

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

Ammonites del Aptiano (Cretácico Inferior) de la sección de Graceros del estado de Durango, norte de México; sistemática, bioestratigrafía y biogeografía

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE: MAESTRO EN CIENCIAS

> PRESENTA: José Roberto Ovando Figueroa

TUTOR:

Dr. Josep Anton Moreno Bedmar Instituto de Geología de la UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. María Luisa Machain Castillo Instituto de Ciencias del Mar y Limnología

Dr. Jesús Alvarado Ortega Instituto de Geología de la UNAM

Dra. Blanca E. M. Buitrón Sánchez Instituto de Geología de la UNAM

Dr. Miguel Ángel Torres Martínez Instituto de Geología de la UNAM

CD. MX., SEPTIEMBRE, 2020



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.



Ammonites del Aptiano (Cretácico Inferior) de la sección de Graceros del estado de Durango, norte de México; sistemática, bioestratigrafía y biogeografía

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE: MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA: José Roberto Ovando Figueroa

TUTOR:

Dr. Josep Anton Moreno Bedmar Instituto de Geología de la UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. María Luisa Machain Castillo Instituto de Ciencias del Mar y Limnología

Dr. Jesús Alvarado Ortega Instituto de Geología de la UNAM

Dra. Blanca E. M. Buitrón Sánchez Instituto de Geología de la UNAM

Dr. Miguel Ángel Torres Martínez Instituto de Geología de la UNAM

MÉXICO, CD. MX., SEPTIEMBRE, 2020

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM por darme la oportunidad de llevar a cabo el desarrollo de este proyecto.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada con el número de CVU 894754

Al financiamiento otorgado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) a través del proyecto "Ammonites del Valanginiano, Hauteriviano, Barremiano y Aptiano (Cretácico Inferior) de México, taxonomía y bioestratigrafía" con clave IN108319. El cual permitió que este proyecto fuese llevado a cabo.

Al Instituto de Geología y su personal por permitirme el uso de sus instalaciones en el desarrollo y termino de este proyecto.

Al Dr. Josep Anton Moreno Bedmar quien me otorgo su invaluable apoyo y guía a través de la realización de esta tesis.

A los integrantes de mi comité tutoral la Dra. María Luisa Machain Castillo, el Dr. Jesús Alvarado Ortega, a la Dra. Blanca E. M. Buitrón Sánchez y al Dr. Miguel Ángel Torres Martínez, cuyos comentarios y observaciones ayudaron a mejorar el presente trabajo.

Al técnico Marco Antonio Argaez Martínez del Laboratorio de Invertebrados quien, sin su apoyo en la colecta y preparación de los especímenes, el proyecto no se hubiese completado en tiempo.

A Jesús Quiroz Barragán del Museo Paleontológico de la Laguna por acompañarnos en la recolecta de los especímenes.

A mis compañeros Nahui Zunun Domínguez y Nelson Valdés Vergara con los que compartí diversos momentos a lo largo de esta etapa y ayudaron a que fuera más amena.

A mi tía Rocío, tío Manuel, mis primas Karen, Sharon y Fabiola, junto a Víctor y Miguel quienes me ayudan a vivir el día a día de esta ajetreada ciudad.

Finalmente a mi mamá Martha Guadalupe y a mi papá José Francisco por su constante apoyo y gran amor a pesar de casi no vernos y a mis hermanos Julio y Eduardo y mi cuñada Perla con quienes siempre puedo contar si necesito consejo.

INDICE

Agradecimientos	3
Resumen	5
Introducción	7
Antecedentes	8
Marco teórico	13
Justificación	19
Hipótesis	20
Objetivos	20
Área de estudio	21
Materiales y métodos	23
Resultados del muestreo en la sección de Graceros	
Abreviaturas empleadas	
Paleontología sistemática	
Género Pseudohaploceras Hyatt, 1900	29
Género Caseyella, C.M. Cantú-Chapa, 1976	
Género Huastecoceras Cantú-Chapa, C.M., 1976	
Género Pseudoaustraliceras Kakabadze, 1981	40
Género Tonohamites Spath, 1924	41
Género Hamiticeras Anderson, 1938	41
Género Dufrenoyia, Kilian y Reboul, 1915	
Género Burckhardtites Humphrey, 1949	51
Género Colombiceras Spath, 1923	59
Género Gargasiceras Casey, 1954	63
Género Cheloniceras Hyatt, 1903	67
Género Epicheloniceras Casey, 1954	71
Bioestratigrafía	
Análisis paleobiogeográfico	
Conclusiones	93
Bibliografía	95
Láminas	112
Anexos	

Resumen

Esta tesis de maestría tuvo como objetivo el presentar un análisis donde se combinen metodologías clásicas con metodologías modernas para desarrollar los tres ejes principales de este trabajo: taxonomía, bioestratigrafía y paleobiogeografía. En el apartado de taxonomía se combinó, en medida de lo posible, la taxonomía clásica con métodos que tomaran en cuenta la variabilidad poblacional, ontogenia y dimorfismo sexual de los especímenes que se recolectaron en la sección de Graceros. El máximo exponente de una metodología más novedosa recae sobre la especie Burckhardtites nazasensis donde se realizó el estudio poblacional mediante el análisis de componentes principales, combinado con un análisis simple de su ontogenia. Otra metodología por señalar fue la elaboración de modelos 3D de cinco ejemplares, de los cuales tres fueron especímenes tipo para facilitar la manipulación y comparación con los ejemplares recolectados. La sección de Graceros se ubica en el estado de Durango y posee una gran abundancia de ejemplares bien distribuidos a lo largo de la columna estratigráfica, obteniéndose en tres campañas de campo la cantidad de 723 especímenes, que son atribuibles a 12 géneros y 21 especies. Como parte de los objetivos se realizó un análisis taxonómico exhaustivo de la especie Burckhardtites nazasensis. El análisis más detallado de esta especie en concreto se debe a que dicho taxón ha sido reportado en la literatura como un taxón relativamente escaso, sin embargo, en el área de Graceros es la primera vez donde se ha recolectado un abundante número de ejemplares (85 especímenes). Esta abundancia permitió elaborar el análisis de componentes principales para Burckhardtites nazasensis, el cual arrojó una nube de datos con los que se puede ver el rango de variabilidad poblacional de la especie, y deja abierta la posibilidad de compararla con especies afines, como Dufrenoyia scotti. También se consiguió determinar tres estados ontogenéticos de B. nazasensis, con lo que las identificaciones futuras de la especie serán más fundamentadas. También se consiguió estandarizar la metodología para el modelado 3D de ammonites en buen estado, presentando en este trabajo tres modelos de especímenes tipo. El análisis bioestratigráfico permitió caracterizar las biozonas Dufrenoyia justinae y Caseyella aguilerae, junto con las subiozonas Burckhardtites nazasensis, Gargasiceras? adkinsi y Huastecoceras trispinosoides. En este trabajo la subiozona de Gargasiceras? adkinsi se

encuentra exclusivamente en el Aptiano inferior, contrariamente a lo que mencionan autores previos, donde la sitúan en la transición Aptiano inferior-Aptiano superior o restringida al Aptiano superior. Al análisis bioestratigráfico se agregó, como novedad, el número de ejemplares por taxon que se recolectaron en cada estrato, lo cual permitirá a futuro comparar más fácilmente el comportamiento de las biozonas de ammonites ayudando a caracterizarlas con mayor precisión. Por último, en esta tesis también se realizó un análisis paleobiogeográfico el cual mostró que a nivel genérico hay una distribución casi cosmopolita de la mayoría de las taxa, a nivel específico hay una mayor cantidad de especies endémicas para la región del Atlántico central y México. También se pudo establecer que el género Casevella aún necesita de un análisis taxonómico más exhaustivo a nivel mundial para determinar de mejor forma su distribución paleogeográfica. En el caso de la especie Gargasiceras? adkinsi hubo una fuerte problemática a nivel genérico debido a su escaso parecido con el género homónimo y su afinidad a la especie colombiana Acantohoplites *pulcher*, por lo que aún se necesita de un trabajo taxonómico más detallado. La región de México aquí estudiada estuvo lo suficientemente aislada durante el Aptiano para generar una alta cantidad de endemismos, mostrando a su vez claras influencias de la región del Tethys y del Pacífico.

Introducción

Numerosos estudio de ammonites aptianos se han llevado a cabo en México, principalmente para el norte del país (e.g. Burckhardt, 1925; Böse y Cavins, 1928; Imlay, 1936; Humphrey, 1949; Cantú Chapa, 1976; Barragan, 2000; Ávila Licona, 2005; Barragán-Manzo y Méndez Franco, 2005; Moreno-Bedmar et al., 2012a, 2013, 2018; Ovando-Figueroa et al., 2015, 2018; Zunun Domínguez, 2016; Matamales-Andreu y Quiroz-Barragán, 2017): sin embargo, la mayoría de todos ellos se basan en criterios de la taxonomía clásica, la cual define a las especies partir de rasgos morfológicos de unos pocos ejemplares. Esta situación es problemática para la descripción y definición de nuevas especies y en análisis más complejos como los bioestratigráficos, ya que a la larga, esta taxonomía se torna poco confiable. Como respuesta, la taxonomía ammonites ha venido incorporando nuevos criterios encaminados a definir, clasificar e identificar las especies a partir de información morfológica de muestras representativas de los ejemplares conservados en el registro fósil y que alguna vez fueron parte de sus poblaciones naturales. Aunque esto implica un mayor esfuerzo en los trabajos de campo y escritorio, los estudios a nivel de población permiten redefinir las especies de una manera más objetiva y confiable, al aplicar herramientas matemáticas que nos permiten cuantificar, en medida de lo posible, la variabilidad individual, ontogenética y sexual existente dentro de las poblaciones de una especie.

Debido a esto, hay que ir modernizando la perspectiva de los estudios sobre ammonites del Aptiano de México, empezando a usar técnicas de taxonomía numérica, herramientas estadísticas y computacionales que permitan caracterizar a los organismos de forma más cuantitativa y, por lo tanto, más objetiva. En esta tesis de Maestría se trabaja la sección de Graceros, estado de Durango, localidad con condiciones de afloramiento excelentes, que tiene la particularidad de ser una sección estratigráfica expandida, con una fauna de ammonites abundante y distribuida a lo largo de la columna estratigráfica. Aprovechando esta riqueza y disposición de los ammonites se han realizado estudios de tipo cuantitativo con herramientas computacionales y estadísticas. Lo cual es particularmente útil para los análisis de variación poblacional en ammonites y en otros grupos. En esta tesis se trabaja al género *Burckhardtites* con esta metodología, ya que presenta una abundancia adecuada para este tipo de estudio. Así mismo, se realizaron modelos 3D de algunos ejemplares de ammonites, seleccionados debido a la notable preservación de caracteres ornamentales y la

poca o nula deformación de su concha. Todo esto permite realizar una taxonomía más cuantitativa para que los análisis bioestratigráficos posteriores sean más robustos y a su vez sean más objetivos. Además, una taxonomía y bioestratigrafía más sólida permite el elaborar reconstrucciones paleobiogeográficas bien sustentadas.

