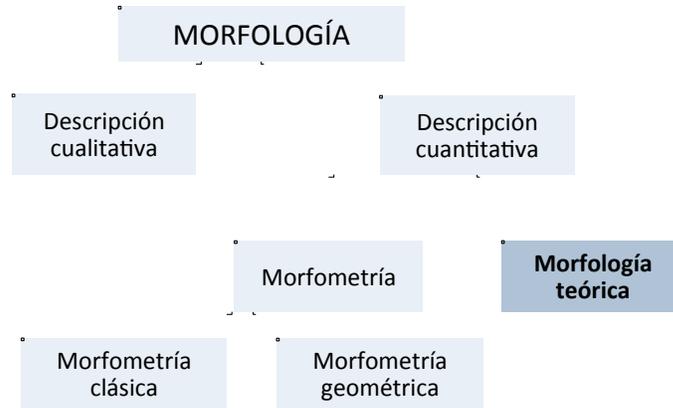


Figura 2.1: Divisiones de la morfología. Se observa que la morfometría y la morfología teórica son dos subdivisiones distintas

la forma mediante coordenadas de puntos homólogos (*landmarks*) y de la información estadística obtenida de sus posiciones geométricas relativas (Bookstein, 1998).

El estudio de la morfología en organismos ha madurado en dos direcciones, por un lado las técnicas morfométricas mencionadas y por el otro la morfología teórica (Dera et al., 2008) (Fig. 2.1). La morfología teórica surge en la década de 1960 con los trabajos de David M. Raup (Raup, 1961, 1962; Raup y Michelson, 1965), los cuales proponen la simulación matemática de una forma y la construcción de morfoespacios. La morfología teórica se caracteriza por modelar la forma desde un punto de vista meramente matemático, no estadístico como es el caso de la morfometría geométrica.

Las conchas de los ammonoideos han sido objeto de estudio de todas estas divisiones del estudio de la morfología, especialmente de la morfometría clásica y la morfología teórica. La morfometría geométrica tiene casi nula aplicación en el estudio de ammonoideos, principalmente por la dificultad de establecer puntos homólogos entre las conchas de estos organismos, aunque destacan los trabajos de Neige (1999) y Simon et al. (2011). Mención aparte merece la aproximación numérica que proporciona el análisis de la dimensión fractal para caracterizar la complejidad distal de los septos que limitan las cámaras del fragmocono (Pérez-Claros et al., 2002). Esta modalidad de análisis morfológicos, queda fuera de los objetivos del presente trabajo ya que no se aborda el estudio de la línea de sutura.

En los siguientes subtemas se presentan las dos ramas principales para el estudio morfológico de la concha planispiral de ammonoideos: morfología clásica y morfología teórica.

2.1.2. Morfología clásica en ammonoideos

Morfología general de la concha

Una normalización del estudio clásico de sistemática y taxonomía de ammonoideos se remonta a 1957 con el tratado *Treatise for Invertebrate Paleontology* (Arkell et al., 1957). Este trabajo contiene los términos morfológicos y anatómicos más utilizados en las descripciones de concha de ammonoideos, con los cuales se fundamentan las identificaciones taxonómicas. Debido a que la presente sección es una revisión de estudios meramente morfológicos, no se abordarán cuestiones de anatomía y fisiología de los ammonoideos, sin embargo en la Figura 2.2 se ofrece una descripción general de las estructuras y posiciones anatómicas en la concha de un ammonoideo.

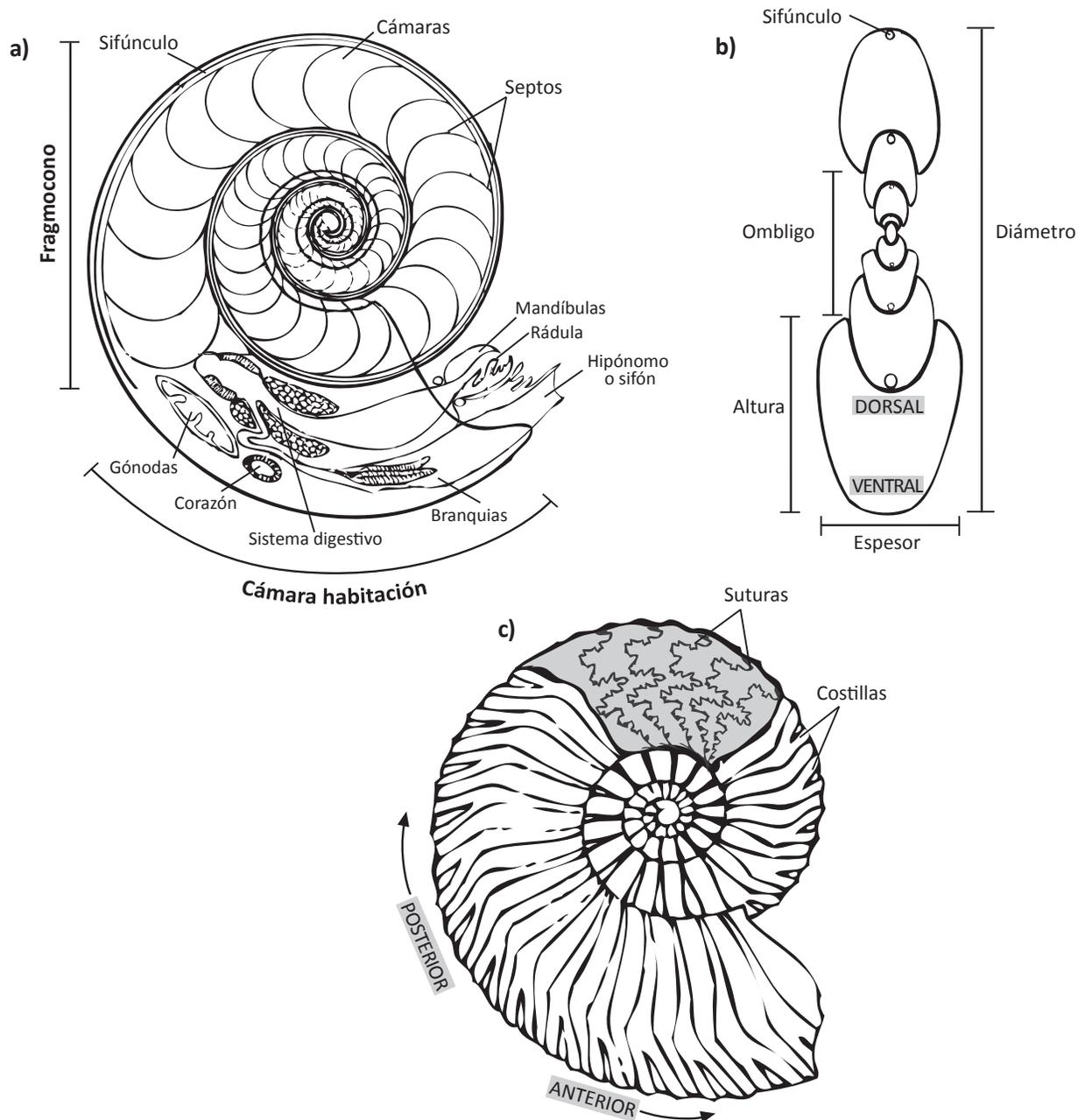


Figura 2.2: Representación morfológica y anatómica de ammonoideos planiespirales. (a) Corte sagital o ecuatorial de la concha donde se muestra la cámara habitación que aloja la masa visceral y el fragmocono con los septos que separan las cámaras, las cuales al estar conectadas por un sifúnculo actúan como dispositivo de flotación. (b) Corte transversal de la concha, se observa la ubicación del sifúnculo en el fragmocono, así como el diámetro y ombigo de la concha y la altura y espesor de la sección. (c) Vista lateral, se distinguen la costulación en la superficie externa de la concha y las líneas de sutura formadas por la conexión de los septos con la superficie interna de la concha. En estas conchas se considera la zona: anterior hacia la dirección de la abertura; posterior hacia el inicio de la espiral; ventral en coincidencia con la ubicación del sifón y dorsal en la posición opuesta. Se toma como base Arkell et al. (1957) y Olóriz y Rodríguez-Tovar (2009).

La forma de la concha planiespiral de los ammonoideos puede concebirse como un cono más o menos enrollado (Thompson, 1917) sin desplazamiento en el eje vertical. A cada uno de los giros o enrollamientos del cono se les conoce como vuelta de la espiral (Olóriz y Rodríguez-Tovar, 2009). En su contraparte, se consideran formas heteromorfas a todas aquellas conchas sin enrollamiento planiespiral y/o con espacios entre las vueltas (Olóriz y Rodríguez-Tovar, 2009). Las conchas planiespirales muestran diseños variables en cuanto el grado de enrollamiento que indica el recubrimiento o sobreposición entre las vueltas sucesivas de la espiral y por consecuencia la amplitud del ombligo (Olóriz y Rodríguez-Tovar, 2009). Se llaman conchas advolutas aquellas donde las vueltas de la espiral están en contacto pero sin sobreponerse (Landman et al., 1996). Las formas evolutas son conchas poco enrolladas, es decir con un ligero recubrimiento y un ombligo amplio. Por el contrario las formas involutas son aquellas con un recubrimiento considerable y un ombligo estrecho (Olóriz y Rodríguez-Tovar, 2009).

Arkell y colaboradores (1957) precisan que los términos evoluta e involuta son relativos cuando se trata de clasificar la morfología de las conchas. Esta clasificación es posteriormente ampliada y modificada por Westermann (1996) con la finalidad de plantear los aspectos paleobiológicos de estas formas. No obstante esta clasificación morfológica es meramente cualitativa por lo que está sujeta a ambigüedades sin el uso de elementos cuantitativos. Una combinación de la clasificación morfo-ecológica de los tipos de concha planiespiral de Westermann (1996) con la dimensión o índice fractal de las líneas de sutura fue proporcionada por Olóriz y colaboradores (2002), quienes reinterpretaron el significado paleoambiental asumido para los ammonites jurásicos.

Parámetros e índices de la concha

Korn (2010) publica una guía para la descripción cuantitativa de ammonoideos que recopila la información más relevante de sus trabajos anteriores (Korn, 1997; Korn y Klug, 2003, 2007). Esta guía ilustra apropiadamente la metodología para obtener las medidas en los ejemplares. A continuación se describen los parámetros e índices morfológicos que se recomiendan para una descripción general de cualquier ammonoideo (Klug et al., 2015). Estos parámetros corresponden a la medición de diámetros y distancias sobre la concha, siendo los más recurrentes por su fácil obtención. Con base en Korn (2010) y Klug et al. (2015) se mencionan a continuación las medidas clásicas realizadas en los ejemplares:

- Diámetro (D): corresponde al máximo diámetro de la concha; es el parámetro básico para la obtención de tamaño, edad relativa, volumen, entre otros.
- Espesor de la vuelta (E): como se observa en la Figura 2.2b es una medida perpendicular al plano de simetría. Para no alterar la medida de espesor, ésta se obtiene entre la ornamentación.
- Altura de la vuelta (H): es la distancia obtenida sobre la distancia de diámetro, que va de la pared umbilical hacia la periferia de la concha.
- Ombligo (O): corresponde a la distancia entre vueltas, es la medida entre las paredes umbilicales.

Una de las propuestas más importantes del trabajo de Korn (2010) es la clasificación de términos cualitativos con base en rangos de valores dentro de los parámetros e índices. Esto mejora la descripción de la morfología de la concha, pues adjudica un término cualitativo a un valor dado.

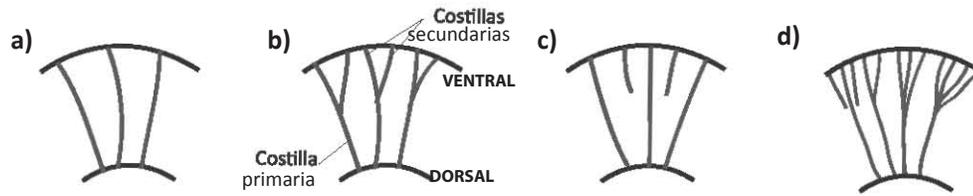


Figura 2.3: Tipos de costulación relevantes para el presente trabajo. (a) Costillas simples. (b) Costillas bifurcadas. (c) Costillas intercaladas o residuales. (d) Costillas con divisiones complejas. Ilustraciones de Arkell et al. (1957) y Geyer (1961).

Ornamentación

Un rasgo de gran relevancia en la descripción morfológica de ammonoideos es la ornamentación, ésta se refiere a las características de la superficie exterior de la concha. Debido al interés particular de este trabajo en un género con ornamentación del tipo costillas, únicamente se puntualizará en la morfología de la costulación. Las costillas representan el plegamiento de la pared de la concha que corren en paralelo a las líneas de crecimiento. La variación en su forma, arreglo, orientación y relieve tiene gran valor taxonómico, por lo que es un aspecto importante a cuantificar (Klug et al., 2015).

Se conocen como costillas internas a aquellas localizadas en la región dorsal de la concha, mientras que las costillas externas son las que se ubican en la región ventral (Fig. 2.3). La descripción cualitativa de las costillas se realiza con base en su orientación, curvatura o ramificación. Si las costillas no presentan división se denominan simples (Fig. 2.3a), sin embargo es común que las costillas se ramifiquen, en tal caso la rama principal anterior a la división se conoce como costilla primaria o umbilical (Geyer, 1961), mientras que las ramificaciones relacionadas con ésta son las costillas secundarias (Fig. 2.3b). Si las costillas secundarias no se encuentran unidas a la rama principal se llaman intercaladas o residuales (Fig. 2.3c). El grado de complejidad en la costulación se puede describir por el tipo de ramificación, por lo que una costulación sencilla tiende a ser más compleja cuando aumenta el grado de ramificación (Fig. 2.3d) (Korn, 2010). Para una revisión completa de los tipos de costulación en ammonoideos consultar a Arkell y colaboradores (1957), Geyer (1961) y Atrops (1982).

Alcances de la morfología clásica

Hasta hace unas décadas muchos de los estudios se restringían a descripciones narrativas y cualitativas. El consenso en el uso de los parámetros y caracteres morfológicos ha impulsado el uso de la morfología cuantitativa para la descripción y clasificación de los ammonoideos (Korn, 2010). Actualmente la mayoría de los trabajos de paleontología de ammonoideos recurren a la descripción de la concha mediante elementos cuantitativos, cuando menos a las medidas básicas de diámetro, ombligo y espesor, sin embargo todavía son recurrentes los estudios basados en discusiones descriptivas y evaluaciones cualitativas (Klug et al., 2015, prefacio xvi).

Las medidas en morfología clásica han sido aplicadas a distintos estudios evolutivos en patrones de tamaño y disparidad, así como en secciones transversales para estudios ontogenéticos (ver Sección 2.2). Sin embargo existe una herramienta que permite una nueva forma de estudiar la morfología y evolución en ammonoideos. Esta nueva opción se basa en la visualización de la modelación matemática de la espiral de la concha, y del mapeo de las regiones geométricas ocupadas dentro de un morfoespacio. Esta nueva herramienta le concierne al área de la morfología teórica.

2.1.3. Morfología teórica

¿Qué es la morfología teórica?

El término de morfología teórica se asigna a la simulación matemática de la forma orgánica mediante la construcción de morfoespacios (McGhee, 1999). El primer acercamiento de esta disciplina es la modelación teórica de la forma a través de principios geométricos y matemáticos que utilicen un mínimo de parámetros (Dera et al., 2008). El segundo objetivo es explorar el espectro de todas las posibles formas que son producidas por la variación de dichos parámetros, en lo que se conoce como morfoespacio teórico (McGhee, 1999).

David M. Raup es considerado el padre de la morfología teórica, utilizando por primera vez el concepto en su publicación de 1965, *“Theoretical Morphology of Coiled Shells”* (Raup y Michelson, 1965). La creatividad ilimitada de Raup lo ubica como una de las figuras más importantes de la paleobiología moderna. Además de la formalización de la morfología teórica, David Raup introdujo la computación como herramienta en la paleontología (Raup, 1962; Raup y Michelson, 1965). Esto debido a que la simulación de la forma precisa de algoritmos computacionales que generen los gráficos de las formas modeladas (McGhee, 1999).

Es común confundir los estudios de morfometría con la morfología teórica, sin embargo el objetivo y las técnicas entre estas dos ramas de la morfología son fundamentalmente diferentes (McGhee, 1999). La morfometría está dirigida hacia la cuantificación de las formas existentes. Los métodos estadísticos utilizados para la cuantificación y comparación de la forma van desde gráficas bivariantes hasta análisis multivariantes. En contraste la morfología teórica está interesada en la simulación matemática de la forma. Al hacer una parametrización, se construye un modelo matemático que genera toda la variación de formas posibles. Por tanto la morfología teórica no necesita de la medición real de la forma biológica para ser desarrollada (McGhee, 1999), lo cual no ocurre en la morfometría clásica.

Uno de los aportes más relevantes de la morfología teórica es la obtención del espectro de todas las posibles morfologías que pueden ser expresadas por determinado taxón (Raup y Michelson, 1965). Esto es ideal en paleontología, ya que se puede visualizar la diversidad morfológica de organismos extintos. Así mismo la morfología teórica resulta particularmente adecuada para analizar la evolución de las formas a través del tiempo (McGhee, 1999), por medio de la construcción de morfoespacios teóricos.

El concepto de morfoespacio teórico

El morfoespacio teórico es la herramienta básica para el estudio dentro de la morfología teórica. Como se mencionó en el apartado anterior, el primer enfoque de esta disciplina es la construcción matemática de la forma mediante un determinado número de parámetros (Dera et al., 2008). La variación sistemática en los valores de dichos parámetros es lo que produce un morfoespacio teórico, donde es posible visualizar todas las morfologías geométricas y teóricamente posibles.

El concepto de morfoespacio teórico fue formalizado a principios de los 90's por George McGhee, uno de los investigadores con mayor dedicación en la difusión e investigación de esta técnica. McGhee define a un morfoespacio teórico como un “hiperespacio geométrico n-dimensional producto de la variación sistemática en los valores de los parámetros del modelo geométrico de la forma” (McGhee, 1999).

Un ejemplo simple pero explicativo se ilustra en la Figura 2.4, en ella se muestra el morfoespacio teórico de una forma triangular. La modelación de esta forma se basa en dos sencillos parámetros de un triángulo: la base y la altura. De acuerdo a la definición de morfoespacio, el número de parámetros del modelo determinará la dimensionalidad del morfoespacio, es decir, el número de ejes (McGhee, 2007). Por tanto en este ejemplo, el morfoespacio es bi-dimensional: un eje x (longitud de la base) y un eje y (longitud de la altura). Al

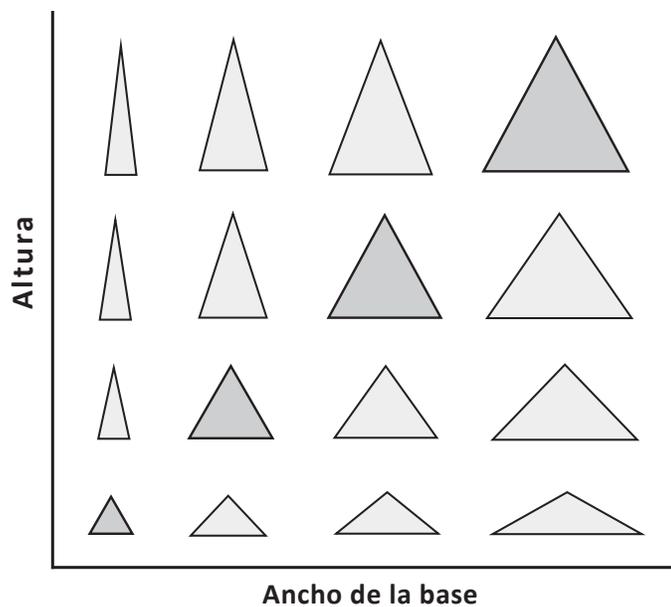


Figura 2.4: Morfoespacio teórico de una forma triangular. Morfoespacio bidimensional generado sencillamente por el incremento en la magnitud del ancho de la base (eje- x) y la altura del ápice del triángulo (eje- y). Los triángulos a lo largo de la diagonal crecen isométricamente manteniendo la misma proporción equilateral. Morfoespacio obtenido de McGhee (1999).

variar sistemáticamente los valores en ambos ejes se obtienen todas las formas teóricamente posibles de un triángulo. De esta manera, las diferentes ubicaciones dentro de un morfoespacio teórico representan las morfologías producidas por la combinación de los valores en los ejes dimensionales (McGhee, 2007).

La morfología teórica de un triángulo resulta bastante sencilla, sin embargo la modelación y parametrización de una forma biológica requiere de mayor complejidad, de ahí que la computación sea una herramienta básica en la creación de morfoespacios (McGhee, 2007; Dera et al., 2008). No obstante, el ingenio humano es el responsable de elaborar los parámetros correctos para modelar determinada forma. Los mejores morfoespacios contienen pocos parámetros (Dera et al., 2008), los cuales preferentemente son adimensionales, es decir están basados en proporciones, tienen un significado biológico y son fáciles de obtener en las formas reales de la naturaleza (McGhee, 2007; Dera et al., 2008).

Un análisis de morfología teórica completo se consigue cuando se mapea la región del morfoespacio ocupado por las formas existentes. Con esta distinción, es posible observar de entre todas las formas geométricas posibles, aquellas formas que existen y que son más diversas en la naturaleza, así como las formas que no se han encontrado en el registro fósil, que no han ocurrido o que posiblemente ocurrirán en la evolución de la vida (McGhee, 1999, 2007). Bajo esta premisa, el último paso del análisis de morfoespacios es posiblemente el más complicado (McGhee, 2007). Esta última fase está destinada al análisis en la distribución de las formas existentes y no-existentes dentro del morfoespacio, proponiendo hipótesis del por qué de las regiones ocupadas. No todas las formas existentes son necesariamente percibidas desde un punto de vista adaptativo (McGhee, 1999), sin embargo el análisis en términos del significado funcional resulta un vehículo que facilita comprender la restricción de ciertas morfologías en la naturaleza (McGhee, 2007).

McGhee (1999) considera que la morfología teórica es la expresión más elegante para el estudio de la teoría macroevolutiva, permitiendo el estudio matemático de la forma y de las limitaciones morfológicas en la evolución. Los morfoespacios teóricos son particularmente adecuados en el estudio concerniente a la diversidad taxonómica y morfológica a través del tiempo (McGhee, 1999). Se han realizado morfoespacios

teóricos de plantas (Niklas, 1999), braquiópodos (McGhee, 1980), foraminíferos (Berger, 1969), briozorios (Raup et al., 2006), erizos de mar (Raup, 1968), líquenes (Sumner, 2001), entre otros. Debido a su importancia en la macroevolución, los morfoespacios teóricos poseen un gran potencial en la paleontología permitiendo la simulación y evolución de animales extintos, incluyendo a los ammonoideos.

Con la finalidad de comprender las bases matemáticas necesarias para la construcción del morfoespacio de ammonoideos, en el siguiente apartado se describe la geometría de la concha de estos organismos.

La geometría de los ammonoideos: la espiral logarítmica

La belleza en la geometría espiral de las conchas de ammonoideos ha atraído a grandes pensadores desde tiempos remotos (Hooke, 1687; Moseley, 1838; Thompson, 1917). Esta espiral fue una de las primeras formas en la naturaleza en ser descrita con su propia ecuación matemática: la ecuación de la espiral logarítmica (Scales, 2015). Usualmente una espiral se define como una curva en el plano que gira alrededor de un punto fijo, alejándose de él a medida que gira (Hammer, 2016). El primer trabajo formal sobre la descripción de la espiral logarítmica se le adjudica al ilustre matemático René Descartes en una de sus cartas de 1638. Sin proponer un nombre, una ecuación o una prueba, Descartes manifiesta las dos propiedades más importantes en una ecuación logarítmica. Es gnómica al conservar la misma forma durante su enrollamiento y es equiangular, debido a que el ángulo tangencial (α) entre la espiral y el radio es constante (Hammer, 2016); ver Figura 2.5b.

Una espiral que incrementa con una progresión geométrica definida en cada vuelta, se le conoce como espiral logarítmica también llamada espiral equiangular, espiral geométrica o espiral *mirabilis* (Thompson, 1917). A diferencia de la espiral de Arquímedes (Fig. 2.5a) que tiene un incremento constante en cada vuelta, la espiral logarítmica crece con una proporción que incrementa en cada vuelta de forma exponencial (Hammer, 2016). Matemáticamente, una espiral logarítmica se define en coordenadas polares de la siguiente manera:

$$r = ae^{b\theta}$$

Donde r es el radio o distancia del origen a la curva; e es el número irracional 2.718281... conocido como la constante de Euler; θ es el ángulo formado a partir del eje x , indicando el número de vueltas; la variable a es simplemente un factor de escalamiento; finalmente el coeficiente b indica el grado de expansión de la vuelta determinado por el ángulo tangencial α , moldeando la forma de la espiral (ver Fig. 2.5b-d). La ecuación es una función exponencial, siendo su función inversa el logaritmo natural del radio r , de este razonamiento surge el nombre de espiral logarítmica (Hammer, 2016).

Desde el siglo XV, distintos estudiosos se percataron de la similitud entre una espiral logarítmica y la concha de ciertos moluscos. Pero no fue hasta el siglo XIX, que el Reverendo Henry Moseley publicó un artículo que describía, con base en una espiral logarítmica, la forma y el volumen de las conchas de moluscos, incluyendo a los ammonoideos (Moseley, 1838).

Casi un siglo después, Sir D´Arcy Wentworth Thompson, amante de la biología y la geometría euclidiana, se interesó también por la descripción de la espiral logarítmica. En su monumental obra *“On Growth and Form”* de 1917 muestra que las formas biológicas, incluyendo las conchas de ammonoideos, pueden ser descritas en términos geométricos derivados del incremento natural de su crecimiento (Thompson, 1917). Thompson reconoce que las diferencias morfológicas en las conchas pueden ser descritas por la variación en la magnitud de tres parámetros angulares: el ángulo constante de la espiral logarítmica; el ángulo envolvente del cono (formas helicoidales); y el ángulo de retardo que mide el grado de solapamiento entre vueltas

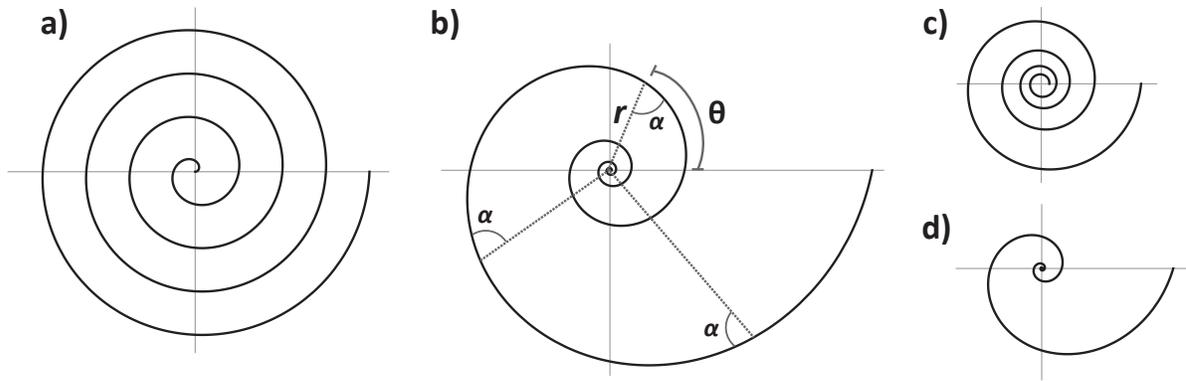


Figura 2.5: Tipos de espirales. (a) Espiral de Arquímedes con ecuación polar $r = a\theta$, define que la distancia entre las vueltas sucesivas es siempre constante. (b) Espiral logarítmica con un crecimiento de acuerdo a la ecuación $r = ae^{b\theta}$. A determinado ángulo θ , el radio r incrementa con la progresión geométrica definida por el ángulo α . La cotangente de α define el coeficiente de expansión: $b = \cot \alpha$. La propiedad equiangular de la espiral logarítmica se precisa debido a que α es un ángulo constante a lo largo de toda la espiral. Espirales logarítmicas con distintos coeficientes de expansión: (b) $b = 0,2$, (c) $b = 0,1$ y (d) $b = 0,3$.

(Thompson, 1917). Estas reglas generan cualquier morfología de concha, sin embargo la representación tridimensional de estas formas sería una visualización que tardaría 40 años más en generarse (Scales, 2015).

Inspirado por el trabajo de D'Arcy Thompson, David Raup en la década de 1960 propone el primer morfoespacio teórico para conchas espirales (Raup, 1961; Raup y Michelson, 1965; Raup, 1966). Este modelo basado en cuatro nuevos parámetros permitió la visualización de todas las formas de conchas por medio de algoritmos computacionales. Desde que David Raup sentó las bases para este modelo, las conchas de moluscos se han convertido en el morfoespacio predilecto para la investigación (Dera et al., 2008). En este aspecto, numerosos investigadores han modelado la geometría de las conchas de moluscos desde el punto de vista de la morfología teórica, sin embargo el modelo de Raup ha sido el más utilizado en estudios de morfología en ammonioideos (Okamoto, 1996; Urduy, 2015). Debido a ello las siguientes subsecciones se destinan a la descripción del morfoespacio teórico de Raup.

Morfoespacio teórico de Raup

Las revolucionarias ideas de David M. Raup fueron la pauta para una nueva era en el estudio de la morfología. Su primera propuesta (Raup, 1961) expone ciertas dificultades con el trabajo de Thompson (1917) en relación con la geometría de sus parámetros y la imposibilidad de medirlos en la mayoría de los especímenes. Sus siguientes trabajos (Raup, 1962; Raup y Michelson, 1965) innovan el estudio morfológico de las conchas mediante el uso de algoritmos computacionales para su modelación.

El modelo de Raup describe la forma de una concha idealizando su crecimiento con base en una espiral logarítmica (Raup, 1961, 1962, 1966; Raup y Michelson, 1965). La modelación de la concha puede visualizarse como las posiciones sucesivas de una curva generadora alrededor del eje de enrollamiento en un sistema de coordenadas cilíndricas con ejes x - y - z (Raup, 1966); ver Figura 2.6. La curva generadora es el equivalente al contorno de la concha, correspondiendo a la apertura o sección transversal de ella (McGhee, 1999). El eje de enrollamiento es considerado como el eje y en el sistema de coordenadas, donde la curva generadora se desplaza verticalmente hacia formas helicoidales (McGhee, 1999).

La concepción geométrica de este modelo sienta la bases para la obtención de cuatro parámetros llamados parámetros de Raup (Korn, 2012). Cabe resaltar que todos los parámetros están definidos respecto al eje de

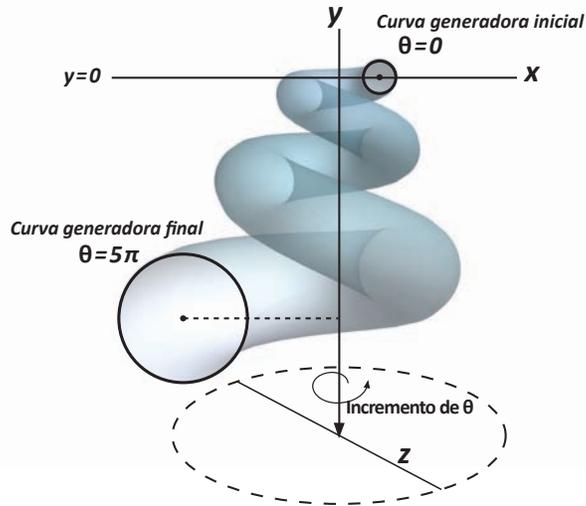


Figura 2.6: Modelo del crecimiento de la curva generadora de Raup (1966) en un sistema de ejes x - y - z . El eje y es el eje de enrollamiento del modelo. La curva generadora corresponde al contorno de la concha en tonalidades azul. El número de vueltas se cuantifica como el incremento de θ ; una vuelta completa equivale a 2π , por lo que $\theta = n2\pi$, donde n es el número de vueltas. En la figura se señala la curva generadora inicial localizada en $y = 0$ y la curva generadora final después de dos vueltas y media (5π).

enrollamiento (Okamoto, 1996). Para profundizar en las ecuaciones que los definen se recomienda consultar a Raup (1966). A continuación se describen brevemente los parámetros de Raup.

- **Tasa de expansión de la vuelta (W , *whorl expansion rate*):** es el grado de incremento en el tamaño de la curva generadora (Raup y Michelson, 1965). Esto significa que la curva generadora aumenta progresivamente con cada revolución, manteniendo la misma constante de crecimiento exponencial (Raup, 1962). Conchas fuertemente enrolladas tienen valores de W menores en comparación con conchas más abiertas (Scales, 2015); ver Fig. 7a. Por ejemplo una $W=2$ significa que el diámetro de curva generadora aumenta el doble por cada vuelta.
- **Distancia del eje de enrollamiento a la curva generadora (D , *distance from the coiling axis to the generative curve*):** mide el incremento de la distancia del enrollamiento al borde exterior de la curva generadora. Se obtiene como la proporción entre la distancia al margen interno de la curva generadora y la distancia al margen externo (Raup, 1966). El parámetro D podría equipararse como el equivalente al grado de involución de Korn (2010); formas con un valor menor de D son conchas más involutas que aquellas morfologías con valores mayores de D (Fig. 2.7b).
- **Tasa de traslación (T , *translation rate*):** indica la proporción de movimiento o traslación de la curva generadora a lo largo del eje de enrollamiento (Raup y Michelson, 1965). Se obtiene como la altura de la curva generadora a una revolución completa (Raup y Michelson, 1965); ver Figura 2.7c. Este parámetro describe las formas helicoidales de conchas.
- **Forma de la curva generadora (S , *shape of the generating curve*):** es el equivalente a la forma de la sección transversal de la concha. Generalmente esta forma se obtiene como la proporción entre el ancho y la altura de vuelta, siendo $S=1$ una forma circular (McGhee, 1999); la sección transversal puede variar de circular a elíptica (Fig. 2.7d). Sin embargo la forma de la curva generadora puede ser establecida de forma particular por el investigador (McGhee, 1999).

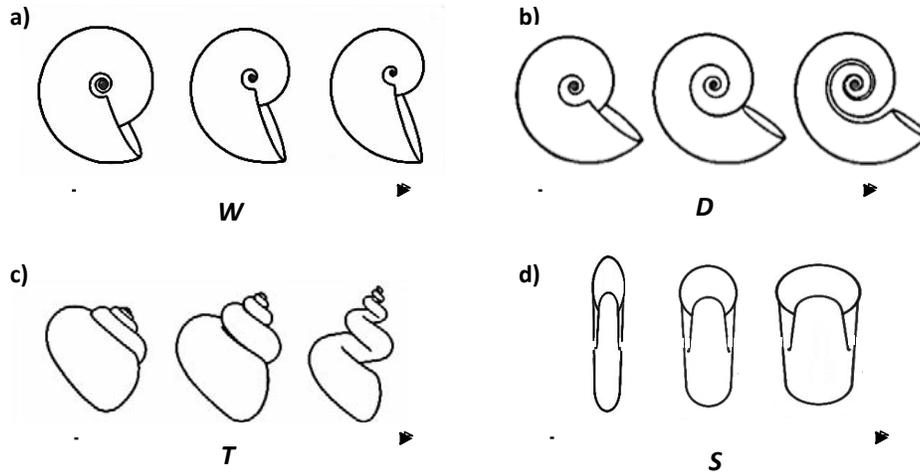


Figura 2.7: Variaciones en la morfología de la concha de moluscos generadas por el cambio en la magnitud de los parámetros de Raup (1966). La dirección de la flecha indica un aumento en el valor del parámetro: (a) W , tasa de expansión de la vuelta; (b) D , distancia del eje de enrollamiento a la curva generadora; (c) T , tasa de traslación y (d) S , forma de la curva generadora. Ilustraciones modificadas de Scales (2015).

Los parámetros W , D , T y S del modelo, son las cuatro dimensiones que forman el morfoespacio teórico de Raup (McGhee, 1999). Debido a la imposibilidad de visualizar cuatro dimensiones, Raup grafica un morfoespacio de tres dimensiones con W , D y T , manteniendo el parámetro S constante ($S=1$). La variación independiente en los valores de los tres parámetros (T , W y D en los ejes x - y - z , respectivamente) da como resultado la reconstrucción gráfica de cualquier tipo de concha espiral (Raup, 1966); ver Figura 2.8. Este es el primer morfoespacio graficado por Raup (1966), el cual se ha convertido en la ilustración icónica de la morfología teórica (McGhee, 1999).

El modelo de Raup es aplicable para todas las formas de conchas de invertebrados con morfología en espiral, incluidos los grupos de Mollusca (Gastropoda, Pelecypoda, Nautiloidea, Ammonoidea) Braquiopoda y Foraminifera (Raup y Michelson, 1965; Raup, 1966). En la Figura 2.8 se indican las regiones del morfoespacio que son ocupadas por estos taxones, los cuales se distribuyen en una región limitada del morfoespacio debido a que la mayoría de las morfologías hipotéticas de conchas no tienen representantes en la naturaleza (Raup, 1966). Las formas de conchas teóricas obtenidas en el morfoespacio no pretenden representar a ningún grupo taxonómico en particular (Raup, 1966), no obstante hay formas que naturalmente son típicas dentro de ciertos grupos, por ejemplo, las variaciones en el parámetro T con $D=0$ produce formas helicoidales comunes en gasterópodos y algunos ammonoideos heteromorfos (Urdu, 2015). Los ammonoideos planiespirales están confinados a una pequeña región del morfoespacio con sutiles variaciones en W y con un valor de $T=0$. Raup (1967) argumenta que esta restricción geométrica de los ammonoideos se atribuye al modo de vida nadador de estos organismos.