Antecedentes

El estudio de los ammonites del Aptiano se ha llevado a cabo en varias zonas del país, pero la mayoría de las aportaciones se han realizado para el norte de la república. Las primeras contribuciones fueron hechas por parte de Burckhardt (1906, 1912 y 1925), que consistieron en la descripción de especies jurásicas y cretácicas, incluyendo ammonites del Aptiano, en los estados de Zacatecas y Durango. Böse y Cavins (1928) trabajaron en los estados de Nuevo León y Coahuila y parte de Texas, EUA, reportando ammonites del Cretácico Inferior comparables con la fauna europea; además concluyeron que durante el Aptiano-Albiano el norte del país pasó por un proceso de subsidencia. Posteriormente Imlay (1936 y 1937), define a la Formación La Peña en la Sierra de Parras, Coahuila y en 1944 realizo el estudio formaciones cretácicas de México y Centroamérica, reportando a los géneros Cheloniceras, Dufrenoyia, Hypacanthoplites y Parahoplites, pertenecientes al Aptiano y Albiano basal. A continuación, Humphrey (1949) hizo el estudio de la Sierra de los Muertos, estados de Coahuila y Nuevo León, redefiniendo la Formación La Peña descrita inicialmente por Imlay en 1936 y describió numerosos ammonites del Aptiano. Cantú Chapa (1963) en su tesis doctoral correlaciona los periodos del Aptiano y Albiano de la Formación La Peña en México con el horizonte Clansayense de Francia, basándose en las asociaciones faunísticas representadas por los géneros: Acantohoplites, Colombiceras, Cheloniceras y Dufrenoyia. Peña Muñoz (1964) estudió en el estado de Durango ammonites pertenecientes al Jurásico Superior y al Cretácico Inferior caracterizando 25 especies, complementando así los estudios realizados por Böse y Cavins (1928) y los de Imlay (1936, 1937). Charleston (1966) en su tesis de maestría estudió los ammonites hallados en Serranías del Burro, Coahuila y Valle de Nazas, Durango pertenecientes a la Formación La Peña, atribuyéndolos al Aptiano y Albiano. Posteriormente, Cantú Chapa (1968) estudió las localidades de San José Purúa y Arrollo de La Laja, Michoacán del Aptiano-Albiano, identificando los géneros Acanthohoplites, Cheloniceras, Colombiceras, Hypacanthoplites y Uhligella. Campa (1974) en el estado de

Guerrero estudió una secuencia metamórfica cercana a Ixtapa de la Sal (Campo Morado, Guerrero), encontrando ammonites del Titoniano superior y el Aptiano, entre ellos la especie Parahoplites sp. Poco después, Cantú Chapa, C.M. (1976) realizó una investigación estratigráfica de la Formación La Peña expuesta en el estado de Nuevo León, reportando Burckhardtites, Colombiceras, Dufrenoyia y Rhytidoplites. Además, en este mismo trabajo describió dos géneros nuevos: Huastecoceras y Caseyella que actualmente son considerados válidos. Contreras y Montero (1977) realizó un estudio bioestratigráfico con base en los ammonites de las localidades de La Goleta, estado de Coahuila y Minillas, estado de Nuevo León, perteneciendo esta última a la Formación La Peña, dividiéndola en dos unidades, una inferior caracterizada por la presencia de *Rhytidoplites robertsi* y una unidad superior con Acanthoplites sp. Posteriormente, Cantú Chapa, A. (1989, 1992) realizó varias aportaciones sobre la Formación La Peña mediante ammonites que fueron recuperados en sondeos de pozos entre los que destaca el género Toxoceratoides. Barragan (2000) en su tesis doctoral estudió la sección de la Presa Francisco Zarco, estado de Durango, y propuso cuatro biozonas con base en ammonites del Aptiano del noreste de México: 1) La Zona de Extensión de Taxón de Dufrenoyia justinae para la parte tardía del Aptiano Inferior; 2) La Zona de Intervalo de Burckhardtites nazasensis/Rhytidoplites robertsi para el Aptiano Medio; 3) La Zona de Extensión de Taxón de Cheloniceras inconstans, correspondiente a la parte temprana del Aptiano tardío y 4) La Zona de Extensión de Taxón de Hypacanthoplites cf. leanzae para la parte terminal del Aptiano tardío. Barragan (2001) realizó el estudio de microfacies y geoquímica caracterizando así una transgresión marina que quedó registrada para la Formación La Peña. En este trabajo, el registro de ammonites de la Formación La Peña se utiliza para calibrar la edad de esta transgresión. Méndez Franco (2003) en su tesis de licenciatura realizó un trabajo detallado de microfacies, así como un análisis taxonómico y bioestratigráfico de los ammonites aptianos de la Formación La Peña, de la secuencia estratigráfica del Cañón de la Huasteca en Nuevo León. Ávila Licona (2005) en su tesis de licenciatura se focalizó en el estudio de ammonites del Cañón de La Boca, Nuevo León, reportando especies índice pertenecientes a la Formación La Peña, reconociendo ammonites de parte del Aptiano temprano y tardío. Más tarde, Barragán-Manzo y Méndez Franco (2005) proponen cuatro biozonas formales de ammonites: La Zona de Rango Dufrenoyia justinae para la parte terminal del Aptiano inferior (Bedouliano), la Zona de Intervalo Epicheloniceras

cf. subnodosocostatum/Acanthohoplites acutecosta representativa del Aptiano medio (Gargasiano) y las Zonas de Rango Acanthohoplites aschiltaensis e Hypacanthoplites cf. leanzae, características del Aptiano superior (Clansayesiano). Dicho trabajo pretende desarrollar un esquema estandarizado para realizar correlaciones más precisas con los esquemas biozonales desarrollados para Inglaterra y el área Mediterránea. Barragán y Szives (2007) trabajaron en el Cañón de la Huasteca, Nuevo León, encontrando numerosos ejemplares de ammonites del Aptiano y entre ellos se reportó por primera vez para México el género Mathoceras, describiendo dos nuevas especies: Mathoceras celestinae y Mathoceras neoleonensis. Barragán y Maurrasse (2008) estudiaron la parte basal de la Formación La Peña en el Cañón de la Huasteca, Nuevo León, encontrando abundantes ammonites índice del Aptiano. También señalaron que la transgresión del Aptiano, que en literatura previa se había atribuido a la base del Aptiano superior, tuvo lugar durante el Aptiano inferior. Moreno-Bedmar et al. (2012a) correlacionaron la transgresión del Aptiano inferior terminal registrada en México con su equivalente en España, con base en la distribución bioestratigráfica del género Dufrenoyia y la confluencia de este evento transgresivo. García et al. (2013) revisaron las seis especies mexicanas del género Casevella, concluyendo que se trata únicamente de dos: Caseyella aguilerae y Caseyella jacobi, separadas por el menor o mayor desarrollo de su ornamentación, respectivamente. Moreno-Bedmar y Delanoy (2013) revisan la atribución genérica de la especie Megatyloceras casei perteneciente al Aptiano del estado de Coahuila que fue descrita por Humphrey. Moreno-Bedmar et al. (2013) realizaron un estudio detallado de la distribución bioestratigráfica de los ammonites en la sección de la Presa Francisco Zarco en Durango, proponiendo formalmente las biozonas de Dufrenoyia justinae, Gargasiceras? adkinsi y Caseyella aguilerae. Moreno-Bedmar et al. (2015), investigaron sobre la localidad de Mina Texali, Puebla, investigaron el registro de cefalópodos del Aptiano y observaron que la localidad es un equivalente lateral, en edad, a la Formación San Juan Raya y propusieron dos zonas de intervalo: Dufrenoyia justinae y Caseyella sp. junto con un biohorizonte de Huastecoceras trispinosoides. En este artículo también reportaron por primera vez para México, los géneros Pseudosaynella, Xerticeras y el nautiloideo Heminautilus. Ovando-Figueroa et al. (2015) en su estudio de los ammonites de la Formación La Peña de la Sierra de Parras, estado de Coahuila, reportaron por vez primera para México una macroconcha de Dufrenoyia. A su

vez, mediante el estudio de material tipo de varias colecciones de Estados Unidos de América y de México revisaron las especies 'Gargasiceras' adkinsi y Rhytidoplites robertsi y enmendaron la concepción del género Albiano Rhytidoplites, el cual se había empleado incorrectamente para formas del Aptiano. Matamales Andreu (2015) en su tesis sobre el género Caseyella del Aptiano de México concluyó que solo hay una especie de Caseyella: Caseyella aguilerae (Burckhardt, 1925) la cual presenta una variabilidad poblacional muy acentuada y también un claro dimorfismo sexual. Zunun et al. (2015) realizaron por primera vez para México un estudio sobre lesiones de la concha de ammonites en un ejemplar de chelonicerátido del Aptiano del estado de Durango. Cantú-Chapa y Quiroz-Barragán (2016) reportaron un chelonicerátido del Aptiano de Durango, el cual presenta una malformación en la ornamentación asociada al crecimiento del organismo, sin embargo, dicho organismo ya había sido reportado por Zunun et al. (2015) quienes mencionan que dicha deformación es consecuencia de una lesión que dañó la región mantélica del ammonite. Barragán et al. (2016) revisaron la taxonomía de los ammonites de la Formación La Peña de Zacatecas que fueron recolectados y publicados por Burckhardt en 1906. Moreno-Bedmar y Casados-Monroy (2016) estudiaron la Formación La Peña en la Sierra del Patrón, Durango, encontrando las biozonas de Dufrenoyia justinae y Caseyella aguilerae y las subiozonas de Dufrenoyia scotti/Burckhardtites nazasensis y Gargasiceras? adkinsi, definiendo con mayor precisión el límite Aptiano inferior-Aptiano superior. Ovando-Figueroa (2016) en su tesis de licenciatura estudió la sección de Cerro Chino, Chihuahua, reportando la presencia de tres géneros endémicos americanos Kazanskyella, Quitmanites e Immunitoceras e identificando las biozonas Kazanskyella minima, Hypacantohoplites sp. y Douvilleiceras sp. para las formaciones Cuchillo y Coyame. Zunun Domínguez (2016) en su tesis de licenciatura realizó un estudio de los ammonites del Aptiano en la localidad de Bella Unión en el estado de Coahuila, donde el análisis bioestratigráfico le permitió identificar dos biozonas: Dufrenoyia justinae y Kazanskyella minima, así como un intervalo de mezcla de ambas y la subiozona Caseyella aguilerae. Aragonés-Suárez (2017) en su tesis de licenciatura combino análisis de morfometría tradicional con morfometría geométrica de cuatro especies de deshayesítidos aptianos (Burckhardtites nazasensis, Dufrenoyia justinae, Dufrenoyia scotti y Dufrenoyia sp.), cuantificando el grado de cercanía y diferenciación de estas cuatro especies, además de sinonimizar especies de deshayesítidos descritas por autores previos. Casados Monroy (2017) en su tesis de licenciatura estudio la sección de El Mulato, estado de Durango, la cual pertenece a la Formación La Peña, reportando 23 taxones y reconociendo al menos tres variantes de la especie Huastecoceras trispinosoides. Matamales-Andreu y Quiroz-Barragán (2017) caracterizaron ammonites heteromorfos de la Formación La Peña resguardados en el Museo Paleontológico de la Laguna, Torreón. Mendoza-Maya et al. (2017) estudiaron el registro de ammonites de la sección Los Chorros en el estado de Coahuila. Siendo esta sección muy interesante debido a que no presenta registros de la biozona Dufrenoyia justinae y solo tiene registro de los ammonites de la biozona de Caseyella aguilerae. González-León et al. (2018) en su estudio de la especie de langosta marina Meyeira mexicana encontraron asociados varios taxones de ammonites pertenecientes al Aptiano superior. Moreno-Bedmar y Quiroz-Barragán (2018) analizaron una macroconcha de la localidad de Graceros en la Sierra del Rosario, estado de Durango, la cual ha perdido parte de sus caracteres diagnósticos, siendo asignada a la subfamilia Acanthohoplitinae. Moreno-Bedmar et al. (2018), estudiaron el registro de ammonites de la Sierra del Patrón, reportando 21 taxones y definiendo las biozonas de Dufrenoyia justinae y Caseyella aguilerae, así como las subiozonas de Dufrenoyia scotti/Burckhardtites nazasensis y la de Gargasiceras? adkinsi, reportando que la transición entre biozonas como posible límite entre el Aptiano superior e inferior. Ovando-Figueroa et al. (2018) realizaron un estudio sobre la sección de Cerro Chino, Chihuahua, donde se identificaron cuatro géneros endémicos: Kazanskyella, Quitmanites, Immunitoceras y Huastecoceras? y se propusieron las biozonas de Kazanskyella mínima e Hypacanthoplites sp. para la Formación La Peña. Robert et al. (2018) en su estudio de las formaciones Agua Salada del Aptiano y Nogal del Albiano superior, estado de Sonora, encontraron 13 taxones endémicos para la región del Atlántico Central. Samaniego Pesqueira (2018) en su tesis de Maestría estudió varias formaciones del Aptiano superior-Albiano inferior del estado de Sonora, reportando 11 taxones de ammonites y reconociendo las biozonas de Kazanskyella mínima e Immunitoceras immunitum correspondientes al Aptiano superior. Moreno-Bedmar et al. (2019) en un trabajo de divulgación ponen en relevancia la importancia que poseen las distintas especies de ammonites que se encuentran en la Formación La Peña para fechar las rocas que los contienen.