Morfoespacio teórico de Raup para ammonoideos

Raup (1967) interesado en la evolución de la forma en la concha de los ammonoideos, publicó un trabajo enfocado exclusivamente al estudio de morfología teórica en estos organismos planiespirales. En dicho trabajo se especifica la obtención de los parámetros W , D y S mediante la relación de sencillas medidas tomadas directamente de los ejemplares. Para caracterizar la geometría de enrollamiento de la concha de ammonoideos planiespirales únicamente son necesarios los parámetros W y D (Gerber, 2016). Para ello, Raup toma como base un modelo bidimensional conformado por dos espirales logarítmicas (McGhee, 2007): una espiral describe

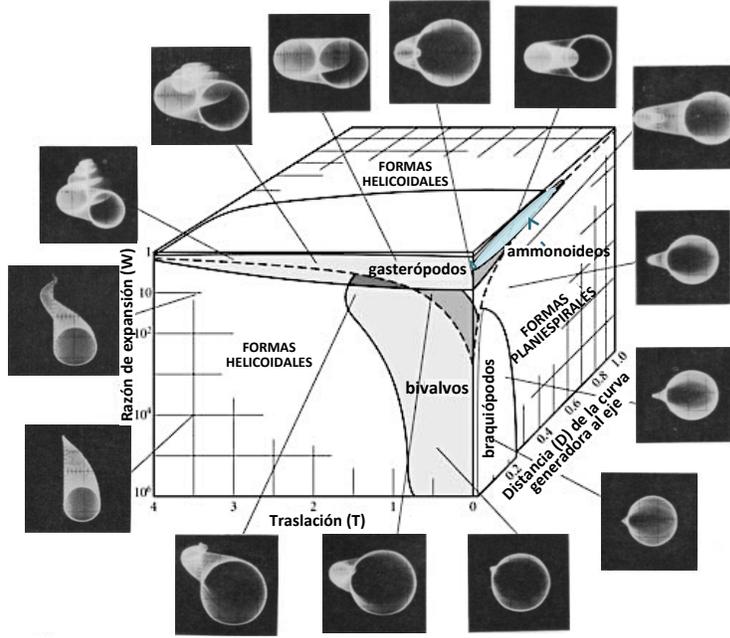


Figura 2.8: Morfoespacio teórico de Raup (1966) con los parámetros W , D y T . La forma de la curva generadora permanece constante ($S=1$). Al margen de la figura se representan algunas conchas producidas mediante computadora analógica. Se delimita la región ocupada por la mayoría de las especies de cuatro grupos taxonómicos: bivalvos, braquiópodos, gasterópodos y ammonoideos (región azul). Esta gráfica es conocida entre los morfólogos teóricos como “El Cubo” (*The Cube*), en donde se observa que la gran mayoría de las formas teóricas de conchas no tienen representantes en la naturaleza. Tomada de Raup (1966).

el borde más externo de la curva generadora (región ventral) y una segunda espiral que describe el borde interno (región dorsal); ver Figura 2.9.

Recordando la ecuación de una espiral logarítmica, el coeficiente b que indica la proporción de crecimiento de la concha, puede describirse como la cotangente del ángulo tangencial de la espiral logarítmica ($\cot \alpha$). Debido a la dificultad de medir ángulos en ejemplares de ammonoideos, Raup prefirió utilizar el parámetro W que indica la tasa de crecimiento de la espiral basado en distancias (McGhee, 2007). Con base en el parámetro W , Raup (1966) redefine la ecuación de la espiral logarítmica:

$$r_{\theta} = r_0 W^{\theta/2\pi}$$

La espiral obtenida de esta ecuación modela la espiral externa del ammonoideo (McGhee, 2007). Para la descripción de la espiral interna de la concha, Raup designa el parámetro D que mide la relación de la distancia entre la espiral interna y externa (McGhee, 2007). Este parámetro D actúa como un factor de escalamiento, escalando la espiral externa a dimensiones menores. Por lo tanto la ecuación para modelar la espiral interna se define como:

$$r_{\theta} = D(r_0 W^{\theta/2\pi})$$

La construcción de las espirales logarítmicas con las ecuaciones permite la simulación de conchas de ammonoideos que pueden visualizarse en el morfoespacio teórico D - W (Fig. 2.10). Una vez establecido el morfoespacio, Raup (1967) mapeó la distribución de 405 especies de ammonoideos planiespirales, siendo cada uno representativo de un género (Fig. 2.11). La distribución de estos ejemplares resultó marcadamente asimétrica, delimitada por el límite de solapamiento de vuelta (*whorl-overlap boundary*) (McGhee, 2007).

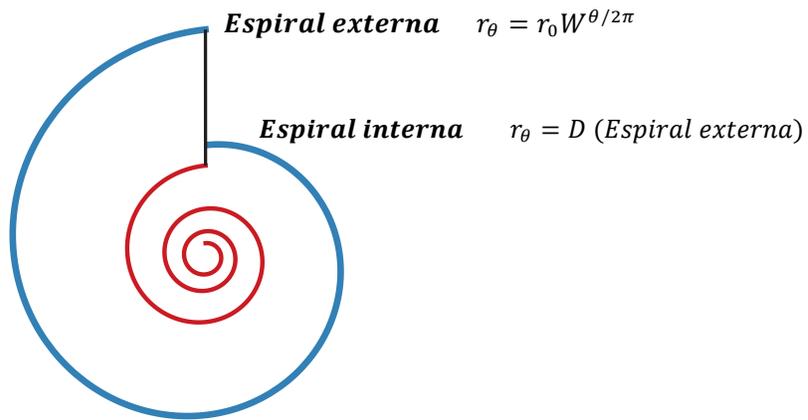


Figura 2.9: Representación de la morfología de ammonoideo basado en la modelación de dos ecuaciones según Raup (1966). La primera ecuación define a la espiral externa (azul) y la segunda ecuación define a la espiral interna (rojo).

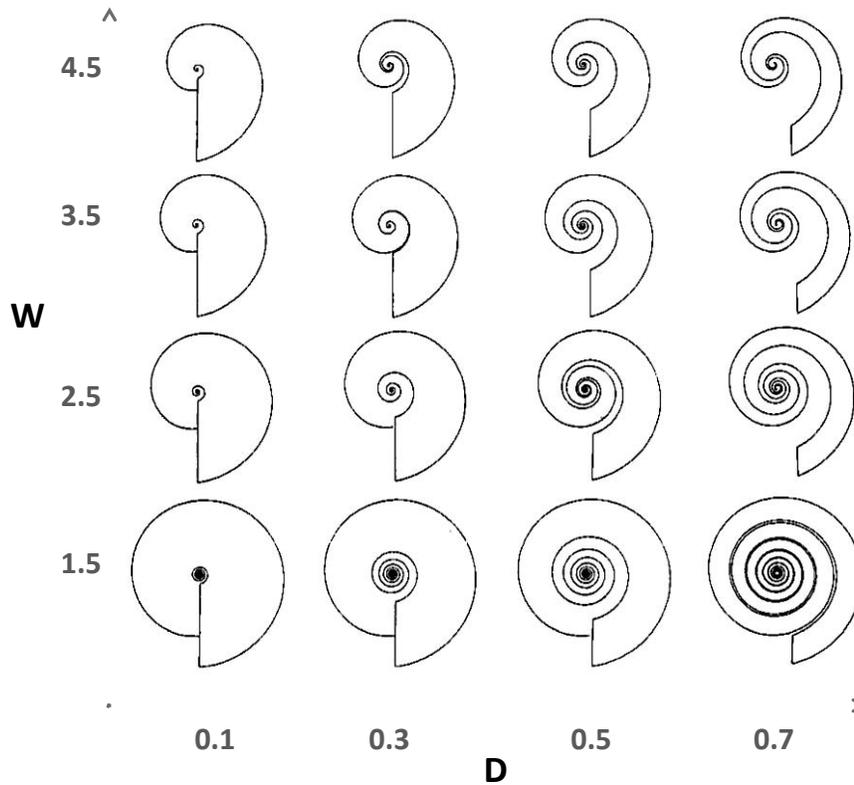


Figura 2.10: Morfoespacio teórico de ammonoideos con parámetros D y W . Figura obtenida de McGhee (2007).

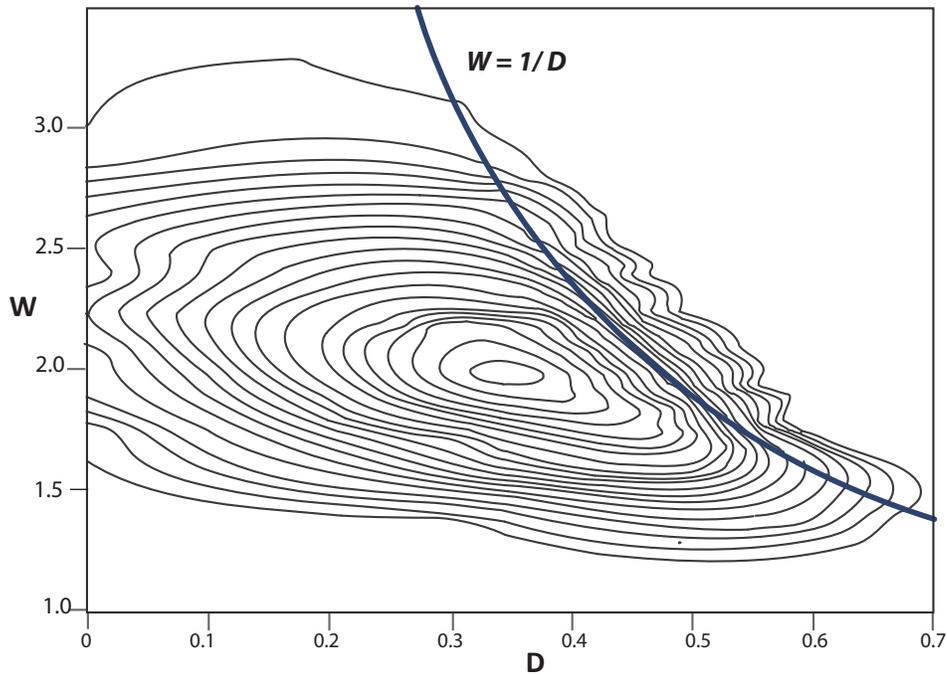


Figura 2.11: Distribución de frecuencias de 405 especies de ammonoideos en el morfoespacio teórico mapeados por Raup (1967). El alto topográfico representa la morfología de concha más frecuente en ammonoideos, mientras que las curvas que se alejan de este pico indican las morfologías de concha menos frecuentes en la naturaleza. Es de interés observar que la gran mayoría de los ammonoideos se ubica a la izquierda de la curva definida por $W=1/D$, indicando morfologías de conchas sin espacio entre las vueltas.

Este límite sigue la ecuación $W=1/D$, y separa las formas de conchas con vueltas solapadas de aquellas conchas con vueltas separadas (Raup, 1967). Debido a que la ocurrencia de la gran mayoría de las conchas de ammonoideos se encuentra en la zona en donde las vueltas están en contacto, Raup (1967) concluyó que la distribución observada representa la geometría que minimiza los problemas funcionales relacionados con su modo de vida nadador: la fricción durante el desplazamiento se minimiza con conchas sin espacio entre sus vueltas, la eficiencia en la secreción del carbonato es mayor cuando las vueltas están solapadas y se aumenta la resistencia del fragmocono (Raup, 1967; McGhee, 1999). El significado hidrodinámico de la morfología en la concha de los ammonoideos fue profundizado y experimentado por su estudiante John Chamberlain (1976, 1981). Este autor corroboró el morfoespacio teórico de Raup desde el punto de vista de la morfología funcional.

Alcances de la morfología teórica

La propuesta del morfoespacio para conchas espirales de Raup y Michelson (1965) ha sido la más utilizada en estudios teóricos de ammonoideos. Sin embargo esta disciplina todavía es poco recurrente en estudios de paleobiología y evolución en ammonoideos (Gerber, 2016), ya que la mayoría de los análisis se restringen a discusiones cualitativas y estudios de morfología clásica (Klug et al., 2015). Pese a ello, el morfoespacio teórico de Raup (1967) ha sido aplicado exitosamente en la distribución en la forma de las conchas de los ammonoideos durante el tiempo geológico (Ward, 1980; Gerber, 2011; Rice, 1998; Dommergues et al., 1996; Saunders et al., 2004), en análisis hidrodinámicos de la concha (Chamberlain, 1976), en la formación bio-mecánica de las costillas (Moulton et al., 2015) y en la optimización del grosor de la concha (Okabe y Yoshimura, 2017).

El morfoespacio teórico de Raup también ha dado pauta al desarrollo de nuevos modelos matemáticos que describen con mayor complejidad matemática y una mejor aproximación la concha de ammonoideos, solventando así las limitantes del modelo de Raup y Michelson (1965). Una de sus limitantes surge por el aumento progresivo de la curva generadora con la misma proporción exponencial. Debido a que los ammonoideos sufren cambios considerables en la forma de la concha durante su ontogenia, es frecuente que la curva generadora modelada no coincida con la espiral biológica de los ammonoideos (Klug, 2001; Korn, 2012), esta problemática fue reconocida por el mismo Raup (1966).

En los últimos años se han desarrollado diversos modelos matemáticos con el fin de solventar la problemática ontogenética. Algunos modelos cambian el sistema de coordenadas de referencia de la curva generadora (Okamoto, 1988), otros introducen coeficientes alométricos (Korn, 2012) o se basan en un sistema de vectores incrementando la tasa de crecimiento en cada iteración (Rice, 1998; Hammer y Bucher, 2005; Urdy et al., 2010) e incluso se han propuesto modelos donde se conjuntan métodos teóricos y empíricos (Pappas y Miller, 2013). A pesar de que estos modelos tienen una mejor aproximación al crecimiento biológico de los ammonoideos, no llegan a explorar la construcción de un morfoespacio teórico, debido a su complejidad y al gran número de variables (Dera et al., 2008). Por lo tanto, pese a sus limitaciones, el modelo de Raup continúa siendo el morfoespacio más recurrido por los paleontólogos de ammonoideos, gracias a la facilidad en la obtención de sus parámetros y en la simulación completa de la concha con un mínimo de variables (Okamoto, 1996; Dera et al., 2008).

Debido a que el morfoespacio propuesto en este trabajo se basa en curvas paramétricas, por último se mencionará el estudio de Pappas y Miller (2013). Dicho estudio utiliza superficies paramétricas tridimensionales para la modelación de morfologías de ammonoideos. Toda la información de la superficie se condensa en la matriz Jacobiana, cuyo determinante es usado como variable en un análisis de componentes principales (ACP) para crear el morfoespacio. En lugar del uso de curvas generadoras empleadas en la mayoría de los estudios (Pappas y Miller, 2013), los autores utilizan como geometría inicial la superficie paramétrica del *torus* (o toro). La propuesta de Pappas y Miller (2013) resulta innovadora al demostrar que bajo un modelo geométrico en común es posible representar organismos con distintas morfologías y afinidades taxonómicas, como es el caso de Mollusca y Echinodermata. Sin embargo este modelo generalista limita la construcción de un morfoespacio teórico específico para ammonoideos. Asimismo el morfoespacio que proponen mediante ACP es empírico, es decir, generado únicamente a partir de datos obtenidos de los ejemplares y no del modelo geométrico como tal, como es el caso de un morfoespacio teórico.

2.2. Variación de la forma en ammonoideos

La variación es la matriz en donde opera la evolución (Prothero, 2004). Posiblemente la más grande aportación de Charles Darwin en su admirable libro *On the Origin of Species* (1859), fue la constatación de que individuos de una misma población presentan variaciones estructurales. Tal variación provee a los individuos de la flexibilidad ecológica para sobrevivir cuando la selección natural, o algún otro mecanismo de la evolución actúa sobre la población (Prothero, 2004).

La variación de los organismos puede clasificarse en dos categorías: la variación ontogenética ocurrida durante el tiempo de vida del individuo y la variación poblacional o intraespecífica presente entre los individuos de una misma población (Prothero, 2004). Las poblaciones naturales muestran cambios morfológicos en ambas categorías, y lo mismo puede ser detectado en los grupos extintos. No obstante resulta complicado detectar la variación resultado de una herencia fenotípica o de una respuesta plástica al ambiente, especialmente en el registro fósil (Urdy et al., 2010; De Baets et al., 2015).

Es conocido que los moluscos fósiles, y en especial los ammonoideos muestran variaciones ontogenéticas e intraespecíficas en la morfología de la concha, sin embargo pocos son los trabajos dedicados a su estudio y cuantificación (De Baets et al., 2015). Subestimar o ignorar la variabilidad morfológica conduce a una sobreexplotación taxonómica y a un posible sesgo en los análisis de diversidad y bioestratigrafía (Korn y Klug, 2007; De Baets et al., 2013). Por ello, es importante que cualquier estudio morfológico tenga presente la variabilidad, pues es un requisito para estudios paleobiológicos y evolutivos posteriores.

En el siguiente apartado se presentan las generalidades en la variación ontogenética que muestran los ammonoideos, así como algunas técnicas utilizadas para su cuantificación. Posteriormente se mencionan ciertas problemáticas en la variación intraespecífica en ammonoideos y en la asignación de especies.

2.2.1. Variación ontogenética

Ontogenia en ammonoideos

La serie de cambios que tienen lugar durante el tiempo de vida de un organismo, desde la fertilización hasta la muerte, se conoce como variación ontogenética (Prothero, 2004). D´Arcy Thompson (1917) reconoció que esta variación se explica en gran parte por la tasa de crecimiento relativo de las partes del cuerpo. Por tanto la descripción matemática de la forma orgánica se describe como función del tiempo (Thompson, 1917). Desde esta perspectiva espacio-temporal de los cambios morfológicos, surge el término trayectoria ontogenética para describir el curso que sigue un organismo o alguna estructura en particular durante su desarrollo (Urduy et al., 2010).

Dentro de la paleontología, los ammonoideos son el grupo por excelencia para estudiar la variación ontogenética debido al crecimiento acrecional de su concha (Seilacher, 1988, p. 67; Bucher et al., 1996; De Baets et al., 2012). Esta estrategia de crecimiento se refiere a la continua acreción de capas de carbonato de calcio en el borde de la concha y la consecuente adición de nuevas cámaras (Prothero, 2004). La concha está conformada por las cámaras desde los estadios más juveniles hasta los estadios adultos, registrando toda la ontogenia del ammonoideo en la concha (Korn, 2012).

Como se mencionó en la Sección 2.1.3, una espiral logarítmica es el modelo matemático que más se asemeja al crecimiento de los ammonoideos planiespirales. La curva generadora de la espiral incrementa exponencialmente en cada vuelta con un ángulo tangente constante; al conservar el mismo valor del ángulo, la espiral logarítmica tiene la propiedad geométrica de la isometría (McGhee, 2007). Esto conlleva a que la proporción de la espiral sea la misma sin importar el tamaño, por lo que es también isomórfica, es decir invariante en forma. Sin embargo, generalmente en la naturaleza el crecimiento de la concha en ammonoideos se desvía de esta propiedad isométrica (Trueman, 1940; Raup, 1967). Los cambios morfológicos durante la ontogenia de la concha generan un crecimiento alométrico, es decir un crecimiento diferencial a lo largo del desarrollo de la concha (Burnaby, 1966). La morfología de la concha varía dependiendo del estado ontogenético en que se encuentre; por ejemplo, al llegar al estadio adulto la mayoría de ammonoideos cambian la geometría de la concha hacia un mayor grado de involución (Raup, 1967).

Los ammonoideos muestran considerables cambios ontogenéticos, particularmente en la forma de sección (curva generadora) y en el grado de involución (Klug 2001; Korn, 2012), también es común observar cambios en la ornamentación (forma, arreglo o vigor) durante la ontogenia (Klug et al., 2015). El desarrollo ontogenético en muchos ammonoideos fue bastante plástico (Raup, 1967) y pudo ser modificado o influenciado por factores ambientales, como temperatura y disponibilidad de alimento (Bucher et al., 1996).

Estudios ontogenéticos

El principal método para medir la alometría ontogenética en ammonoideos es el análisis de secciones transversales de la concha realizadas de manera paralela al eje de enrollamiento (Korn, 2010, 2012). La sección transversal permite obtener con gran precisión las dimensiones de la concha en distintas etapas de crecimiento (Korn, 2012). El estudio morfométrico clásico que se realiza en secciones transversales se refiere a la obtención de los parámetros e índices de Korn (2010; descritos en la Sección 2.1.2). Los estudios de variación ontogenética mediante el análisis de morfometría clásica ha sido realizada en De Baets et al. (2013), Korn (2010, 2012), Klug (2001), Korn y Klug (2007), Klug y colaboradores (2016), entre otros.

Desde el punto de vista de la morfología teórica también se han desarrollado trabajos concernientes a la ontogenia de la concha de ammonoideos (Klug et al., 2016). David Raup (1967), al proponer el morfoespacio para ammonoideos, advirtió que la variación ontogenética era un problema particular para su modelo basado en un crecimiento isométrico logarítmico. A pesar de ello, Raup (1967) caracterizó la sección transversal con base en sus parámetros, y observó que la trayectoria ontogenética en la geometría de la concha migra de una región a otra dentro del morfoespacio. Nuevos modelos han surgido con la finalidad de solventar la problemática de la variación ontogenética en moluscos, mediante la simulación de alometría en la concha (Urduy et al., 2010). Algunos trabajos introducen perturbaciones predefinidas para generar alometrías, otros recurren al uso de parámetros biológicos como proporciones de crecimiento (Hammer y Bucher, 2005) o incluyen al tiempo como parámetro del modelo (Rice, 1998).

Independientemente del modelo o método utilizado, la sección transversal es actualmente la herramienta que provee mayor información para análisis morfológicos (Korn 2010), sin embargo la preparación del material fósil requiere de la destrucción parcial del ejemplar. En los últimos años la paleontología ha adoptado una nueva técnica no destructiva: la tomografía (Korn, 2012). La tomografía de rayos X o de laser permite la visualización completa de cualquier ejemplar fósil. En el caso de las conchas de moluscos esta técnica es ideal para el estudio ontogenético (Monnet et al., 2009; Korn, 2012; Hoffman et al., 2017); adicional a ello también se visualizan las estructuras internas (suturas y septos en Inoue y Kondo, 2016 y Hoffman et al., 2017), así como reconstrucciones tridimensionales de la concha (Lukeneder et al., 2014; Hoffman et al., 2014).

2.2.2. Variación intraespecífica

Principales variaciones y covariaciones en ammonoideos

Los moluscos, y en particular los ammonoideos, tienden a mostrar una alta variación intraespecífica en la forma de sus conchas, (De Baets et al., 2013). La variación intraespecífica se refiere a las múltiples expresiones fenotípicas que los individuos de una misma población pueden mostrar y que se derivan de la interacción entre los factores genéticos y ambientales (De Baets et al., 2015). Los cambios detectados por la interacción entre el ambiente y la ontogenia, se consideran variaciones ecofenotípicas (Prothero, 2004). Todos estos tipos de variación, añadiendo la variación biogeográfica, se presentan en los ammonoideos (De Baets et al., 2015).

Comúnmente, en una población de ammonoideos coexisten dos o más formas distintas de concha, es decir muestran polimorfismo (De Baets et al., 2015). Dentro de un intervalo restringido de tiempo y espacio se han reconocido una serie de polimorfismos interconectados dentro de una población de ammonoideos. Este patrón revela un espectro continuo de morfotipos delimitado por dos morfologías extremas, aproximándose a una distribución normal tipo Gaussiana (De Baets et al., 2013). Dentro de la variación intraespecífica también se considera el dimorfismo sexual como una variación discontinua que expresa la maduración sexual de conchas adultas: microconchas y macroconchas. El estudio de esta variación requiere de estudios cuantitativos en

poblaciones numéricamente grandes con rangos estratigráficos precisos, así como morfologías de conchas pertenecientes a distintas etapas de crecimiento (juvenil, pre-adulta y adulta) (De Baets et al., 2015).

Las investigaciones recopiladas en De Baets et al. (2013) muestran que la mayor variabilidad intraespecífica en la concha de ammonoideos se refleja en el grado de involución, la forma de la sección y en el patrón de costulación (espaciamiento y vigor). Los estudios de variación intraespecífica han documentado una marcada relación entre la forma de la concha y el vigor de la ornamentación. La variación observada entre estos caracteres morfológicos es conocida como ley de Buckman de covariación (Hammer y Bucher, 2005; Monnet et al., 2011; De Baets et al., 2013; Moulton et al., 2015), la cual expresa que a medida que el diseño de la concha es más evolutivo, la sección de la vuelta será más ancha y la ornamentación será más robusta (Hammer y Bucher, 2005). Distintos autores proponen que la causa de esta covariación se explica más por restricciones constructivas y ontogenéticas, que por factores adaptativos, genéticos o ambientales (Bucher et al., 1996; Hammer y Bucher, 2005; Moulton et al., 2015).

Para comprender íntegramente la contribución de la variación intraespecífica continua (polimorfismo) y discontinua (dimorfismo) en ammonoideos se requiere de análisis cuantitativos y estadísticos en una población grande, con distintos estadios ontogenéticos y con ejemplares bien preservados (De Baets et al., 2013). Aunado a la variación biológica de los ammonoideos también es importante reconocer aquella variación generada por procesos tafonómicos, como el grado de preservación o la distorsión por abrasión y compactación. Esto puede ser un obstáculo que dificulta la medición de parámetros y que se debe tener presente en los análisis morfológicos (De Baets et al., 2015).

Problemática en la asignación de especies

La definición de especie no es simple, pues ningún concepto de especie se aplica universalmente a todos los organismos (Cracraft, 1987). El concepto de especie más aceptado en biología es el de especie biológica definido por Mayr (1963): una especie es un conjunto de poblaciones con la capacidad de reproducirse. La mayor crítica a esta propuesta es el aspecto de la reproducción, especialmente en paleontología, donde tal factor es prácticamente imposible de observar. Por lo tanto el concepto de especie en paleontología está sujeto prácticamente a la valoración morfológica.

Desde finales del siglo XIX, muchos paleontólogos de ammonoideos, y en general de cualquier taxón fósil, utilizaron un enfoque estrictamente tipológico (De Baets et al., 2015), donde una mínima variación morfológica era un criterio para proponer una nueva especie. La gran variabilidad en la concha en los ammonoideos explica las múltiples especies que se describían en un mismo intervalo estratigráfico. A mediados del siglo XX se optó por un concepto de especie más biológico, sugiriendo que una población fósil de un horizonte estratigráfico es lo más cercano a representar una bioespecie (De Baets et al., 2015).

Los requerimientos para introducir una nueva especie no son uniformes; sin embargo, en todos los grupos de ammonoideos se debe de tomar en cuenta la variación ontogenética y la variación poblacional para la asignación de especies (Klug et al., 2015), sin embargo raramente estos fenómenos son estudiados (De Baets et al., 2013). Estudios morfológicos enfocados en caracterizar esta variación morfológica evitarán una inflación artificial de la biodiversidad (De Baets et al., 2015). Los métodos multivariantes resultan herramientas útiles para solventar esta problemática, ya que permiten reconocer la contribución de los parámetros morfológicos que explican la mayor variación en un grupo de ammonoideos (Bert, 2014; De Baets et al., 2015).

2.3. Género *Idoceras* Burckhardt, 1906

El género *Idoceras* representa uno de los grupos de ammonites más abundante y diverso de los estratos del Kimmeridgiano Temprano del Jurásico Superior en México. La alta variabilidad fenotípica reconocida en el género ofrece elementos idóneos para análisis morfológicos (Lara-Morales, 1994). Debido a que el presente trabajo tiene como objetivo el estudio de la forma teórica en *Idoceras*, en esta sección se mencionan los estudios previos realizados para este género que son de relevancia para esta investigación, así como la descripción morfológica que identifica a los ejemplares de este trabajo como pertenecientes al género.

2.3.1. Propuesta del género: trabajos de Burckhardt

El género *Idoceras* fue propuesto por Carl Burckhardt en 1906 con base en ejemplares mexicanos procedentes de Mazapil, estado de Zacatecas. El eminente trabajo paleontológico de Burckhardt es referido como el estudio clásico de ammoniteos del Jurásico Superior en México, que fue recopilado en sus monografías de 1906, 1912 y 1919. El estudio de Burckhardt (1906) realizado en el área de Mazapil constituye el primer trabajo geológico detallado de la región que incorpora la lito-bioestratigrafía y la paleontología del Jurásico Superior de México (Villaseñor, 1991). Es en este estudio donde Burckhardt reconoce un nuevo género de ammonites al que denomina *Idoceras*, de la etimología griega *ido*=*chevron*, y *ceras*=cuerno (Burckhardt, 1906). Durante 1906 y 1912 Burckhardt describe 26 especies de este género, reportadas principalmente en dos regiones del noreste del país: 13 en las sierras de Mazapil, Zacatecas (1906) y 13 en San Pedro del Gallo, Durango (1912); ver Tabla 2.1.

Cuando Burckhardt describió el nuevo género *Idoceras* encontró semejanzas con los grupos de *Ammonites planula* y *Ammonites balderus*. Sin embargo, posteriormente se reconoció que *Idoceras* pertenece al grupo *balderum* del Kimmeridgiano (Spath, 1925, citado por Énay y Howart, 2017). Por tanto la especie tipo del género *Idoceras* es *Ammonites balderum* Oppel, 1863, mientras que los ammonites del grupo *planula* pertenecen al género *Subnebrodites* del Oxfordiano (Énay y Howart, 2017).

Burckhardt asoció bioestratigráficamente el género *Idoceras* al intervalo llamado “*Couches à Idoceras*”, describiéndolo como capas de litología arcillosa y margosa con concreciones calcáreas, que se superponen a las calizas con *Nerinea* (Burckhardt, 1906). Actualmente se reconoce que las “calizas con *Nerinea*” corresponden a la Formación Zuloaga del Oxfordiano, mientras que el intervalo estratigráfico “*Couches à Idoceras*” pertenece a la Formación La Caja del Kimmeridgiano Temprano.

Debido al concepto de especie tipológica dominante en el siglo XIX, Burckhardt describió las especies de *Idoceras* sin considerar la variabilidad morfológica poblacional ni los cambios ontogenéticos propios del género. Otra de las limitantes del trabajo de Burckhardt, en relación a este género, es la carencia de un control bioestratigráfico preciso de los ejemplares colectados, pues todos son referidos de manera general al intervalo de “Capas de *Idoceras*”. Aunque dado el excelente grado de preservación de sus ejemplares, probablemente el material proceda de los niveles con concreciones calcáreas reconocidas por este autor.

Tabla 2.1: Especies del género *Idoceras* propuestas por Burckhardt (1906, 1912) e Imlay (1939). Se especifica la localidad de colecta del ejemplar tipo reportada por los autores.

ESPECIES	AUTOR	LOCALIDAD
<i>I. zacatecanum</i>	Burckhardt, 1906	Mazapil, Zacatecas
<i>I. humboldti</i>		
<i>I. submalleti</i>		
<i>I. canelense</i>		
<i>I. neogaenum</i>		
<i>I. soteloi</i>		
<i>I. mexicanum</i>		
<i>I. santarosatum</i>		
<i>I. figueroae</i>		
<i>I. viverosi</i>		
<i>I. subdedalum</i>		
<i>I. cajense</i>		
<i>I. inflatum</i>		
<i>I. aguillerae</i>		
<i>I. duranguense</i>		
<i>I. tuttlei</i>		
<i>I. lorioli</i>		
<i>I. neohispanicum</i>		
<i>I. angermannii</i>		
<i>I. johnsoni</i>		
<i>I. complanatum</i>		
<i>I. boesei</i>		
<i>I. cragini</i>		
<i>I. disciforme</i>		
<i>I. plicomphalum</i>		
<i>I. mutabile</i>		
<i>I. involotum</i>	Imlay, 1939	Cañón San Lázaro, Nuevo León
<i>I. striatum</i>		
<i>I. sanlazarense</i>		
<i>I. tamaulipanum</i>		
<i>I. densicostatum</i>		

2.3.2. Diagnósis del género *Idoceras*

Phylum Mollusca Linnaeus, 1758

Clase Cephalopoda Cuvier, 1797

Orden Ammonoidea Zittel, 1884

Suborden Ammonitina Hyatt, 1889

Superfamilia Perisphinctaceae Steimann in Steinmann and Döderlein, 1890

Familia Perisphinctidae Steimann in Steinmann and Döderlein, 1890

Subfamilia Idoceratinae Spath, 1924

Género *Idoceras* Burckhardt, 1906

Especie tipo: *Idoceras balderum* Opper, 1863 (Fig. 2.12)

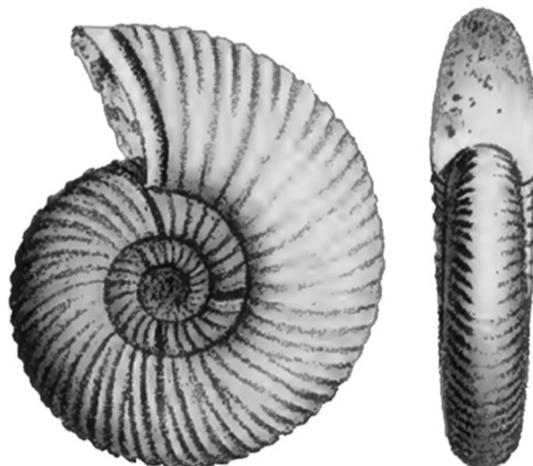


Figura 2.12: Holotipo de *Idoceras balderum* (Opper, 1863). Ilustración obtenida de Énay y Hogwart (2017)

Descripción de *Idoceras* por Burckhardt (1906): La forma de la concha es discoidal, generalmente aplanada. El ombligo es ancho, raramente estrecho. La ornamentación consiste en numerosas costillas, generalmente rectas y densas sobre las vueltas internas, e inclinadas oblicuamente hacia delante sobre los flancos. La mayoría de las costillas se subdividen en dos ramas, otras permanecen simples; a veces hay costillas tripartitas, bidicotómicas o intercaladas. Sobre la parte externa, las costillas se curvan hacia delante formando *chevrons* bien pronunciados en la mitad de la región ventral o en su defecto cuando pasan por la mitad de la parte ventral se debilitan y quedan separadas por una banda lisa. La ornamentación cambia con la edad, algunas costillas muestran tendencia a ensancharse en el contorno del ombligo pero sobre todo en el borde externo. Las constricciones son bien marcadas y limitadas hacia delante por costillas simples y hacia atrás por costillas bidicotómicas o tripartitas. La morfología de la sutura es simple, generalmente el lóbulo externo es más corto que el primer lóbulo lateral, el cual es profundo, tripartito y es el que predomina sobre los otros elementos de la línea sutural. En la Figura 2.12 se muestra la ilustración del holotipo que corresponde a la especie *Idoceras balderum* Opper, 1863.

2.3.3. Trabajos previos del género

Después de los trabajos de Burckhardt (1906, 1912) en relación al género *Idoceras*, Imlay (1939) retoma el estudio de los ammonites del Jurásico Superior del noreste de México describiendo nuevas especies de *Idoceras* (Tabla 2.1). Trabajos más recientes se han realizado en torno a la revisión taxonómica y poblacional del género (Lara-Morales, 1994), la reinterpretación supragenérica de *Idoceras* (Villaseñor y Olóriz, 2006), la bioestratigrafía en el norte de México (Villaseñor, 1991; Villaseñor et al. 2000, 2012) y a ciertos aspectos evolutivos relacionados a la biogeografía y las cuencas de México (Olóriz, 1987, 1988; Olóriz et al., 1990).

Lara-Morales (1994) realiza una revisión sistemática de tipo poblacional del género *Idoceras* en cuatro secciones en el área de Mazapil, Zacatecas. Valiéndose de descripciones cualitativas y medidas clásicas, la autora distingue sinonimias entre nueve de las especies reconocidas por Burckhardt (1906) e Imlay (1939): *I. neogaenum* (= *I. soteloi* = *I. inflatum*); *I. viverosi* (= *I. sanlazarense*); *I. humboldti* (= *I. zacatecanum*). En este mismo trabajo se reconoce que los estratos inferiores de las secciones estudiadas muestran una mayor abundancia y diversidad en comparación con estratos superiores. Además, mediante la aplicación de métodos estadísticos multivariados, señala que todos los ejemplares de *Idoceras* pertenecen a la misma población independientemente de la sección o afloramiento estudiado (Lara-Morales, 1994).

El género *Idoceras* ha sido reportado en el noreste de México para la Formación La Caja (Villaseñor et al., 2000; López-Caballero, 2009; Villaseñor y Olóriz, 2018) y en su equivalente lateral la Formación La Casita (Schumman, 1988; Michalzik y Schumann, 1994; Zell y Stinnesbeck, 2015). La bioestratigrafía y biozonación del registro de *Idoceras*, ha sido parte de la línea de investigación de Villaseñor y colaboradores (Villaseñor et al., 2000, 2012), quienes han realizado un trabajo estratigráfico preciso en el noreste de México (Fig. 2.13), distinguiéndose de trabajos anteriores con límites estratigráficos inciertos (Cantú-Chapa, 1971; Callomon, 1992). Villaseñor y colaboradores (2000, 2012) proponen la subdivisión del intervalo denominado “Capas de *Idoceras*”, perteneciente al Kimmeridgiano Inferior, en dos biozonas caracterizadas por la asociación por la presencia o ausencia el género *Sutneria*: la Asociación inferior de *Idoceras* sin registro de *Sutneria* (*Lower Idoceras Assemblage*) y la Asociación superior de *Idoceras* con la ocurrencia de *Sutneria* (*Upper Idoceras Assemblage*) (Fig. 2.13). La subdivisión inferior (*Lower Idoceras Assemblage*) es el registro más antiguo del género *Idoceras*, sobreyaciendo los estratos con *Schneidia* (Villaseñor et al., 2000). La subdivisión superior se delimita claramente por el primer registro (*First Appearance Datum, FAD*) y el último registro (*Last Appearance Datum, LAD*) del género *Sutneria* marcando el límite inferior y superior respectivamente (Villaseñor et al., 2000).