Marco teórico

Generalidades morfológicas de los ammonites

Debido a la ausencia de registros de las partes blandas de los ammonites (Klug et al., 2015), el estudio de este grupo recae en el registro de la concha fósil (Barragan, 2000). La concha fósil preserva numerosas características de importancia taxonómica, tales como el tipo de enrollamiento (planoespiral o heteromorfo), sección de la vuelta, flancos y caracteres ornamentales, y dependiendo de la conservación, caracteres internos como líneas de sutura, fragmocono, cámara de habitación y sifúnculo.

Aunque la forma interna y externa de la concha de los ammonites posee una alta variabilidad, los caracteres con más diversidad se presentan en el exterior de la concha (Klug et al., 2015), siendo los caracteres ornamentales como las costillas que, aunque no están en todos los ejemplares, son de las características más evidentes en la concha fósil, presentando numerosos patrones de trazado, robustez, relieve y espaciado (Checa et al., 1996). Otro carácter altamente variable son los tubérculos, ya que pueden estar en diferentes posiciones de la superficie de la concha, estando usualmente sobre las costillas, y suelen tener diferentes tamaños y longitudes. Además, estas características pueden ir cambiando de acuerdo con el desarrollo ontogenético del ammonite.

Esta alta variabilidad, la cual se podría relacionar a una alta tasa evolutiva, ha permitido el uso de los ammonites como fósiles índices (SGM, 2019). Sin embargo, muchos estudios sobre ammonites no toman en cuenta la posible variación que puedan tener estos caracteres dentro de una especie, así como su relación con el desarrollo ontogenético y el dimorfismo sexual que llegan a tener. Por lo que al momento de describir ejemplares se pueden generar nuevos taxones por cada variación morfológica que se encuentre (especie morfológica). Teniendo como consecuencia un registro taxonómico con una sobreestimación de especies.

Debido a esta variación en la morfología de la concha de los ammonites hay una dificultad en estandarizar la forma en la que se describen todas sus características. Hay varios ejemplos de quienes han intentado realizar un estándar en lo que se refiere a homogenizar la forma en la que se estudian y describen los ammonites: Miller et al. (1957) y Arkell (1957) acuñaron la mayoría de los términos empleados en la descripción de los ammonites del Paleozoico y

Mesozoico respectivamente. Raup (1967) dio un paso importante en lo que se refiere al estudio cuantitativo de la morfología de la concha de los ammonites al empezar a usar los índices de relación entre las diversas magnitudes de las conchas (Fig. 1). Korn et al. (2010) emplea los distintos diámetros de la concha para obtener diversos parámetros morfométricos y compila diversos términos relacionados a la descripción de los ammonites (Tabla 1). Gracias al carácter cuantitativo de estas mediciones se puede tener un análisis estadístico que permita dar otro enfoque al análisis taxonómico que tradicionalmente se venía realizando en este grupo.



Indice de solapamiento de vuelta = vi/av con vi= av/aa; indice de expansión de la vuelta = $(dm_1/dm_2)^2$

Figura 1: Ejemplo de la zonas para obtener las mediciones estandar de la concha de los ammonites. Imagen modificada de Klug et al., 2015. Abreviaciones: dm1: diametro máximo de la concha; dm2: diametro sin el solapamiento de la ultima vuelta; hu: anchura umbilical; av: anchura de la vuelta; hv: altura de la última vuelta; ha: altura de la última vuelta sin solapamiento y vi: altura de la última vuelta con solapamiento.

Parámetro	Término descriptivo	Rango
Diámetro máx. de concha	Muy pequeño	<25mm
= dm1	Pequeño	25-50mm
	Moderada	50-100mm
	Grande	100-200mm

	Muy grande	>200mm
Forma de concha	Extremadamente discoidal	< 0.35
	Discoidal	0.35-0.60
= av/dm1	Plano-Globular	0.60-0.85
	Globular	0.85-1.10
	Forma de huso	>1.10
Índice de anchura de vuelta	Fuertemente comprimida	<0.50
	Débilmente comprimida	0.50-1.00
= av/hv	Débilmente deprimida	1.00-1.50
	Moderadamente deprimida	1.50-2.00
	Fuertemente deprimida	2.00-2.50
	Muy fuertemente deprimida	2.50-3.00
	Extremadamente deprimida	>3.00
Índice de anchura umbilical	Muy estrecho (involuta)	<0.15
	Estrecha (semi-involuta)	0.15-0.30
= hu/hv	Moderada (semi-evoluta)	0.30-0.45
	Amplia (evoluta)	0.45-0.60
	Muy amplia (muy evoluta)	>0.60
Índice de expansión de vuelta	Muy bajo	<1.50
	Bajo	1.50-1.75
$= [dm1/(dm1-ha)]^2$	Moderado	1.75-2.00
	Alto	2.00-2.25
	Muy alto	2.25-2.50
	Extremadamente alto	>2.50
Índice de solapamiento de vuelta	Solapamiento débil	<0.15
	Solapamiento moderado	0.15-0.30
= (hv-ha)/hv	Solapamiento fuerte	0.30-0.45
	Solapamiento muy fuerte	>0.45

Tabla 1: Índices obtenibles a partir de las mediciones estándar de los ammonites y su clasificación compilado por Korn et al., 2010. Tabla modificada de Klug et al., 2015 . las abreviaturas son las mismas usadas que en la figura 1.

Fotogrametría

Otra técnica empleada en esta tesis es el uso de la fotogrametría 3D, la cual permite que los ejemplares sean más accesibles para otros investigadores, ya que los archivos informáticos de los modelos tridimensionales pueden ser fácilmente reproducidos y compartidos. La fotogrametría se define como la técnica cuyo objeto es estudiar y definir con precisión la forma, dimensiones y posición en el espacio de un objeto cualquiera, utilizando esencialmente medidas hechas sobre una o varias fotografías de ese objeto (Díaz de León Muñoz, 2017). En el caso de la fotogrametría 3D para fósiles se emplean numerosas fotografías en distintos ángulos, o vistas, del ejemplar para que posteriormente sean procesadas mediante software y así generar un modelo 3D del espécimen (Fig. 02). De esta forma el espécimen o especímenes de interés pueden ser compartidos con otros especialistas y ser analizados con mayor facilidad; lo cual no siempre es posible por los costos y procedimientos implicados para lograr acceder a los diversos ejemplares alrededor del mundo, o las normatividades propias de las colecciones que no permiten el préstamo de ejemplares tipo. Por lo tanto, el uso de archivos informáticos para estos modelos 3D de ammonites tiene la ventaja de que pueden ser fácilmente compartidos, impresos y reproducibles. La importancia de que los archivos 3D sean fácilmente reproducibles tiene que ver con uno de los principios fundamentales del método científico: la reproducibilidad o replicabilidad. Esto hace referencia a que los experimentos y resultados de cualquier diseño experimental pueden ser llevados a cabo por cualquier otra persona, ya sea con el objetivo de evaluar o utilizar el mismo diseño experimental, y otorgar resultados consistentes con el diseño original (Goodman et al., 2016). En el caso de la paleontología los ejemplares tipos equivalen a un ejemplar estándar y disponer de ellos proporciona a esta ciencia histórica una mayor rigurosidad.



Figura 2: Ejemplo del proceso de duplicación de un ammonite, en este caso de *Burckhardtites nazasensis*. A: ejemplar original, B: archivo digital del modelo 3D, C: modelo 3D impreso y D: modelo 3D impreso y blanqueado.

Bioestratigrafía

La estratigrafía es una rama de la geología que se encarga de la interpretación y correlación temporal de los estratos sedimentarios apoyándose en las características particulares de los estratos, como la composición, textura, fósiles, firma magnética, radiactividad y velocidad sísmica (Barragán et al., 2010). La bioestratigrafía estudia la distribución de los fósiles en el registro estratigráfico y rige la clasificación de los cuerpos de roca o material rocoso en unidades bioestratigráficas con base en su contenido fósil (Barragán et al., 2010).

Los ammonites son los fósiles más importantes para la bioestratigrafía del Cretácico, esto es debido a la amplia distribución que tenían en todos los mares de esta época, su alta tasa evolutiva y la alta probabilidad de que su concha quedara fosilizada, además de que son fácilmente identificables en campo, siendo así el ser "buenos fósiles índice" (SGM, 2019). El que los ammonites tengan una alta tasa evolutiva da lugar a rápidas apariciones y desapariciones de una o varias especies de ammonites. Gracias a esto ha sido posible la definición de las biozonas, las cuales son rangos de aparición, presencia, abundancia y desaparición de especies fósiles.

Un ejemplo de biozona es la biozona de tipo "Acme" (Fig. 3) la cual se define como el o los estratos donde se concentra la mayor abundancia de la especie índice (Barragán et al., 2010).

Este tipo de biozona no suele tomar en cuenta el datum o estrato de aparición o desaparición de dicho taxón, aunque dicha información puede ser integrada posteriormente en el análisis bioestratigráfico. La información que se puede obtener de este tipo de biozona puede ser útil en la reconstrucción o identificación de bioeventos de resiliencia o decaimiento de los organismos que se encuentran presentes en esos estratos (Klug et al., 2015).



Figura 3: Ejemplo de biozona Acme. Imagen tomada de Ovando-Figueroa (2016, Fig. 22).

Otro tipo de biozona es la de extensión o de rango total (Fig. 4), la cual representa el alcance completo del registro estratigráfico reconocido de un taxón, cuyo límite inferior es la primera aparición y su límite superior es la última aparición de dicho taxón (Barragán et al., 2010).



Figura 4: Ejemplo de biozona de rango total. Imagen tomada de Ovando-Figueroa (2016, Fig. 23).

La biozona de intervalo (Fig. 5) se define con la aparición del taxón que les da su nombre y finalizan con la aparición del taxón subsecuente. Su particularidad está en que entre la última aparición del taxón homónimo y la primera aparición del taxón subsecuente existe un intervalo de ausencia del primer taxón y del taxón subsecuente (Barragán et al., 2010).



Figura 5: Ejemplo de biozona de intervalo. Imagen tomada de Ovando-Figueroa (2016, Fig. 21).

Justificación

La mayoría de los trabajos del siglo pasado manejaban una concepción de especie donde cualquier variación morfológica era considerada una especie diferente, teniendo como consecuencia la descripción de numerosas especies que en realidad podrían corresponder a una sola. Este exceso de especies complica la comparación de esquemas biozonales por tener una base taxonómica poco consistente. La taxonomía que se utiliza en este trabajo busca caracterizar la ontogenia, la variabilidad poblacional y el dimorfismo sexual de las especies de ammonites que lo permitan. Con esto se podrá disponer de una base taxonómica sólida y actualizada que dará mayor sustento a la biozonación que se pretende construir y así facilitar el describir, en el caso de hallarse, nuevas especies o géneros. En el estudio de la sección de Graceros se toma esta aproximación para mejorar y precisar las biozonas del estado de Durango para el Aptiano y finalmente se comparará con registros de ammonites del Aptiano preexistentes de México y regiones afines, como Europa o América del Sur. Esta comparación puede dar paso a iniciar un análisis biogeográfico que permita analizar procesos evolutivos de especiación alopátrica para el norte de México. Esto es debido a que en México durante el Aptiano se tienen dos dominios paleogeográficos en contacto: el Tethisiano de Europa y el del Pacífico de Colombia. La integración y comparación de las faunas de ammonites permitirá el iniciar una reconstrucción biogeográfica para los ammonites del Aptiano.

Hipótesis

La sección de Graceros posee una gran riqueza y abundancia de ammonites con distintos grados de conservación, por lo que se podrían obtener resultados interesantes desde el punto de vista taxonómico.

La columna estratigráfica de la sección de Graceros esta expandida y con sus ammonites bien distribuidos a lo largo esta, por lo que los resultados bioestratigráficos podrían ser más completos.

El análisis biogeográfico para esta localidad que permitirá conocer la relación de los ammonites aquí recolectados con los de otras localidades de México y del extranjero.

Objetivos

Objetivo general:

- Estudiar el registro de ammonites de la sección de Graceros, estado de Durango, desde un punto de vista taxonómico, bioestratigráfico y biogeográfico.

Objetivos particulares:

- Revisar, complementar y actualizar la taxonomía los ammonites del Aptiano del estado de Durango, así como sinonimizar, en caso de que se presenten, aquellas especies que compartan atributos taxonómicos diagnósticos.
- Comparar las formas endémicas mexicanas con ammonites americanos o europeos similares, así como filogenéticamente relacionados.
- Revisar la variabilidad poblacional y ontogenia de la especie *Burckhardtites nazasensis* (Burckhardt, 1925).
- -Establecer un esquema biozonal para la localidad estudiada, Graceros, y compararlo con otros esquemas biozonales previos tanto nacionales como internacionales.
- Realizar un análisis biogeográfico para los ammonites hallados en la sección de Graceros.

Área de estudio

El sitio de Graceros

La sección de Graceros aquí estudiada se encuentra dentro de la Sierra del Patrón, al este del estado de Durango entre las coordenadas 25° 14' 59.5" N y 103° 42' 38.4" W (Figura 6). La localidad se encuentra cercana al pueblo de Nuevo Graceros, el cual a su vez está cerca de la Presa Francisco Zarco, dentro del municipio de Lerdo, Durango. A la localidad se llega a través de la carretera 40D de cuota, saliendo de Torreón, y se toma la desviación en el kilómetro 172 hacia la Presa Francisco Zarco, se sigue esa desviación por alrededor de 6km y poco antes de entrar al poblado de Nuevo Graceros se toma la entrada a los campos de cultivo y se va al límite de las tierras de cultivo para poder llegar a la base de la sierra y continuar a pie para llegar a la sección. La sección se ha muestreado cuatro veces por un equipo de integrantes del Instituto de Geología de la UNAM y el Dr. Jesús Quiroz Barragán, quien fue el primero en explorar la sección de Graceros, los años de muestro fueron en los primeros meses de 2015, 2016 y 2 ocasiones en 2018 (marzo y noviembre), obteniéndose 723 ejemplares de ammonites.

Geología regional

La sección de Graceros se compone principalmente de estratos de la Formación La Peña, aunque también se puede apreciar un contacto muy claro con la Formación Cupido, la cual subyace a la Fm. La Peña. Localmente también aflora la Formación Aurora, la cual suprayace a La Peña, aunque no se pudo caracterizar un contacto o afloramiento en el área de estudio. A continuación se describen las formaciones en orden estratigráfico.

Fm. Cupido, esta formación es un conjunto de estratos de calizas heterogéneas, de facies de plataforma carbonatada somera (Barragan, 2001), localizada en el noreste de México, es correlacionable con la Plataforma Sligio en el sureste de Texas (Goldhammer, 1999), datando del Barremiano – Aptiano inferior. Esta formación fue definida por Imlay (1937) en la Sierra de Parras como una sucesión de calizas grises con estratificación de delgada a gruesa que sobreyace a la Fm. Taraises e infrayace a la Fm. La Peña. Es también equivalente a la Fm.

Tamaulipas inferior, siendo esta última de ambiente de aguas profundas (Goldhammer, 1999).

Fm. La Peña, de edad Aptiano inferior – Albiano inferior (Nuñez-Useche et al., 2016) fue descrita por Imlay (1936) en la Sierra de Parras y redefinida por Humphrey (1949), representada por un conjunto de estratos de calizas arcillosas depositado en aguas marinas abiertas correspondientes al talud continental (Barragan, 2001), de acuerdo con Wilson (1975), las facies que presenta la Fm. La Peña son de depósitos de plataforma externa. Sus capas se caracterizan por poseer calizas nodulosas, calizas arcillosas y margas con coloración gris claro a obscura cuando es roca fresca y rojiza ya intemperizada, sus estratos varían de delgados a medios. La Peña sobreyace a la Fm. Cupido e infrayace a la Fm. Aurora. Una característica interesante de la Fm. La Peña es que la fauna que la representa esta usualmente en la parte basal y media de esta (Casados-Monroy, 2017).

Fm. Aurora, esta formación contiene una serie de calizas con nódulos de pedernal, de color gris a ocre, estratificadas en capas que van de delgadas a masivas, abarcando la edad del Albiano. Descrita originalmente por Burrows (1910) esta formación sobreyace a La Peña y está por debajo de la Fm. Cuesta del Cura, esta última de edad cenomaniana, lateralmente es equivalente con la Formación Tamaulipas superior (Casados-Monroy, 2017).



Figura 6: Mapa de la región de Graceros, noreste del estado de Durango. Se marca la localidad estudiada con una estrella. Escala 2km.

Materiales y métodos

Los trabajos de laboratorio y de gabinete se llevaron a cabo en el Laboratorio de Paleontología de Invertebrados del Instituto de Geología de la UNAM, consistiendo en las siguientes etapas:

- Recopilación bibliográfica: mediante la utilización de las bases de datos científicas se llevó a cabo una recopilación exhaustiva relacionada a los ammonites de México, poniendo especial énfasis en la bibliografía que maneje información sobre los ammonites del Aptiano del norte de México y a nivel mundial. - Trabajo de Campo: Se llevaron a cabo cuatro campañas de campo en los años 2015, 2016 y en dos ocasiones en 2018, con una duración de uno a dos días en cada ocasión. Se realizó el procedimiento estándar para los estudios bioestratigráficos, los cuales consisten en la prospección y posterior levantamiento de la sección estratigráfica en la localidad de Graceros en este caso. Los estratos fueron numerados de forma consecutiva y la recolecta de los ejemplares fue hecha capa por capa, etiquetando los ammonites de acuerdo con la capa de la que se recolectaron (Fig. 7). Esto se realizó para mantener el control estratigráfico de los ejemplares, lo cual es esencial para realizar la interpretación bioestratigráfica del registro de ammonites de la sección de Graceros.



Figura 7: Fotografía donde se está realizando el muestro capa por capa de la sección de Graceros en este caso en los niveles basales de la sección.

- Trabajo Analítico: este apartado se dividió en taxonomía y bioestratigrafía. La parte taxonómica inicia con una identificación preliminar de los ejemplares a nivel genérico. Posteriormente se hizo la identificación a nivel específico comparando los ejemplares de ammonites con la bibliografía, así como con los ejemplares tipo a los que se ha podido tener acceso. También se intentó cuantificar, en medida de lo posible, los caracteres sistemáticos de los ammonites recolectados (altura de la vuelta, anchura de la vuelta, diámetro máximo, densidad de costulación, etc.). Por lo que se usó una aproximación de taxonomía numérica

combinada con trabajos de taxonomía clásica. Se puso especial atención en el proceso de fotografiado de los ammonites para su reporte en este trabajo, empleándose para ello una técnica de blanqueado con sublimación de cloruro de amonio, la cual mejora y resalta las características ornamentales de los ammonites fotografiados (Fig. 08). Posterior al blanqueado, se edita digitalmente la foto tomada con Adobe Photoshop CC ver. 14. Primero se desaturan los colores de la imagen para tener la fotografía a escala de grises y así poder retocar más fácilmente el brillo y contraste de las fotografías, de esta forma se termina de resaltar las características ornamentales de los ammonites.



Figura 8: Ejemplo de blanqueado de fósiles con cloruro de amonio de un ejemplar de *Caseyella aguilerae* y *Burckhardtites nazasensis*. A: ejemplares sin blanquear, B: ejemplares blanqueados a la mitad, C: ejemplares completamente blanqueados y D: ejemplares desaturados y editados. Escala gráfica 1cm.