Olóriz (1988) y Olóriz et al. (1990) realizan una revisión en torno a la interrogante del centro de origen y dispersión de *Idoceras*. Comentan que la región del Golfo de México es un centro receptor, colonizado por inmigrantes (Ataxioceratinae) provenientes del mar de *Tethys*, en donde un ambiente adecuado propició una evolución *in situ* de sus descendientes en las plataformas mexicanas del Kimmeridgiano (Olóriz, 1988; Olóriz et al., 1990). También se ha propuesto la improbabilidad de encontrar un único centro de origen para *Idoceras*, por lo que propone un origen polifilético del género con la posibilidad de múltiples centros de origen y eventos de evolución paralela que pudiera estar relacionado a condiciones ambientales (Olóriz, 1988).

Olóriz (1987) reconoce que la taxonomía de las especies de *Idoceras* es excesivamente tipológica y que un estudio poblacional estratigráficamente controlado resultará en un menor número de especies y una mayor diversidad intraespecífica. Olóriz (1988) resalta que el género *Idoceras* presenta una alta variabilidad intraespecífica, resultado de una estrategia reproductiva de tipo *r*, de su origen polifilético, así como de la existencia de endemismo en los ejemplares mexicanos (Olóriz, 1987). Se ha hipotetizado que la dominancia de *Idoceras* en las asociaciones faunísticas del Kimmeridgiano Inferior fue favorecida por su fácil adaptación a la red ecológica en un ambiente de plataforma y por las condiciones ambientales que afectaban los mares mexicanos para ese tiempo (Olóriz, 1987).

2.4.1. Geología regional del noreste de México durante el Jurásico

Apertura del Golfo de México

La paleogeografía y sedimentación del Mesozoico en el noreste de México está fuertemente relacionada con el origen del Golfo de México (Padilla y Sánchez, 1986). La formación del Golfo inicia con la extensión intracontinental asociado al rompimiento de Pangea (Stern y Dickinson, 2010), cuando el cratón de Norteamérica comienza a separarse de las placas de Sudamérica y África en el Triásico Tardío-Jurásico Medio (Padilla y Sánchez, 1986). La separación de estas placas desencadenó dos eventos importantes. El primero fue la formación de cuencas y macizos tectónicos (*horst-graben*) que determinaron la distribución de tierras emergidas y los consecuentes patrones de sedimentación en el noreste de México (Padilla y Sánchez, 1986). El segundo evento corresponde al movimiento del bloque de Yucatán, el cual migró como una microplaca separada de Norteamérica y Sudamérica (Dickinson y Lawton, 2001).

La apertura del Golfo de México se explica con el modelo del movimiento transtensivo del bloque de Yucatán, iniciando con la etapa de *syn-rift* del Triásico Inferior-Jurásico Medio (Marton y Buffler, 1994). Antes de la formación de la corteza oceánica, en la cuenca de *rift* se depositaron extensamente evaporitas y lechos rojos en el Jurásico Medio a Tardío (Michalzik, 1991), como los registrados en las formaciones Olvido y La Joya respectivamente (Padilla y Sánchez, 1986). A principios del Jurásico Tardío (165 Ma) inició la etapa de deriva con la formación de la corteza oceánica; la configuración de esta corteza dentro del Golfo de México indica que el bloque de Yucatán tuvo una rotación anti-horaria durante la expansión del piso oceánico (Marton y Buffler, 1994; Molina-Garza et al., 1992). Esta rotación fue acomodada a lo largo de un sistema de fallas transformantes (Tamaulipas-Tehuantepec) marcando el límite entre la corteza continental y oceánica del Golfo de México (Dickinson y Lawton, 2001).

Se ha propuesto que la apertura del Golfo de México se generó como una cuenca de trasarco (*backarc basin*) formada sobre una zona de subducción activa y detrás del arco magmático cordillerano Nazas (Stern y Dickinson, 2010). La hipótesis de una cuenca de trasarco explicaría la corta duración de la expansión del piso oceánico del Golfo de México (Stern y Dickinson, 2010), iniciando a finales del Calloviano (164-165 Ma) y terminando a principios del Cretácico (142-139 Ma), momento en el cual el bloque de Yucatán llegó a su posición actual (Dickinson y Lawton, 2001). A pesar de su corta duración geológica (alrededor de 23 Ma), la etapa de deriva tuvo grandes repercusiones en la sedimentación del Jurásico Tardío debido a la sucesión de pulsos transgresivos marinos que se generaron en el noreste de México (Marton y Buffler, 1994; Stern y Dickinson, 2010).

A principios del Jurásico Tardío una extensa transgresión marina comenzó en el norte de México continuando hasta el Cretácico Tardío. Durante este tiempo el agua de mar inundó las cuencas generadas por la apertura del Golfo de México (*Basin of Central Mexico*), delimitando las islas y penínsulas emergidas (Padilla y Sánchez, 1986; Olóriz et al., 2003). La distribución de los mares epicontinentales y los territorios emergidos en el cratón de Norteamérica y el noreste de México para el Jurásico Tardío se muestran en la Figura 2.14.

Estratigrafía del noreste de México durante el Jurásico

Como se ha mencionado, los depósitos sedimentarios del Jurásico Medio a Tardío en México fueron influenciados por los cambios tectónicos y eustáticos generados por la apertura del Golfo de México (Olóriz et al., 2003). En la Figura 2.15 se muestra una columna estratigráfica generalizada indicando las formaciones del noreste de México durante el Jurásico. Se puede observar que previo a la apertura del Golfo de México, el Jurásico Inferior está representado principalmente por rocas ígneas correspondientes al Arco Magmático Nazas (Lawton y Molina-Garza, 2014).

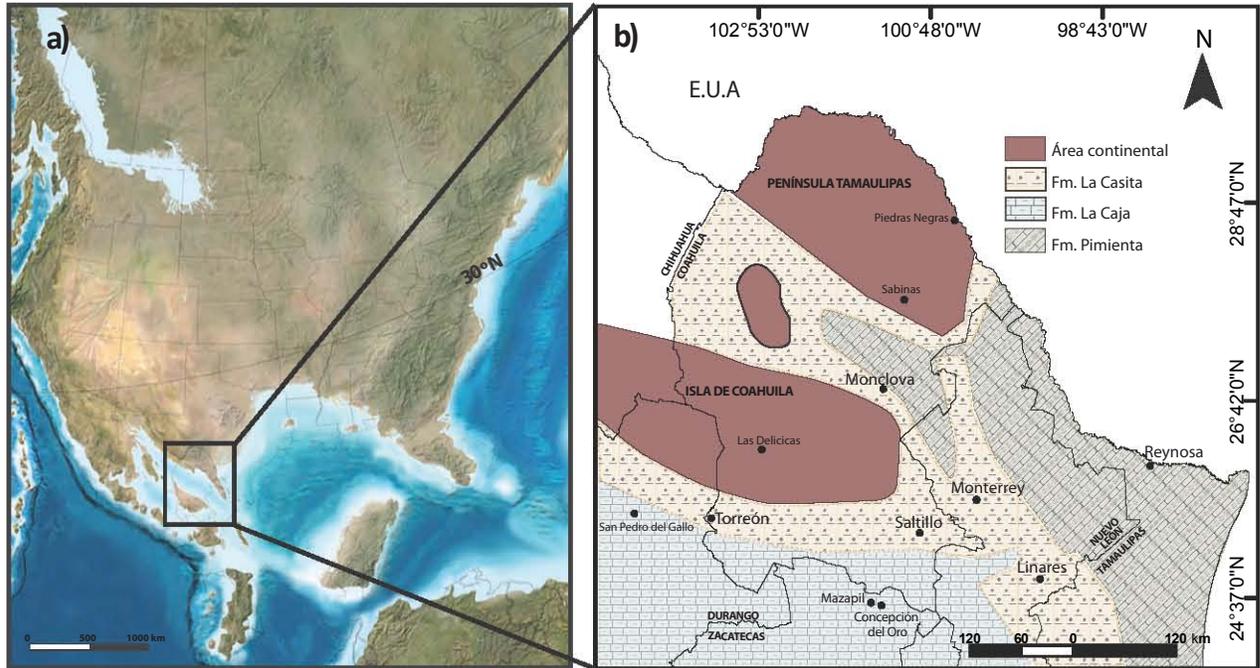


Figura 2.14: Reconstrucción paleogeográfica durante el Jurásico Superior. (a) Reconstrucción paleogeográfica de Norte América en el Jurásico Superior (© Blakey, Colorado Plateau Geosystems, 2013). (b) Paleogeografía y depósitos del noreste de México durante el Kimmeridgiano Temprano-Tithoniano Temprano. Modificado de Padilla y Sánchez (1986) y Olóriz et al. (1997).

Durante el Jurásico Medio en la extensión inicial en la cuenca del Golfo de México, se depositaron secuencias de capas rojas aluviales correspondientes a la Formación La Joya, representando una discontinuidad erosional regional (*break-up unconformity*, Barboza-Gudiño, 2018). Los sedimentos aluviales de la Fm. La Joya son gradacionales hacia la cima y cambian transicionalmente a las calizas de la Formación Zuloaga (Fig. 2.15), depositadas en un ambiente marino somero durante el inicio de la transgresión del Oxfordiano (Imlay, 1938; Barboza-Gudiño, 2018).

Se reconoce a la Formación Zuloaga como las calizas de la transgresión marina del Oxfordiano al noreste de México. Fue descrita primeramente por Burckhardt (1906) con el nombre de “*Calcaires á Nerinéas*” (Caliza de *Nerineas*) en la Sierra de Santa Rosa. Posteriormente Imlay (1938) le asignó el nombre de Caliza Zuloaga; este autor describe a las calizas como capas gruesas, color gris oscuro a claro y con presencia de nódulos de pedernal. Como resultado de la expansión del piso oceánico de la fase inicial del Golfo de México, el Kimmeridgiano en México fue generalmente transgresivo (Olóriz, 1992; Villaseñor y Olóriz, 2018). Durante el Kimmeridgiano-Tithoniano, el margen occidental de la cuenca del Golfo de México tuvo gran aporte terrígeno proveniente de la Península de Coahuila (Schumann, 1988; Michalzik y Schumann, 1994). La dominancia de estos sedimentos y los cambios de espesores en las facies evidencian la inestabilidad tectónica para este tiempo; este evento es registrado en las formaciones La Casita y La Caja (Olóriz, 1992). La Formación La Casita se depositó en un ambiente de plataforma cercana a la costa que reporta desde facies deltaicas en la periferia de la Isla de Coahuila hasta facies de ambiente mareal (Padilla y Sánchez, 1986; Barboza-Gudiño, et al., 2004). La Formación La Casita es correlacionable con la Formación La Caja (Fig. 2.14b).

Burckhardt (1906) distinguió por primera vez las rocas de la Formación La Caja dentro de la secuencia Kimmeridgiano-Tithoniano en la Sierra de Santa Rosa, sin embargo Imlay (1938) definió formalmente esta formación en la Sierra La Caja. Sus facies corresponden a un ambiente nerítico compuesto principalmente por estratos delgados de limolitas y margas, volviéndose más calcáreo hacia la cima, con intercalaciones de

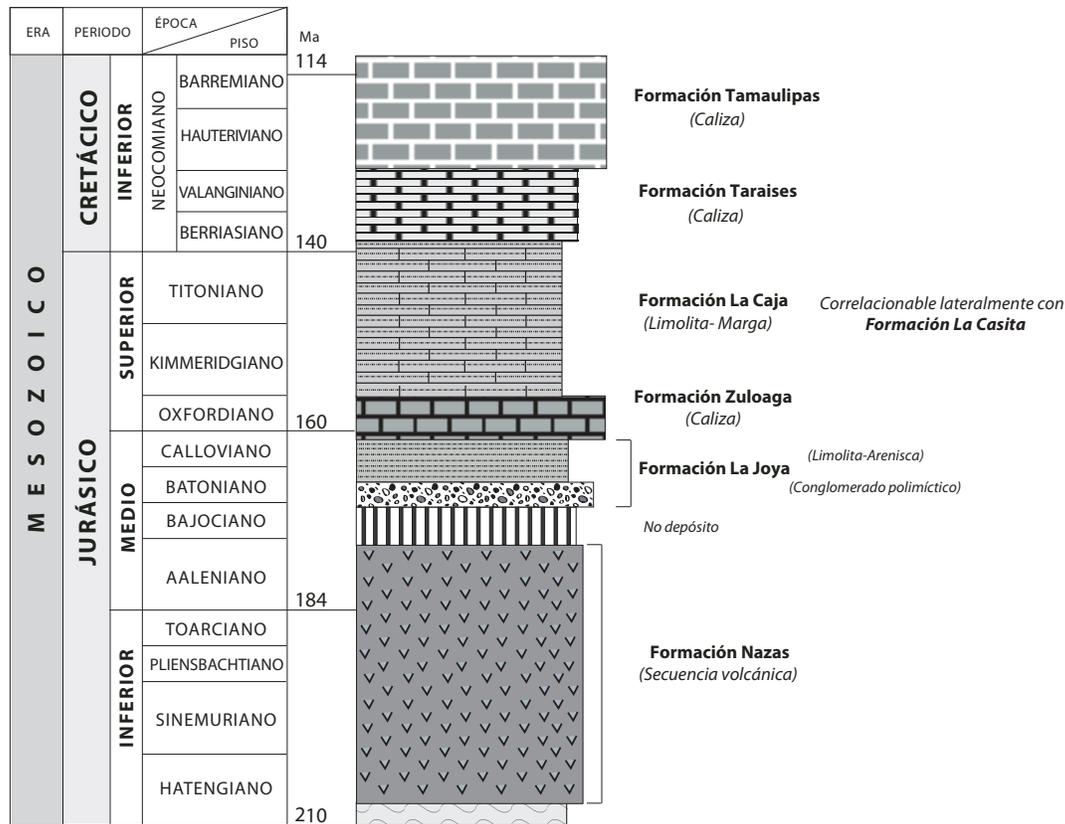


Figura 2.15: Columna estratigráfica y litológica generalizada del Jurásico y Cretácico Inferior. Se muestran las formaciones representativas para noreste de México. Tomada de Barboza-Gudiño et al. (2018).

niveles fosforíticos (Imlay, 1938; Rogers et al., 1956). Esta formación fue depositada al sur del de la Isla de Coahuila (Fig. 2.14b) en un ambiente nerítico (*offshore*) (Padilla y Sánchez, 1986; Goldhammer, 1999). La escasa presencia de fauna bentónica en la Fm. La Caja, así como la formación de calizas fosforíticas y concreciones han sido interpretadas como un ambiente con condiciones de poca oxigenación y eventos de surgencia (Schumann, 1988; Michalzik y Schumann, 1994). Hacia la cima, el límite Jurásico-Cretácico se distingue dentro de la Fm. La Caja, hacia su cima esta formación cambia de manera trancisional a las calizas de la Formación Taraises (Barboza-Gudiño et al., 2004; Villaseñor et al., 2012). Esta última formación registra la transgresión del Cretácico Temprano y la inundación completa del Golfo de México favoreciendo el extenso depósito de carbonatos (Eguiluz de Antuñano et al., 2000).

2.4.2. Perfiles de procedencia de los ejemplares

Los perfiles se ubican fisiográficamente, a excepción de la localidad San Pedro de Gallo, dentro de “Sierras Transversales” que es una sub-provincia de la Sierra Madre Oriental, muy cercano a la provincia de la Mesa Central (Villaseñor y Olóriz, 2018). La sub-provincia de las Sierras Transversales está conformada a su vez por tres sierras con orientación casi Este-Oeste, perpendicular a la orientación principal de la Sierra Madre Oriental. Estas sierras se conocen como: Sierra de Santa Rita, Sierra Santa Rosa (o Sierra Las Bocas) y Sierra de la Caja (Fig. 2.16), las cuales forman una sucesión de tres anticlinales separados por valles (Rogers et al., 1956; Villaseñor y Olóriz, 2018). La provincia de la Sierra Madre Oriental, y por ende las Sierras Transversales, fueron el resultado del evento orogénico laramídico. Este evento tuvo un periodo

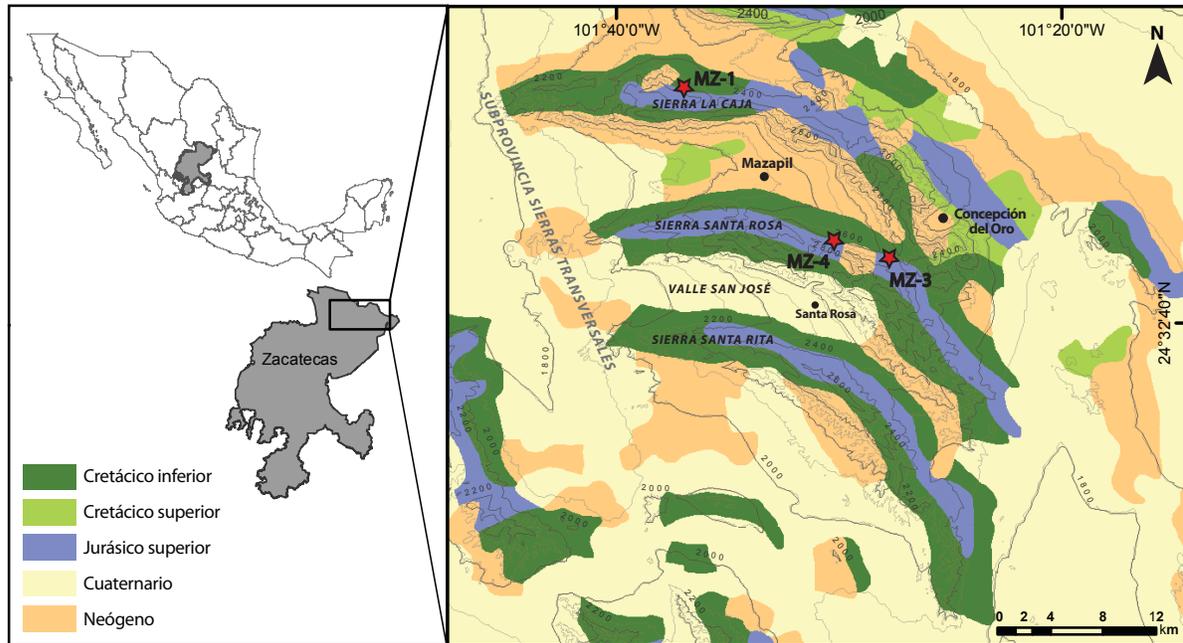


Figura 2.16: Ubicación geográfica y fisiográfica de los perfiles MZ-1, MZ-3 y MZ-4. Se observan la subprovincia de Sierras Transversales y las tres sierras que la conforman, así como los asentamientos humanos más poblados y cercanos a la localidad.

de deformación desde finales del Cretácico hasta el Eoceno, plegando y cabalgando las rocas mesozoicas, incluyendo las formaciones jurásicas descritas anteriormente (Eguiluz de Antuñano et al., 2000).

Perfil Mazapil 1 (MZ-1) Vereda del Quemado

El perfil MZ-1 se localiza en la Sierra La Caja, al norte de la cabecera municipal de Mazapil, Zacatecas (Fig. 2.16). Esta localidad se ubica en el Cerro El Quemado, próximo al puerto conocido como Cuesta de Los Colorines al que se accede por el poblado Rancho Durazno situado sobre el camino con ruta Mazapil-Cedros (Villaseñor, 1991). El perfil muestra las formaciones Zuloaga y La Caja, sobreyacidas por las calizas del Cretácico Inferior. La Formación La Caja tiene un espesor de 85 m con rocas lutitas y calizas arcillosas de coloración rojas y grisáceas con intercalaciones de niveles que presentan nódulos calcáreos, distinguiéndose en la cima calizas fosforíticas. El intervalo *FAD-LAD* correspondiente al registro de *Idoceras* se distribuye en 20 m y está constituido por lutitas muy deleznable con coloración rojiza y grisácea e intercalaciones de caliza (Villaseñor, 1991; Lara-Morales, 1994).

Perfil Mazapil 3 (MZ-3) Cañón de San Matías

El perfil MZ-3 se localiza en el Cañón de San Matías dentro de la Sierra Santa Rosa. Su acceso es posible cruzando longitudinalmente el valle San José que separa a la Sierra Santa Rita de Santa Rosa y dirigiéndose posteriormente al norte desde el poblado de Santa Rosa (Fig. 2.16); el perfil se encuentra próximo a las ruinas de la ex-hacienda minera del mismo nombre (Villaseñor, 1991; Villaseñor y Olóriz, 2018). Carl Burckhardt fue el primero en investigar la geología y paleontología en las rocas jurásicas del Cañón de San Matías. Durante el año 1904 y 1905 realizó prospecciones en esta localidad y en los sitios mineros circundantes a la Sierra de Santa Rosa siendo publicados en Burckhardt (1906). Por lo tanto los ejemplares tipo de *Idoceras*

colectados por Burckhardt (1906) pertenecen al perfil MZ-3, sin embargo éstos no cuentan con una ubicación estratigráfica precisa.

En el perfil MZ-3 afloran en orden estratigráfico las formaciones Zuloaga, La Caja y Taraises. La litología de la sección estratigráfica correspondiente a la Formación La Caja presenta hacia la base limolitas rosadas y grises de estratificación delgada con niveles concrecionales, en la parte media de la sección se distinguen lutitas calcáreas intercaladas con algunas concreciones de gran tamaño, sobreyacidas por calizas fosforíticas con pedernal (Villaseñor y Olóriz, 2018). Finalmente, la cima del perfil se constituye por lutitas calcáreas rosadas, sobreyacidas por las calizas masivas de la Fm. Taraises (Villaseñor, 1991).

La sección estratigráfica correspondiente a la Fm. La Caja cuenta con una potencia de alrededor de 112 m, de los cuales aproximadamente 17 m corresponden al intervalo de *Idoceras*. Litológicamente este intervalo está conformado por limolitas y limolitas calcáreas de estratificación delgada y coloración grisácea-rosada, intercaladas hacia la cima con niveles de abundantes concreciones calcáreas (Villaseñor, 1991; Lara-Morales, 1994). Gracias al análisis bioestratigráfico realizado por Villaseñor (1991) y trabajos posteriores (Villaseñor et al., 2000; Villaseñor et al., 2012) en el perfil MZ-3 es posible reconocer las biozonas denominadas: Asociación inferior de *Idoceras* sin registro de *Sutneria* (*Lower Idoceras Assemblage*) y la Asociación superior de *Idoceras* con la ocurrencia de *Sutneria* (*Upper Idoceras Assemblage*).

Perfil Mazapil 4 (MZ-4) Cañada Las Bocas

El perfil MZ-4 se localiza al sur de Concepción del Oro y de Mazapil en la Sierra de Santa Rosa (Fig. 2.16). La Cañada Las Bocas se ubica al oeste del Cañón de San Matías. La secuencia estratigráfica del perfil se encuentra invertida, aflorando las formaciones Zuloaga, La Caja y Taraises en un espesor total de 85 m. Sobreyaciendo a la Formación Zuloaga se distinguen lutitas grises deleznales y calizas arcillosas delgadas, posteriormente se presentan niveles calcáreos con concreciones grandes y hacia la cima de la Fm. La Caja afloran lutitas calcáreas con intercalaciones de sílex sobreyacidas por las calizas masivas cretácicas (Villaseñor, 1991). El intervalo de *Idoceras* comprende un espesor de 12 m con una litología de lutitas grises deleznales y calizas arcillosas de estratificación delgada (Villaseñor, 1991; Lara-Morales, 1994).

Localidad de San Pedro del Gallo, Durango

La localidad de San Pedro del Gallo, siendo el único perfil que no pertenece a la región de Mazapil, se ubica al noreste del estado de Durango en las cercanías del poblado del mismo nombre. Esta localidad es conocida en la literatura paleontológica del Jurásico gracias al clásico trabajo de Burckhardt (1912), en el cual describió nuevas especies de *Idoceras* (Tabla 2.1). Por lo tanto los ejemplares referidos como la colección de Burckhardt de 1912 pertenecen a esta localidad, cabe mencionar que como sucede con los tipos de Burckhardt (1906), los ejemplares no cuentan con una ubicación estratigráfica precisa.

Capítulo 3

Metodología

3.1. Revisión del material fósil

El material revisado corresponde a 104 ejemplares del género *Idoceras* resguardados en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM. Los ejemplares pertenecen a los tipos de Burckhardt de 1906 y 1912 (ver Tabla 2.1), así como el material proveniente de los perfiles de Mazapil 1 (MZ-1) Vereda del Quemado, Mazapil 3 (MZ-3) Cañón de San Matías y Mazapil 4 (MZ-4) Cañada Las Bocas del municipio de Mazapil, Zacatecas, material colectado por Villaseñor (1991) y Lara-Morales (1994) con un control estratigráfico preciso. Se seleccionaron los ejemplares en volumen y mejor preservados para realizar las medidas correspondientes y evitar la aproximación de las mismas. En *Anexos* se presentan los datos de los ejemplares, número de catálogo y perfil de procedencia.

Las mediciones fueron hechas sobre fotografías de los ejemplares en vista lateral y en sección, debidamente orientadas y escaladas. Las imágenes de los tipos fueron proporcionadas por la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología y el material colectado fue fotografiado como parte del trabajo de tesis de Villaseñor (1991) y Lara-Morales (1994). Utilizando el programa *ImageJ* se tomaron las medidas requeridas para los parámetros de Raup, del morfoespacio propuesto y para la asignación de morfotipos. Las medidas se realizaron a diferentes diámetros para un análisis ontogenético. Los diámetros menores fueron medidos a un cuarto de vuelta, media vuelta o una vuelta completa, dependiendo de la preservación del ejemplar.

3.2. Propuesta de clasificación de morfotipos

La asignación de especies en el género *Idoceras* ha sido principalmente tipológica, la cual no considera la variabilidad intraespecífica ni ontogenética del género. Debido a ello, en este estudio se optó por la agrupación de las especies en “*morfotipos*”, representando así el espectro de variación morfológica registrada para este género. El reconocimiento de los morfotipos se basó en: grado de involución, tipo de ornamentación y forma de la sección transversal (o abertura) de la concha (Fig. 3.1). Estos argumentos fueron seleccionados debido a que son los caracteres morfológicos que muestran mayor variación intraespecífica en ammonoideos (De Baets et al., 2013).

El primer argumento a considerar en la clasificación de los morfotipos fue el diseño general de la concha, éste se fundamentó en el índice de involución o de amplitud umbilical obtenido mediante la relación de

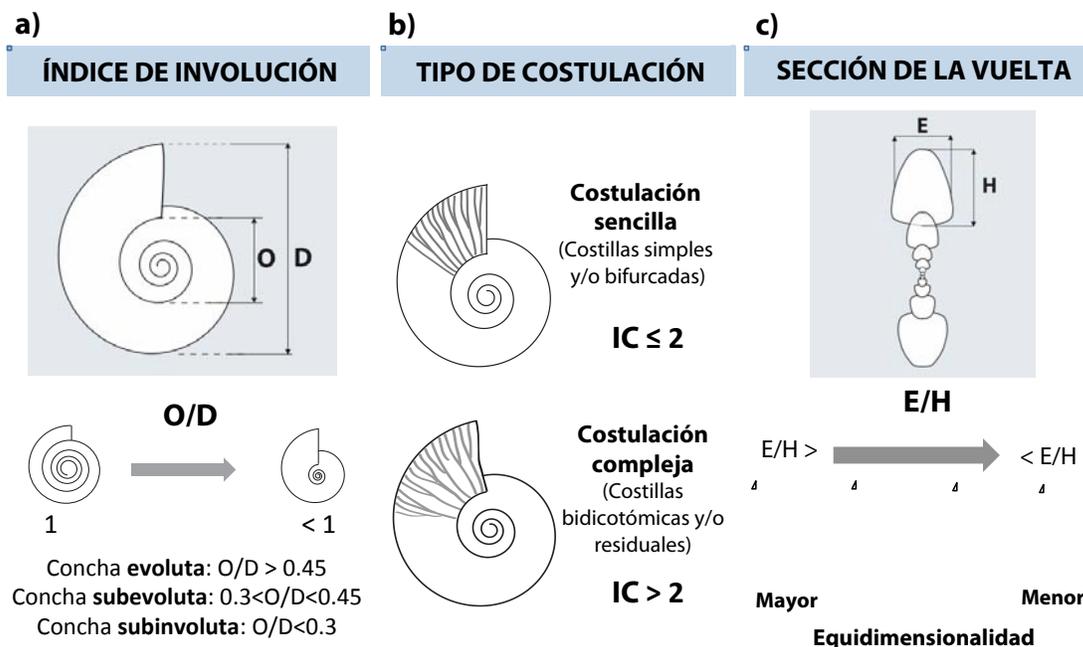


Figura 3.1: Argumentos morfológicos en los que se basa la clasificación de morfotipos. (a) Índice de involución o de amplitud umbilical con la subclasificación de conchas propuesto por Korn (2010). (b) Tipo de costulación basado cuantitativamente en el Índice de Costulación (IC). (c) Sección de la vuelta con cuatro subclasificaciones, las cuales van de mayor a menor equidimensionalidad.

ombiligo y diámetro (Korn, 2010). Con base en dicha clasificación (Korn, 2010), se encontraron tres diseños de concha en los ejemplares de *Idoceras*: subinvoluta, subevoluta y evoluta (Fig. 3.1a).

La segunda característica relevante para la agrupación de morfotipos fue la ornamentación (Fig. 3.1b). Basado en la observación de los ejemplares, se distinguieron dos tipos de costulación: sencilla (con costillas simples o bifurcadas) y compleja (costillas bidicotómicas y residuales). Cuantitativamente, el tipo de ornamentación fue establecida mediante el Índice de Costulación (IC), el cual se obtiene como la relación entre el número de costillas externas por cada diez costillas internas. Un valor de IC igual o menor a 2 indica una costulación sencilla, por el contrario, un valor de IC mayor a 2 corresponde a una costulación de tipo compleja.

Como característica adicional se consideró la forma de la sección de la vuelta. Para ello se utilizó la relación entre espesor y altura de la vuelta (Fig. 3.1c). La clasificación se realizó observando la forma de sección más común en cada tipo de enrollamiento, dando como resultado una separación de cada 10 décimas de valor (<0.5 ; $0.5-0.6$; $0.6-0.7$; >0.7). Valores cercanos a la unidad indican formas de la sección más globulares, es decir más equidimensionales. Por el contrario, valores cercanos a cero representan secciones comprimidas con menor grado de equidimensionalidad (Fig. 3.1c).

Con base en las características descritas se propone una clasificación en cuatro morfotipos, a los que por conveniencia se han llamado: Morfotipo-1, Morfotipo-2, Morfotipo-3 y Morfotipo-4. En la Figura 3.2 se señalan las especificaciones morfológicas para la categorización de cada uno de los morfotipos. Todos los ejemplares utilizados en este trabajo fueron asignados al morfotipo correspondiente, obteniendo las medidas de los caracteres al diámetro mayor de la concha.

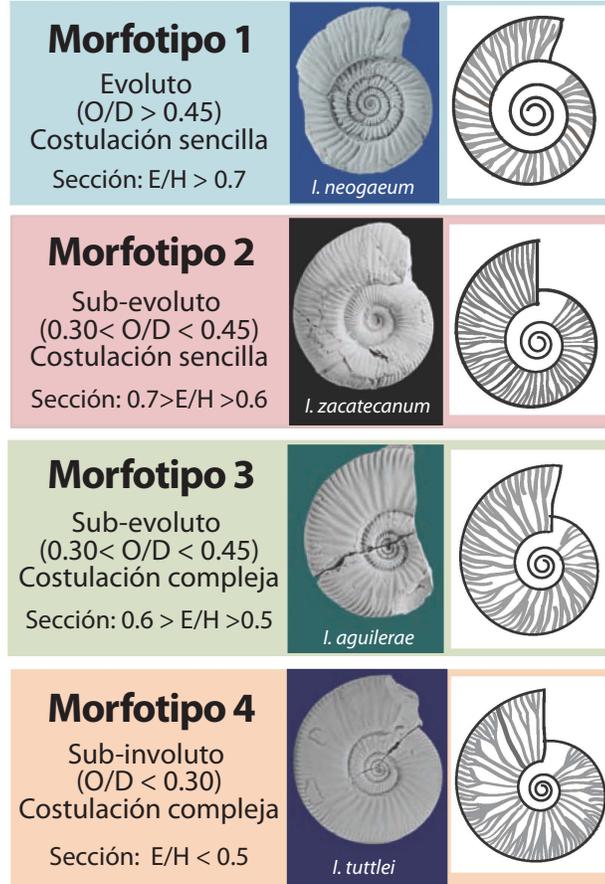


Figura 3.2: Propuesta de clasificación de morfotipos. Se detallan el rango de valores y tipo ornamentación para cada uno de los cuatro morfotipos, también se presenta un espécimen representativo de *Idoceras*, así como una ilustración que esquematiza el patrón de costulación y el grado de enrollamiento.

3.3. Obtención de parámetros de Raup

Los parámetros de Raup (W , D y S) fueron definidos en la Sección 2.1.3, aquí únicamente se mencionan las medidas realizadas en los ejemplares para su obtención de acuerdo a Raup (1967). Se obtuvieron cinco medidas sobre las fotografías de los ejemplares (a , b , c , d , e). Las medidas a , c , d y e son proyecciones de un mismo plano que cruzan perpendicularmente el eje de enrollamiento, mientras que la medida b se ubica de manera paralela a este eje, correspondiendo al espesor de la vuelta en la vista lateral. Las distancias lineales de estas medidas se muestran en la Figura 3.3. Un vez obtenidas las medidas lineales, se procedió a calcular los parámetros W , D y S , siguiendo las relaciones de Raup (1967):

$$W = \left(\frac{d}{e}\right)^2$$

$$D = \frac{c}{d}$$

$$S = \frac{b}{a}$$

Los parámetros de Raup se obtuvieron al diámetro mayor del ejemplar, así como a diámetros menores

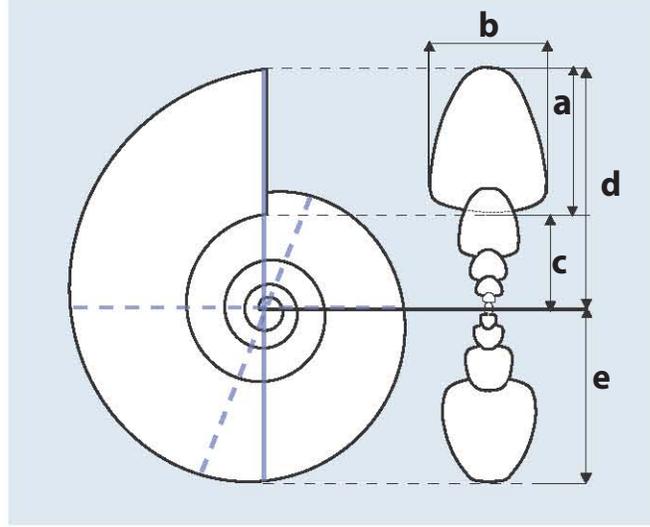


Figura 3.3: Medidas realizadas para la obtención de los parámetros W , D y S del morfoespacio teórico de Raup. Las medidas son tomadas al diámetro mayor (línea continua), las líneas punteadas indican los diámetros menores a los que se realizaron las medidas ontogenéticas. Las distancias de d , e , c , b y a se midieron según Raup (1967).

para una revisión ontogenética posterior. Debido a que W , D y S son relaciones, la unidad de longitud puede ser ignorada (Raup, 1967), sin embargo en este trabajo se manejaron en milímetros.

3.4. Propuesta del modelo y morfoespacio teórico

Desarrollo matemático del modelo propuesto

A continuación se describe el desarrollo matemático y metodológico del modelo propuesto, el cual tiene como fin la generación de un nuevo morfoespacio teórico para conchas de ammonoideos planiespirales. Dicha propuesta es parte del trabajo realizado en esta tesis en conjunto con Carmen Aguirre y José Luis Aragón del Centro de Física Aplicada y Tecnología Avanzada, UNAM (Aguirre et al., 2017).

El modelo matemático propuesto utiliza superficies paramétricas para la descripción de las conchas de ammonoideos, en lugar de las curvas generadoras comúnmente empleadas. Una superficie paramétrica es una superficie definida por ecuaciones paramétricas en un espacio euclidiano \mathbb{R}^3 . Las ecuaciones paramétricas se expresan como funciones de variables independientes (llamados parámetros) con dominio \mathbb{R}^2 y rango \mathbb{R}^3 (Stover y Weisstein, 2018). Por lo tanto la gráfica de la función $f(u, v)$, donde u y v son los parámetros, es una superficie que consta de los puntos con coordenadas (x, y, z) en un espacio tridimensional.

El modelo propuesto en este trabajo está basado en la parametrización del *torus* o toro, el cual es una superficie de revolución que genera un tubo cerrado con un hueco en su interior (Fig. 3.4a). Las ecuaciones paramétricas que definen a un *torus* son:

$$x = (c + a \cos v) \cos u \quad (3.1)$$

$$y = (c + a \cos v) \sin u \quad (3.2)$$

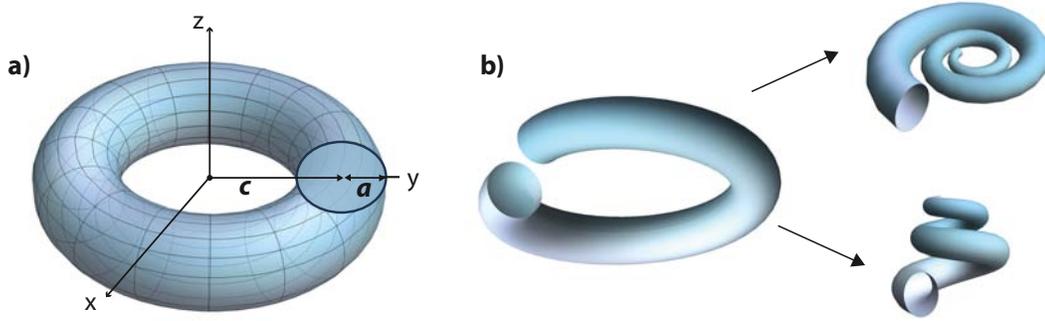


Figura 3.4: Superficie paramétrica del *torus*. (a) Torus en el espacio x, y, z con los parámetros c y a . (b) Transformación obtenida al seccionar y enrollar el tubo del *torus*, se puede obtener morfologías con o sin enrollamiento vertical.

$$z = a \sin v \quad (3.3)$$

En donde c es la distancia del centro de la oquedad al centro del tubo del *torus*, mientras que a es el radio de la sección transversal del tubo (Fig. 3.4a) (Weisstein, 2018). La parametrización del *torus* ha sido empleada con éxito al estudio morfológico de conchas de moluscos (Pappas y Miller, 2013), sin embargo dicho trabajo tiene limitaciones en el desarrollo de morfoespacios teóricos en ammonoideos (ver Sección 2.1.3).

Como se ha mencionado, las conchas de ammonoideos se asemejan geoméricamente a un tubo más o menos enrollado, cuyo radio crece al incrementarse el ángulo de enrollamiento. El *torus* resulta la forma más simple de un tubo cerrado, por lo que existen semejanzas con la morfología de los ammonoideos. Un corte obtenido al seccionar el tubo del *torus*, será el equivalente a la sección de la vuelta de la concha. Si uno de los extremos del *torus* seccionado es extendido y enrollado se podrá generar la concha planispiral de un ammonoideo (Fig. 3.4b). Por lo tanto el tipo de enrollamiento del tubo del *torus* dictará la forma de la concha, para ello se han considerado dos aspectos en el modelo propuesto: 1) no hay enrollamiento vertical del tubo debido a que se modelan ammonoideos planispirales y 2) el tipo de enrollamiento está basado en la ecuación de la espiral logarítmica, la cual a pesar de su propiedad isométrica, proporciona un modelo bastante adecuado para describir las conchas de ammonoideos (Hammer, 2016, p. 129).

La ecuación de la espiral logarítmica fue descrita en la Sección 2.1.3, en donde se presenta la ecuación en coordenadas polares ($r = ae^{b\theta}$). Dicha ecuación es expresada paraméricamente en coordenadas cartesianas como:

$$(x, y) = (ae^{b\theta} \cos \theta, ae^{b\theta} \sin \theta) \quad (3.4)$$

en donde el vector que localiza un punto (x, y) en el plano está definido por la exponencial del ángulo de enrollamiento θ y el coeficiente de expansión de la vuelta b . Debido a que a es sólo un factor de escalamiento, en el desarrollo de este modelo se establece $a = 1$. Considerando las ecuaciones paraméricas del *torus* (3.1), (3.2), (3.3) y la ecuación de la espiral logarítmica (2.4) se proponen las siguientes ecuaciones paraméricas:

$$x = ae^{bu}(R + r \cos v) \cos u \quad (3.5)$$

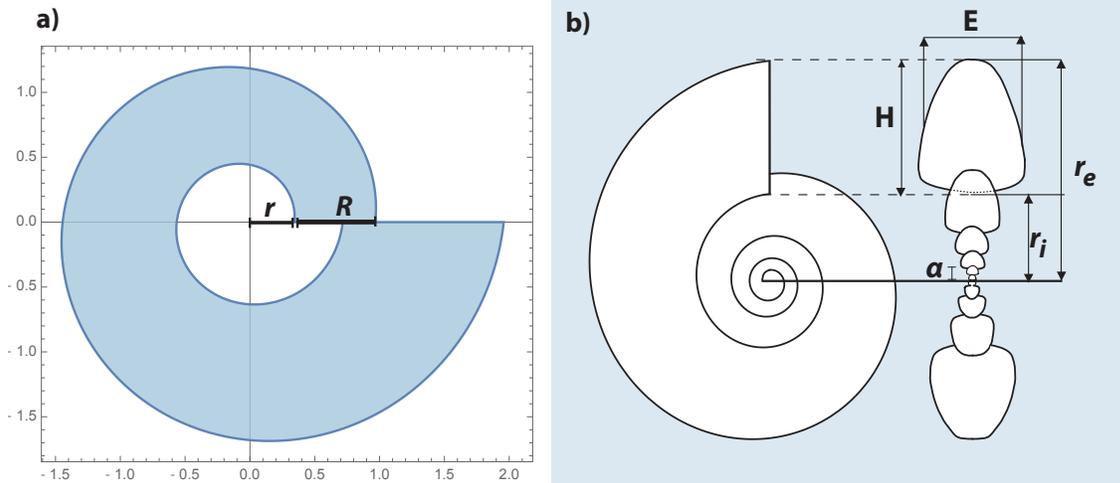


Figura 3.5: Parámetros y medidas del modelo propuesto. (a) Superficie paramétrica bidimensional del *torus* propuesto, se señalan los parámetros r y R . (b) Medidas realizadas sobre el ejemplar para obtener los parámetros R , r , b y S del modelo propuesto.

$$y = ae^{bu}(R + r \cos v) \sin u \quad (3.6)$$

$$z = r \sin v \quad (3.7)$$

En donde r es la distancia del centro del *torus* al borde interior del mismo y R es el diámetro del tubo del *torus* (Fig. 3.5a). Las variables R y r determinan el grado de involución de la concha. Para mantener constante la proporción de estas variables a medida que el ángulo de enrollamiento incrementa, se establece que $R + r = 1$; esto dicta que el modelo propuesto describe un crecimiento isométrico. La parametrización que describe la superficie de la concha de los ammonoideos se establece con la siguiente función:

$$f(u, v) = (e^{bu}(R + r \cos v) \cos u, e^{bu}(R + r \cos v) \sin u, r \sin v) \quad (3.8)$$

Esta función tiene un máximo cuando $v = 0$ y un mínimo cuando $v = \pi$. Con el valor máximo se describe la espiral formada por el borde externo de la concha (\mathbf{r}_e), mientras que el borde interno (\mathbf{r}_i) es descrito con el valor mínimo de la función. El valor de u indica el ángulo de enrollamiento expresado en radianes. Así, las ecuaciones en coordenadas polares obtenidas cuando $v = 0$ para la espiral externa y cuando $v = \pi$ para la espiral interna son:

$$v = 0 \rightarrow \mathbf{r}_e = e^{bu}(R + r) \quad (3.9)$$

$$v = \pi \rightarrow \mathbf{r}_i = e^{bu}(R - r) \quad (3.10)$$

Para determinar la ecuación de una concha en particular se requiere conocer los valores de R , r , u y b . Con la finalidad de que dichos parámetros puedan medirse directamente del ejemplar es necesario realizar algunas sustituciones e igualdades con las ecuaciones (3.9) y (3.10). Se establece que r_e es la magnitud del vector que localiza el último punto de la espiral externa en la región ventral la concha y que r_i es la magnitud del vector que ubica la espiral interna de la región dorsal, ésta es calculada al mismo ángulo que r_e (Fig. 3.5b).

Ambos vectores tienen como origen el eje de enrollamiento del ammonoideo. De acuerdo con las ecuaciones (3.9) y (3.10), la diferencia entre r_e y r_i se escribe como:

$$r_e - r_i = e^{bu}(R + r) - e^{bu}(R - r) \quad (3.11)$$

Del mismo modo se puede realizar la siguiente igualdad con r_e y r_i :

$$r_e + r_i = e^{bu}(R + r) + e^{bu}(R - r) \quad (3.12)$$

Despejando r y R de las ecuaciones (3.11) y (3.12), respectivamente, se obtiene

$$r = \frac{r_e - r_i}{2e^{bu}} \quad (3.13)$$

$$R = \frac{r_e + r_i}{2e^{bu}} \quad (3.14)$$

La expresión e^{bu} de la espiral logarítmica es equivalente al vector r_e medido al ángulo final de la concha. Por tanto, debido a que $e^{bu} = r_e$ y $R + r = 1$, las ecuaciones (3.13) y (3.14) se reescriben de la siguiente manera:

$$r = \frac{1}{2} - \frac{r_i}{2r_e} \quad (3.15)$$

$$R = \frac{1}{2} + \frac{r_i}{2r_e} \quad (3.16)$$

Para la obtención del coeficiente b se utiliza la ecuación (3.13) de donde se obtiene

$$b = \frac{\log(r_e - r_i) - \log(2r)}{u} \quad (3.17)$$

Cabe resaltar que \log es logaritmo natural (base e) y que la variable u es el ángulo final de enrollamiento, es decir, el número de vueltas de la concha expresada en radianes. Con el fin de ajustar la ecuación (3.17) a las proporciones reales del ammonoideo, se incorporó la variable α , la cual es la distancia tomada del eje de enrollamiento a la primera espiral interna (región dorsal) en el mismo ángulo al que es medido r_e y r_i (Fig. 3.5b). Con esta modificación, la ecuación final para obtener el coeficiente de expansión de la vuelta se reescribe así:

$$b = \frac{\log\left(\frac{r_e - r_i}{\alpha}\right) - \log(2r)}{u} \quad (3.18)$$

La forma de la sección de la vuelta es una característica morfológica importante, por ello en esta propuesta también se incorpora dicho atributo. El procedimiento más sencillo para describir la forma de la sección es mediante la relación entre el ancho y el largo de la vuelta, lo que Raup define como el parámetro S . Para modificar la sección circular del *torus*, se utiliza el parámetro S como factor que multiplica al radio r en el último término de la ecuación (3.8), estableciendo así el parámetro s de la siguiente forma:

$$s = (r)(S) \quad (3.19)$$

Entre menor sea el valor de s , la sección del *torus* tendrá una morfología más alargada, es decir presentará una concha de morfología aplanada. Con esta modificación, la función de la parametrización del *torus* con una sección elíptica se reescribe de la siguiente manera:

$$f(u, v) = (e^{bu}(R + r \cos v) \cos u, e^{bu}(R + r \cos v) \sin u, s \sin v) \quad (3.20)$$

Recapitulando, las medidas a obtener en el ejemplar necesarias para el modelo propuesto son las distancias r_e , r_i , α , amplitud y altura de la vuelta (Fig. 3.5b) que pueden expresarse en cualquier unidad de longitud, así como el ángulo de enrollamiento u que corresponde al número total de vueltas estimadas en radianes. Con estas medidas es posible calcular los parámetros del modelo r , R , b y s , con las ecuaciones (3.15), (3.16), (3.18) y (3.19), respectivamente. Finalmente la modelación tridimensional del ammonoideo se obtiene mediante la parametrización del *torus* elíptico siguiendo la ecuación (3.20).

Generación del morfoespacio teórico propuesto

Una vez establecido el modelo geométrico de la concha con sus respectivos parámetros, el siguiente paso es la creación del morfoespacio teórico el cual tiene como ejes los parámetros R , b y S . Con el fin de apreciar los cambios morfológicos en el modelo, se evalúan dos morfoespacios teóricos bidimensionales. El primero tiene como eje x el parámetro R y como eje y el coeficiente de expansión de la vuelta b . El eje x del segundo morfoespacio teórico es también R , mientras que el eje y está determinado por el parámetro S de Raup que representa una clara relación del ancho y la altura de la sección. La visualización del modelo propuesto y de los morfoespacios se realizaron en el software *Mathematica*.

3.5. Análisis de tomografía computarizada de rayos X

La tomografía computarizada de rayos X, CT por sus siglas en inglés (*X-ray computed tomography*), es una técnica no destructiva que permite visualizar las estructuras internas de los objetos. Las imágenes obtenidas con esta técnica son generadas por la atenuación de los rayos X, modulada por la dispersión y absorción fotoeléctrica, que a su vez es determinada por las variaciones en la densidad y composición atómica de la muestra (Mees et al., 2003).

En este trabajo se empleó la tomografía de rayos X con la finalidad de realizar un análisis morfológico más detallado en algunos ejemplares del género *Idoceras*. Debido a la limitante en el número de muestras se escogieron tres ejemplares pertenecientes a morfotipos distintos: *I. figueroae* (IGM 195; Morfotipo-2), *I. neogaenum* (IGM 200; Morfotipo-1) e *I. cajense* (IGM 207; Morfotipo-3). Los ejemplares se analizaron en el Laboratorio Universitario de Micro-Tomografía de Rayos X (LUMIR) en el Centro de Geociencias, Campus UNAM-Juriquilla. Los fósiles fueron escaneados usando el microtomógrafo *Xradia Versa 510*, el voltaje del tubo de rayos X fue ajustado a 140kV con una exposición de 7s. Cada espécimen fue rotado 360° para obtener proyecciones bidimensionales cada $\approx 0.3^\circ$. La resolución del ejemplar IGM 195 y de IGM 200 fue de 58.2 μ m/pixel, arrojando un total de 1014 imágenes (2.09 GB) para cada uno de estos ejemplares. El ejemplar IGM 207 tuvo una resolución de 57.01 μ m/pixel con un total de 1024 imágenes (2.14 GB). La visualización y reproducción (o *renderización*) de volúmenes (*Volume rendering*) de las proyecciones bidimensionales se realizó con el software de libre acceso *3D Slicer*.

La tomografía de rayos X permite la visualización de las vueltas internas de la concha que se encuentran cubiertas por las vueltas más externas. Por lo tanto esta técnica aporta información relevante en dos aspectos de este trabajo: la valoración del modelo teórico propuesto y un análisis ontogenético completo.

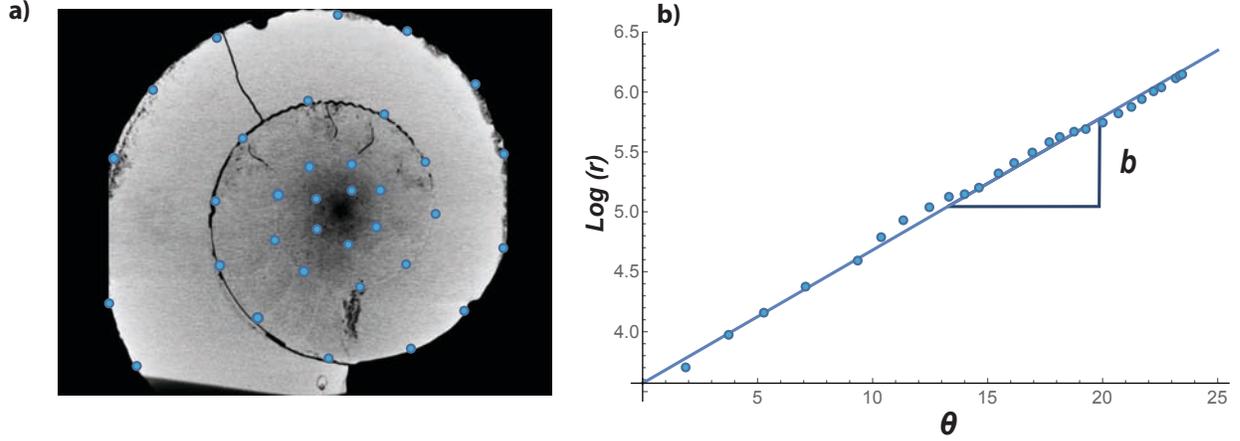


Figura 3.6: Obtención del coeficiente b en tomografía del ejemplar. (a) Extracción de coordenadas (x, y) sobre la espiral oculta del ejemplar. (b) Ajuste a una línea recta de las coordenadas $(\theta, \text{Log}(r))$ en donde el coeficiente b es la pendiente de la recta.

La evaluación del modelo de superficies paramétricas propuesto se obtuvo mediante la comparación entre las espirales modeladas con los parámetros de Raup y la morfología real del ejemplar. El parámetro a comparar fue el coeficiente de expansión de la vuelta b . La superficie paramétrica propuesta considera dentro de sus ecuaciones (3.20) el coeficiente b , por lo que no hubo necesidad de obtenerlo para este modelo. Para calcular el parámetro b del ejemplar, se utilizó la vista lateral de la tomografía en donde se aprecian las vueltas internas que revelan la espiral oculta de la concha.

De la imagen digital se extrajeron sobre las coordenadas cartesianas (x_i, y_i) de la espiral oculta (Fig. 3.6a), que posteriormente se transformaron a coordenadas polares: $(x_i, y_i) \rightarrow (\theta, \log(r))$. Las coordenadas polares se ajustaron a una línea recta al graficarse en un plano $(\theta, \log(r))$ (Fig. 3.6b). La ecuación de la espiral logarítmica corresponde a una línea recta en el plano cuando se aplica el logaritmo natural en ambos lados de la ecuación, de donde se obtiene

$$\log(r) = \log(ae^{b\theta}) \rightarrow \log(r) = \log(a) + b\theta \quad (3.21)$$

La línea recta tiene como abscisa $\log(a)$ y como pendiente el coeficiente b (Fig. 3.6b). Por lo tanto el coeficiente b de los ejemplares se obtuvo mediante el ajuste lineal de la ecuación (3.21). Con el mismo método de ajuste lineal se calculó el coeficiente b para la espiral que describe el parámetro W del modelo de Raup. Las coordenadas polares de la espiral de Raup se obtuvieron con la siguiente ecuación: *Espiral externa* = $r_0 W^{\frac{\theta}{2\pi}}$ (McGhee, 2007). En donde r_0 es el radio inicial, W es el valor del parámetro de Raup del ejemplar y θ es el ángulo de enrollamiento. El procedimiento de obtención del coeficiente b para los tres modelos (modelo propuesto, modelo de Raup y ejemplar en tomografía) se desarrolló en el software *Mathematica*.

La tomografía de rayos X también fue aplicada al análisis ontogenético del género. Para este análisis se utilizó la sección transversal del ejemplar en donde se observan todas las secciones de las vueltas internas de la concha. Se obtuvieron a todos los diámetros posibles las medidas clásicas de ombligo, espesor y altura de la vuelta, así como los parámetros de Raup (W , D y S) y los parámetros del modelo propuesto (R , b y S) siguiendo la metodología anteriormente descrita (Fig. 3.3 y Fig. 3.5).

3.6. Análisis morfológico-estratigráfico

El análisis entre las relaciones morfológicas y estratigráficas de los ejemplares se llevó a cabo en dos partes. La primera se limitó al estudio del perfil MZ-3 que cuenta con un control estratigráfico preciso, pues distingue la Asociación inferior de *Idoceras* (*Lower Idoceras Assemblage*) y la Asociación superior de *Idoceras* (*Upper Idoceras Assemblage*) según Villaseñor et al. 2000 y 2012. La segunda parte se enfocó en un análisis que incluyera los ejemplares pertenecientes a los perfiles MZ-1, MZ-3 y MZ-4, en conjunto con los tipos de Burckhardt de 1906 y 1912.

El análisis estratigráfico del perfil MZ-3 se realizó mediante gráficas de densidad las cuales contrastan la abundancia de morfologías entre el intervalo estratigráfico inferior y superior (*Lower-Upper Idoceras Assemblage*). Los ejes de gráficas de densidad son los parámetros del morfoespacio de Raup (D , W y S) y del morfoespacio propuesto (R , b , S). Las gráficas de densidad se elaboraron en el programa *Mathematica*.

Un primer acercamiento morfológico-estratigráfico, se realizó mediante el conteo de morfotipos por perfil (MZ-1, MZ-3 y MZ-4) y de la colección de Burckhardt (1906 y 1912). Posteriormente estos ejemplares se incorporaron en un análisis multivariante del tipo Análisis de Componentes Principales (ACP), el cual permite sintetizar y conocer las interrelaciones entre las variables. Se realizaron dos ACP (con rotación Varimax) integrando la forma de la concha y la ornamentación mediante variables cuantitativas continuas. El primer análisis tuvo como variables los parámetros D , W y S , así como el índice de costulación (IC). El segundo ACP empleó como variables el índice de costulación y las variables del morfoespacio propuesto R , b , y S . Ambos análisis se realizaron en el programa *PAST* (Hammer et al., 2001) utilizando matrices de correlación para evitar el sesgo en la diferencia de escala entre las variables.

Capítulo 4

Resultados

Los resultados obtenidos se dividen en seis apartados que corresponden a la clasificación en morfotipos de *Idoceras*, la caracterización morfológica del género mediante el morfoespacio teórico de Raup y el morfoespacio teórico propuesto, la evaluación del modelo que sustenta la propuesta del morfoespacio, la aplicación de los morfoespacios teóricos en el análisis ontogenético del género y en un análisis entre las relaciones morfológicas y la procedencia estratigráfica de los ejemplares.

4.1. Clasificación de morfotipos

Los ejemplares de *Idoceras* fueron clasificados en morfotipos de acuerdo a los rangos establecidos en la Sección 3.2 (Fig. 3.2). El 92.3 % del material revisado fue clasificado con éxito en las categorías de morfotipos propuestas. Únicamente nueve de los 104 ejemplares no pudieron ser categorizados con dicha propuesta, debido a que presentaban una combinación de características entre dos morfotipos, principalmente en el grado de involución y la forma de la sección de la vuelta; por ejemplo, el ejemplar IGM 9723 muestra una relación $O/D=0.3026$, indicando un Morfotipo-2, sin embargo su relación $E/H=0.7056$ es típica de un Morfotipo-1. Observando el número de vueltas de los ejemplares que no se ajustan a la clasificación, se hace notar que la mayoría de ellos cuentan con un número reducido de vueltas (aproximadamente 2 a 3 vueltas), probable evidencia de crecimiento alométrico en estadios ontogenéticos tempranos.

La cantidad de ejemplares por morfotipos es la siguiente: 11 ejemplares de Morfotipo-1, 33 ejemplares de Morfotipo-2, 35 ejemplares de Morfotipo-3 y 16 ejemplares de Morfotipo-4. Los morfotipos 2 y 3 son las morfologías más comunes en el material de *Idoceras*, mientras que los morfotipos 1 y 4 son menos abundantes, correspondiendo a las morfologías extremas o distales de esta clasificación.

4.2. Caracterización mediante el morfoespacio teórico de Raup

El análisis de morfoespacio basado en los parámetros de Raup, tomados al diámetro mayor, muestran que el género *Idoceras* se distribuye en la región del morfoespacio teórico comprendida entre los valores de: $W=1.3-2.8$, $D=0.2-0.5$ y $S=0.3-1$. En el morfoespacio teórico $D-W$ (Fig. 4.1) se observa que el material de *Idoceras* se extiende por una región considerablemente amplia lo cual resalta la variabilidad morfológica de este género. Al asignar la clasificación en morfotipos se observa que cada morfotipo está limitado a una región distinta en el morfoespacio (Fig. 4.1).

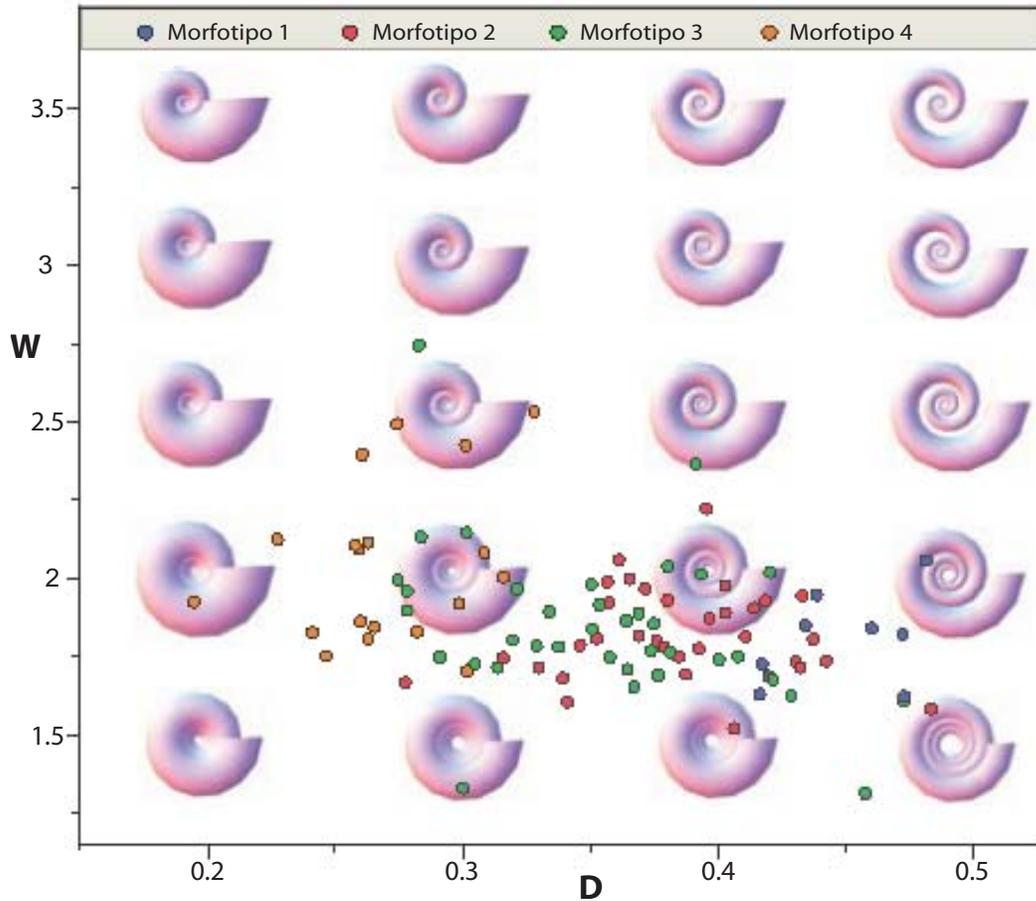


Figura 4.1: Morfoespacio teórico bidimensional D - W que muestra la distribución de los ejemplares del género *Idoceras*. Cada uno de los puntos indica un ejemplar medido, el color de los puntos indica el morfotipo. Como referencia se muestran modelos de conchas teóricas generadas en *Mathematica*.

Los morfotipos 1 y 4 ocupan posiciones extremas de acuerdo al parámetro D , es decir se presentan conchas más evolutas (Morfotipo-1) o más involutas (Morfotipo-4) (Fig.4.2). Dentro de este morfoespacio, los morfotipos 2 y 3 se distribuyen en áreas similares (Fig. 4.2). El grado de involución establecido en la clasificación es el mismo para ambos morfotipos, por lo que es de esperarse que presenten esta similitud en el morfoespacio de Raup, a pesar de ello se observa que el Morfotipo-3 alcanza valores ligeramente mayores en D (Fig. 4.2).

Al graficar los ejemplares en el morfoespacio D - S se observa una fuerte correlación entre ambos parámetros, ya que el valor de S incrementa a medida que lo hace D (Fig. 4.3). Esto indica que la sección de la vuelta tiende a ser más aplanada ($S < 1$) en conchas más involutas. En esta gráfica también se observa una separación evidente entre los morfotipos, en donde los morfotipos 1 y 4 ocupan posiciones extremas. El Morfotipo-1 muestra los valores más altos de D aunado a valores de S cercanos a 1, mientras que los ejemplares con Morfotipo-4 tienen valores de D y S menores (Fig. 4.3). Dichos valores corresponden a conchas evolutas de sección más equidimensional (Morfotipo-1) y conchas involutas de sección menos equidimensional (Morfotipo-4). El cambio progresivo entre estas dos morfologías se presenta con los morfotipos 2 y 3.

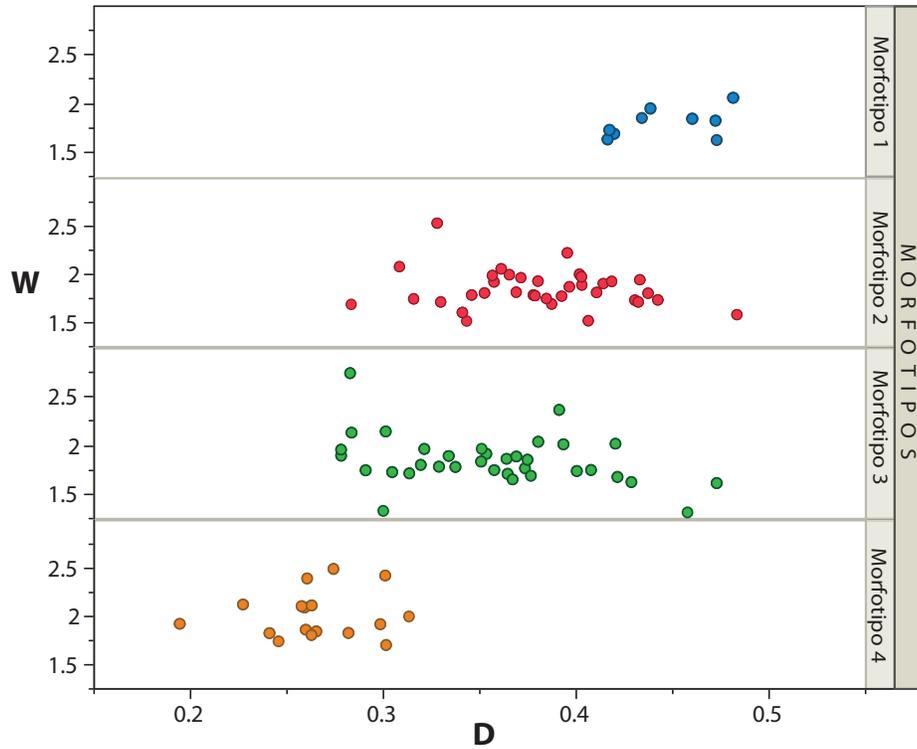


Figura 4.2: Morfoespacio teórico $D-W$ por morfotipos. Se separa cada uno de los morfotipos propuestos en su respectivo morfoespacio, cada uno de los puntos indica un ejemplar medido.

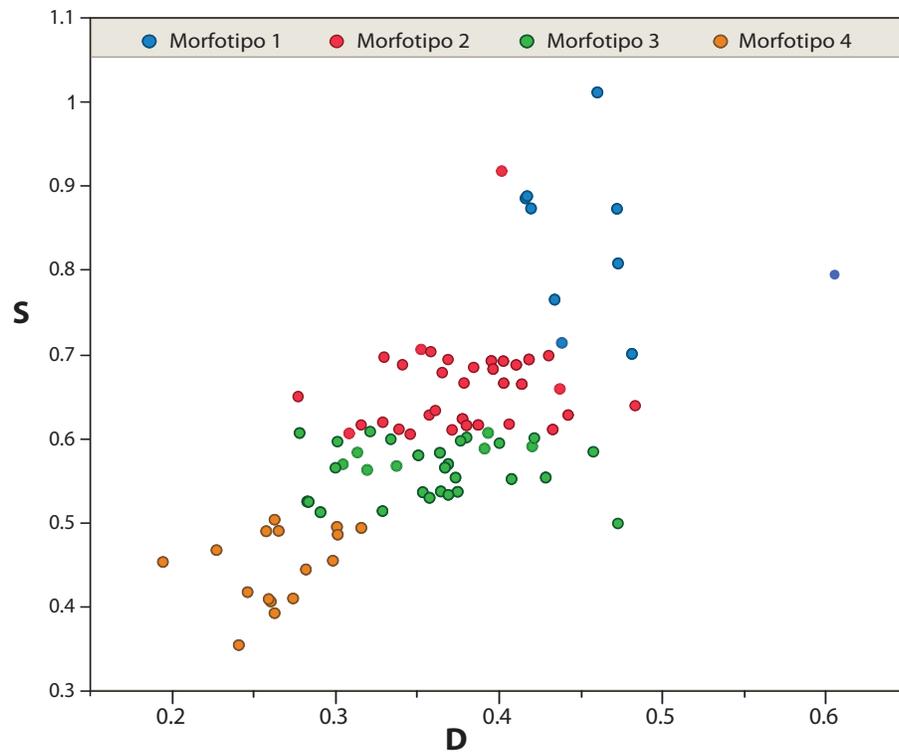


Figura 4.3: Morfoespacio teórico bidimensional $D-S$ que muestra la distribución de los ejemplares del género *Idoceras*. Cada uno de los puntos indica un ejemplar medido, el color de los puntos señala el morfotipo.

4.3. Caracterización mediante el morfoespacio teórico propuesto

El primer resultado de este apartado es la visualización del morfoespacio teórico propuesto. Como se mencionó en la Sección 3.4, se identificaron tres variables como ejes de este morfoespacio: R , b y S . Se graficaron dos morfoespacios bidimensionales con el fin de apreciar los cambios morfológicos de las conchas modeladas respecto a la variación en los ejes (Fig. 4.4). El primer morfoespacio muestra el cambio en el grado de involución respecto al coeficiente de expansión, es decir el cambio de R respecto a b . Como se puede observar en la Figura 4.4a, conchas más evolutas se obtienen a medida que aumenta el valor de R , mientras que un valor mayor de b indica morfologías con una mayor tasa de expansión en la vuelta.

Un segundo morfoespacio bidimensional, con variables R y S , grafica la variación en la forma de la sección de la vuelta respecto al grado de involución (Fig. 4.4b). El parámetro S es el mismo parámetro de Raup que indica la relación entre el espesor y la altura de la sección. Por lo tanto una sección circular tiene $S=1$, valores menores dibujan secciones alargadas, mientras que valores mayores a la unidad generan secciones anchas o aplastadas. Esta gama de variación en la forma de la abertura y su relación con el grado de involución se muestra en la Figura 4.4b.

La caracterización morfológica de *Idoceras* en el morfoespacio propuesto indica que este género se distribuye en un rango de valores entre $R=0.6-0.75$, $b=0.1-0.18$ y $S=0.3-1$. En la Figura 4.5 se muestra la distribución de los ejemplares respecto a R y b . Se observa que el género *Idoceras* ocupa una extensa región del morfoespacio lo que refleja su diversidad morfológica, tal como ocurre con el morfoespacio $D-W$ de Raup. Al graficar los morfotipos en un morfoespacio $R-b$ se observa una diferencia de valores entre el morfotipo 1 y 4, principalmente con el parámetro R (Fig. 4.6). Los morfotipos 2 y 3 muestran valores similares, aunque este último llega a valores de R ligeramente mayores (Fig. 4.6); dicho resultado concuerda con el obtenido en el morfoespacio $D-W$.

La caracterización de los ejemplares de *Idoceras* en el morfoespacio $R-S$ (Fig. 4.7) muestra el mismo patrón de covariación presentado en el morfoespacio de Raup $D-S$. Esta relación morfológica obedece al incremento del parámetro S y el parámetro R , por lo que conchas con mayor grado de involución presentan secciones más altas con menor equidimensionalidad. El morfoespacio $R-S$ también muestra una precisa separación en la distribución de los morfotipos.

4.4. Evaluación del modelo teórico propuesto

Se realizó la valoración del modelo que sustenta el morfoespacio teórico propuesto con base en el coeficiente de expansión de la vuelta b . Se comparó el coeficiente b del modelo propuesto con los coeficientes del modelo de Raup y las tomografías de los tres ejemplares. En la Sección 3.5 se explica el procedimiento para obtener dicho coeficiente por medio del ajuste a una regresión lineal en donde la pendiente de la recta es el valor de b . Se obtuvieron tres ecuaciones lineales (modelo propuesto, modelo de Raup y ejemplar) para cada uno de los ammonites analizados (Fig. 4.8).