Después del análisis taxonómico y técnicas complementarias se pasó al análisis bioestratigráfico donde se establecieron los rangos estratigráficos de los taxones

identificados. Estos posteriormente fueron comparados con otros estudios bioestratigráficos previos de otras regiones de México y afines, tales como Europa, Norteamérica y América del Sur. Con esto se puede analizar las diferencias en los alcances bioestratigráficos de los ammonites, y observar que regiones tienen una mayor o menor afinidad a este estudio. Otro elemento que se agregó en el análisis de la columna bioestratigráfica fueron los datos relativos a las abundancias de todas las apariciones de las diferentes especies de ammonites. Esto ha permitido analizar especialmente la robustez de las primeras apariciones de los taxones índices.

- Análisis biogeográfico: se analizaron los taxones de ammonites identificados en la sección de Graceros determinando inicialmente la distribución geográfica a nivel de género y posteriormente a nivel específico. Todo ello, para intentar establecer posibles intercambios faunísticos entre diversas áreas de México y del extranjero que han quedado registradas en la sección de Graceros.

- Análisis de variación poblacional del género *Burckhardtites*, para llevar a cabo este análisis se realizó un estudio de morfometría geométrica, el cual emplea "*landmarcks*" o pares de coordenadas cartesianas las cuales se colocan sobre elementos diagnósticos de los ejemplares. En ammonites estos "*landmarcks*" se posicionan sobre el trazado de la costulación. Estos pares cartesianos ayudan a ver el grado de variación que poseen las conchas de *Burckhardtites nazasensis*, y los datos obtenidos se sometieron a un análisis de componentes principales (=PCA) para determinar el rango de dicha variación. Con estos datos se puede establecer si la población pertenece a una o más especies (esta metodología fue tomada y modificada de (Aragonés-Suárez, 2017). Los programas que se emplearon para dicho análisis fueron: "series tps", el cual se utiliza para colocar los "*landmarcks*" sobre los caracteres morfológicos de los organismos; "MorphoJ" y "PAST" son programas que procesan los "*landmarcks*" y realizan el análisis estadístico, en este caso PCA, generando gráficos que facilitan la observación y análisis de los datos.

- Análisis ontogenético del género *Burckhardtites*: para este análisis se procedió a la medición de la altura de la vuelta de los ejemplares y su agrupación de acuerdo con sus características ornamentales (densidad de costulación, irregularidad o regularidad en su patrón de costulación). De esta forma se pudo ir asociando los cambios de ornamentación

con su crecimiento, lo cual permitió separar los diferentes estadios de desarrollo del género *Burckhardtites*.

- Fotogrametría 3D: esta técnica permite la creación de modelos 3D digitales de casi cualquier fósil a partir de numerosas fotos y procesamiento computacional. Se siguieron pasos similares al trabajo de Díaz de León Muñoz (2017) el cual se adaptó para trabajar con ammonites. Las fotos del fósil son tomadas desde distintos ángulos, formando una espiral desde el punto más alto del fósil hasta el lado contrario de este, obteniendo de esta forma una perspectiva de 360° del ejemplar. Una vez hechas las fotografías necesarias se emplea el software Agisoft PhotoScan ver. 1.5.5, el cual procesa las variaciones de perspectiva entre fotografías y forma una nube de puntos tridimensionales, la cual es la base para el modelo 3D. El fondo de las fotografías puede ser eliminado posteriormente a la elaboración de la nube de puntos. La nube de puntos pasa a ser post-procesada para formar el modelo tridimensional del fósil. Finalmente se texturiza la superficie del modelo con base a la superficie del espécimen, la cual se obtiene promediando las fotos originales, una vez hecho este último paso se obtiene una copia tridimensional y digital del fósil (proceso figurado en la Fig. 09).



Figura 9: Ejemplo de los pasos a seguir para la realización de un modelo tridimensional de un ammonite fósil.

Resultados del muestreo en la sección de Graceros

Los especímenes recolectados se prepararon con técnicas mecánicas e identificados a nivel de género (10 géneros) y a nivel de especie (14 especies). Al final de la tesis se añade el Anexo I con el listado de todos los ejemplares, identificación y siglación de campo. Hay que mencionar que en general el muestreo se distribuyó de forma equitativa entre los diferentes estratos. Sin embargo, hay una excepción, el estrato 20 que fue sobremuestreado debido a que se trata del acmé del género *Burckhardtites*, y como uno de los objetivos de esta tesis es el análisis de la variabilidad poblacional, esto requirió colectar el máximo número posible de ejemplares.

Abreviaturas empleadas

BEG= Bureau of Economic Geology de la University of Texas, Austin, Texas, Estados Unidos de América.

GR= Sección de Graceros, Estado de Durango, México, abreviatura utilizada en la siglación de campo.

GSM= Geological Survey Museum, Londres, Inglaterra.

IGM= Colección Nacional de Paleontología, Museo María del Carmen Perrilliat Montoya, Instituto de Geología, UNAM, Ciudad de México, México.

UMMP= University of Michigan, Museum of Paleontology, Ann Arbor, Michigan, Estados Unidos de América.

UT= Universidad de Texas.

Paleontología sistemática

Phyllum Mollusca Linnaeus, 1758

Clase Cephalopoda Cuvier, 1795

Orden Ammonoidea Zittel, 1884

Suborden Ammonitida Hyatt, 1889

Superfamilia Desmocerataceae Zittel, 1895

Familia Desmoceratidae Zitel, 1895

Subfamilia Puzosiinae Spath, 1922

Género Pseudohaploceras Hyatt, 1900

Pseudohaploceras cf. liptoviensis (Zeuschner, 1856)

Lámina 1, figs. A1-3, B1-2, C1-2; text-fig. 10.

- *1856 Ammonites liptoviensis Zeuschner, p. 181, lám. 2, figs. 1a-b, 2a-b, 3a-b.
- 1868 Ammonites austeni Schloenbach, p. 465, lám. 11, fig. 3.
- 1883 *Haploceras liptoviense* (Zeuschner); Uhlig, p. 229, lám. 17, figs. 9, 16, 18; lám. 18, figs. 1, 3, 5, 6.
- 1902 Desmoceras liptoviense (Zeuschner); Koenen, p. 62, lám. 43, fig. 1a-b.
- ?1902 Desmoceras cf. liptoviense (Zeuschner); Uhlig, p. 66.
- 1914 Puzosia liptoviensis (Zeuschner); Kazansky, p. 113.
- 1920 Puzosia liptoviensis (Zeuschner); Fallot, p. 259, text-fig. 21, lám. 1, figs. 5a-c, 6a-b.
- 1923 Desmoceras symonense Böse, p. 103, lám. 7, figs. 9, 10, 11, 12, 13.
- 1923 Desmoceras duranguense Böse, p. 106, lám. 6, figs. 14, 15, 16.
- 1923 Desmoceras sparsicosta Böse, p. 107, lám. 7, figs. 1, 2, 3.
- 1923 Desmoceras flexicosta Böse, p. 108, lám. 7, figs. 4, 5, 6, 7.
- 1923 Desmoceras aguilerae Böse, p. 109, lám. 7, figs. 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14.

- 1923 Desmoceras tenuicostatum Böse, p. 11, lám. 8 figs. 1, 2, 3, 4.
- 1923 Desmoceras wielandi Böse, p. 112, lám. 8, figs. 5, 6, 7, 8, 9.
- 1923 Desmoceras burckhardti Böse, p. 113, lám. 8, figs. 10, 11, 12, 13, 14.
- 1923 Desmoceras alzatei Böse, p. 114, lám. 7, figs. 15, 16, 17, 18.
- 1933 Puzosia liptoviensis (Zeuschner); Rouchadzé, p. 182, lám. 2, fig. 3.
- ?1938 Puzosia cf. liptoviensis (Zeuschner); Ksiąźkiewicz, p. 232, lám. 1, fig. 6.
- 1972 Pseudohaploceras liptoviense (Zeuschner); Vašíček, p. 78, lám. 14, fig. 4.
- 1975 *Pseudohaploceras liptoviensis* (Zeuschner); Lillo Beviá, p. 684, lám. 2, fig. 8, lám. 3, figs. 1-2.
- 1982 *Pseudohaploceras liptoviense* (Zeuschner); Martínez, p. 67, lám. 4, figs. 6a, 7a, 8a-b, 9a-b.
- 1982 Pseudohaploceras liptovienses (Zeuschner); Braga et al., p. 695, lám. 1, fig. 2.
- 1983 Pseudohaploceras cf. liptoviense (Zeuschner); Murat, lám. 7, fig. 1.
- 1992 Pseudohaploceras liptoviense (Zeuschner); Delanoy, p. 31, lám. 4, figs. 5, 6a-b.
- ?1996 Pseudohaploceras liptoviense (Zeuschner); González-Arreola et al., p. 38, lám 4, figs.1-9.
- 1997 Pseudohaploceras liptoviense (Zeuschner); Delanoy, p. 232, lám. 2, fig. 6.
- 2000 Pseudohaploceras cf. liptoviense (Zeuschner); Toshimitsu y Hirano, p. 568.
- ?2002 Pseudohaploceras liptoviense (Zeuschner); Dauphin, p. 132, lám.1, fig. 321.
- ?2005 Pseudohaploceras liptoviensis (Zeuschner); Dutour, p. 126, lám. 13, figs. 1a-c, 2a-d, 3a-c, 4a-d, 5a-f.
- 2007 Pseudohaploceras liptoviensis (Zeuschner); Moreno et al., lám. 1, fig. 11.
- 2009 Pseudohaploceras ex. gr. liptoviensis (Zeuschner); Lehmann et al., fig. 7L.
- 2010 Pseudohaploceras liptoviensis (Zeuschner); Moreno-Bedmar, fig. 19R.

- 2011 Pseudohaploceras liptoviensis (Zeuschner); Busnardo y Granier, p. 134, lám. 1, figs. 1, 2a-b, 4, 5a-b.
- 2011 *Pseudohaploceras liptoviensis* (Zeuschner); Najarro et al., fig. 8R (= Moreno-Bedmar, 2010, fig. 19R).
- 2012 Pseudohaploceras liptoviensis (Zeuschner); Baudin et al., p. 658, lám. 6, figs. 5, 6ab.
- 2016 Pseudohaploceras liptoviensis (Zeuschner); Zunun Domínguez, p. 42, lám. 2, figs. g, h, j.
- 2017 Pseudohaploceras liptoviensis (Zeuschner); Casados Monroy, p. 127, lám.5, fig. a.
- ?2019 Pseudohaploceras liptoviensis (Zeuschner); Bersac y Bert, lám. 2, figs. 9-10, lám. 4, figs. 6-7.
- 2019 Pseudohaploceras sp. Bersac y Bert, lám. 1, fig. 8.

Lectotipo: ejemplar designado por Vašíček (1972) del trabajo de Zeuschner (1856, lám. 2, figs. 1a-b; Museum für Geologische Bundesanstalt) procedente del Barremiano superior-Aptiano inferior. Vašíček (1972), el ejemplar posiblemente este extraviado.



Figura 10: Ilustración del lectotipo de *Pseudohaploceras liptoviensis*. Imagen tomada y modificada de Zeuschner (1856). Escala gráfica 1cm.

Material: se recolectaron cuatro ejemplares fragmentados, GR-13-14, GR-20-13, GR-20-56, GR-25-62, conservados como moldes internos calcáreos.

Descripción: Concha semi-evoluta con una sección de la vuelta ovalada. Región ventral y laterales redondeados. La ornamentación consiste en costillas primarias robustas y flexuosas y numerosas costillas secundarias flexuosas y con menor relieve que las primarias confiriéndole todo ello una alta densidad de costulación. Las costillas primarias nacen del borde umbilical y las secundarias nacen desde el tercio inferior y medio de los flancos. El patrón de intercalación de las costillas primarias y secundarias es irregular con una relación de 1:5 a 1:7. Las costillas cruzan de forma recta la región ventral y es fácil diferenciar las costillas primarias de las costillas secundarias, pues las primarias son más robustas que las secundarias.

Discusión: los especímenes recolectados son similares, en lo que a ornamentación se refiere, con la especie *Pseudohaploceras liptoviensis*, siendo su principal diferencia la sección de la vuelta, redondeada en la especie *P. liptoviensis* y ovalada en los especímenes aquí reportados. Otra especie con la que comparte algunas características es la *Pseudohaploceras matheroni*, sin embargo, esta especie tiene una ornamentación más regular, contrario de los ejemplares aquí reportados, los cuales tienen una ornamentación muy irregular. Por esta razón la asignación taxonómica de estos especímenes se deja a nivel de cónfer a *P. liptoviensis*, pero sin asignarla completamente a dicha especie hasta que se cuente con más ejemplares que muestren si su diferente sección de la vuelta la hace atribuible a otro taxón o por lo contrario debe ser asignada a *Pseudohaploceras liptoviensis*.

Distribución geográfica: Alemania, Eslovaquia, España, Francia, Georgia, México, Polonia y Túnez.

Distribución cronoestratigráfica: Barremiano superior - Aptiano inferior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 13, 20 y 25, biozona *Dufrenoyia justinae*, Aptiano inferior.

Género *Caseyella*, C.M. Cantú-Chapa, 1976 *Caseyella aguilerae* (Burckhardt, 1925)

- Lámina 1, figs. D1-3, E1-3, F1-3, G; Lámina 2, figs. A1-3, B1-3, C, D1-3, E1-4; Lámina 3, figs. A1-2; text-fig. 11.
- *1925 Uhligella aguilerae Burckhardt, p. 10, lám. 2, figs. 4-6.
 - 1949 Uhligella aguilerae Burckhardt; Humphrey, p. 152.
 - 1968 "Uhligella" aff. aguilerae Burckhardt; Cantú-Chapa, p. 8, lám. 1, fig.11, lám. 2, fig.9.
 - 1976 Caseyella aguilerae (Burckhardt); Cantú-Chapa, p. 15.
 - 1989 Desmoceras (Uhligella) aguilerae (Burckhardt); Carreño et al., p. 204, fig. 71c.
 - 1989 Uhligella aguilerae (Burckhardt); Carreño et al., p. 295, fig. 111b.
 - 1992 *Caseyella aguilerae* (Burckhardt); Contreras y Montero et al., p. s.n. (=sin número), lám. s.n.
 - 1996 Pseudohaploceras aguilerae (Burckhardt); Wright et al., p. 73.
 - 2000 Pseudohaploceras aguilerae (Burckhardt); Barragan, p. 69, lám. 49, figs. 1-4.
 - 2003 Pseudohaploceras aguilerae (Burckhardt); Méndez-Franco, p. 34, lám. 1, figs. 2-8.
 - 2005 Pseudohaploceras aguilerae (Burckhardt); Avila-Licona, p. 16, lám. 1, fig. 1.
 - 2013 Caseyella jacobi (Burckhardt); Garcia et al., p. 54, fig.1: A1-A6.
- non 2013 Caseyella aguilerae (Burckhardt); Garcia et al., p. 54, fig.1: B1, B2, E, F.
 - 2013 Caseyella aguilerae (Burckhardt); Moreno-Bedmar et al., p. 154, fig. 4: J-L, N-X.
- ? 2015 Caseyella sp.; Moreno-Bedmar et al., p. 206, fig. 4: F1, F2.
 - 2015 Caseyella aguilerae (Burckhardt); Matamales Andreu, p. 10, lám. 1, figs. B1-B2.
 - 2016 Caseyella aguilerae (Burckhardt); Moreno-Bedmar y Casados Monroy, p. 461, fig.2: I1-I2, K1-K2.

2017 Caseyella aguilerae (Burckhardt); Mendoza-Maya et al., p. 46, fig. 4: D, E.

2018 Caseyella aguilerae (Burckhardt); Moreno-Bedmar et al., p. 104, fig. 4: A, B, C, D.

2019 Caseyella aguilerae (Burckhardt); Moreno-Bedmar et al., p. 9, fig. 7.

Holotipo: por monotipia, el ejemplar figurado por Burckhardt (1925, p. 10, lám. 2, figs. 4-6; IGM-1870) procedente de Loma Verde, Rio Nazas, estado de Durango, "capas con *Douvilleiceras*" de la Formación La Peña, Aptiano superior. El ejemplar se figura a continuación (Fig. 11).



Figura 11: Holotipo de *Caseyella aguilerae*, vista lateral y ventral del ejemplar IGM-1870. Escala gráfica 1 cm.

Material: cuatro ejemplares juveniles: GR-37-48, GR-40-45, GR-41-2, GR-47-25, conservados como moldes internos calizos.

Descripción del juvenil (15.4 - 22.14 mm): concha involuta con la sección de la vuelta ovalada. Región ventral redondeada con los laterales ligeramente aplanados. La ornamentación consiste en costillas robustas y flexuosas, las cuales están muy espaciadas entre sí, con unos interespacios aproximadamente tres veces más anchos que las costillas, por lo que la densidad de costulación es baja (Lámina 1, figs. D1-3, E1-3). Las costillas cruzan de forma recta la región ventral.

Discusión: estos ejemplares son considerados ejemplares juveniles de la especie de *Caseyella aguilerae* debido a su tamaño y a la ausencia de costillas secundarias.

Ejemplar	Diámetro	Wh	Ww	U
GR-37-48	22.96	10.70	7.62	6.44
GR-41-2	22.14	11.91	5.19	4.63
GR-40-45	21.87	11.32	6.88	7.51
GR-47-25	15.40	6.70	5.72	5.16

Tabla 2: medidas de los ejemplares juveniles de *Caseyella aguilerae*. Abreviaturas usadas: Wh = altura de la vuelta; Ww = anchura de la vuelta; U = anchura umbilical.

Material: microconchas, siete ejemplares fragmentarios, GR-40-46, GR-40-53, GR-47-21, GR-47-22, GR-47-24, GR-47-29, GR-47-32, conservados como moldes internos calcáreos.

Descripción microconcha (3; 34.97 - 73.10 mm): concha involuta con una sección de la vuelta semi-ovalada. La región ventral es redondeada y los laterales son ligeramente redondeados. La ornamentación consiste en costillas primarias robustas con una ligera flexión. Las costillas secundarias son menos robustas que las primarias y también son ligeramente flexuosas. El patrón de intercalación de las costillas primarias y secundarias es irregular con una relación de 1:1 a 1:3, con una mayor frecuencia en relaciones de costillas 1:1 a 1:2 (Lám. 1, figs. F1-3, G; Lám. 2, figs. A1-3, C). Las costillas primarias nacen del borde umbilical mientras que las secundarias nacen en el tercio inferior y en el tercio medio de los flancos. Las costillas cruzan la región ventral de forma recta y es fácil distinguir entre costillas primarias y secundarias ya que las primarias son más robustas que las secundarias.

Discusión microconcha: la sección de la vuelta de las microconchas es más baja en comparación a las macroconchas de diámetros similares confiriéndole una apariencia más redondeada. Las microconchas poseen la ornamentación más robusta que su contraparte junto a una mayor frecuencia de relación 1:1 y 1:2 de costillas primarias y secundarias proporcionándoles una densidad de costulación más baja que las macroconchas.

Ejemplar	Diámetro	Wh	Ww	U
GR-40-46	34.97	15.07	8.86	9.17
GR-40-53	-	14.40	9	13.16
GR-47-29	68.21	29.63	20.36	17.04
GR-47-32	51.97	20.96	15.04	
GR-47-24	61.07	23.91	-	19.19
GR-47-22	50.43	19.42	16.54	-
GR-47-21	64.92	24.53	18.25	18.34
Tabla 3: medidas de los ejemplares de microconcha de *Caseyella aguilerae*. Abreviaturas usadas: Wh = altura de la vuelta; Ww = anchura de la vuelta; U = anchura umbilical.

Material: macroconchas, cinco ejemplares dos completos y tres fragmentarios, GR-40-55, GR-40-56, GR-41-1, GR-47-19, GR-47-30, conservados como moldes internos calcáreos.

Descripción macroconcha (Q; 31.16 - 95.21 mm): concha involuta con una sección de la vuelta oval, más alta que ancha. La región ventral es redondeada y los flancos son aplanados. La ornamentación consiste en costillas primarias robustas y flexuosas. Las costillas secundarias son igualmente flexuosas, pero menos robustas que las primarias. El patrón de costulación es irregular entre costillas primarias y secundarias, teniendo una relación de 1:1 a 1:4, siendo más frecuente las relaciones de costillas de 1:3 a 1:4 (Lám. 2, figs. B1-3, D1-3, E1-4; lám. 4, figs. A1-2). Las costillas primarias nacen desde el borde umbilical, mientras que las secundarias desde el tercio inferior y el tercio medio de los laterales. Las costillas cruzan de forma recta la región ventral, siendo fácil distinguir entre costillas primarias y secundarias ya que las primarias poseen una mayor robustez que las secundarias.

Discusión de la macroconcha: la sección de la vuelta de las macroconchas es más alta que la microconcha en diámetros equivalentes, además posee flancos más aplanados en comparación a las microconchas. La costulación es menos robusta en las macroconchas, además, la mayor frecuencia en las relaciones 1:3 a 1:4 de costillas primarias y secundarias da lugar a una mayor densidad de costulación en comparación a las microconchas.

Ejemplar	Diámetro	Wh	Ww	U
GR-40-56	95.21	46.36	23.01	29.08
GR-47-19	43.60	18.56	13.86	14.61
GR-47-30	31.16	13.80	8.67	7.37
GR-41-1	37.68	17.12	8.33	9.21
GR-40-55	73.10	34.23	-	20.75

Tabla 4: medidas de los ejemplares de macroconcha de *Caseyella aguilerae*. Abreviaturas usadas: Wh = altura de la vuelta; Ww = anchura de la vuelta; U = anchura umbilical.

Distribución geográfica: Francia, España y México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano superior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 37, 40, 41 y 47, biozona *Caseyella aguilerae*, Aptiano superior.

Superfamilia Ancylocerataceae Gill, 1871

Familia Ancyloceratidae Gill, 1871

Subfamilia Ancyloceratinae Gill, 1871

Género Huastecoceras Cantú-Chapa, C.M., 1976

Huastecoceras trispinosoides (Burckhardt, 1925)

Lámina 3, figs. B1-3, C1-2, D1-3; text-fig. 12.