En los ejemplares IGM 195 *I. figueroae* (Fig. 4.8a), IGM 200 *I. neogaenum* (Fig. 4.8c) y IGM 207 *I. cajense* (Fig. 4.8e) se observa que el coeficiente b del modelo propuesto tiene un valor más cercano al coeficiente b del ejemplar. Esto indica que, en comparación con el modelo de Raup, el modelo propuesto describe mejor la morfología real de los ejemplares con base en una espiral logarítmica. En la Figura 4.8 también se muestra la imagen de tomografía en sección lateral de los ejemplares, y sobre ellas se grafica la espiral generada con base en el coeficiente b del modelo propuesto. Se observa un buen ajuste de la espiral modelada y las vueltas

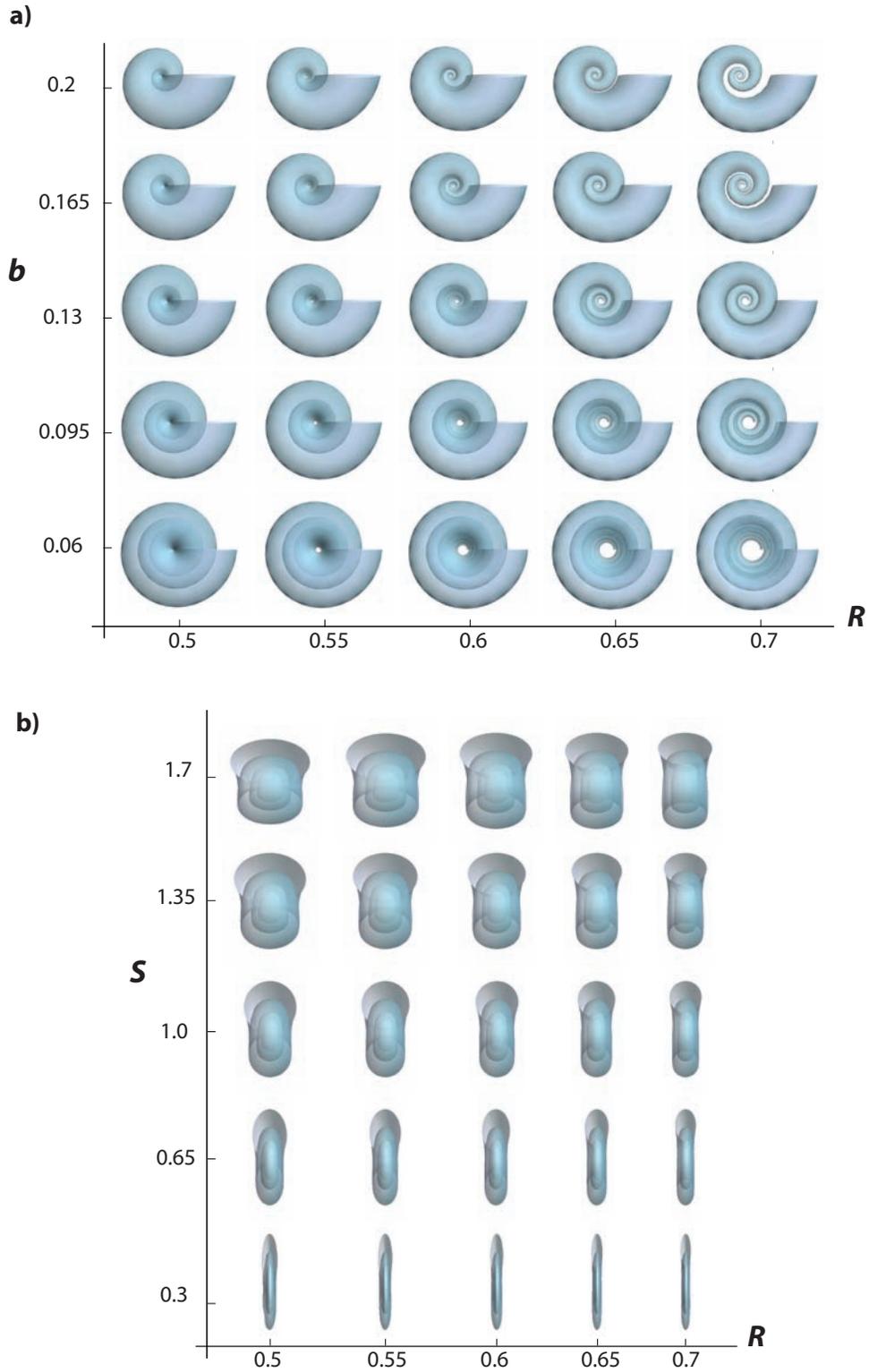


Figura 4.4: Visualización del morfoespacio teórico propuesto. Se muestra la simulación de conchas de ammonoideos planiespirales mediante la variación de los ejes con parámetros R , b y S contemplados en (a) un morfoespacio teórico bidimensional R - b con el parámetro fijo $S=1$ y (b) un morfoespacio teórico bidimensional R - S con el parámetro fijo $b=0.07$.

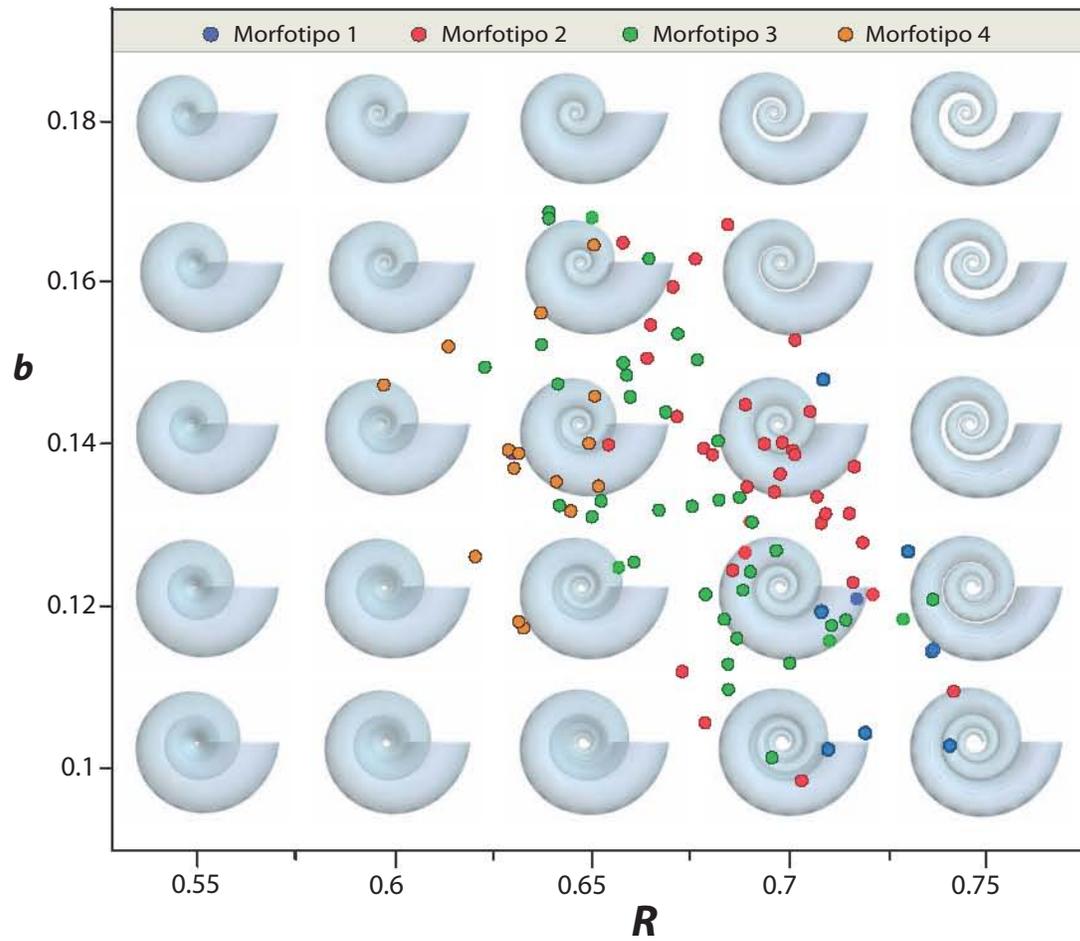


Figura 4.5: Morfoespacio teórico bidimensional R - b que muestra la distribución de los ejemplares del género *Idoceras*. Cada uno de los puntos indica un ejemplar medido, el color de los puntos señala el morfotipo. Modelos de conchas teóricas se muestran como una referencia.

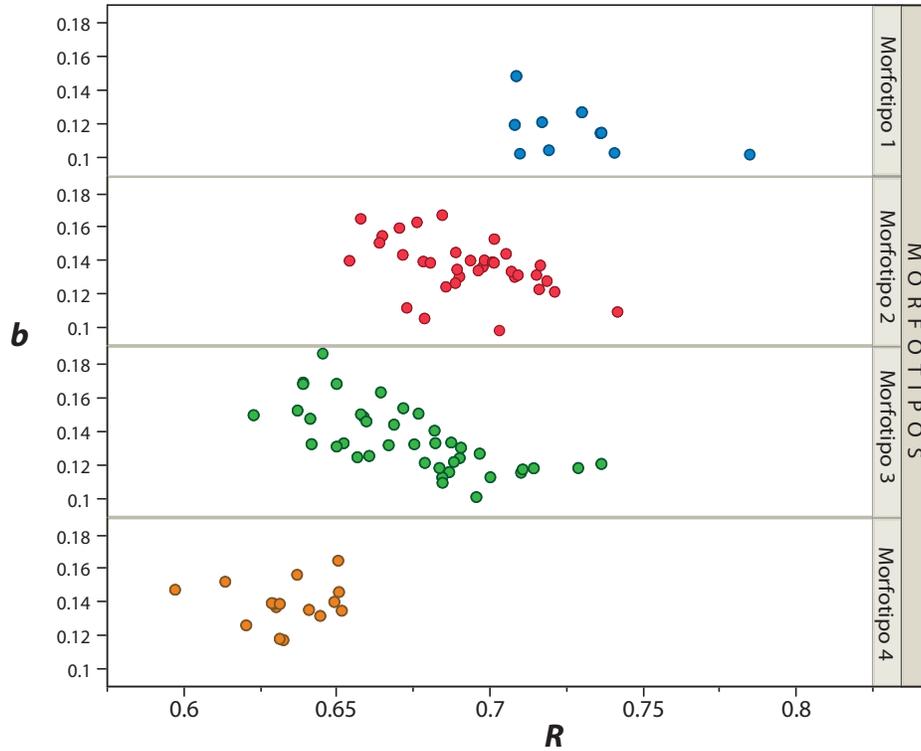


Figura 4.6: Morfoespacio teórico R - b por morfotipos. Se separa cada uno de los morfotipos propuestos en su respectivo morfoespacio, cada uno de los puntos indica un ejemplar medido.

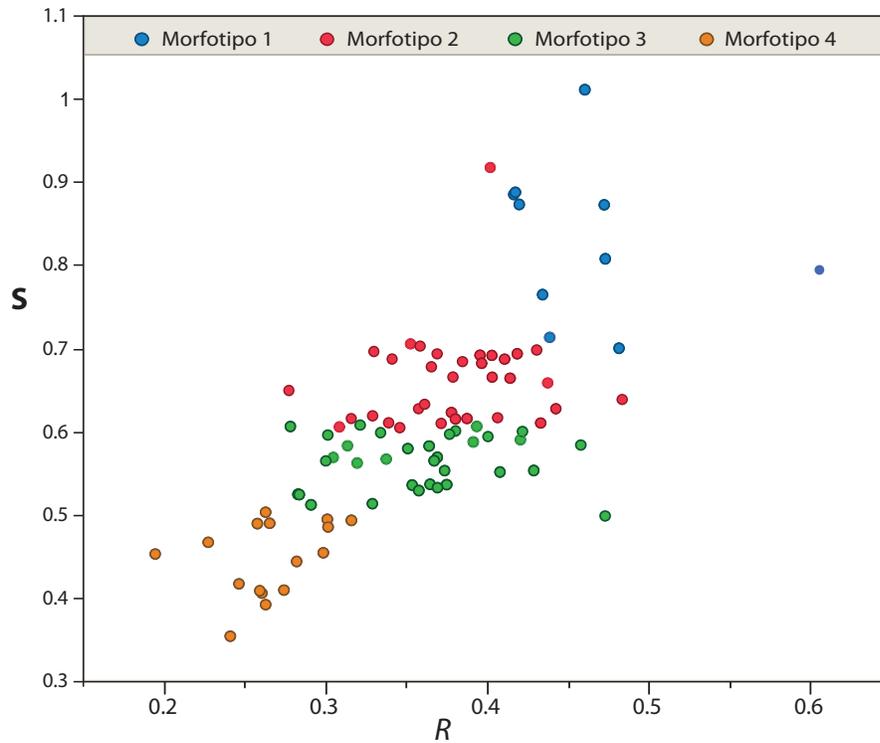


Figura 4.7: Morfoespacio teórico bidimensional R - S que muestra la distribución de los ejemplares del género *Idoceras*. Cada uno de los puntos indica un ejemplar medido, el color de los puntos señala el morfotipo.

internas de los ejemplares IGM 195 *I. figueroae* (Fig. 4.8b), IGM 200 *I. neogaeum* (Fig. 4.8d) y IGM 207 *I. cajense* (Fig. 4.8f). El modelo propuesto también describe con buena aproximación la espiral externa e interna de los ejemplares (Fig. 4.9), de la misma manera con este modelo es posible generar simulaciones tridimensionales de cualquier ejemplar; en este caso la modelación de los tres ejemplares analizados en tomografía se muestra en la Figura 4.9.

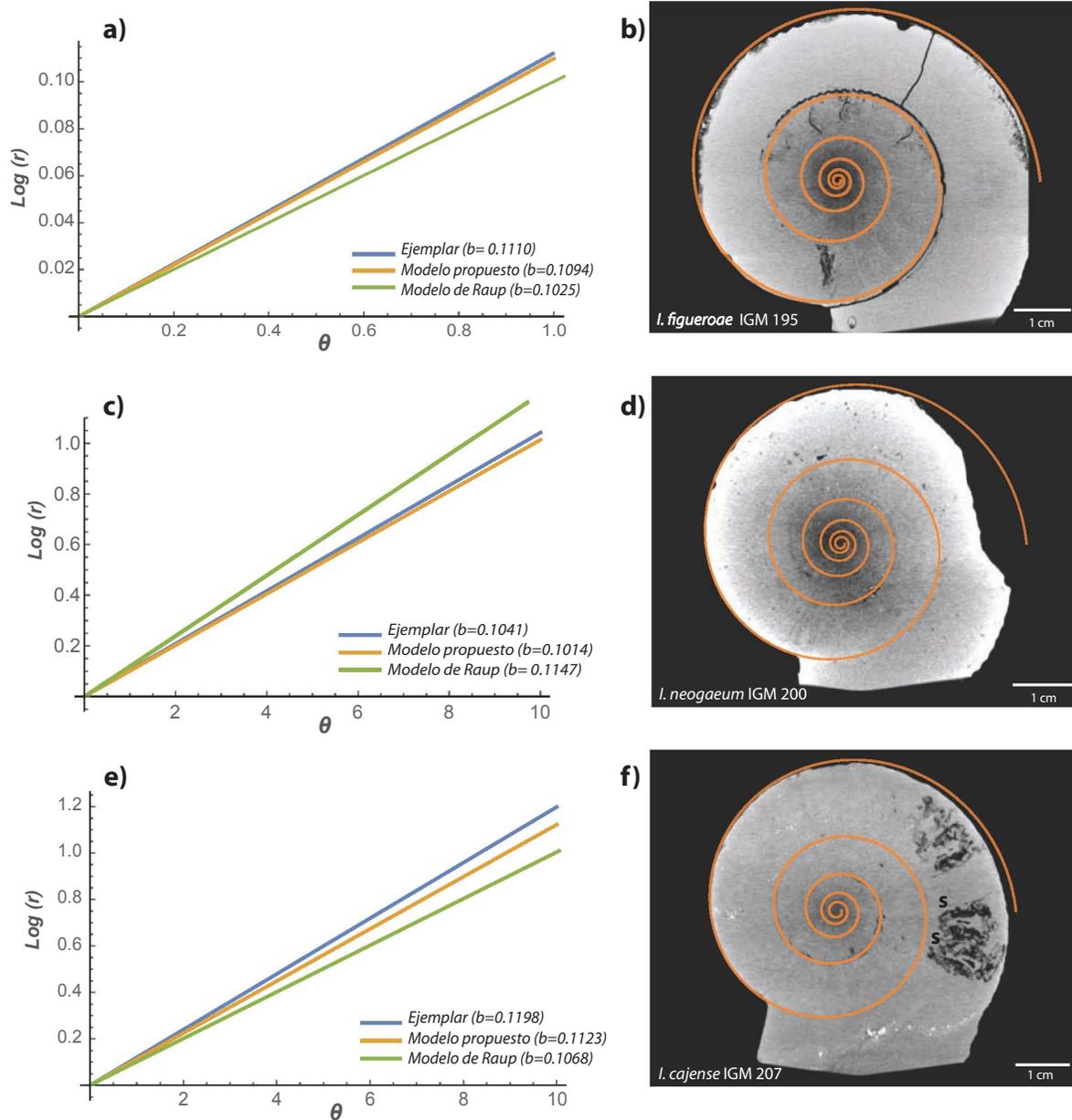


Figura 4.8: Evaluación del modelo propuesto mediante el análisis de regresión lineal. En las gráficas se muestra la comparación del coeficiente b mediante las tres ecuaciones lineales (ejemplar, modelo propuesto y modelo de Raup). En las tomografías en sección lateral se grafica la espiral generada con base en el coeficiente b del modelo propuesto. (a-b) IGM 195 *I. figueroae*; (c-d) IGM 200 *I. neogaeum*; (e-f) IGM 207 *I. cajense*; septos (S).

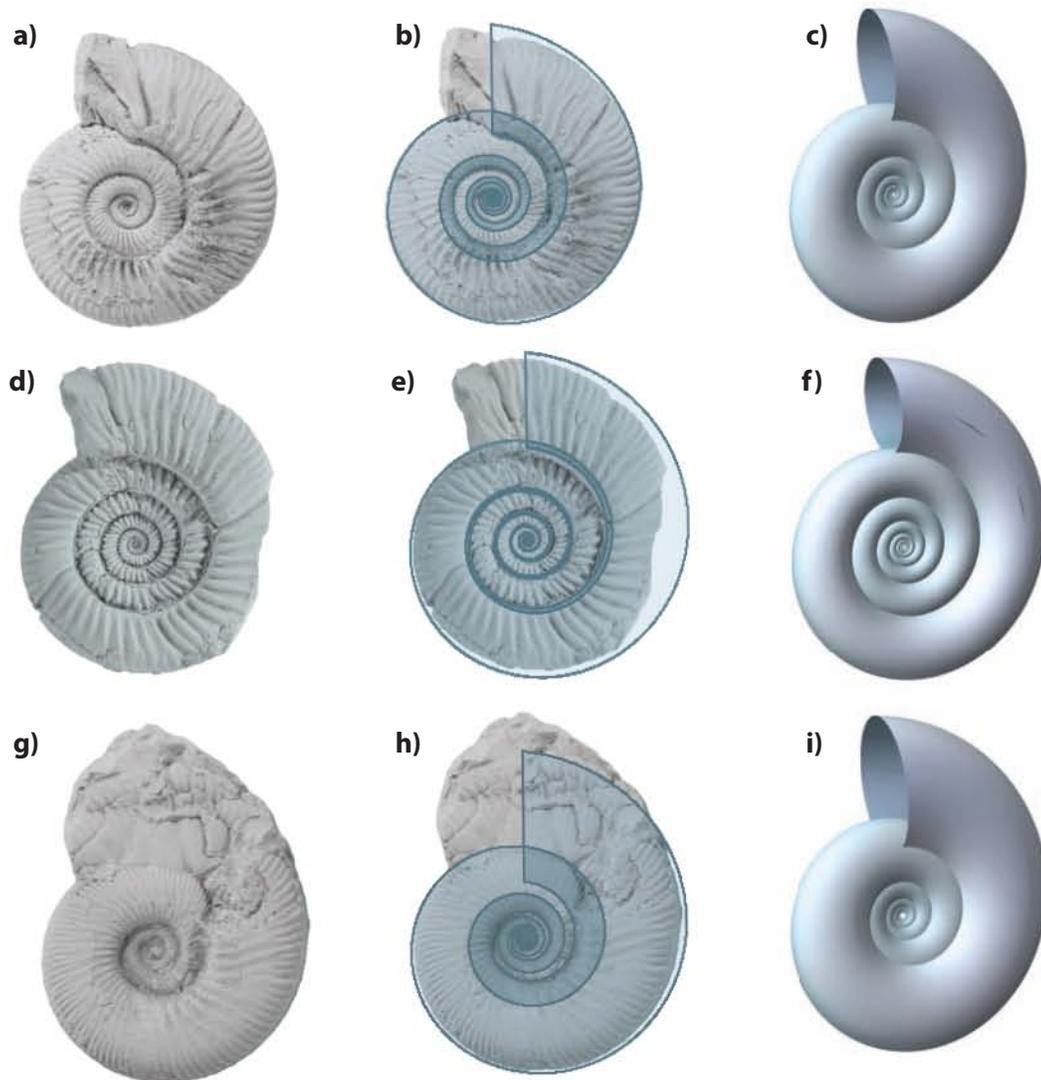


Figura 4.9: Modelación bidimensional y tridimensional generada con el modelo propuesto. En la primera columna se presentan las fotografías de los ejemplares de *Idoceras*. En la segunda columna, la modelación bidimensional muestra la aproximación del modelo con las espirales interna y externa del ejemplar; la región sombreada indica el grado de involuación del ammonite. En la tercera columna se muestra la modelación tridimensional generada con base en los parámetros R , b y S de cada ejemplar. (a-c) IGM 195 *I. figueroae*; (d-f) IGM 200 *I. neogaeum*; (g-i) IGM 207 *I. cajense*.

4.5. Análisis ontogenético mediante morfoespacios teóricos

La ontogenia del género *Idoceras* fue caracterizada mediante los parámetros D , W y S . Para ello se utilizaron gráficas de burbujas, en donde el tamaño de la burbuja representa el diámetro de la concha al que fue medido el ammonite. Se obtuvieron de dos a tres diámetros distintos por ejemplar y se realizaron dos gráficas correspondientes al morfoespacio $D-W$ y al morfoespacio $D-S$ (Fig. 4.10).

Mediante las gráficas de burbujas es posible observar la trayectoria ontogenética del género dentro del morfoespacio. La variación ontogenética en la geometría de la concha produce un cambio de una región

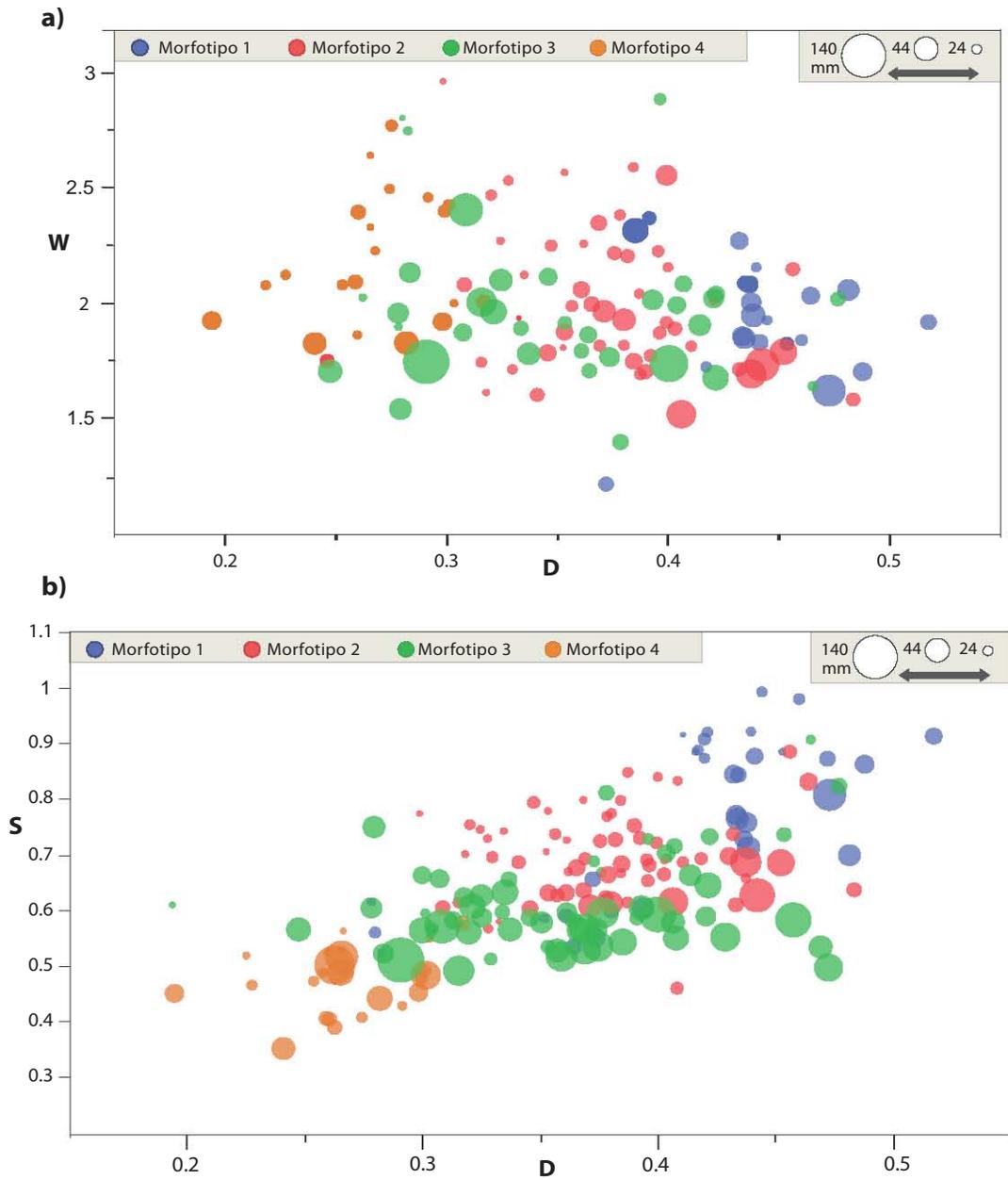


Figura 4.10: Caracterización ontogenética del género *Idoceras* mediante del morfoespacio teórico de Raup. (a) Morfoespacio bidimensional *D-W*. (b) Morfoespacio bidimensional *D-S*. En ambas gráficas de burbujas el tamaño del círculo representa el diámetro al que fue medido el ejemplar y el color indica el morfotipo.

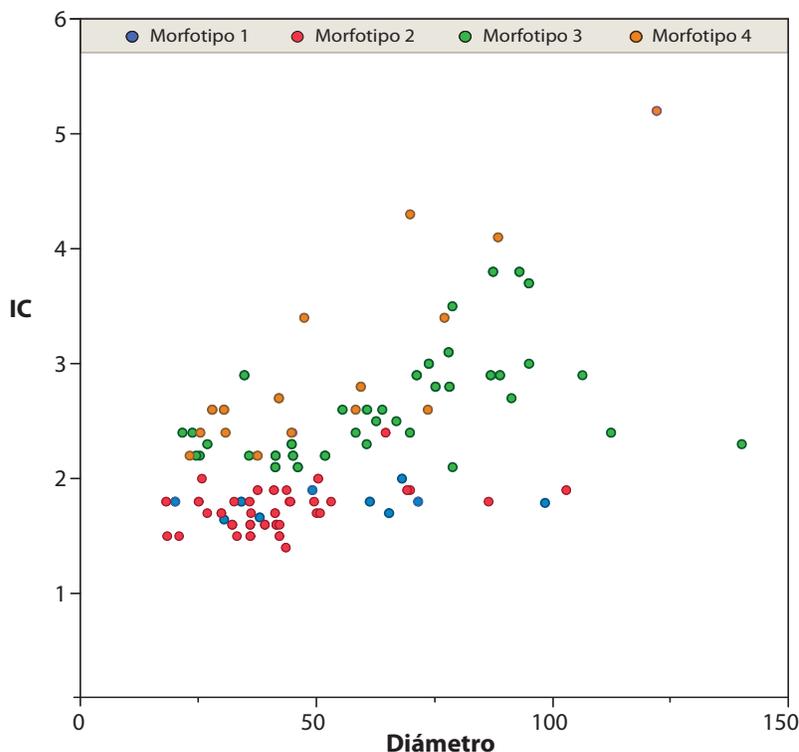


Figura 4.11: Gráfica de relación entre el diámetro de la concha y el Índice de Costulación. Cada punto indica un ejemplar medido al diámetro mayor, el color señala el morfotipo. (IC, Índice de Costulación).

del morfoespacio a otra durante su crecimiento. La amplia distribución de las trayectorias ontogenéticas en el morfoespacio reflejan una gran diversidad de formas durante el crecimiento de los individuos del género *Idoceras*, por lo que no es posible observar una tendencia ontogenética generalizada para este grupo. Sin embargo, al analizar la distribución de los morfotipos se distinguen a los morfotipos 1 y 4 en posiciones extremas en el morfoespacio $D-W$ (Fig. 4.10a) y morfoespacio $D-S$ (Fig. 4.10b), mientras que los morfotipos 2 y 3 representan morfologías intermedias similares con un solapamiento en la distribución en el morfoespacio. El solapamiento de estos últimos, es un indicio de que individuos de morfotipos distintos pueden presentar morfologías similares a lo largo de su desarrollo ontogenético. Esto posiblemente conlleva a que especies de este género estén en sinonimia dependiendo del estadio ontogenético en el que fueron preservados.

Otro de los elementos detectados como importantes durante el cambio ontogenético de *Idoceras* es la costulación. Al comparar el tamaño de la concha y el número de costillas, se observa que los individuos tienden a adquirir una costulación con mayor complejidad durante su crecimiento (Fig. 4.11). Entiéndase complejidad de costulación como el aumento del IC (índice de costulación) que indica un mayor número de costillas externas en relación con un menor número de costillas internas. Este patrón ontogenético es evidente en los ejemplares con morfotipos 3 y 4 (Fig. 4.11), los cuales por definición presentan costulación compleja.

Una segunda fase del análisis ontogenético fue una caracterización completa del desarrollo de la concha mediante las secciones transversales en tomografía. Empleando las gráficas de burbujas, se mapeó la distribución ontogenética de los ejemplares IGM 195 *I. figueroae*, IGM 200 *I. neogaeum* y IGM 207 *I. cajense* en el morfoespacio de Raup y el morfoespacio propuesto.

El análisis realizado mediante el morfoespacio de Raup (Fig. 4.12a-b) y del morfoespacio propuesto (Fig. 4.12c-d) revela con mayor claridad la trayectoria ontogenética del género. Gracias al uso de las secciones

transversales, el patrón observado puede distinguirse como incrementos y/o decrementos en los valores de las variables para cada uno de los morfoespacios. En el caso del morfoespacio $D-W$ (Fig. 4.12a), los valores de D tienden a aumentar y los de W a disminuir conforme la concha aumenta su diámetro. Esto indica que las formas adultas del género *Idoceras* adquieren conchas más evolutas con menores tasas de expansión de la vuelta.

Uno de los factores más evidentes en la ontogenia del género *Idoceras* es el cambio de la forma de la sección de vuelta, el cual se grafica en el morfoespacio $D-S$ (Fig. 4.12b). El parámetro S muestra un decremento acompañado de un incremento en el parámetro D durante la ontogenia. Esto significa que conforme el individuo crece, su morfología se transforma hacia conchas más evolutas y aplanadas, es decir, con una sección menos equidimensional ($S < 1$).

La aplicación del morfoespacio propuesto al análisis ontogenético (Fig. 4.12c-d), confirma la trayectoria descrita por el morfoespacio de Raup. Esto indica que a medida en que el ammonite va creciendo, su morfología se transforma hacia conchas más evolutas ($>R$), con menor tasa de expansión ($<b$) y secciones de vuelta más alargadas ($<S$). Cabe señalar que los resultados arrojados por el análisis ontogenético en secciones transversales muestran que la clasificación de morfotipos solamente puede realizarse a diámetros mayores, ya que los estadios juveniles difieren de las características establecidas en la categorización de morfotipos.

Los tres ejemplares analizados, aun correspondiendo a morfotipos distintos, presentan el mismo patrón de cambio ontogenético, sin embargo la región del morfoespacio que ocupan es distinta (Fig. 4.12). Los ejemplares *I. neogaenum* (Morfotipo-1) y *I. cajense* (Morfotipo-3) se localizan en las zonas más distales de los morfoespacios, mientras que *I. figueroae* (Morfotipo-2) se distribuye en una región intermedia; este mismo resultado coincide con el análisis de morfotipos de la Figura 4.10.

Cabe señalar que la trayectoria ontogenética de los ejemplares de *Idoceras* se describe como una tendencia generalizada, ya que su desplazamiento dentro del morfoespacio no sigue una progresión lineal exacta (Fig. 4.12). Esto evidencia los cambios morfológicos de la concha durante la ontogenia de este género, la cual sólo es posible observar con exactitud mediante secciones transversales, en este caso obtenidas mediante tomografía.

Características adicionales observadas en tomografía de rayos X

Mediante la tomografía de rayos X fue posible observar en el ejemplar IGM 195 *I. figueroae* algunas estructuras internas debido a los cambios de densidad en el molde interno durante el proceso de fosilización. Las estructuras sobresalientes incluyen: septos, suturas, costulación de las vueltas internas y un gasterópodo alojado en la última vuelta del ejemplar (Fig. 4.13a-c). El grado de preservación de los otros dos ejemplares no resultó el adecuado para observar con detalle las estructuras internas de la concha. Sin embargo, en el ejemplar IGM 207 *I. cajense* se distinguieron algunas suturas y septos (Fig. 4.13f), mientras que en IGM 200 *I. neogaenum* únicamente son visibles las vueltas internas (Fig. 4.8d).

Otra de las aplicaciones de la tomografía de rayos X es la reproducción en volúmenes a partir de las imágenes obtenidas. En la Figura 4.13d-f se muestra la reconstrucción tridimensional de los ejemplares IGM 195 *I. figueroae*, IGM 200 *I. neogaenum* y IGM 207 *I. cajense*. Este tipo de gráficos en volumen permiten observar digitalmente los detalles superficiales de la concha.

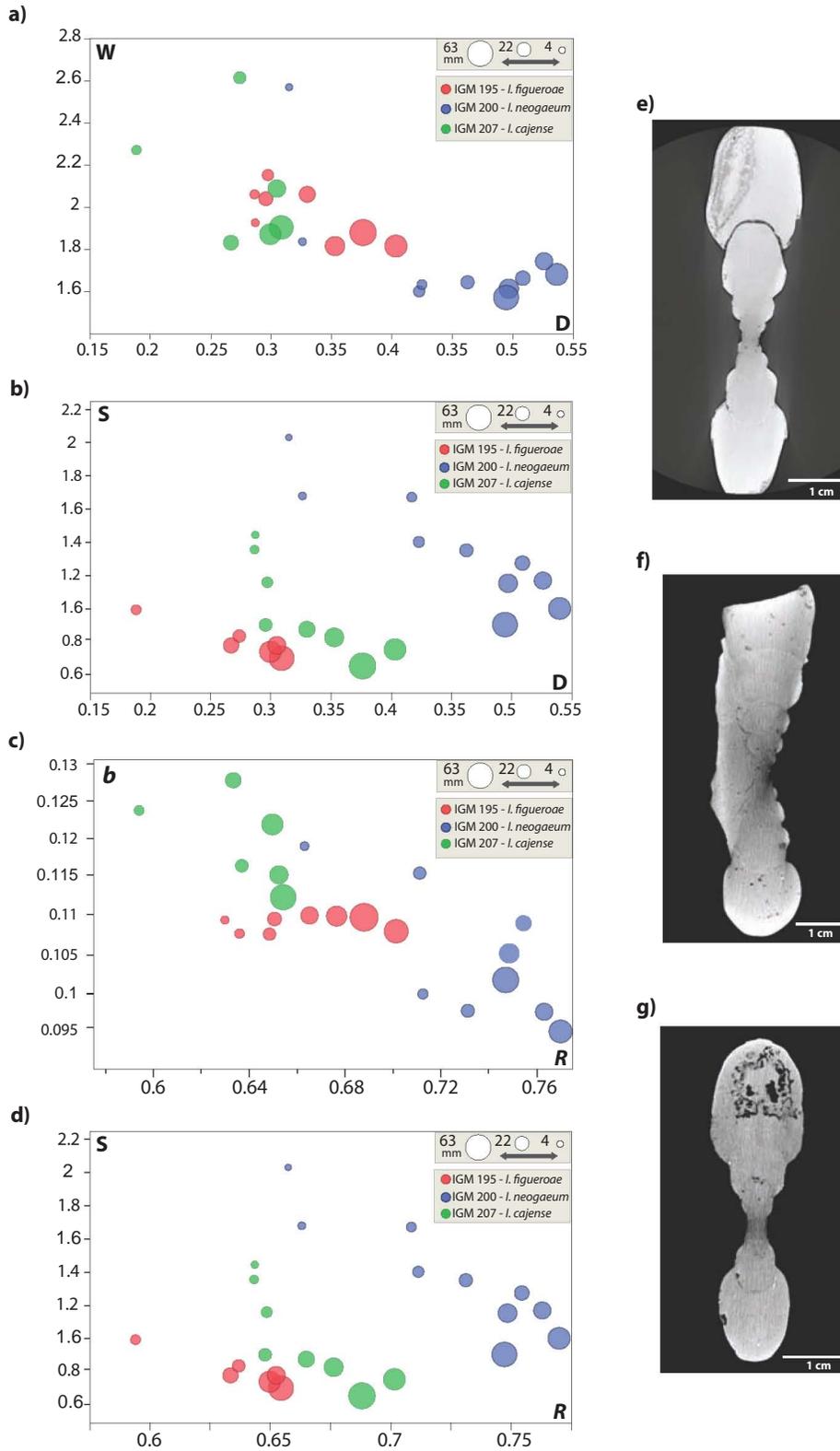


Figura 4.12: Caracterización ontogenética mediante las secciones transversales en tomografía. (a-b) Gráficas de burbujas con los parámetros de Raup: $D-W$ y $D-S$. (c-d) Gráficas de burbujas con los parámetros propuestos: $R-b$ y $R-S$. El tamaño del círculo representa el diámetro al que fue medido el ejemplar y el color indica el ejemplar. (e-g) Imágenes de las secciones transversales en tomografía: (e) *I. figueroae*, (f) *I. neogaeum* e (g) *I. cajense*.

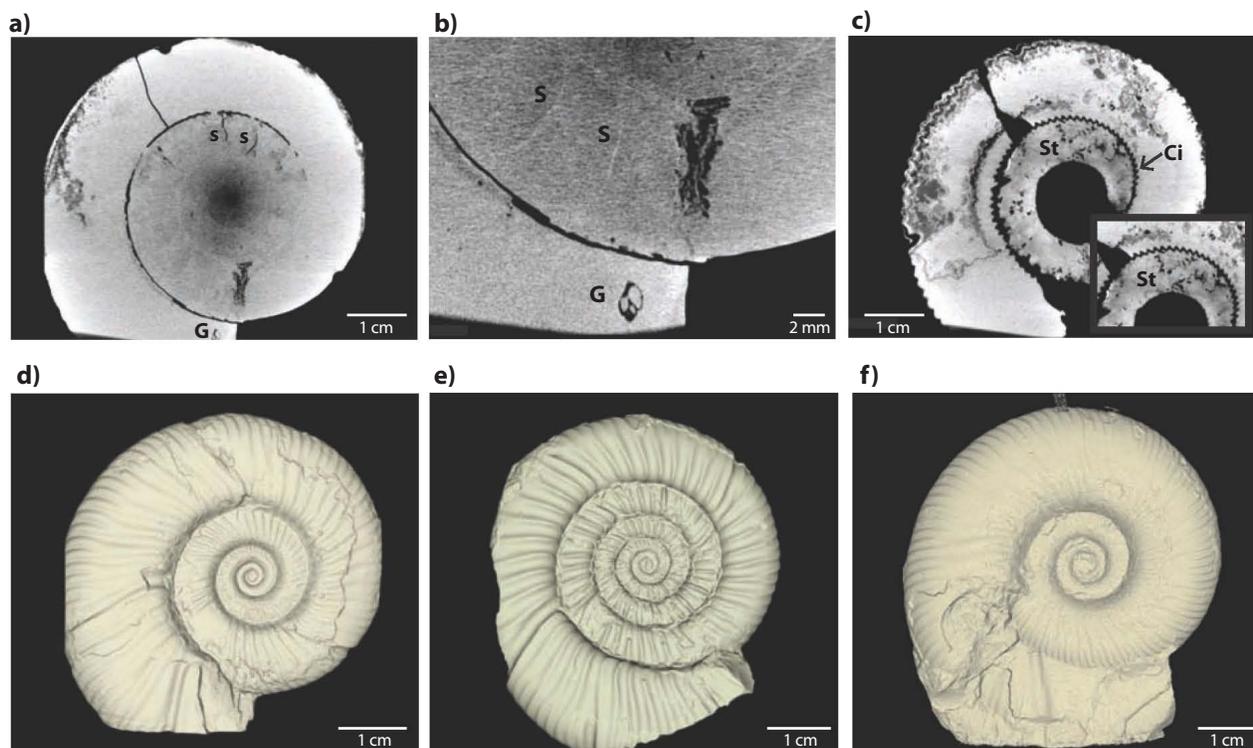


Figura 4.13: Características adicionales observadas en tomografía de rayos X. (a) Sección transversal del ejemplar IGM 195 *I. figueroae* donde se observan las vueltas internas, los septos (S) y un gasterópodo en la última vuelta (G). (b) Acercamiento de los septos (S) y de gasterópodo (G). (c) Sección transversal del ejemplar IGM 195 *I. figueroae* que muestra las suturas (St) y las costillas de las vueltas internas (Ci). Reproducción en volumen de los especímenes (d) IGM 195 *I. figueroae*, (e) IGM 200 *I. neogaenum* y (f) IGM 207 *I. cajense*.

4.6. Análisis morfológico-estratigráfico

4.6.1. Comparación morfológica entre intervalos estratigráficos del perfil MZ-3

El análisis estratigráfico del perfil MZ-3 se presenta como una gráfica de densidad comparativa entre los morfoespacios del intervalo inferior (*Lower Idoceras Assemblage*) y el intervalo superior (*Upper Idoceras Assemblage*) en este perfil. Este tipo de gráficas muestran curvas de nivel en donde los altos topográficos corresponden al área del morfoespacio con mayor abundancia de individuos.

La comparación de los morfoespacios de Raup entre los intervalos estratigráficos se muestra en la Figura 4.14, en ella se observa al intervalo inferior con una mayor abundancia de ejemplares con valores de D entre $0.25-0.35$, un parámetro de W aproximado a 1.9 (Fig. 4.14a) y un valor de S entre $0.45-0.6$ (Fig. 4.14b). En cambio los ejemplares provenientes del intervalo superior se distribuyen en la región del morfoespacio con valores de D entre $0.35-0.42$, con una W de alrededor de 1.7 (Fig. 4.14a) y valores de S entre $0.6-0.7$ (Fig. 4.14b). El análisis de morfoespacio de Raup indica que existe un notable cambio en la morfología de *Idoceras* entre el intervalo inferior y superior. Se observa un cambio en el intervalo superior hacia formas de conchas más evolutas, con menor grado de expansión y una sección de la vuelta más equidimensional, en comparación con el intervalo inferior.

El mismo análisis comparativo entre el intervalo superior e inferior en MZ-3 se realizó con el morfoespacio propuesto (Fig. 4.15). La mayor abundancia de ejemplares en el intervalo inferior se encuentran entre los

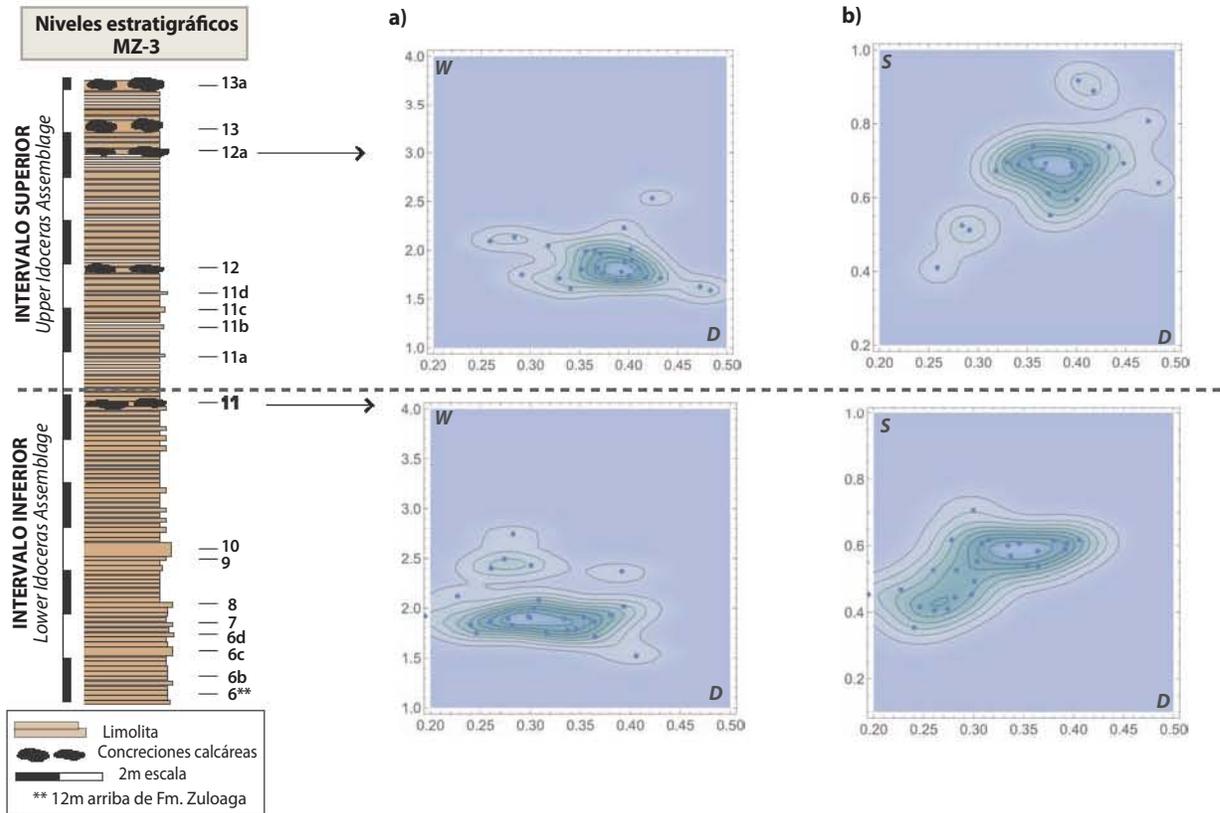


Figura 4.14: Comparación del morfoespacio de Raup entre los intervalos estratigráficos del perfil MZ-3. (a) Morfoespacio teórico con parámetros D - W . (b) Morfoespacio teórico con parámetros D - S . La indicación de los horizontes 11 y 12a hace referencia a los registros de *Idoceras* que pertenecen a los intervalos estratigráficos inferior (*Lower Idoceras Assemblage*) y superior (*Upper Idoceras Assemblage*) respectivamente. Estos horizontes proporcionaron ejemplares con una buena preservación para obtener mediciones.

valores de $R=0.63-0.68$ y $b=0.135-0.15$, mientras que en el intervalo superior se localiza en $R=0.67-0.7$ y $b=0.13-0.14$ (Fig. 4.15a). Debido a que el morfoespacio propuesto comparte el parámetro S de Raup (Fig. 4.15b), los valores de distribución de dicho parámetro S son los mismos que en el morfoespacio de Raup (Fig. 4.14b). La caracterización del morfoespacio propuesto, desde el punto de vista estratigráfico, también muestra una diferencia morfológica entre el intervalo inferior y superior. En contraste con el intervalo inferior, los estratos superiores de MZ-3 presentan abundancia de conchas más evolutas, con menor grado de expansión y una sección de vuelta de forma más globular, como se muestra en los modelos tridimensionales de la Figura 4.15; este resultado se comparte con la caracterización estratigráfica del morfoespacio de Raup.

4.6.2. Comparación morfológica entre perfiles

Una primera aproximación al análisis morfológico y estratigráfico de todos los perfiles se realizó con el conteo del número de morfotipos, que se muestran en la Figura 4.16. El perfil MZ-1 y el intervalo inferior del perfil MZ-3 muestra una abundancia similar de morfotipos 3 y 4, mientras que los morfotipos 1 y 2 dominan el perfil MZ-4, el intervalo superior de MZ-3 y en la colección de Burckhardt de 1912. Posteriormente se realizó un estudio morfológico más preciso mediante Análisis de Componentes Principales (ACP), en donde se utilizaron las variables de los morfoespacios teóricos: morfoespacio de Raup y morfoespacio propuesto.

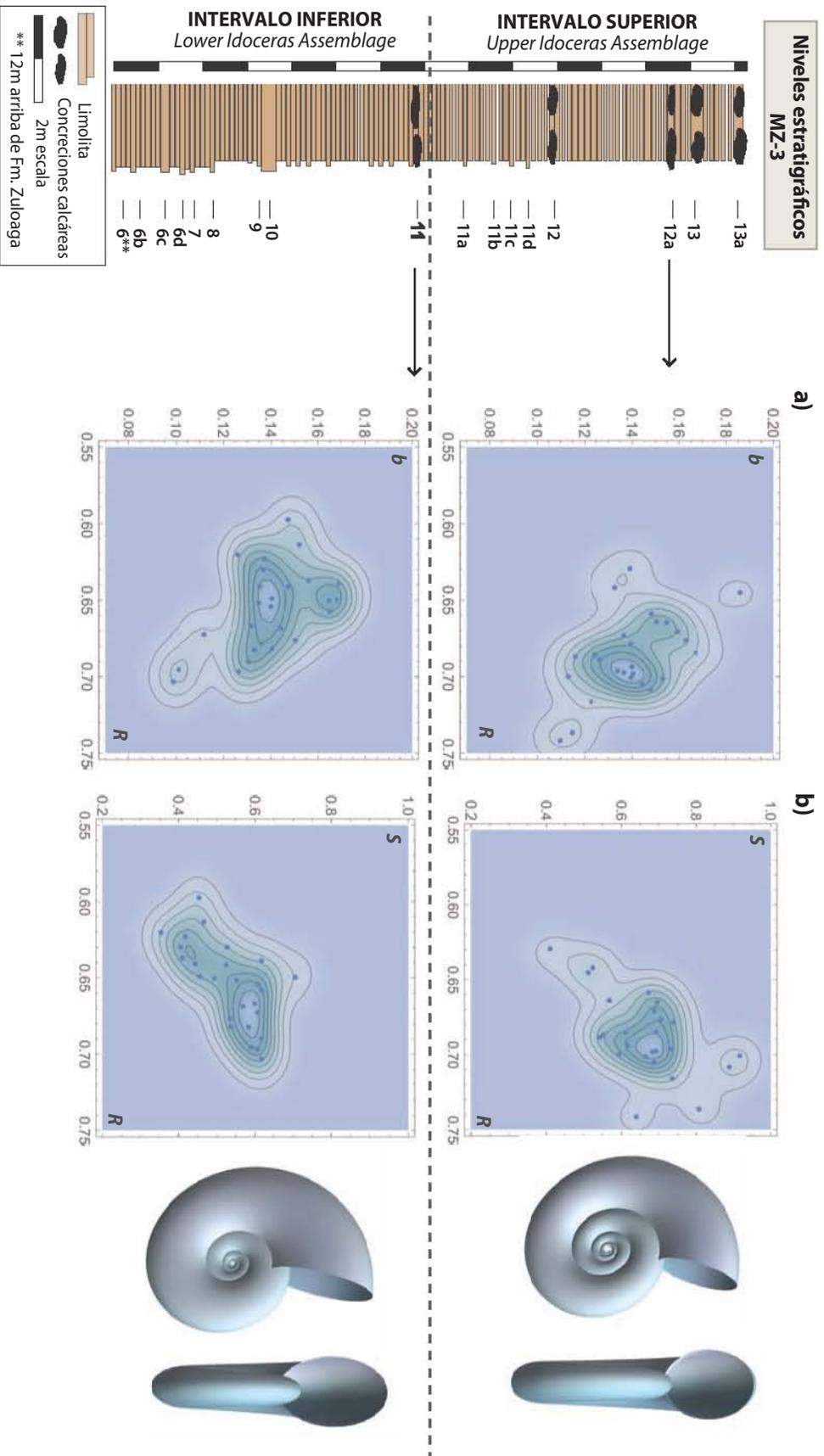


Figura 4.15: Comparación del morfoespacio propuesto entre los intervalos estratigráficos del perfil MZ-3. (a) Morfoespacio teórico con parámetros R - b . (b) Morfoespacio teórico con parámetros R - S . La indicación de los horizontes 11 y 12a hace referencia a los registros de *Idoceras* que pertenecen a los intervalos estratigráficos inferior (*Lower Idoceras Assemblage*) y superior (*Upper Idoceras Assemblage*) respectivamente. Se muestran los modelos tridimensionales en vista lateral y en vista en sección que corresponden a los valores del alto topográfico para el intervalo superior ($R=0.7$; $b=0.13$; $S=0.7$) y el intervalo inferior ($R=0.65$; $b=0.14$; $S=0.58$).

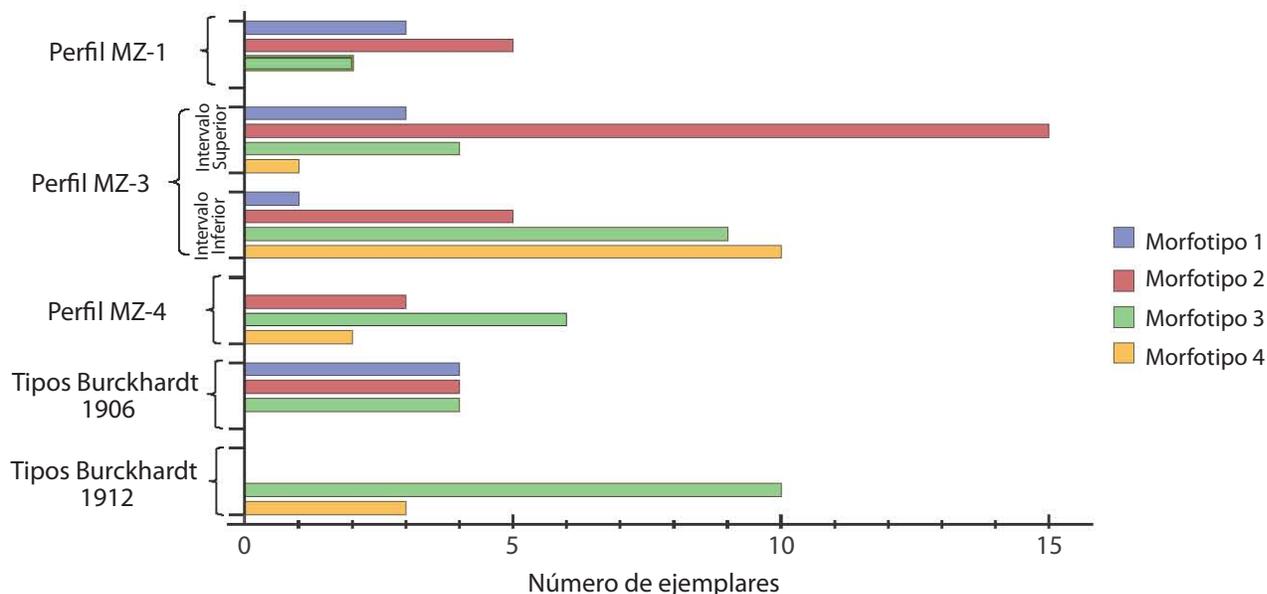


Figura 4.16: Histograma de número de morfotipos por perfil o colección de tipos. Los colores de la barras indican el número de ejemplares por morfotipo en cada uno de los perfiles o colección de tipos (Burckhardt, 1906 y Burckhardt, 1912).

El primer ACP empleó como variables los parámetros del morfoespacio de Raup (D , W , S), añadiendo como variable de ornamentación el Índice de Costulación (IC). Este análisis explica el 82.52% de la variación de los ejemplares con los primeros dos componentes (Fig. 4.17a). El segundo ACP utilizó las variables del morfoespacio propuesto (R , b y S) y el IC, la varianza total explicada fue ligeramente mayor, con un 83.19% a partir de los primeros dos componentes (Fig. 4.18a).

Los componentes principales son los *eigenvectors* de la matriz de correlación, los pesos de los *eigenvectors* del primer ACP indican que el componente principal se conforma con la correlación positiva entre el parámetro D y S , y en correlación negativa con el IC (Fig. 4.17b). Los valores de los pesos son similares en el segundo ACP, en donde existe una correlación positiva entre R y b y una correlación negativa con el IC para el primer componente (Fig. 4.18b). Esto indica que conchas más evolutas desarrollan secciones más globulares (más equidimensionales) y un menor IC (costulación sencilla). El segundo componente de ambos ACP se explica por la correlación negativa entre el parámetro W y el IC (Fig. 4.17b) y la correlación negativa entre b y el IC (Fig. 4.18b).

La representación gráfica de los componentes del análisis del morfoespacio de Raup y del morfoespacio propuesto se muestran en la Figura 4.17c y en la Figura 4.18c, respectivamente. En dichas gráficas se señalan los ejemplares por morfotipos y por el perfil de procedencia (o colección, si se refiere a los tipos de Burckhardt). La separación más evidente se genera con la clasificación de morfotipos, en donde del lado derecho del gráfico se agrupan los morfotipos 1 y 2 que presentan en su mayoría costulación sencilla ($<IC$), menor grado de involución y secciones equidimensionales ($>D$, $>S$ en Fig. 4.17c; $>R$; $>S$ en Fig. 4.18c). En su contraparte se agrupan los morfotipos 3 y 4 con conchas involutas y aplanadas ($<D$, $<S$ en Fig. 4.17c; $<R$, $<S$ en Fig. 4.18c) y costulación compleja ($>IC$). La agrupación de morfologías similares en el ACP no es tan evidente cuando se examina la distribución de los ejemplares en relación con su perfil de procedencia, sin embargo se rescata la siguiente información.

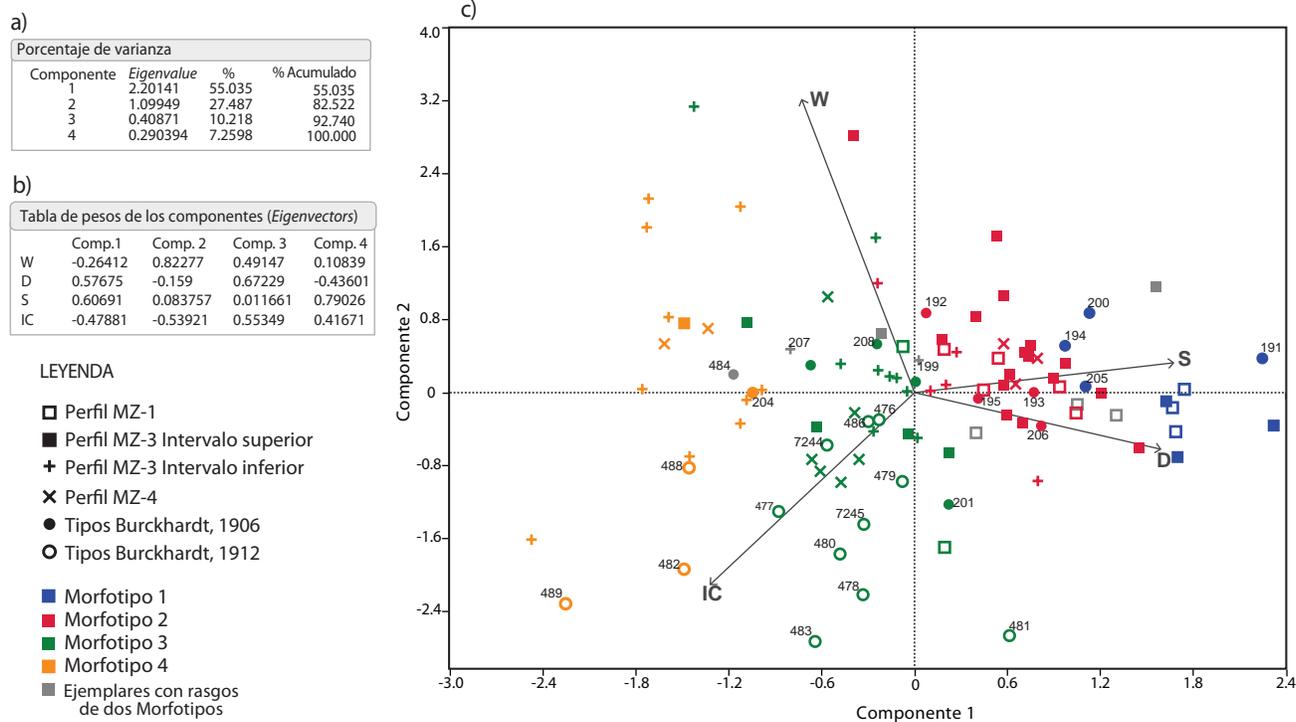


Figura 4.17: Análisis de Componentes Principales con variables del morfoespacio teórico de Raup. (a) Tabla de porcentaje de varianza explicada por los cuatro componentes. (b) Tabla de pesos de los cuatro componentes, que indican la influencia de las variables *W*, *D*, *S* e *IC* (índice de costulación). (c) Gráfica con los componentes principales, la figura geométrica indica la procedencia estratigráfica del ejemplar y el color señala el morfotipo (el color gris es para los ejemplares que presentan características de dos morfotipos, por ejemplo morfotipo 2-1). Los números en los tipos de Burckhardt 1906 y 1912 corresponden al número IGM de catálogo (IGM 191 *I. inflatum*; IGM 192 *I. zacatecanum*; IGM 193 *I. humboldti*; IGM 194 *I. sotolei*; IGM 195 *I. figueroae*; IGM 199 *I. submalleti*; IGM 200 *I. neogaeum*; IGM 201 *I. mexicanum*; IGM 204 *I. subdedalum*; IGM 205 *I. canelense*; IGM 206 *I. santarosatum*; IGM 207 *I. cajense*; IGM 208 *I. viverosi*; IGM 476 *I. aguilerae*; IGM 477 *I. johnsoni*; IGM 478 *I. duranguense*; IGM 479 *I. duranguense*; IGM 480 *I. tuttlei*; IGM 481 *I. lorioli*; IGM 482 *I. complanatum*; IGM 483 *I. neohispanicum*; IGM 484 *I. boesei*; IGM 486 *I. angermannii*; IGM 488 *I. disciforme*; IGM 489 *I. mutabile*; IGM 7244 *I. durangense*; IGM 7245 *I. neohispanicum*).

A grandes rasgos es posible discernir entre dos grupos debido a la afinidad morfológica que comparten. El primero está conformado por morfotipos 1 y 2, mientras que un segundo grupo reúne a los ejemplares con morfologías de tipo 3 y 4. A este último grupo pertenecen la mayoría de los ejemplares del estrato inferior de MZ-3, del perfil MZ-4 y de los tipos de Burckhardt (1912) de San Pedro del Gallo (Fig. 4.17c y Fig. 4.18c). Por el contrario, la mayoría de los ejemplares del estrato superior de MZ-3 y del perfil MZ-1 se agrupan por presentar mayor abundancia de conchas con diseños de morfotipos 1 y 2. Este resultado es similar al obtenido con el conteo de morfotipos de la Figura 4.16.

Como se mencionó anteriormente, los tipos de Burckhardt de 1906 del perfil de MZ-3 carecen de una procedencia estratigráfica precisa, sin embargo su morfología sitúa a los ejemplares IGM 199, IGM 201, IGM 204, IGM 207 e IGM 208 como procedentes del intervalo inferior (*Lower Idoceras Assemblage*) de MZ-3 en su mayoría conformado por morfotipos 3 y 4. Los ejemplares IGM 191, IGM 192, IGM 193, IGM 194, IGM 195, IGM 200, IGM 205 e IGM 206 pertenecen morfológicamente al grupo de morfotipos 1 y 2 del intervalo superior (*Upper Idoceras Assemblage*) del MZ-3 (Fig. 4.17c y Fig. 4.18c).

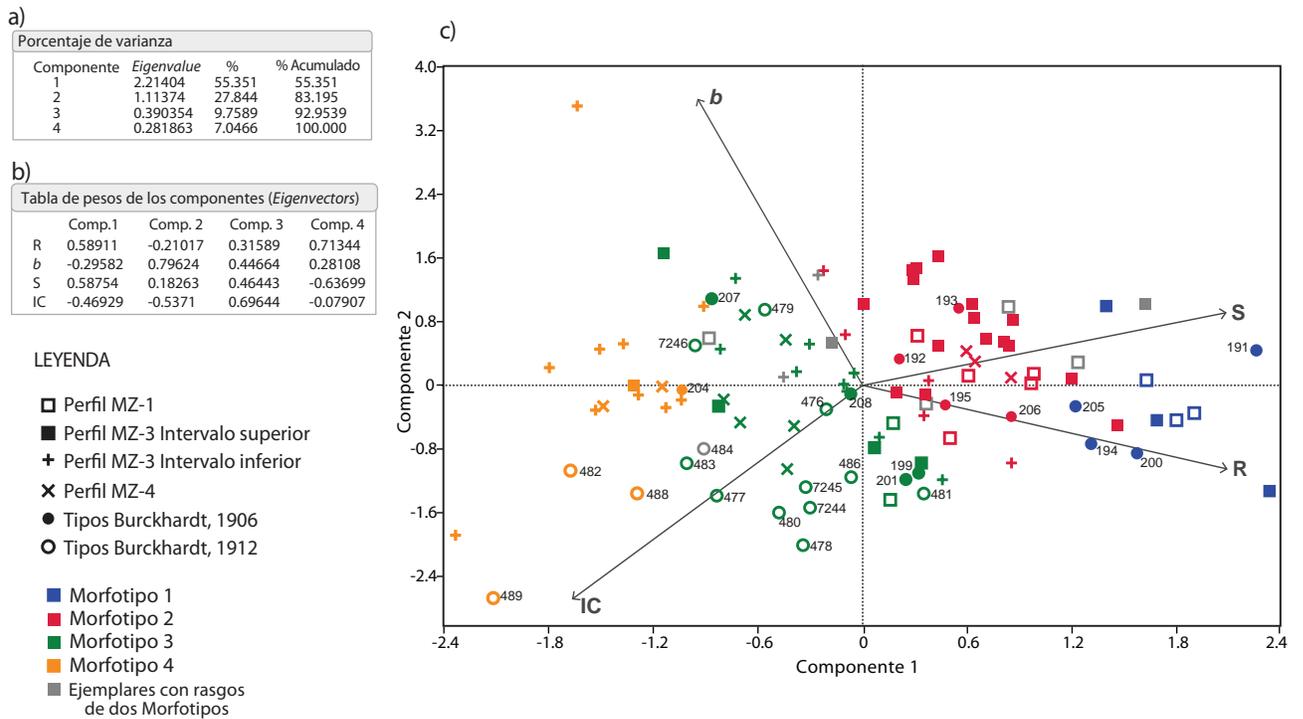


Figura 4.18: Análisis de Componentes Principales con las variables del morfoespacio teórico de propuesta. (a) Tabla de porcentaje de varianza explicada por los cuatro componentes. (b) Tabla de pesos de los cuatro componentes, que indican la influencia de las variables R, b, S e IC (índice de costulación). (c) Gráfica con los componentes principales, la figura geométrica indica la procedencia estratigráfica del ejemplar y el color señala el morfotipo (el color gris es para los ejemplares que presentan características de dos morfotipos, por ejemplo morfotipo 2-1). Los números en los tipos de Burckhardt 1906 y 1912 corresponden al número IGM de catálogo (IGM 191 *I. inflatum*; IGM 192 *I. zacatecanum*; IGM 193 *I. humboldti*; IGM 194 *I. sotolei*; IGM 195 *I. figueroae*; IGM 199 *I. submalleti*; IGM 200 *I. neogaeum*; IGM 201 *I. mexicanum*; IGM 204 *I. subdedalum*; IGM 205 *I. canelense*; IGM 206 *I. santarosanum*; IGM 207 *I. cajense*; IGM 208 *I. viverosi*; IGM 476 *I. aguilerae*; IGM 477 *I. johnsoni*; IGM 478 *I. duranguense*; IGM 479 *I. duranguense*; IGM 480 *I. tuttlei*; IGM 481 *I. lorioli*; IGM 482 *I. complanatum*; IGM 483 *I. neohispanicum*; IGM 484 *I. boesei*; IGM 486 *I. angermanni*; IGM 488 *I. disciforme*; IGM 489 *I. mutabile*; IGM 7244 *I. durangense*; IGM 7245 *I. neohispanicum*; IGM 7246 *I. boesei*).

Capítulo 5

Discusión

En esta sección se discuten los resultados obtenidos referente a la morfología teórica, siguiendo el respectivo orden de aparición en el Capítulo Resultados. Antes de profundizar en los morfoespacios teóricos se presenta como consideración preliminar la propuesta de clasificación de morfotipos para el género *Idoceras*. Posteriormente se abordan los resultados de morfología teórica, temática principal de este trabajo, y se discute la implementación del morfoespacio de Raup y la propuesta del nuevo morfoespacio teórico para ammonoideos planiespirales. La siguiente discusión se enfoca a la aplicación de dichos morfoespacios en el desarrollo ontogenético y en los cambios morfológicos-estratigráficos del género *Idoceras*, aspectos importantes en cualquier estudio con ammonoideos. Finalmente, los últimos párrafos de este capítulo se destinan a una discusión más general sobre los desafíos y perspectivas a futuro de la morfología teórica.

5.1. Propuesta de clasificación en morfotipos

Un aporte importante realizado en este trabajo fue la categorización en morfotipos del material de *Idoceras*. La propuesta de esta clasificación fue una solución al problema reconocido por algunos autores (Olóriz, 1988; Lara-Morales, 1994) respecto a la alta variación intraespecífica del género. El concepto de Morfotipos es aplicado en este caso a una serie de morfologías interconectadas presentes en los individuos del género *Idoceras* y que se distribuyeron en un intervalo restringido de tiempo (Kimmeridgiano Temprano) y espacio (mares epicontinentales del actual área de Mazapil). La definición de morfotipos coincide con aquella de De Baets et al. (2013), en donde reconoce un espectro continuo de variación morfológica delimitado por dos morfologías extremas. En la propuesta para el género *Idoceras*, los morfotipos extremos corresponden al Morfotipo-1 y Morfotipo-4, que particularmente son los morfotipos con menor cantidad de ejemplares.

Además de solventar la falta de conocimiento de la variación poblacional, la propuesta de morfotipos también permitió sobrellevar la problemática de taxonomía del género *Idoceras*, la cual ha sido reconocida como excesivamente tipológica (Olóriz, 1987). El fin de este trabajo no fue una revisión taxonómica del género, por lo que la clasificación de cuatro morfotipos no pretende reducir las numerosas especies del género *Idoceras* a sólo cuatro taxones. Sin embargo, se considera a esta clasificación como un primer acercamiento para resolver la taxonomía de las especies mexicanas del género y recalcar la importancia de considerar la variación fenotípica entre los individuos. La variación por dimorfismo sexual no fue evaluada directamente en este trabajo, sin embargo su estudio podría basarse en esta clasificación de morfotipos. Debido a que el concepto de especie en paleontología está sujeto a la valoración morfológica, este tipo de propuesta podría ser una pauta para detectar posibles sinonimias y evitar una inflación desmesurada en la riqueza de especies de *Idoceras*, y de otros géneros morfológicamente diversos de ammonoideos.

Es importante señalar que el desarrollo ontogenético también tiene un papel importante en la variación morfológica y en el proceso de asignación de especies. Como se mencionó en el Capítulo Metodología, la asignación de morfotipos se realizó al diámetro mayor del ejemplar y fue aplicado con éxito a 92.3% del material revisado. El porcentaje faltante corresponde en su mayoría a ejemplares con un número reducido de vueltas en la concha (2 a 3 vueltas), indicando posiblemente estadios tempranos del desarrollo ontogenético. Tampoco se descarta la posibilidad de una deformación tafonómica como causante de la falta de correspondencia con la clasificación propuesta. La discusión sobre los cambios morfológicos en la ontogenia y la asignación de morfotipos se discute en una sección posterior.

Para poder implementar universalmente la clasificación de morfotipos en el género *Idoceras*, será necesario una revisión extensa del género con un mayor número de ejemplares provenientes de distintas áreas geográficas. Debido al éxito obtenido, se esperan resultados similares al implementar la clasificación de morfotipos a nuevos ejemplares, o en su defecto se podría distinguir como una variación poblacional propia del noreste de México en el área de Mazapil, Zacatecas y de San Pedro del Gallo, Durango.

5.2. Morfoespacio teórico de Raup

Los análisis con morfoespacios teóricos permiten observar de entre todas las conchas geoméricamente posibles, aquellas morfologías que se presentan en determinado grupo, en este caso en el género *Idoceras*. El rango de valores en el que se distribuyen los ejemplares de *Idoceras* ($W=1.3-2.8$, $D=0.2-0.5$ y $S=0.3-1$; Fig. 4.1 y Fig. 4.3) resulta bastante amplio, esto refleja la alta variabilidad morfológica presente en el género. La propuesta de clasificación en morfotipos es corroborada al mapear la distribución de los morfotipos en el morfoespacio de Raup, ya que cada morfotipo se localiza en una región distinta, principalmente cuando se observa el morfoespacio con parámetros $D-S$ (Fig. 4.3). En esta gráfica se muestra una fuerte correlación entre S y D : conchas más evolutas tienden a presentar secciones más globulares. El mismo resultado es obtenido por Raup (1967), quien mapeó en su morfoespacio 405 géneros distintos de ammonoideos. Esto apunta a que la correlación entre el tamaño relativo del ombligo (D) y la forma de la sección (S) es una variación morfológica generalizada en los ammonoideos.

Un análisis de morfología teórica se complementa cuando, una vez mapeada la distribución, se generan hipótesis del porqué de la distribución. Este último paso es posiblemente el más complicado ya que puede ser explicado desde diferentes perspectivas, siendo una de ellas el significado funcional. El análisis de morfología funcional no se encuentra dentro de los objetivos del presente trabajo, sin embargo, al consultar los trabajos de Chamberlain (1976, 1981) y Jacobs y Chamberlain (1996) se puede discutir la morfología de las conchas (con base en los parámetros de Raup) y su hidrodinámica.

John A. Chamberlain, estudiante de Raup, corroboró y profundizó el significado hidrodinámico de la morfología en la concha de los ammonoideos dentro del morfoespacio teórico. Determinando el coeficiente de arrastre o coeficiente de fricción (Cd) describió la resistencia generada por la concha al moverse a través del fluido (Chamberlain, 1976). Un valor de Cd bajo indicará un costo energético menor y como consecuencia una mayor eficiencia hidrodinámica (McGhee, 1999); en *Anexos* se profundiza la descripción del coeficiente de arrastre. Al mapear el Cd de diferentes morfologías de conchas en un morfoespacio teórico con parámetros $D-W$, se distinguen dos picos adaptativos hacia una mayor eficiencia hidrodinámica (McGhee, 2007), los cuales se muestran en la Figura 5.1a. Al comparar este análisis funcional con la distribución de morfologías registradas por el género *Idoceras* (Fig. 5.1b), se observa que la mayor abundancia de ejemplares se concentra en uno de los picos adaptativos.