- * 1925 Crioceras trispinosoides Burckhardt, p. 42, lám. 7, figs. 24-26.
 - 1925 Douvilleiceras cf. nodosocostatum Burckhardt, p. 70, lám. 7, figs. 19-21.
 - 1925 Pedioceras durangense Burckhardt, p. 13, lám. 3, figs. 8-10.
 - 1976 *Huastecoceras trispinosoides* (Burckhardt); Cantú-Chapa C.M., p. 12, lám. 1, figs. 2-2a.
 - 1989 Crioceras trispinosoides Burckhardt; Carreño et al., p. 202, fig. 70f.
 - 1989 Pedioceras durangense Burckhardt; Carreño et al., p. 253, fig. 92b.
- ? 2007 Mathoceras celestinae Barragán y Szives, p. 25, fig. 4: 1-5.
- ? 2007 Mathoceras neoleonensis Barragán y Szives, p. 27, fig. 4: 7-10.
- ? 2007 Mathoceras cf. venezolanum Renz; Barragán y Szives, p. 27, fig. 4: 11.
- ? 2007 Mathoceras sp. Barragán y Szives, p. 27, fig. 4: 12a-b.

- 2015 Huastecoceras trispinosoides (Burckhardt); Moreno-Bedmar et al., p. 206, fig. 4: I-L.
- 2016 *Huastecoceras trispinosoides* (Burckhardt); Moreno-Bedmar y Casados-Monroy, p. 460, fig. 2: F-G.
- 2016 *Huastecoceras trispinosoides* (Burckhardt); Zunun Domínguez, p. 47, lám. 4, figs. A, C, F.
- 2017 Huastecoceras trispinosoides (Burckhardt); Casados Monroy, p. 75, lám. 6, figs. B-D, G, lám. 7, figs. A, B, D.
- 2018 *Huastecoceras trispinosoides* (Burckhardt); Moreno-Bedmar et al., p. 105, fig. 5: A-B.
- 2018 Huastecoceras trispinosoides (Burckhardt); Ovando-Figueroa et al., p. 115, fig. 3: A1-A4 (=*Crioceras trispinosoides* Burckhardt, 1925, p. 42, lám. 7, figs. 24-26).
- 2019 Huastecoceras trispinosoides (Burckhardt) Moreno-Bedmar et al., p. 10, fig. 9.

Holotipo: monotipia del ejemplar figurado por Burckhardt (1925; p. 42, lám. 7, figs. 24-26; IGM-1896) procedente del Rio Nazas, estado de Durango, Formación La Peña, Aptiano superior. El holotipo se figura en la siguiente imagen (Fig. 12).



Figura 12: Holotipo de *Huastecoceras trispinosoides*, vistas laterales y ventrales del ejemplar IGM-1896 (el triángulo indica rotación parcial de la vista ventral). Escala gráfica 1cm.

Material: 24 ejemplares fragmentarios, GR-40-37, GR-40-38, GR-40-39, GR-40-40, GR-40-41, GR-40-42, GR-40-43, GR-40-63, GR-40-66, GR-41-11, GR-41-12, GR-41-13, GR-41-

14, GR-41-15, GR-47-2, GR-47-3, GR-47-4, GR-47-5, GR-47-6, GR-47-7, GR-47-8, GR-47-9, GR-47-10, GR-47-18, conservados como moldes internos calizos.

Descripción: Concha de tipo evoluta con una sección de la vuelta cuadrada. Región ventral y flancos aplanados. La ornamentación consiste en costillas primarias espaciadas y robustas con una orientación prosiradiada, en algunos ejemplares la costulación es menos robusta en comparación a otros ejemplares. Las costillas secundarias son escasas pero cuando están presentes suelen ser más débiles que las primarias y aparecen en relación 1:1. Otra característica es que las costillas primarias suelen tener dos pares de tubérculos bien desarrollados en el tercio superior y en la región ventrolateral, hay casos donde estos tubérculos están menos desarrollados. Los ejemplares también presentan una fila de bullas incipientes, estos tubérculos y bullas no se presentan en las costillas secundarias. Por último, las costillas primarias generalmente no cruzan la región ventral, aunque se dan casos donde sí cruzan, pero de forma muy débil.

Discusión: Los especímenes estudiados poseen las características diagnósticas de la especie *Huastecoceras trispinosoides* de Burckhardt, 1925 con la concha evoluta, sección de la vuelta cuadrangular, costillas robustas y dos filas de tubérculos y una de bullas. Sin embargo, en estos ejemplares se han identificado al menos tres variantes de estas características. La primera variante es una forma robusta se corresponde a la descripción diagnóstica de la especie *H. trispinosoides* porque el holotipo de la especie se corresponde a esta variante (Lám. 3, figs. D1-3). La segunda variante consiste en una ornamentación más grácil (Lám. 3, figs. C1-2), similar al ejemplar de Burckhardt (1925) de *Pedioceras durangense* donde las bullas no son apreciables, los tubérculos en medio del flanco en muchas ocasiones están muy poco desarrollados y únicamente los tubérculos ventrales son claramente visibles. La tercera variante presenta la aparición más frecuente de costillas secundarias (Lám. 3, figs. B1-3), siendo una minoría (dos ejemplares) dentro de los ejemplares recolectados. Estas tres variantes en los especímenes pueden ser asociados a la variabilidad intraespecífica de la especie *H. trispinosoides* siendo la morfología grácil y la aparición más frecuente de costillas secundarias como posibles extremos de su variabilidad poblacional.

Distribución geográfica: México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano superior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 40, 41 y 47, biozona *Caseyella aguilerae*, Aptiano superior.

Género Pseudoaustraliceras Kakabadze, 1981

Pseudoaustraliceras? sp.

Lám. 3, figs. I1-2.

Material: un ejemplar fragmentado, GR-40-36, conservado como molde interno calcáreo.

Descripción: concha criocerátida con sección de la vuelta aparentemente rectangular. Región ventral y laterales ligeramente curvados. La ornamentación consiste en costillas primarias rectas y poco desarrolladas, posee costillas secundarias de aspecto similar y con una intercalación regular de dos costillas secundarias por costilla primaria. Las costillas primarias poseen tres filas de tubérculos bien desarrollados, uno en la región umbilical, la segunda en el tercio superior de los flancos y la tercera en la región ventral. Las costillas cruzan la región ventral ligeramente curvadas hacia la apertura de la concha, las costillas primarias son fáciles de distinguir de las secundarias debido a que estas últimas no poseen tubérculos.

Discusión: A pesar de que la región adoral es visible no es posible apreciar con total certeza si existió solapamiento entre las vueltas. El ejemplar estudiado esta ligeramente deformado y esto aunado a su condición tan fragmentaria no permite realizar una identificación más precisa, por lo que se deja la asignación a nivel de género y con dudas.

Distribución geográfica: Georgia, Angola, Madagascar, Colombia, México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano superior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estrato 40, biozona *Caseyella aguilerae*, Aptiano superior.

Subfamilia Helicancylinae Hyatt, 1894

Género Tonohamites Spath, 1924

Tonohamites? sp.

Lámina 3, figs. E1-2.

Material: se recolectaron tres especímenes fragmentarios, GR-25-60, GR-30-11, GR-30-12, conservados como moldes internos calcáreos.

Descripción: concha heteromorfa de tipo hamiticona con sección de la vuelta ovalada comprimida. La región ventral, los laterales y la región adoral son redondeados. La ornamentación consiste en costillas anchas de apariencia lanceolada y de trazado recto, teniendo una orientación prosiradiada (Lám. 3, fig. E1-2). Las costillas nacen de la orilla de la región adoral y cruzan de forma recta la región ventral.

Discusión: A pesar de su condición fragmentaria, la ornamentación de la concha parece corresponder al género *Tonohamites*, sin embargo, su conservación no permite una identificación a nivel específico.

Distribución geográfica: España, Inglaterra, Alemania, Georgia, Sudáfrica, Madagascar, Argentina, Colombia y México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 25 y 30, biozona *Dufrenoyia justinae*, Aptiano inferior.

Género Hamiticeras Anderson, 1938

Hamiticeras? sp.

Lámina 3, figs. H1-2, J1-3.

Material: se recolectaron dos ejemplares fragmentarios, GR-26-13, GR-29-2, conservados como moldes calcáreos.

Descripción: concha heteromorfa de tipo hamiticona, con sección de la vuelta ovalada, más alta que ancha. La ornamentación consiste en costillas rectas de forma lanceolada, las cuales

inician de forma estrecha en la región adoral y se van ensanchando conforme se acercan a la región ventral, no hay mucho espacio entre costillas por lo que la densidad de costulación es aparentemente alta. Las costillas cruzan do forma recta la región ventral. En el codo de los ejemplares las costillas se vuelven mucho más lanceoladas (Lám. 3, fig. J3).

Discusión: la concha no presenta marcas de solapamiento de las vueltas, por lo que es fácilmente observable la naturaleza heteromorfa de los ejemplares. La ornamentación de los ejemplares corresponde al género *Hamiticeras*, sin embargo, la ausencia de tuberculación en el ejemplar más pequeño (Lám. 3, figs. H1-2) pone en duda la asignación aquí propuesta. El ejemplar más grande (Lám. 3, figs. J1-3) aunque corresponde a la ornamentación del género cuando alcanza a desarrollar el eje principal (costillas sin tubérculos) tampoco permite identificar el espécimen a nivel específico. Por lo que se deja la asignación a nivel genérico y con dudas debido a la diferencia comentada anteriormente.

Distribución geográfica: España, Inglaterra, Alemania, Georgia, Sudáfrica, Madagascar, Argentina, Colombia y México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 26 y 29, biozona *Dufrenoyia justinae*, Aptiano inferior.

Superfamilia Deshayesitaceae Stoyanow, 1949

Familia Deshayesitidae Stoyanow, 1949

Subfamilia Deshayetinae Stoyanow, 1949

Género *Dufrenoyia*, Kilian y Reboul, 1915 *Dufrenoyia justinae* (Hill, 1893)

Lámina 3, figs. F1-2, G1-3; Lámina 4, figs. A1-2, B, C, D1-2, E1-2, I1-3; text-fig. 13.