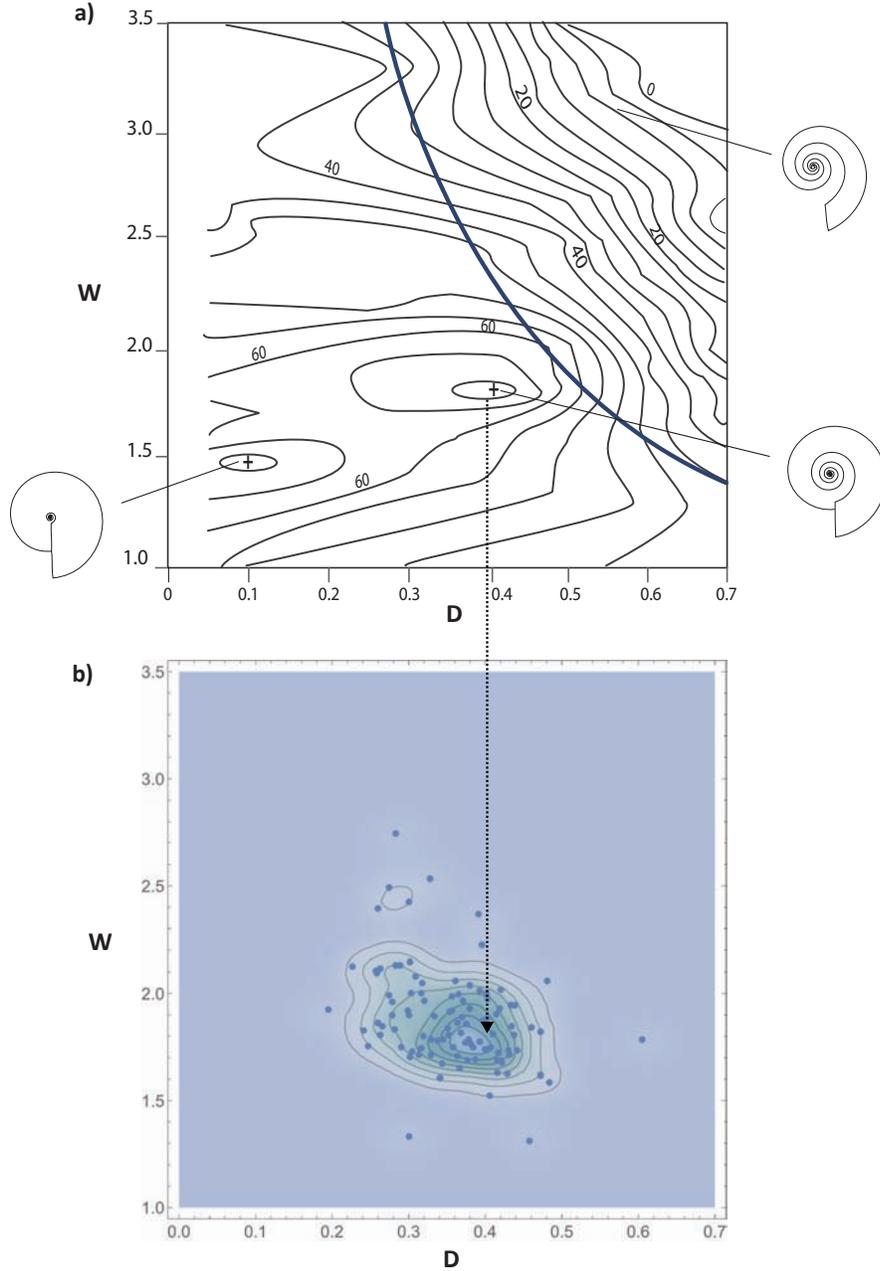


Figura 5.1: Comparación entre los coeficientes de eficiencia de desplazamiento de Chamberlain (1981) y la distribución de frecuencia de los ejemplares de género *Idoceras* en el morfoespacio teórico D - W . (a) Representación topográfica del coeficiente de eficiencia de nado obtenido por los coeficientes de arrastre de Chamberlain (1981) y basados en la geometría de la concha con parámetros W y D . Los dos altos topográficos indican un máximo coeficiente de desplazamiento (*swimming-efficiency coefficient*) y un mínimo de coeficiente de arrastre. Estos picos tienen un coeficiente de eficiencia de desplazamiento mayor a 70. Curva azul definida por $W=1/D$ indicando morfologías de conchas sin espacio entre las vueltas. (b) Distribución de frecuencias de los ejemplares de *Idoceras*, el alto topográfico representa la morfología de concha más frecuente en este género. Se observa que las morfologías más abundantes en (b) coinciden con uno de los picos de eficiencia de desplazamiento en (a). La gráfica (a) fue obtenida de McGhee (2007).

La discusión en torno a esta observación apunta a que los ejemplares del género *Idoceras* se distribuyen en la región del morfoespacio D - W con diseños de conchas que maximizan la eficiencia en el desplazamiento, esto basado en el Cd obtenido por Chamberlain (1981). Es sabido que la locomoción de los ammonoideos era limitada debido a la presencia de la concha externa, la cual en general no poseía un diseño para un desplazamiento rápido (Jacobs y Chamberlain, 1996; Olóriz y Rodríguez-Tovar, 2009). Sin embargo, dentro de esta limitante es posible calcular el Cd y generar una aproximación de la eficiencia hidrodinámica. En este sentido, el material revisado de *Idoceras* muestra un diseño basado en los parámetros de Raup (D y W) que posiblemente favoreció su desplazamiento.

El trabajo de Chamberlain es un complemento al análisis del morfoespacio teórico de Raup, no obstante explicar la distribución de morfologías es una cuestión que engloba aspectos tanto evolutivos como ambientales, e inclusive genéticos. Se requiere de estudios más completos en donde se ataquen todas estas perspectivas, siendo el primer paso el mapeo de la distribución de grupo de interés, realizado ya en este trabajo. Se espera que este resultado sirva de base para una propuesta posterior sobre la función y modo de vida de estos ammonoideos.

5.3. Morfoespacio teórico propuesto

El morfoespacio teórico de Raup fue el primer morfoespacio propuesto para ammonoideos planiespirales (Raup, 1967) y desde entonces ha sido el más empleado para estudios teóricos, esto debido a la fácil obtención de sus parámetros y modelación de la concha con pocas variables (Dera et al., 2008). En el campo de la morfología teórica se han desarrollado diversos modelos matemáticos que describen la morfología de los ammonoideos, sin embargo, sus numerosos parámetros dificultan la generación de morfoespacios teóricos. Uno de estos modelos es el correspondiente a Pappas y Miller (2013), en el que se inspira el modelo propuesto de este trabajo. Ambos modelos recurren al uso de superficies paramétricas tridimensionales para la modelación de conchas planiespirales.

En el modelo matemático desarrollado en este trabajo se presenta un nuevo enfoque para caracterizar superficies paramétricas que difiere de los métodos existentes. A diferencia del modelo de Raup, que utiliza como geometría inicial una curva generadora, el modelo propuesto utiliza un *torus* como superficie inicial. A pesar de que el modelo propuesto y el de Pappas y Miller (2013) emplean como base la superficie paramétrica del *torus*, difieren sustancialmente en el desarrollo del modelo y la generación del morfoespacio. El modelo de Pappas y Miller (2013) tiene como enfoque analizar las formas en un morfoespacio empírico donde el significado de los ejes se determina *a posteriori*. En cambio, el modelo propuesto determina *a priori* los ejes del morfoespacio teórico, los cuales corresponden a los parámetros del modelo desarrollado inicialmente. La superficie paramétrica del *torus* empleada en el modelo propuesto es modificada mediante la ecuación de la espiral logarítmica. Un modelo basado en el crecimiento de una espiral logarítmica muestra un crecimiento isométrico, el cual difiere del crecimiento natural de los ammonoideos. Por lo tanto, en el modelo propuesto, al igual que en el modelo de Raup, no es posible representar la variación ontogenética de la forma en una sola ecuación en el modelo. Pese a esta debilidad, la espiral logarítmica resulta ser el modelo más adecuado para describir la concha de ammonoideos, debido a que una ecuación representa con una gran semejanza la concha planiespiral.

El morfoespacio teórico propuesto fue aplicado de la misma manera a la caracterización morfológica del género *Idoceras*. Los resultados obtenidos concuerdan con aquellos obtenidos del morfoespacio de Raup. El morfoespacio R - b muestra una distribución de morfotipos semejante al morfoespacio de parámetros D - W de Raup. Esto indica que el parámetro R del modelo propuesto es equivalente al parámetro D , ambos señalan la variación relativa del tamaño del ombligo. El parámetro b y el parámetro W son equiparables al

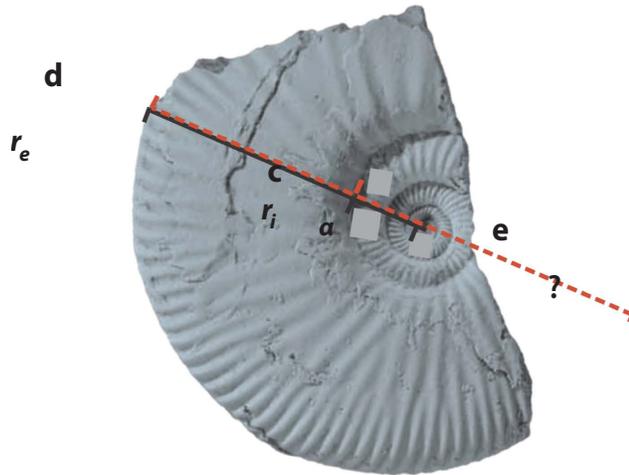


Figura 5.2: Medidas realizadas en *I. boesei* Burckhardt, 1912. La línea negra indica las medidas del ejemplar para calcular los parámetros del modelo propuesto (r_e , r_i , α), la línea punteada señala las medidas necesarias para obtener los parámetros de Raup (d , c , e). Se observa que no es posible determinar la medida e con el ejemplar fragmentado.

representar la tasa o proporción de expansión de la vuelta. Finalmente, la forma de la sección de la vuelta es el tercer parámetro tanto del morfoespacio propuesto como el de Raup, dicho parámetro en ambos casos es denominado S y se calcula como la relación entre el ancho-largo de la sección. Por lo tanto, es de esperarse que los resultados en los morfoespacios R - S y D - S sean similares. Se optó por utilizar en el modelo la relación de espesor-altura debido a que es una medida sencilla de obtener en el ejemplar y de insertar en la ecuación paramétrica del *torus*, brindando una aproximación básica pero con información relevante.

El modelo propuesto que sustenta el morfoespacio teórico fue evaluado por medio de la comparación del coeficiente b del modelo de Raup y el de la espiral interna (dorsal) del ejemplar obtenida mediante la técnica de tomografía. Debido a las dificultades metodológicas para realizar tomografías, únicamente se pudieron realizar tres comparaciones, correspondientes a los tres ejemplares (IGM 195 *I. figueroae*, IGM 200 *I. neogaeum* y IGM 207 *I. cajense*) analizados mediante esta técnica. Para realizar una valoración completa del modelo propuesto sería necesario un mayor número de ejemplares de distintos morfotipos. Sin embargo, aún con esta limitante, los tres análisis mostraron que el coeficiente b del modelo propuesto tiene un valor más cercano al coeficiente b del ejemplar, indicando que el modelo propuesto en este trabajo, en comparación con el modelo de Raup, describe con mejor aproximación la concha de ammonoideos.

Otra ventaja que presenta el modelo propuesto es el tipo de medidas que se realizan en el ejemplar. Las medidas en el modelo de Raup (Fig. 3.3) requieren del diámetro completo del ejemplar, por el contrario las medidas del modelo propuesto requieren solamente una fracción de la concha (Fig. 3.5). Esto confiere una ventaja cuando se analizan fósiles incompletos o fragmentados que no presentan diámetros completos, dicha obtención sería inviable utilizando la metodología del modelo de Raup. A modo de ejemplo se presenta en la Figura 5.2 el tipo *I. boesei* Burckhardt, 1912 (IGM 7246), debido a la naturaleza de su preservación únicamente fue posible caracterizarlo mediante el modelo propuesto.

Uno de los objetivos en este trabajo de morfología en ammonoideos, fue la propuesta de un nuevo morfoespacio teórico, esto implicó el desarrollo de un nuevo modelo matemático y una nueva metodología que sustenta dicho morfoespacio. Dentro de las ventajas de esta aportación se encuentran: la innovación en el campo de la morfología teórica al utilizar superficies paramétricas, el número reducido de parámetros (R , b , S) con el que se modelan las conchas de ammonoideos, la fácil obtención de estos parámetros en el

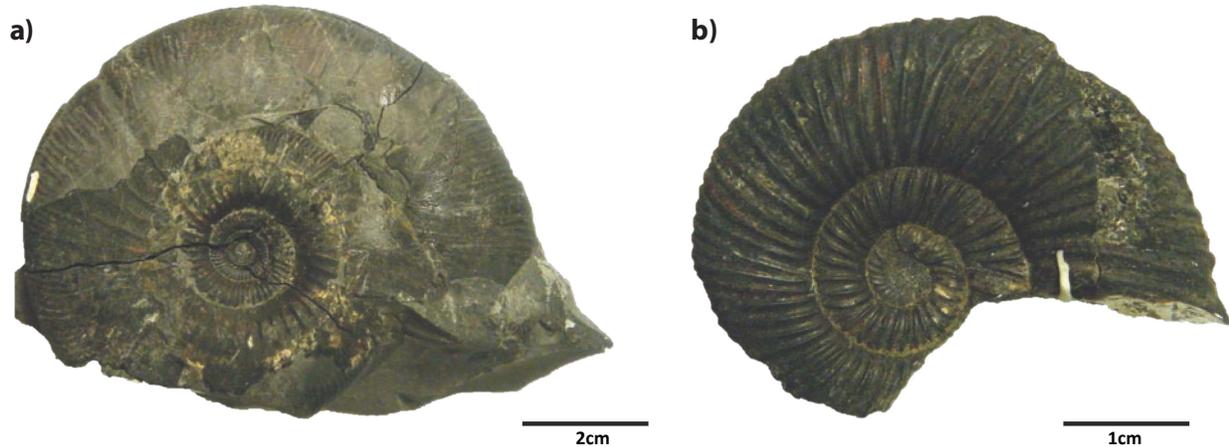


Figura 5.3: Ejemplares de *Idoceras* con morfologías típicas del intervalo estratigráfico inferior (a) y del intervalo estratigráfico superior (b) del perfil MZ-3. En estos ejemplares se observa el tipo de costulación: (a) Morfotipo-4 (IGM 9711) con costulación compleja y suave, inclusive de superficie lisa y (b) Morfotipo-2 (IGM 9679) de costulación sencilla y robusta.

ejemplar o en fotografía de los mismos, su aplicación en ejemplares incompletos o fragmentados y una buena aproximación del modelo propuesto a la morfología real del ammonoideo.

Tanto el modelo como el morfoespacio propuesto pueden mejorarse para solventar la cuestión de la isometría, mejorar la modelación de la sección de la vuelta e inclusive el modelo matemático podría modificarse para generar conchas helicoidales y así aplicarse a una mayor diversidad de morfologías.

5.4. Covariación de caracteres morfológicos

La covariación entre los caracteres morfológicos de la concha es bien conocida en los ammonoideos y explica el gradiente de morfologías en una población (Monnet et al., 2011). La covariación más usual en este grupo es la llamada ley de covariación de Buckman, la cual establece que cuanto más evoluta sea la concha, más ancha es la sección de la vuelta y más robusta es la ornamentación (Hammer y Bucher, 2005; Monnet et al., 2011). Dicha covariación es detectada en los resultados obtenidos para el género *Idoceras*, mediante la clasificación de morfotipos y el análisis con morfoespacios teóricos.

La propuesta de clasificación en morfotipos por sí misma expresa la covariación de caracteres de la ley de Buckman: grado de involución, forma de la sección de la concha y tipo de ornamentación. Por ejemplo, el Morfotipo-1, tal como establece la regla de covariación, presenta el diseño de concha más evoluta, con la sección más equidimensional y una costulación simple pero robusta. En este aspecto, es importante recalcar una observación cualitativa en los tipos de costulación. La costulación sencilla (costillas simples o bifurcadas) presenta espacios intercostales profundos y costillas de relieves más prominentes en comparación con la costulación compleja (Fig. 5.3a). Por otro lado, la costulación compleja (costillas bidicotómicas y residuales) exhibe espacios intercostales poco profundos, con costillas de bajo relieve y en algunas ocasiones con superficie lisa (Fig. 5.3b). En resumen, la costulación simple es robusta en comparación con la costulación compleja que resulta más suave.

Al analizar la distribución de los morfotipos de *Idoceras* en el morfoespacio $D-W$, se observa que el Morfotipo-1 de concha evoluta desarrolla una baja tasa de expansión de la vuelta y una ornamentación robusta (esquina inferior derecha del morfoespacio; Fig. 4.1). En contraste las conchas involutas del Morfotipo-4

muestran una alta tasa expansión y una ornamentación suave (esquina superior izquierda del morfoespacio; Fig. 4.1). Entre estos extremos se localizan los Morfotipos 2 y 3, los cuales presentan tasas de expansión moderadas y costulación tanto robusta (Morfotipo-2) como suave (Morfotipo-3). Resultados similares han sido obtenidos por medio de modelaciones morfo-mecánicas de la ornamentación en el trabajo de Moulton y colaboradores (2015). La distribución de tipos en el morfoespacio propuesto muestra resultados de covariación equivalentes al morfoespacio de Raup.

La ley de covariación de Buckman ha sido confirmada en un gran número de taxones de ammonoideos, pertenecientes a diferentes linajes y tiempo geológico (Hammer y Bucher, 2005; Moulton et al., 2015; Monnet et al., 2015). Distintos autores han propuesto una explicación a la covariación de los caracteres presentes en diferentes grupos, entre estas explicaciones se encuentra: la morfogénesis con un modelo de reacción-difusión (Guex et al., 2003), el cambio de proporcionalidad al deformar la abertura la concha (Hammer y Bucher, 2005) y las fuerzas mecánicas de la secreción de la concha durante el crecimiento del individuo (Moulton et al., 2015). Dichas propuestas explican la covariación en términos constructivos y ontogenéticos, más que por factores adaptativos o ambientales.

La expresión de la covariación de la ley de Buckman en linajes distantes y de tiempos geológicos diferentes, sugiere que puede ser explicada por las restricciones físicas y geométricas durante el crecimiento de la concha. Sin embargo, las causas de esta covariación sigue en debate, por lo que las restricciones constructivas y las adaptativas no son excluyentes, ambas pueden contribuir a la variación intraespecífica de los ammonoideos (Monnet et al., 2015). Se espera que los resultados de covariación del género *Idoceras* obtenidos en este trabajo, se sumen a los estudios requeridos para evaluar cuantitativamente las diferentes hipótesis.

5.5. Análisis de tomografía de rayos X

Las tomografías de rayos X realizadas en este trabajo se utilizaron principalmente para la observación de las vueltas internas de la concha (comprobación del modelo propuesto) y la caracterización ontogenética completa de los ejemplares (discusión del siguiente apartado). Las tomografías posiblemente sean hasta el momento la mejor técnica no destructiva ni invasiva para un estudio morfológico completo de cualquier organismo fósil. En el caso de ammonoideos, provee de información adicional sobre las características externas como la ornamentación, relieve de las costillas e irregularidades en la superficie de la concha. Debido a la dificultad de su observación, la información más importante obtenida con las tomografías de rayos X son las estructuras internas, como son septos, cámaras, posición y forma de la sutura, diámetro del sífinculo e incluso la dimensión de la ammonitella (Hoffman et al., 2014).

Para observar a detalle todas las estructuras mencionadas es necesario una óptima preservación del ejemplar (moldes internos). Los tres ejemplares analizados no tuvieron el proceso de fosilización ideal para conseguir tomografías con bastante detalle de las estructuras internas. En todos fue posible cumplir con los objetivos referidos y sólo en el ejemplar IGM 195 *I. figueroae* se consiguieron vistas con mayor resolución de la sutura, septos y de la sedimentación en las cámaras.

Como parte de los resultados mediante la técnica de tomografía se presentó la reproducción en volumen que consiste en recrear tridimensionalmente al ejemplar. Esta es una herramienta bastante útil ya que la información puede ser compartida digitalmente con otros investigadores. Actualmente la limitante de la tomografía de rayos X son los costos elevados y las pocas instituciones donde se realiza esta técnica. No obstante se espera que en el futuro, como ha ocurrido con otras técnicas, la tomografía de rayos X sea más accesible a los estudios paleontológicos.

5.6. Aplicaciones de los morfoespacios teóricos

5.6.1. Análisis del desarrollo ontogenético

El desarrollo ontogenético no puede ser ignorado en los estudios morfológicos de ammonoideos, pues afecta prácticamente a todos los géneros de estos organismos (Raup, 1967). En este trabajo se realizaron algunos análisis para definir y describir el efecto geométrico durante los cambios ontogenéticos del género *Idoceras*. Estos cambios morfológicos fueron caracterizados desde el punto de vista de la morfología teórica, describiendo la trayectoria ontogenética en el morfoespacio de Raup y el morfoespacio propuesto. La trayectoria ontogenética fue definida como el desplazamiento de una a otra región del morfoespacio, observación también realizada por Raup (1967).

Los resultados obtenidos con las medidas realizadas a diámetros menores de un cuarto de vuelta, media vuelta o una vuelta completa (Fig. 4.10) no brindan información suficiente ni concluyente sobre la trayectoria ontogenética del género. Por el contrario, el análisis realizado mediante tomografía muestra con mayor precisión dicha trayectoria (Fig. 4.12), debido a que la sección transversal ofrece el registro completo del desarrollo ontogenético. En ambos morfoespacios de parámetros $D-W-S$ y $R-b-S$ respectivamente, se observó que conforme las conchas del género *Idoceras* adquieren diámetros mayores tienden a desarrollar una tasa de expansión menor (posible indicio de un desaceleración en su crecimiento). Aunado a ello la concha adquiere diseños más evolutos y secciones de vuelta más alargadas.

Al analizar la distribución de los morfotipos durante el desarrollo ontogenético, se observa que la trayectoria ontogenética tiene la misma tendencia para los cuatro morfotipos reconocidos, por lo que podría ser la trayectoria del género *Idoceras*. Sin embargo, pese a esta generalización, es claro observar (Fig. 4.10 y Fig. 4.12) que cada uno de los tipos se ubica en una zona ligeramente distinta de los morfoespacios ($D-W-S$ y $R-b-S$), principalmente con los morfotipos 1 y 4. Esto refleja la gran diversidad de morfologías que puede presentar *Idoceras* durante su desarrollo ontogenético, por lo que no es extraño especular en las sinonimias que el género pueda presentar debido a esta condición.

El corte de la concha en secciones transversales se considera como la herramienta que brinda mayor información para análisis ontogenéticos, sin embargo el daño que se realiza a los ejemplares es irreversible. En este estudio, la técnica de tomografía permitió obtener una visualización de la sección transversal, sin generar daño alguno en el ejemplar. Con esta técnica se obtuvo el desarrollo completo de tres ejemplares, correspondientes a tres morfotipos distintos (morfotipo 1, 2 y 3), mostrando cambios morfológicos graduales y progresivos en lugar de repentinos, observación concordante con Raup (1967).

La problemática de clasificación en morfotipos durante los estadios juveniles fue revelada con la técnica de tomografía. En dichas etapas las conchas no se acoplan a las proporciones establecidas como propias del tipo. Por ejemplo, *I. cajense* (IGM 207) es clasificado como un Morfotipo-3, debido a su sección alargada y diseño de concha sub-evoluta, sin embargo, en estadios juveniles este ejemplar presenta diseños más involutos y con una sección de vuelta totalmente ensanchada ($S > 1$) (Fig. 4.12). Por lo tanto, la clasificación de morfotipos es válida únicamente a diámetros mayores (estadios adultos o de jóvenes-adultos). Estudios posteriores serán necesarios para discernir entre morfotipos durante las etapas tempranas del desarrollo ontogenético.

Por último, es importante resaltar que los modelos que sustentan el morfoespacio de Raup y el morfoespacio propuesto se basan en el crecimiento de una espiral logarítmica. Como ya se ha mencionado y se ha demostrado con los resultados de ontogenia, la concha de los ammonoideos presenta un crecimiento alométrico. Ésta es un área de oportunidad para mejorar el modelo propuesto y considerar la variación ontogenética como parte del mismo. Actualmente existen modelos de este tipo, sin embargo, la complejidad del modelo

aumenta el número de variables (Okamoto, 1988; Rice, 1998; Hammer y Bucher, 2005; Urdy et al., 2010). Por tanto, el verdadero reto se encuentra en generar un modelo de desarrollo ontogenético de la concha con un mínimo de parámetros.

5.6.2. Análisis morfológico-estratigráfico

El último estudio de este trabajo se enfocó en la aplicación de los morfoespacios teóricos para evaluar los cambios morfológicos del género *Idoceras* en los perfiles seleccionados. El primer perfil de interés fue Mazapil-3 (MZ-3) Cañón de San Matías, en el cual, gracias a la información bioestratigráfica existente (Villaseñor, 1991; Lara-Morales, 1994; Villaseñor et al., 2000, 2012), fue posible distinguir morfologías distintas entre el intervalo inferior (Asociación inferior de *Idoceras*) y el intervalo superior (Asociación superior de *Idoceras*).

Los cambios morfológicos detectados en el perfil MZ-3 fueron evaluados con el morfoespacio de Raup y el morfoespacio propuesto, los cuales arrojaron resultados similares. Los análisis con ambos morfoespacios señalan que en comparación con el intervalo inferior, el intervalo superior presenta un notable aumento de conchas con diseño más evolutos, con una menor tasa de expansión de la vuelta y una forma de la sección más globular (Fig. 4.14 y Fig. 4.15). Este cambio morfo-estratigráfico es corroborado por el histograma de abundancias de morfotipo (Fig. 4.16), en él se observa que en el intervalo inferior existe una abundancia de morfotipos 3 y 4 (de costulación suave), mientras que el tipo más abundante en el intervalo superior es el Morfotipo-2 (de costulación robusta). El significado de estos cambios morfológicos puede discutirse en términos de la hidrodinámica de la concha.

Siguiendo a Chamberlain (1976, 1981), conchas con ombligos relativamente grandes ($>D$) y secciones de vuelta más globulares ($>S$) son caracteres de la concha que incrementan las discontinuidades en el flujo y como consecuencia generan dificultades en su desplazamiento. Aunado a ello se debe considerar la ornamentación, ya que conchas con superficies ásperas o robustas afectan la propiedad hidrodinámica de la concha (Kummel y Lloyd, 1955; Chamberlain y Westermann, 1976; Chamberlain, 1981). Comparativamente, estas características se presentan en mayor medida en los ejemplares provenientes del intervalo superior. Con ello se podría suponer que en el intervalo superior tiende a presentar morfologías de concha hidrodinámicamente menos eficientes en comparación con el intervalo inferior.

Como se ha mencionado anteriormente, los ammonoideos no poseían un diseño para un desplazamiento rápido, lo que sugiere que habitaban en condiciones de corrientes de baja o moderada velocidad (Jacobs y Chamberlain, 1996). Si los ammonoideos vivían en ambientes de alta energía estos requerirían de conchas hidrodinámicamente más estables en comparación de los ammonoideos que habitaran ambientes poco energéticos. Por lo tanto, se ha observado una relación entre la energía de las corrientes en el ambiente y la forma de la concha (Jacobs y Chamberlain, 1996). En este sentido, con los resultados obtenidos se podría plantear algo similar. La dominancia en el intervalo inferior de morfologías de *Idoceras* con mayor eficiencia y estabilidad hidrodinámica, tendrían una mayor ventaja en un ambiente con presencia de corrientes enérgicas o moderadas en la columna de agua, donde su capacidad de movimiento sería vital. Por otro lado, la abundancia de individuos de *Idoceras* con menor control hidrodinámico en el intervalo superior, indicaría que posiblemente habitaban una zona con menores flujos energéticos en la columna de agua, donde su capacidad de maniobrabilidad sería menor (Fig. 5.4).

La reconstrucción de los hábitos y hábitats de los ammonoideos es un problema central para comprender la paleobiología de estos organismos extintos, sin embargo, la morfología de su concha es clave para proponer hipótesis sobre la función y su modo de vida. La morfología teórica resulta una herramienta útil para conseguir dichos objetivos, en este caso mediante morfoespacio teórico se detectó la variación morfológica

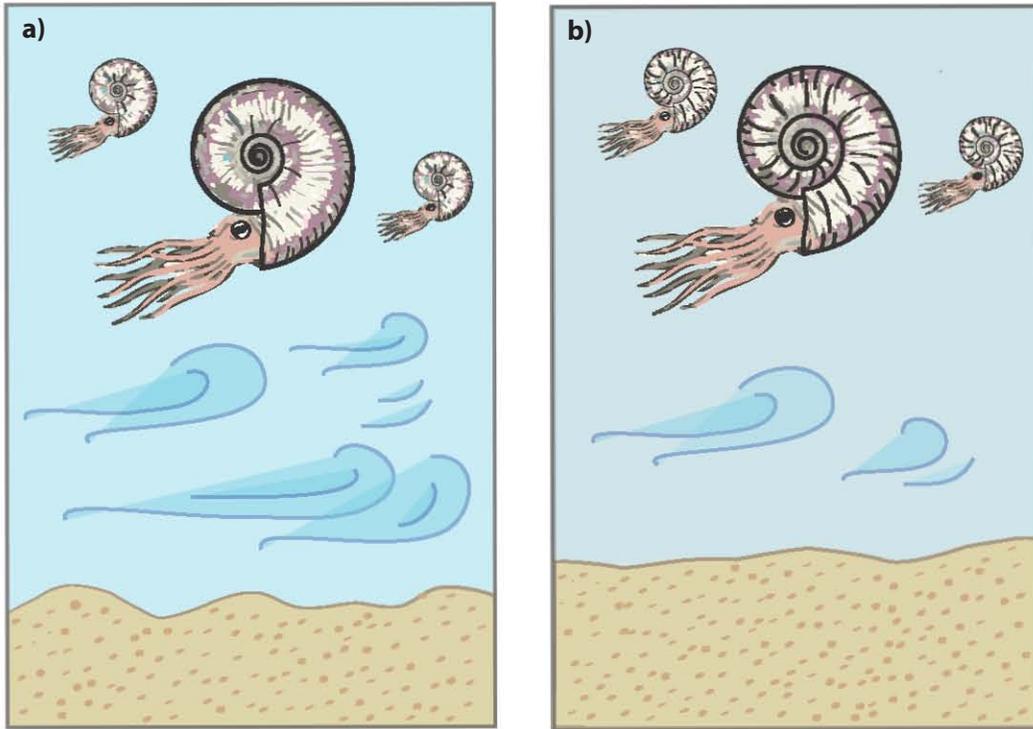


Figura 5.4: Ilustración de una posible paleo-reconstrucción del intervalo estratigráfico inferior (a) y del intervalo estratigráfico superior (b) del perfil MZ-3. En (a) se muestran conchas planas con un diseño involuto y corrientes moderadas en el flujo del agua. Mientras que en (b) se distinguen conchas más globulares y evolutas con corrientes menos energéticas en la columna de agua.

de especímenes del género *Idoceras* del perfil MZ-3. El siguiente paso del análisis en la morfología teórica es explicar qué representa dicha variación. Se ha expuesto en el párrafo anterior la posible relación entre las corrientes marinas y los cambios de abundancia en determinadas morfologías. Sin embargo, ésta es sólo una hipótesis que será necesaria evaluar mediante estudios paleobiológicos y geológicos detallados. Análisis sedimentológicos, geoquímicos y de microfacies en los perfiles son necesarios para aclarar la interpretación relacionada con morfoespacios y paleoambientes.

La segunda parte del análisis morfológico-estratigráfico fue la comparación entre los distintos perfiles. Los resultados en el conteo de morfotipos (Fig. 4.16) y en los análisis de componentes principales (ACP; Fig. 4.17 y Fig. 4.18) muestran que morfologías similares a las del intervalo inferior de MZ-3 se presentan mayoritariamente en el perfil MZ-4 (Cañada Las Bocas) y los tipos de Burckhardt (San Pedro del Gallo). Por otra parte, ejemplares con diseño semejante a los del intervalo superior de MZ-3 se encuentran con mayor abundancia en MZ-1 (Vereda del Quemado). Los tipos de Burckhardt provenientes del perfil MZ-3 (Cañón de San Matías) fueron clasificados por su semejanza morfológica como provenientes del intervalo inferior o del intervalo superior.

Los perfiles MZ-4 y MZ-1 hasta el momento no cuentan biozonación precisa entre Asociación inferior de *Idoceras* (*Lower Idoceras Assemblage*) y la Asociación superior de *Idoceras* (*Upper Idoceras Assemblage*). Igualmente, los tipos de Burckhardt de 1906 (Cañón de San Matías) y 1912 (San Pedro del Gallo) fueron colectados sin control estratigráfico preciso. Los resultados de MZ-3 indican una posible procedencia estratigráfica basada únicamente en la morfología de la concha, por lo que hipotéticamente podrían ayudar a reconocer la procedencia estratigráfica de los tipos de Burckhardt, así como a identificar las biozonas de

los perfiles MZ-1 y MZ-4. Esta propuesta sólo podrá ser validada con estudios que cuenten con un mayor número de ejemplares y de perfiles con estricto control estratigráfico.

5.7. Discusiones generales y perspectivas de la morfología teórica

El morfoespacio teórico de Raup es el modelo clásico de la morfología teórica, que ha sido utilizado con éxito en los estudios paleontológicos de ammonoideos, sumándose a estos estudios el análisis realizado en la presente tesis con el género *Idoceras*. De la misma manera, el desarrollo y la propuesta de un nuevo morfoespacio teórico es una aportación al campo de la morfología teórica, mediante la innovación con superficies paramétricas. En este trabajo el morfoespacio propuesto fue probado con el caso de *Idoceras*, obteniendo una capacidad analítica similar al morfoespacio de Raup, y en algunos casos con mejores resultados, como son: una mejor evaluación en cuanto a la fidelidad en la que describe las espirales de la conchas reales (Fig. 4.8), la posibilidad de medir ejemplares incompletos o fragmentados (Fig. 5.2) y una mejor descripción de la variación morfológica de los ejemplares durante el ACP (Fig. 4.18). Sin embargo, es necesario poner a prueba el morfoespacio propuesto con un mayor número de ammonoideos, lo cual abriría las puertas al uso de la morfología teórica y ayudaría al perfeccionamiento del modelo presentado.

Uno de los aportes más relevantes de los morfoespacios teóricos, a diferencia del uso de la morfología clásica, es la modelación del espectro de todas las posibles formas, en este caso de los ammonoideos planiespirales. Esto es ideal cuando se estudian organismos extintos, ya que se pueden reconstruir y visualizar conchas fósiles de determinado taxón, tiempo geológico, región biogeográfica o inclusive formas que no se han encontrado en el registro fósil. Los resultados obtenidos en este trabajo también indican que los morfoespacios teóricos son útiles en el estudio morfológico del desarrollo ontogenético, sobre todo si se trata de un género con una gran diversidad morfológica.

La interpretación ambiental o evolutiva es una fase posterior a la caracterización del morfoespacio teórico. Esto resulta un tema interesante en el género *Idoceras*, debido a que es un grupo de ammonoideos que evolucionó en un contexto geológico muy activo, es decir, durante el evento transgresivo del Kimmeridgiano Temprano relacionado con la apertura del Golfo de México. De manera que los estudios morfológicos del género *Idoceras*, y otros ammonoideos, pueden resultar relevantes tanto para paleontólogos como geólogos. Finalmente, se espera que este trabajo motive a realizar nuevos estudios de morfología teórica en México, ya que es una herramienta con un gran potencial no sólo en la rama de paleontología de invertebrados, sino en cualquier campo de la modelación biológica.

Capítulo 6

Conclusiones

Al analizar e implementar el uso del morfoespacio teórico en ammonoideos, tomando como caso particular al género *Idoceras* del noreste de México, se concluye lo siguiente:

- Se identificaron cuatro morfotipos para los ejemplares del género *Idoceras* estudiados, los cuales representan una serie de morfologías interconectadas basadas en la integración del diseño y ornamentación de la concha. Esta propuesta expresa la variación intraespecífica del género y ofrece una solución para la revisión taxonómica a nivel de especie.
- Por primera vez se caracteriza la morfología del género *Idoceras* para las especies mexicanas reconocidas en el noreste de México, mediante el uso del morfoespacio teórico de Raup con parámetros W , D y S . Su amplia distribución en el morfoespacio corrobora la alta variabilidad morfológica del género y hace diferenciación entre los morfotipos ubicados en regiones morfológicamente distintas del morfoespacio teórico. La mayor abundancia de las conchas del género *Idoceras* en el morfoespacio $D-W$ es correlacionable con diseños de conchas que favorecen la eficiencia en el nado (siguiendo los coeficientes de Chamberlain, 1981).
- Se propone un nuevo morfoespacio teórico basado en un modelo de superficies paramétricas, que también fue aplicado a la caracterización morfológica del género *Idoceras*, demostrando una capacidad analítica similar al morfoespacio de Raup. El parámetro R del modelo propuesto simula el grado de involución (equivalente a D), el parámetro b indica la tasa de expansión de la vuelta (equiparable con W) y el parámetro S señala la forma de la sección. Los resultados obtenidos muestran que el modelo teórico propuesto describe con mejor aproximación la concha real de los ejemplares y describe mejor la variabilidad morfológica, en este caso del género *Idoceras*.
- La diversidad morfológica detectada en el género *Idoceras* revela la covariación conocida como ley de Buckman, la cual indica que conforme la concha es más evoluta, la sección de la vuelta es más ancha y la ornamentación es más robusta; y viceversa. Esta covariación se presentó en la clasificación de morfotipos y en el análisis con morfoespacios teóricos.
- La trayectoria ontogenética del género *Idoceras* fue definida mediante el desplazamiento de una región a otra dentro de los morfoespacios teóricos con parámetros $D-W-S$ y $R-b-S$, estableciendo que durante su crecimiento los individuos tienden a desarrollar conchas evolutas y aplanadas con una menor tasa

de expansión de la vuelta. La regionalización de cada uno de los morfotipos dentro los morfoespacios refleja la gran diversidad de formas que presenta el género *Idoceras* durante su desarrollo ontogenético.

- La aplicación de los morfoespacios teóricos (con gráficas de densidad y con análisis de componentes principales) mostró una separación de dos grupos morfológicos dominados por una combinación particular de diseño de concha y ornamentación. Esta distinción fue relacionada con la posición estratigráfica de los ejemplares dentro de las biozonas Asociación inferior de *Idoceras* y la Asociación superior de *Idoceras*, reconocidas para la región estudiada.
- Los resultados obtenidos a través de los morfoespacios teóricos apuntan hacia nuevas hipótesis sobre la interpretación de la dominancia estratigráfica de conchas de *Idoceras* con diseños más o menos hidrodinámicos, las cuales se pueden abordar en términos de mayor o menor adaptación a la energía de la columna de agua.

Referencias

- Adams, D.C., Rohlf, F.J., Slice, D.E., 2004, Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution': Italian Journal of Zoology, v. 71, p. 5-16.
- Aguirre, M. C., Contreras-Figueroa, G., Aragón, J. L., 2017, Morfoespacio de ammonites usando superficies parametrizadas: Memorias del Coloquio de la Licenciatura en Tecnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Física Aplicada y Teconología Avanzada.
- Arnell W.J., Furnish, W.M., Kummel, B., Miller, A.K., Moore, R.C., Schindewolf, O.H., Sylvester-Bradley, P.C., Wright, C.W., 1957, Part L, Mollusca 4, Cephalopoda Ammonoidea, in Moore, R.C., ed., Treatise on Invertebrate Paleontology, GSA and University of Kansas Press, p. L1-L465.
- Atrops, F., 1982, La sous-Famille des Ataxioceratinae (Ammonitina) dans le Kimméridgien inférieur de Sud-Est de la France: systématique, évolution, chronostratigraphie des genres Orthospinctes et Ataxioceras: Document des Laboratoires de Géologie de Lyon, v. 83, 463 p.
- Barboza-Gudiño, J. R., 2018, Triassic-Jurassic volcanic-sedimentary remnants at the ancient western equatorial margin of Pangea in northeastern Mexico: 10th International Congress on the Jurassic System, Postcongress Fieldtrip guide, Mexico, p. 1-20.
- Barboza-Gudiño, J. R., Hoppe, M., Gómez-Anguiano, M., Martínez-Macías, P. R., 2004, Aportaciones para la interpretación estratigráfica y estructural de la porción noroccidental de la Sierra de Catorce, San Luis Potosí, México: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, v. 21, p. 299-319.
- Berger, W. H., 1969, Plaktonic foraminifera: basic morphology and ecologic implications: Journal of Paleontology, v. 43(6), p. 1369-1383.
- Bert, D., 2014, Factors of intraspecific variability in ammonites, the example of *Gassendiceras alpinum* (d'Orbigny, 1850) (Hemihoplitidae, Upper Barremian): Annales de Paléontologie, v. 100(3), p. 217-236.
- Bookstein, F. L., 1998, A hundred years of morphometrics: Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae, v. 44, p. 7-59.
- Bucher, H., Landmann, N. H., Klofak, S. M., Guex, J., 1996, Mode and Rate of Growth, in Ammonoids, in Landman N.H., Tanabe K., Davis R.A., Ammonoid paleobiology, Topics in Geobiology, v. 13, Plenum Press, New York, p. 408-461.
- Burckhardt, C., 1906, La faune jurassique de Mazapil avec un appendice sur les fossils du Crétacique inférieur: Boletín del Instituto Geológico de México, v. 23, p. 1-216.
- Burckhardt, C., 1912, Faunes jurasiques et cretaciques de San Pedro del Gallo: Boletín del Instituto Geológico de México, v. 29, p. 1-264.
- Burckhardt, C., 1919, Faunas jurásicas de Symon (Zacatecas) y faunas cretácicas de Zumpago del Río (Guerrero): Boletín Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, v. 33, 135 p.
- Burnaby, T. O., 1966, Allometric growth of ammonoid shells: a generalization of the logarithmic spiral: Nature, v.209, p. 904-906.
- Callomon, J.H., 1992, Upper Jurassic, especially Mexico, in Westermann, G. E. G., ed., The Jurassic of the Circum Pacific, Part IV, Biochronology 12, Cambridge University Press, New York, p. 261-272.
- Cantú-Chapa, A., 1971, La Serie Huasteca (Jurásico Medio-Superior) del centro este de México: Revista Instituto Mexicanos del Petróleo, v. 3 (2), p. 17-40.
- Chamberlain, J. A., 1976, Flow patterns and drag coefficients of cephalopod shells: Palaeontology, v. 19(3), p. 539-563.
- Chamberlain, J. A., 1981, Hydromechanical Design of Fossil Cephalopods, in House, M. R., Senior, J. R., eds., The Ammonoidea. Systematics Association Special, v. 18, Academic Press, New York, p. 289-336.

- Chamberlain, J. A., Westermann, G. E. G., 1976, Hydrodynamic properties of cephalopod shell ornament: *Paleobiology*, v. 2(4), p. 316-331.
- Cracraft, J., 1987, Species concepts and the ontology of evolution: *Biology and Philosophy*, v. 2, p. 329-346.
- Darwin, C., 1859, *On the origin of species by means of natural selection, or, The preservation of favoured races in the struggle for life*, London: J. Murray, 558 p., <https://archive.org/details/onoriginofspec00darw>.
- De Baets, K., Bert, D., Hoffman, R., Monnet, C., Yacobucci, M. M., Klug, C., 2015, Ammonoid Intraespecific Variability, in Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I., Mapes, R.H., eds., *Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology. Topics in Geobiology*, v. 43, Springer, p. 369-426.
- De Baets, K., Klug, C., Korn, D., Landman, N. H., 2012, Early evolutionary trends in ammonoid embryonic development: *Evolution*, v. 66, p. 1788-1806.
- De Baets, K., Klug, C., Monnet, C., 2013, Intraespecific variability through ontogeny in early ammonoids: *Paleobiology*, v. 39(1), p. 75-94.
- Dera, G., Eble, G.J., Neige, P., David, B., 2008, The flourishing diversity of models in theoretical morphology: from current practices to future macroevolutionary and bioenvironmental challenges: *Paleobiology*, v. 34(3), p. 301-317.
- Dickinson, W., Lawton, T., 2001, Carboniferous to Cretaceous assembly and fragmentation of Mexico: *Geological Society of America Bulletin*, v. 113(9), p. 1142-1160.
- Dommergues, J.L., Laurin, B., Meister, C., 1996, Evolution of ammonoid morphospace during the Early Jurassic radiation: *Paleobiology*, v. 22(2), p. 219-240.
- Eble, G. J., 2000, Theoretical morphology: state of the art: *Paleobiology*, v. 26(3), p. 520-528.
- Eguiluz de Antuñano, S., Aranda, M., Marret, R., 2000., *Tectónica de la Sierra Madre Oriental: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 53, p.1-26.
- Énay, R., Howart, M. K., 2017, The Upper Oxfordian and Lower Kimmeridgian ammonite genera *Idoceras* Burckhardt, 1906, and *Subnebrodites* Spath, 1925: *Paleontological Contributions*, v. 17, p. 1-3.
- Gerber, S., 2011, Comparing the differential filling of morphospace and allometric space through time: the morphological and developmental dynamics of Early Jurassic ammonoids: *Paleobiology*, v. 37, p. 369-382.
- Gerber, S., 2016, The geometry of morphospaces: lessons from the classic Raup shell coiling model: *Biological Reviews*, v. 92, p. 1142-1155, doi:10.1111/brv.12276.
- Geyer, O. F., 1961, Monographie der Perisphinctidae des unteren Unterkimmeridgium (Weisser Jura γ , Badenerschichten) im süddeutschen Jura: *Palaeontographica Abteilung A*, v. 117, p. 1-157.
- Goldhammer, R. K., 1999, Mesozoic sequence stratigraphy and paleogeographic evolution of northeast Mexico, in Bartolini, C., Wilson, J.L., Lawton, T. F., eds. *Mesozoic sedimentary and tectonic history of north-central Mexico: Geological Society of America Special Paper*, v. 340, p. 1-58.
- Guex, J., Koch, A., O'Dogherty, L., Bucher, H., 2003, A morphogenetic explanation of Buckman's law of covariation: *Bulletin de la Société géologique de France*, v. 174, p. 603-606.
- Hammer, Ø., 2016, *The Perfect Shape: Spirals Stories*: Springer International Publishing, 258 p.
- Hammer, Ø., Bucher, H., 2005, Models for the morphogenesis of the molluscan shell: *Lethaia*, v. 38, p. 111-122.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D., 2001, PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis: *Palaeontologia Electronica*, v. 4(1), p. 1-9, http://palaeo-electronica.org/2001.1/past/issue1_01.htm
- Hoffman, R., Lemanis, R. E., Falkenberg, J., Schneider, S., Wesendonk, H., Zachow, S., 2017, Integrating 2D and 3D shell morphology to disentangle the palaeobiology of ammonoids: a virtual approach: *Palaeontology*, p. 1-16, doi: 10.1111/pala.12328.
- Hoffmann, R., Schultz, J. A., Schellhorn, R., Rybacki, E., Keupp, H., Gerden, S. R., Lemanis, R. and Zachow, S., 2014, Non-invasive imaging methods applied to neo- and paleontological cephalopod research: *Biogeosciences*, v. 11, p. 2721-2739.
- Imlay, R., 1938, Studies of the Mexican Geosyncline: *Bulletin of the Geological Society of America*, v. 49, p. 1651-1694.
- Imlay, R.W., 1939, Upper Jurassic Ammonites from Mexico: *Bulletin of the Geological Society of America*, v. 50, p. 1-78.
- Inoue, S., Kondo, S., 2016, Suture pattern formation in ammonites and the unknown rear mantle structure: *Scientific Report*, v. 6, 33689, doi: 10.1038/srep33689.
- Jacobs, D. K., Chamberlain, J. A., 1996, Buoyancy and Hydrodynamics in Ammonoids, in Landman N.H., Tanabe K., Davis R.A., *Ammonoid paleobiology, Topics in Geobiology*, v. 13, Plenum Press, New York, p. 170-223.
- Klug, C., 2001, Life-cycles of some Devonian ammonoids: *Lethaia*, v. 34, p. 215-233.

- Klug, C., De Baets, K., Korn, D., 2016, Exploring the limits of morphospace: Ontogeny and ecology of Viséan ammonoids from the Tafilalt, Morocco: *Acta Palaeontologica Polonica*, v. 61(1), p. 1-14.
- Klug, C., Dieter, K., Landman N.H., Tanabe, K., De Baets, K., Naglik, C., 2015, Describing Ammonoid Conch, in Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I., Mapes, R.H., eds., *Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology*. Topics in Geobiology, v. 43, Springer, p. 3-24.
- Korn, D., 1997, The Palaeozoic ammonoids of the South Portuguese Zone: *Memorias do Instituto Geologico e Mineiro*, v. 33, p. 1-131.
- Korn, D., 2010, A key for the description of Paleozoic ammonoids: *Fossil Record*, v. 13(1), p. 5-12.
- Korn, D., 2012, Quantification of ontogenetic allometry in ammonoids: *Evolution & Development*, v. 14(6), p. 501-514.
- Korn, D., Klug, C., 2003, Morphological pathways in the evolution of Early and Middle Devonian ammonoids: *Paleobiology*, v. 29, p. 329-348.
- Korn, D., Klug, C., 2007, Conch Form Analysis, Variability, Morphological Disparity, and Mode of Life of the Frasnian (Late Devonian) Ammonoid *Manticoceras* from Coumiac (Montagne Noire, France), in Landman, N. H., Davis, R. A., Mapes, R. H., eds., *Cephalopods Present and Past: New Insights and Fresh Perspectives*, p. 57-85.
- Kummel, B., Lloyd, R. M., 1955, Experiments on relative streamlining of coiled cephalopod shell: *Journal of Paleontology*, v. 29(1), p. 159-170.
- Kusukawa, S., 2013, Drawings of fossils by Robert Hooke and Richard Waller: *Notes & Records of the Royal Society*, v. 67, p. 123-138.
- Landman N.H., Tanabe K., Davis R.A., 1996, Prefacie, in *Ammonoid paleobiology*. Topics in Geobiology, v. 13, Plenum Press, New York, p. xiii-xvi.
- Lara-Morales, L., 1994, Revisión del género *Idoceras* Burckhardt, 1906. Análisis numéricos e interpretaciones paleobiológicas [M. Sc. thesis]: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 122 p.
- Lawton F. T., Molina-Garza, R.S., 2014, U-Pb geochronology of the type Nazas Formation and superjacent strata, northeastern Durango, Mexico: Implications of a Jurassic age for continental-arc magmatism in north-central Mexico: *Geological Society of America Bulletin*, v. 126, p. 1181-1199, doi: <https://doi.org/10.1130/B30827.1>
- López-Caballero, G. I., 2009, Bioestratigrafía y tafonomía de la sección estratigráfica Puerto Piñones (Jurásico Superior) del área de Saltillo, Coahuila, México [M. Sc. thesis]: Posgrado en Ciencias de la Tierra, Universidad Nacional Autónoma de México, 166 p.
- Lukeneder, A., Lukeneder, S., Gusenbauer, C., 2014, Computed tomography and laser scanning of fossil cephalopods (Triassic and Cretaceous): *Kataloge der Oberösterreichischen Landesmuseen*, v. 157, p 81-92.
- Marton, G., Buffler, R. T., 1994, Jurassic reconstruction of the Gulf of Mexico Basin: *International Geology Review*, v. 36, p. 545-586.
- Mayr, E., 1963, *Animal Species and Evolution*: Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 814 p.
- McGhee, G. R. Jr., 1980, Shell form in the biconvex articulate Brachiopoda: a geometric analysis: *Paleobiology*, v. 6 (1), p. 57-76.
- McGhee, G. R. Jr., 1999, *Theoretical Morphology: the Concept and Its Applications*: Columbia University Press, New York, 316 p.
- McGhee, G. R. Jr., 2007, *The Geometry of Evolution: Adaptative Landscapes and Theoretical Morphospaces*: Cambridge, Cambridge University Press, 200 p.
- Mees, F., Swennen, R., Van Geet, M., Jacobs, P., 2003, *Applications of X-ray computed tomography in the geosciences*: Geological Society London, Special Publications, v. 215, p. 1-6.
- Michalzik, D., 1991, Facies sequence of Triassic-Jurassic red beds in the Sierra Madre Orienta (NE Mexico) and its relation to the early opening of the Gulf of Mexico: *Sedimentary Geology*, v. 71, p. 243-259.
- Michalzik, D., Schumann, D., 1994, Lithofacies relations and palaeoecology of a Late Jurassic to Early Cretaceous fan delta to shelf depositional system in the Sierra Madre Oriental of north-east Mexico: *Sedimentology*, v. 41, p. 463-477.
- Molina-Garza, R.S., Van der Voo, R., Urrutia-Fucuguachi, J., 1992, Paleomagnetism of the Chiapas massif, southern Mexico: Evidence for rotation of the Maya block and implications for the opening of the Gulf of Mexico: *Geological Society of America Bulletin*, v. 104, p. 1156-1168.
- Monnet, C., De Baets, K., Klug, C., 2011, Parallel evolution controlled by adaptation and covariation in ammonoid cephalopods: *BMC Evolutionary Biology*, v. 11, doi: 10.1186/1471-2148-11-115
- Monnet, C., Zollhofer, C., Bucher, H., Goudemand, N., 2009, Three-dimensional morphometric ontogeny of mollusc Shells by micro-computed tomography and geometric analysis: *Palaeontologia Electronica*, v. 12(3), 13 p,

http://palaeo-electronica.org/2009_3/183/index.html

- Monnet, C., De Baets, K., Yacobucci, M., 2015, Buckman's rules of covariation, in Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I., Mapes, R.H., eds., *Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology. Topics in Geobiology*, v. 43, Springer, p. 67-94.
- Moseley, H., 1838, On the geometrical forms of turbinated and discoid shells: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, v. 128, p. 351-370.
- Moulton, D.E., Goriely, A., Chirat, R., 2015, The morpho-mechanical basis of ammonite form: *Journal of Theoretical Biology*, v. 364, p. 220-230.
- Neige, P., 1999, The use of landmarks to describe ammonite shape: examples from the Harpoceratinae, in Olóriz, F., Rodríguez-Tovar, F.J., eds., *Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods* Kluwer Academic Press/Plenum, New York, p. 263-272.
- Niklas, K. J., 1999, Evolutionary walks through a land plant morphospace: *Journal of Experimental Botany*, v. 50 (300), p. 39-52.
- Okabe, T., Yoshimura, J., 2017, Optimal designs of mollusk shells from bivalves to snails: *Scientific Reports*, v. 7, 42445, doi: 10.1038/srep42445.
- Okamoto, T., 1988, Analysis of heteromorph ammonoids by differential geometry: *Palaeontology*, v.31, p. 37-51.
- Okamoto, T., 1996, Theoretical Modeling of Ammonoid Morphology, in Landman N.H., Tanabe K., Davis R.A., *Ammonoid paleobiology, Topics in Geobiology*, v. 13, Plenum Press, New York, p. 225-252.
- Olóriz, F., 1987, El significado biogeográfico de las plataformas mexicanas en el Jurásico superior. Consideraciones sobre un modelo eco-evolutivo: *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, v. 1, p. 219-247.
- Olóriz, F., 1988, Ammonites and dispersal biogeography: is that all?, in Rocha R. B., Soares, S, F. 2nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy, Lisboa, v. 1, p. 563-580.
- Olóriz, F., 1992, North-central and eastern Mexico in Westermann, G. E. G., ed., *The Jurassic of the Circum-Pacific, parte 3 Regional Geology and Stratigraphy, Meso-America*, Cambridge University Press, New York. p. 100-107.
- Olóriz, F., Palmqvist, P., and Pérez-Claros, J. A., 2002, Morphostructural and taxonomic imprinting on sutural frilling in Late Jurassic ammonites: *Lethaia*, v. 35, p. 158-168.
- Olóriz, F., Rodríguez-Tovar, F. J., 2009, Clase Cephalopoda, in Martínez-Chacón, M.L., Rivas, P., eds., *Paleontología de invertebrados*, Universidad de Oviedo, España, p. 300-350.
- Olóriz, F., Villaseñor, A. B., González-Arreola, C., 1997, Factors controlling upper Jurassic ammonite assemblages in north-central Mexico: *Lethaia*, v. 30, p. 337-351.
- Olóriz, F., Villaseñor, A. B., González-Arreola, C., 2003, Major lithostratigraphic units in land-outcrops of north-central Mexico and the subsurface along the northern rim of Gulf of Mexico Basin (Upper Jurassic-lowermost Cretaceous): A proposal for correlation of tectono-eustatic sequences: *Journal of South American Earth Sciences*, v. 16, p. 119-142.
- Olóriz, F., Villaseñor, A. B., González-Arreola, C., Westermann, G. E. G., 1990, Las plataformas mexicanas durante el Jurásico Superior. Un ejemplo de áreas de recepción en biogeografía, in Llovera, C., Flores-Villajero, J. A., *Actas de Paleontología, IV Jornadas de Paleontología*, Salamanca, España.
- Padilla y Sánchez, R. J., 1986, Post-Paleozoic tectonics of northeast Mexico and its role in the evolution of the Gulf of Mexico: *Geofísica Internacional*, v. 25, p. 157-206.
- Pappas, J. L., Miller, D. J., 2013, A generalized approach to the modeling an analysis of 3D surface morphology in organisms: *PLoS ONE*, v. 8(10), e77551, doi: 0.1371/journal.pone.0077551.
- Pérez-Claros, J.A., Palmqvist, P., Olóriz, F., 2002, First and second orders of suture complexity in ammonites: a new methodological approach using fractal analysis: *Mathematical Geology*, v. 34(3), p. 323-343.
- Prothero, D. R., 2004, Variation in Fossils, in *Bringing Fossils To Life: An Introduction To Paleobiology*. McGraw-Hill, p. 21-37.
- Raup, D. M., 1961, The geometry of coiling in gastropods: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 47, p. 602-609.
- Raup, D. M., 1962, Computer as aid in describing form in gastropod shells: *Science*, v. 138, p.150-152.
- Raup, D. M., 1966, Geometric analysis of shell coiling: general problems: *Journal of Paleontology*, v. 40, p. 1178-1190.
- Raup, D. M., 1967, Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids: *Journal of Paleontology*, v. 41, p. 43-65.
- Raup, D. M., 1968, Theoretical morphology of echinoid growth: *Journal of Paleontology*, v. 42, p. 50-63.
- Raup, D. M., Michelson, A., 1965, Theoretical morphology of the coiled shell: *Science*, v. 147, p. 1294-1295.

- Raup, D. M., McGhee, G. R. Jr., McKinney, F. K., 2006, Source code for theoretical morphologic simulations of helical colony form in the Bryozoa: *Palaeontologia Electronica*, v. 9(2), http://palaeo-electronica.org/paleo/2006_2/helical/index.html.
- Rice, S. H., 1998, The bio-geometry of mollusc shells: *Paleobiology*, v. 24, p. 133-149.
- Rogers, C. L., De Cserna, Z., Tavera, E., Ulloa, S., 1956, General geology and phosphate deposits of Concepción del Oro District, Zacatecas, Mexico: *Geological Investigations in the American Republics*, Geological Survey Bulletin 1037-A, p. 1-99.
- Saunders, W.B., Work, D.M., Nikolaeva, S.V., 2004, The evolutionary history of shell geometry in Paleozoic ammonoids: *Paleobiology*, v. 30(1), p. 19-43.
- Scales, H., 2015, *Spirals in Time: The Secret Life and Curious Afterlife of Seashells*: Bloomsbury Sigma, 304 p.
- Schumann, D., 1988, Observaciones paleoecológicas en secuencias del Kimmeridgiano-Tithoniano (Formación La Casita) de Nuevo León, noreste de México; *Actas de la Facultad de Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma de Nuevo León*, v. 3, p. 43-59.
- Seilacher, A., 1988, Why are nautiloid and ammonite sutures so different?: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, v. 177, p. 41-69.
- Simon, M. S., Korn, D., Koenemann, S., 2011, Temporal patterns in disparity and diversity of the Jurassic ammonoids of southern Germany: *Fossil Record*, v. 14(1), p. 77-94.
- Stern, R. J., Dickinson, W. R., 2010, The Gulf of Mexico is a Jurassic backarc basin: *Geosphere*, v. 6, p. 739-754, doi: 10.1130/GES00585.1.
- Stover, C., Weisstein, E. W., 2018, Parametric Equations: From MathWorld--A Wolfram Web Resource, Disponible en <http://mathworld.wolfram.com/ParametricEquations.html>.
- Sumner, R. W., 2001, Pattern formation in lichen [M. Sc. thesis]: Massachusetts Institute of Technology, 76 p.
- Thompson D'A. W., 1917, *On Growth and Form*: Cambridge, Cambridge University Press, 794 p.
- Trueman, A.E., 1940, The ammonite body chamber, with special reference to the buoyancy and mode of life of the living ammonite: *Quarterly Journal Geological Society*, v. 96, p. 339-383.
- Urduy, S., 2015, Theoretical Modelling of the Molluscan Shell: What has been Learned From the Comparasion Among Molluscan Taxa, in Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I., Mapes, R.H., eds., *Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology*. *Topics in Geobiology*, v. 43, Springer, p. 207-252.
- Urduy, S., Goudemand, N., Bucher, H., Chirat, R., 2010, Allometries and the morphogenesis of the molluscan shell: a quantitative and theoretical model: *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)*, v. 314(B), p. 280-302.
- Villaseñor, A. B., 1991, Aportaciones a la bioestratigrafía, basada en fauna de ammonites, de la sucesión del Jurásico superior (Kimmeridgiano-Tithoniano) del area de Mazapil, Zacatecas, México [Ph.D. thesis]: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 154 p.
- Villaseñor, A. B., Olóriz, F., 2018, The Upper Jurassic of the San Matias Canyon- Example of the Upper Jurassic stratigraphy at the Sierras Transversales sub-province: 10th International Congress on the Jurassic System, Postcongress Fieldtrip guide, Mexico, p. 13-50.
- Villaseñor, A. B., Olóriz, F., López-Palomino, I., López-Caballero, I., 2012, Updated ammonite biostratigraphy form Upper Jurassic deposits in Mexico: *Revue de Paleobiologie*, v. (11), p. 249-267.
- Villaseñor, A.B., Olóriz, F., González-Arreola, C., 2000, Recent advances in Upper Jurassic (Kimmeridgian-Tithonian) ammonite biostratigraphy from North- Central Mexico. Based in new collected ammonite assemblages: *GeoResearch Forum*, v. 6, p. 249-262.
- Ward, P. D., 1980, Comparative shell shape distributions in Jurassic-Cretaceous ammonites and Jurassic-Tertiary nautilids: *Paleobiology*, v. 6, p. 32-43.
- Weisstein, E. W., 2018, Torus: From MathWorld--A Wolfram Web Resource. <http://mathworld.wolfram.com/Torus.html>.
- Westermann, G.E.G., 1996, Ammonoid life and habit, in Landman N.H., Tanabe K., Davis R.A., *Ammonoid paleobiology*, *Topics in Geobiology*, v. 13, Plenum Press, New York, p. 608-695.
- Zell, P., Stinnesbeck, W., 2015, Kimmeridgian (Late Jurassic) cold-water idoceratids (Ammonoidea) from southern Coahuila, northeastern Mexico, associates with Boreal bivalves and belemnites: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 32, p. 11-20.

Anexo

Coeficiente de arrastre en ammonoideos

Uno de los principales trabajos sobre eficiencia hidrodinámica en conchas de cefalópodos fue realizado por John A. Chamberlain Jr., estudiante de David Raup. Chamberlain corroboró y profundizó el morfoespacio teórico de Raup desde el punto de vista de la morfología funcional. La eficiencia hidrodinámica fue evaluada mediante experimentos de dinámica de fluidos y el cálculo del coeficiente de arrastre causado por la geometría de la concha en ammonoideos planiespirales (Chamberlain, 1976). El coeficiente de arrastre o coeficiente de fricción (Cd) describe la resistencia generada por un objeto al moverse a través de un fluido. Este coeficiente indica la energía que requiere determinada forma para desplazarse (Chamberlain, 1981). Una geometría con un coeficiente de arrastre bajo indicará un costo energético menor y como consecuencia una mayor eficiencia hidrodinámica; la eficiencia hidrodinámica es el recíproco del coeficiente de fricción (McGhee, 1999).

El arrastre en ammonoideos es producido por discontinuidades en la velocidad y en la dirección del agua que pasa alrededor de la concha. El agua bordea suavemente por la región ventral de la concha, pero al llegar a la pared umbilical, el fluido se separa de la superficie de la concha, generando turbulencias en el área del ombligo y un vórtice al final del flanco de la abertura de la concha (Chamberlain, 1976) (Fig. 1).

Basados en los parámetros geométricos de Raup, Chamberlain (1976, 1981) detecta los siguientes aspectos morfológicos de la cocha que incrementan las discontinuidades en el flujo y como consecuencia generan una deficiencia en la hidrodinámica:

- Mayor tamaño relativo del ombligo: la variación en el parámetro D cambia el tamaño del ombligo. Conchas con un ombligo grande (valores altos de D) aumentan la magnitud de la separación del fluido.
- Menor grado de compresión de la concha: la forma de la abertura de la concha está modelada por S . La variación en este parámetro causa los cambios más profundos en el Cd . Conforme aumenta S , hacia formas más globulares (menos comprimidas), la eficiencia hidrodinámica disminuye considerablemente.
- Aumento en la curvatura de la expansión de la concha: el Cd aumenta cuando W aumenta excesivamente en relación al diámetro de la concha, adquiriendo una forma más amplia que intercepta más fluido.

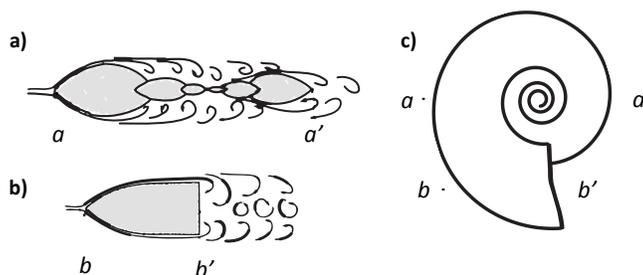


Figura 1: Secciones transversales a través del flujo del agua. Se muestran detalles del flujo del agua sobre la superficie de la concha. El agua fluye suavemente a través del flanco de la concha, el fluido se separa de la superficie de la concha generando turbulencias. (a) Sección transversal de la región del ombligo. (b) Sección transversal de la abertura de la concha. (c) Vista lateral de la concha señalando la posición de los cortes transversales. Ilustraciones obtenidas de Chamberlain (1976).

Tabla de ejemplares

Tabla 1: Tabla de ejemplares utilizados en este trabajo, colectados por Villaseñor (1991) y Lara-Morales (1994). Se muestra por orden de columna: el número de ejemplar IGM de la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM; especie identificada por Villaseñor (1991) y Lara-Morales (1994), los ejemplares no identificados a nivel de especie se señalan como N/I; el perfil de procedencia del ejemplar, Mazapil 1 (MZ-1) Vereda del Quemado, Mazapil 3 (MZ-3) Cañón de San Matías y Mazapil 4 (MZ-4) Cañada Las Bocas del municipio de Mazapil, Zacatecas, se indica intervalo inferior (inf) o superior (sup); y la categoría de Morfotipo (1, 2, 3 o 4; si el ejemplar no corresponde con la clasificación se especifican los dos morfotipos más cercanos a su morfología).

**Las tablas con las medidas y los parámetros obtenidos del material analizado se brindarán por medio de solicitud a la Dra. Ana Bertha Villaseñor o a la autora de este trabajo.

No. Ejemplar	Especie identificada por Villaseñor (1991) y Lara-Morales (1994)	Perfil	Morfotipo asignado en este trabajo
IGM 9720	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-1	morfo 2-1
IGM 9657	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-1	morfo 2
IGM 9721	N/I	MZ-1	morfo 2-1
IGM 9658	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-1	morfo 2
IGM 9659	<i>I. neogaeum</i>	MZ-1	morfo 2
IGM 9660	<i>I. figueroae</i>	MZ-1	morfo 2
IGM 9651	<i>I. neogaeum</i>	MZ-1	morfo 1
IGM 9652	<i>I. neogaeum</i>	MZ-1	morfo 1
IGM 9653	<i>I. neogaeum</i>	MZ-1	morfo 1
IGM 9686	<i>I. sp.cf. mexicanum</i>	MZ-1	morfo 3
IGM 9724	<i>I. figueroae</i>	MZ-1	morfo 3-2
IGM 9661	<i>I. figueroae</i>	MZ-1	morfo 2
IGM 9687	<i>I. figueroae</i>	MZ-1	morfo 3
IGM 9707	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 inf	morfo 4
IGM 9688	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 inf	morfo 3
IGM 9708	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 inf	morfo 4
IGM 9709	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 inf	morfo 4
IGM 9726	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 inf	morfo 4
IGM 9710	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 inf	morfo 4
IGM 9665	<i>I. neogaeum</i>	MZ-3 inf	morfo 2
IGM 9662	N/I	MZ-3 inf	morfo 2
IGM 9689	<i>I. striatum</i>	MZ-3 inf	morfo 3
IGM 9723	<i>I. striatum</i>	MZ-3 inf	morfo 3-1
IGM 9690	<i>I. neogaeum</i>	MZ-3 inf	morfo 3
IGM 9664	<i>I. neogaeum</i>	MZ-3 inf	morfo 2
IGM 9691	<i>I. striatum</i>	MZ-3 inf	morfo 3
IGM 9666	<i>I. neogaeum</i>	MZ-3 inf	morfo 2
IGM 9692	<i>I. neogaeum</i>	MZ-3 inf	morfo 3
IGM 9693	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 inf	morfo 3
IGM 9663	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 inf	morfo 2
IGM 9694	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 inf	morfo 3
IGM 9695	N/I	MZ-3 inf	morfo 3
IGM 9711	<i>I. johnsoni</i>	MZ-3 inf	morfo 4
IGM 9712	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 inf	morfo 4
IGM 9713	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 inf	morfo 4
IGM 9714	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 inf	morfo 4
IGM 9715	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 inf	morfo 4
IGM 9716	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 inf	morfo 4
IGM 9696	<i>I. figueroae</i>	MZ-3 inf	morfo 3

Tabla 2: Continuación.

No. Ejemplar	Especie identificada por Villaseñor (1991) y Lara-Morales (1994)	Perfil	Morfo tipo asignado en este trabajo
IGM 9667	<i>I. tamaulipanum</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9669	<i>I. lorioli</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9670	<i>I. tamaulipanum</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9697	<i>I. lorioli</i>	MZ-3 sup	morfo 3
IGM 9654	<i>I. lorioli</i>	MZ-3 sup	morfo 1
IGM 9698	<i>I. lorioli</i>	MZ-3 sup	morfo 3
IGM 9699	<i>I. lorioli</i>	MZ-3 sup	morfo 3
IGM 9671	<i>I. tamaulipanum</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9672	<i>I. tamaulipanum</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9673	<i>I. lorioli</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9656	<i>I. neogaeum</i>	MZ-3 sup	morfo 1
IGM 9675	<i>I. tamaulipanum</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9676	<i>I. tamaulipanum</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9677	<i>I. tamaulipanum</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9678	N/I	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9700	<i>I. lorioli</i>	MZ-3 sup	morfo 3
IGM 9679	<i>I. lorioli</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9680	<i>I. lorioli</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9681	<i>I. lorioli</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9722	<i>I. tamaulipanum</i>	MZ-3 sup	morfo 2-1
IGM 9685	<i>I. lorioli</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9717	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-3 sup	morfo 4
IGM 9735	N/I	MZ-3 sup	morfo 3-1
IGM 9668	<i>I. lorioli</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9655	<i>I. neogaeum</i>	MZ-3 sup	morfo 1
IGM 9674	<i>I. lorioli</i>	MZ-3 sup	morfo 2
IGM 9701	N/I	MZ-4	morfo 2
IGM 9682	N/I	MZ-4	morfo 2
IGM 9683	N/I	MZ-4	morfo 2
IGM 9718	N/I	MZ-4	morfo 4
IGM 9719	N/I	MZ-4	morfo 4
IGM 9702	N/I	MZ-4	morfo 3
IGM 9705	<i>I. subdedalum</i>	MZ-4	morfo 3
IGM 9684	<i>I. figueroae</i>	MZ-4	morfo 2
IGM 9703	<i>I. striatum</i>	MZ-4	morfo 3
IGM 9704	<i>I. zacatecanum</i>	MZ-4	morfo 3
IGM 9706	<i>I. subdedalum</i>	MZ-4	morfo 3

Tabla 3: Tabla de ejemplares utilizados en este trabajo, colectados por Burckhardt (1906, 1912). Se muestra por orden de columna: el número de ejemplar IGM de la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM; especie identificada por Burckhardt (1906, 1912); el año de colección, correspondiendo a las localidades de Mazapil, Zacatecas (1906) y San Pedro del Gallo, Durango (1912); la categoría de Morfotipo (1, 2, 3 o 4; si el ejemplar no corresponde con la clasificación se especifican los dos morfotipos más cercanos a su morfología).

No. Ejemplar (Sintipo)	Especie identificada por Burckhardt	Año de Colección	Morfotipo asignado en este trabajo
IGM 191	<i>I. inflatum</i>	1906	morfo 1
IGM 192	<i>I. zacatecanum</i>	1906	morfo 2
IGM 193	<i>I. humboldti</i>	1906	morfo 2
IGM 194	<i>I. soteloii</i>	1906	morfo 1
IGM 195	<i>I. figueroae</i>	1906	morfo 2
IGM 199	<i>I. submalleti</i>	1906	morfo 3
IGM 200	<i>I. neogaeum</i>	1906	morfo 1
IGM 201	<i>I. mexicanum</i>	1906	morfo 3
IGM 204	<i>I. subdedalum</i>	1906	morfo 4
IGM 205	<i>I. canelense</i>	1906	morfo 1
IGM 206	<i>I. santarosatum</i>	1906	morfo 2
IGM 207	<i>I. cajense</i>	1906	morfo 3
IGM 208	<i>I. viverosi</i>	1906	morfo 3
IGM 476	<i>I. aguilerae</i>	1912	morfo 3
IGM 477	<i>I. johnsoni</i>	1912	morfo 3
IGM 478	<i>I. durangense</i>	1912	morfo 3
IGM 479	<i>I. durangense</i>	1912	morfo 3
IGM 480	<i>I. tuttlei</i>	1912	morfo 3
IGM 481	<i>I. lorioli</i>	1912	morfo 3
IGM 482	<i>I. complanatum</i>	1912	morfo 4
IGM 483	<i>I. neohispanicum</i>	1912	morfo 3
IGM 484	<i>I. boesei</i>	1912	morfo 4-3
IGM 486	<i>I. angermannii</i>	1912	morfo 3
IGM 488	<i>I. disciforme</i>	1912	morfo 4
IGM 489	<i>I. mutabile</i>	1912	morfo 4
IGM 7244	<i>I. durangense</i>	1912	morfo 3
IGM 7245	<i>I. neohispanicum</i>	1912	morfo 3
IGM 7246	<i>I. boesei</i>	1912	morfo 3