- *1893 Acanthoceras (?) justinae Hill, p. 38, lám. 7, figs. 1-3.
- 1893 Hoplites roemeri Cragin, p. 234, lám. 44, figs. 4 y 5.
- 1901 Ammonites justinae (Hill); Hill, lám. 21, fig. 6 (=Hill, 1893, lám. 7, fig. 1).
- 1904 Hoplites furcatus Sowerby; Kilian en Lasswitz, p. 224, text-fig. 1.
- 1925 Dufrenoyia justinae (Hill); Burckhardt, p. 18, lám. 10, figs. 14, 15.
- 1925 Dufrenoyia texana Burckhardt, p. 20, lám. 9, figs. 2-15.
- ?1938 Dufrenoyia texana Burckhardt; Riedel, p. 48, lám. 8, figs. 15-19; lám. 14, fig. 25.
- 1940 Dufrenoya justinae (Hill); Scott, lám. 60, figs. 7, 8; lám. 62, fig. 9; text-fig. 155.
- 1949 Dufrenoyia justinae (Hill); Humphrey, p. 122, lám. 6, figs. 1-7; lám. 7, figs. 1-9.
- 1949 Dufrenoya bösei Humphrey, p. 166, lám. 9, figs. 1-2.
- 1949 Dufrenoya mulatoensis Humphrey, p. 166, lám. 9, figs. 11-12.
- 1949 Dufrenoyia justinae (Hill); Stoyanow, p. 124, lám. 21, figs. 11-17.
- 1956 *Dufrenoyia texana* Burckhardt; Bürgl, p. 3, lám. 1, fig. 1: a, b, c; lám. 2, figs. 1: a-d, 2, 4; lám. 3, figs. 1, 2, 4.
- ?1960 Dufrenoyia justinae (Hill); Waitzman, lám. 3, figs 8a-b.
- 1963 Dufrenoyia justinae (Hill); Cantú-Chapa, p. 57, lám. 4, fig. 6.
- 1974 Dufrenoyia sp. cfr. justinae (Hill); Young, p. 178, lám. 11, figs. 7, 9.
- 1974 Dufrenoyia rebeccae Young, p. 196, lám. 8, figs. 6, 7, 12, 13; text-figs. 4: d, e, f; 5q.
- 1976 Dufrenoyia justinae var. texana (Bürgl); Cantú-Chapa, p. 9, lám. 1, fig. 3.
- 1976 Dufrenoyia aff. justinae (Hill); Cantú-Chapa, lám. 1, figs. 11, 11a.
- 1979 Dufrenoyia hansbuergli; Etayo-Serna, p. 61, lám. 1, figs. 1, 2, 4.
- 1989 Dufrenoyia justinae (Hill); Cantú-Chapa, lám. 1, fig. 1.
- ?1994 Dufrenoyia justinae (Hill); Martínez et al., p. 349, lám. 3, fig. 5.

- 2000 *Dufrenoyia justinae* (Hill); Barragán, p. 102, lám. 53, figs. 5, 10; lám. 54, figs. 1, 12; lám. 55, figs. 1, 6.
- 2001 Dufrenoyia justinae (Hill); Barragán, p. 193, fig. 3: 1-6.
- 2004 Dufrenoyia justinae (Hill); Bogdanova y Hoedemaeker, p. 205, lám. 16, figs. 6a-b; lám. 17, figs. 1-4; lám. 18, figs. 1-3; lám. 19, fig. 1a-c.

2005 Dufrenoyia justinae (Hill); Ávila Licona, p. 29, lám. 1, fig. 11; lám. 2, fig. 1.

2008 Dufrenoyia justinae (Hill); Barragán y Maurrasse, p. 149, fig. 3b-c, text-fig. 11N.

2012a Dufrenoyia justinae (Hill); Moreno-Bedmar et al., p. 334, fig. 2: a-g.

2013 Dufrenoyia justinae (Hill); Moreno-Bedmar et al., p. 154, fig. 3: b-j, n-o.

non 2013 Dufrenoyia justinae (Hill); Moreno-Bedmar et al., p. 154, fig. 3: 1-m, q.

2015 Dufrenoyia justinae; Moreno-Bedmar et al., p. 206, figs. 3: a, g, k.

- 2016 *Dufrenoyia justinae* (Hill); Zunun Domínguez, p. 139, lám. 7, figs. H1-3, J1-2, K1-2; lám. 8, figs. A1-3, B1-2, D1-2; lám. 9, figs. E1-3; lám. 10, figs. D1-2.
- 2016 Dufrenoyia justinae (Hill); Moreno-Bedmar y Casados-Monroy, p. 461, figs. 2 A1-2.
- 2017 Dufrenoyia justinae (Hill); Casados Monroy, p. 31, lám. 1, figs. A-I, text-fig. 21.

2018 Dufrenoyia justinae (Hill); Moreno-Bedmar et al., p. 106, fig. 6D; fig. 7B.

Holotipo: por monotipia el ejemplar figurado por Hill (1893, p. 38, lám. 7, fig. 1; BEG-1125) procedente del condado de Travis, Texas, EUA, Formación Travis Reak, Aptiano. De acuerdo con Zunun Domínguez (2016) el holotipo está actualmente perdido, aunque se conserva un molde del ejemplar, figurado a continuación (Fig. 13).



Figura 13: Molde del holotipo de *Dufrenoyia justinae*, vista lateral y ventral del ejemplar UT 34831. Escala grafica 1cm.

Material: 42 ejemplares, ya sea fragmentarios o completos, GR-3-3, GR-3-20, GR-3-24, GR-5-2, GR-5-7, GR-5-9, GR-7-1, GR-7-2, GR-7-3, GR-7-4, GR-7-5, GR-7-6, GR-7-7, GR-7-8, GR-7-9, GR-7-10, GR-7-11, GR-7-12, GR-7-13, GR-7-14, GR-7-15, GR-7-16, GR-8-1, GR-8-2, GR-8-3, GR-8-4, GR-8-5, GR-8-6, GR-8-7, GR-9-2, GR-9-4, GR-9-6, GR-12-3, GR-12-7, GR-12-8, GR-12-9, GR-13-10, GR-14-1, GR-14-5, GR-14-7, GR-14-9, GR-14-10, conservados como moldes internos calcáreos.

Descripción: Concha semi-involuta con la sección de la vuelta rectangular, por lo que los flancos y la región ventral son aplanados. La ornamentación consiste en costillas primarias flexuosas, robustas y de relieve alto. Las costillas secundarias son muy similares a las primarias, pero difieren en que nacen en el tercio inferior de los flancos. El patrón de intercalación de las costillas es muy regular con una relación 1:1. Las costillas cruzan de forma recta la región ventral con el mismo grado de robustez y no se puede distinguir entre costillas primarias y secundarias.

Discusión: los ejemplares recolectados poseen las características diagnósticas de la especie *Dufrenoyia justinae* de Hill (1893), ornamentación regular con un intercalado 1:1 de costillas primarias y secundarias y el que ambos tipos de costillas crucen fuertemente la región ventral (Scott, 1940).

Distribución geográfica: Colombia, Estados Unidos, Venezuela y México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano inferior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 3, 5, 7, 8, 9, 12, 13 y 14, biozona *Dufrenoyia justinae*, Aptiano inferior.

Dufrenoyia scotti Humphrey, 1949

Lámina 4, figs. F1-3, G, H1-2, J1-2; Lámina 5, figs. A1-3, B1-3, C1-3, D, E, F1-2, G1-3, H1-2, I, J, K1-3; Lámina 6, figs. A, B1-2, C1-2, D, E1-2; Lámina 7, figs. A, B1-2, C, D1-3, E, F1-2, G, H1-3, I; text-fig. 14.

- *pars*?1940 *Dufrenoya* aff. *dufrenoyi* (d'Orb.); Scott, p. 1027, lám. 61, figs. 7-8; lám. 62, figs. 3, 4.
- *1949 Dufrenoya scotti Humphrey, p. 128, lám. 9, figs. 5-6.
- 1949 Dufrenoya duranguensis Humphrey, p. 127, lám. 9, figs. 3-4.
- 1949 Dufrenoya stenzeli Humphrey, p. 125, lám. 8, figs. 9-11.
- 1963 Dufrenoyia huastecensis Cantú-Chapa, p. 38, lám. 4, fig. 9.
- 1974 Dufrenoyia scotti Humphrey; Young, p. 194, lám. 10, figs. 5, 6; text-fig. 5e.
- pars 2000 Dufrenoyia dufrenoyi (d'Orbigny); Barragan, p. 95, non lám. 52, figs. 8-13; lám. 52, fig. 14; lám. 53, fig. 1.
- *pars* 2000 *Dufrenoyia justinae* (Hill); Barragan, p. 102; *non* lám. 53, figs. 5-7, 9-10; lám. 53, fig. 8; *non* lám. 54, figs. 1-12; *non* lám. 55, figs. 1-6.

2000 Dufrenoyia scotti Humphrey; Barragan, p. 108, lám. 56, figs. 1-5.

- pars 2001 Dufrenoyia justinae (Hill); Barragan, p. 193, fig. 3: 1; non fig. 3: 2-6.
- 2001 Dufrenoyia scotti Humphrey; Barragan, p. 193; fig. 3: 11-13.
- 2012a Dufrenoyia justinae (Hill); Moreno-Bedmar et al., p. 334, fig. 2F-G.
- pars 2013 Burckhardtites nazasensis (Burckhardt); Moreno- Bedmar et al., p. 154, fig. 3A.

- pars 2013 Dufrenoyia justinae (Hill); Moreno-Bedmar et al., p. 154; fig. 3L-M, Q; non figs. 3B-K.
- 2016 Dufrenoyia scotti Humphrey; Zunun Domínguez, p. 139, lám. 7, figs. I1-2, L1-3; lám.
 8, figs. C1-3, E1-2, G1-H3; lám. 9, figs. A1-J3; lám. 10, figs. A1-C2, E1-F2; lám. 11, figs. A1-D2; lám. 12, figs. A1-3, C1-3.
- 2016 *Dufrenoyia scotti* Humphrey; Moreno-Bedmar y Casados-Monroy, p. 461, figs. 2 B1-2.
- 2017 *Dufrenoyia scotti* Humphrey; Casados Monroy, p. 34, text-fig. 22; lám. 2, fig. C; lám. 3, figs. A-D, G.
- 2018 Dufrenoyia scotti Humphrey; Moreno-Bedmar et al., p. 102, fig. 6C, fig. 7B.
- 2019 Dufrenoyia scotti Humphrey; Moreno-Bedmar et al., p. 9, fig. 5.

Holotipo: por designación original, el ejemplar figurado por Scott (1940, p. 128, lám. 9, figs. 5, 6; BEG-34810) procedente de Parish, Luisiana, EUA. Fue obtenido de un núcleo de perforación a una profundidad con intervalo 6202-6206 pies, de Estándar Oil Fudicker, pozo no. 1, de la Formación Glen Rose. Holotipo figurado a continuación con vista lateral, ventral y adoral (Fig. 14).



Figura 14: Holotipo de *Dufrenoyia scotti* con vista lateral, ventral y adoral del ejemplar BEG 34810. Escala gráfica 1cm.

Material: 163 ejemplares recolectados con diferentes grados de preservación, GR-3-5, GR-3-6, GR-3-11, GR-3-12, GR-3-19, GR-3-21, GR-3-22, GR-3-23, GR-3-25, GR-3-26, GR-3-27, GR-3-34, GR-4-1, GR-4-2, GR-4-3, GR-4-4, GR-4-5, GR-4-7, GR-4-10, GR-4-11, GR-4-12, GR-4-15, GR-4-16, GR-4-17, GR-4-18, GR-4-19, GR-4-20, GR-4-21, GR-4-22, GR-4-23, GR-4-24, GR-4-25, GR-4-26, GR-4-27, GR-4-28, GR-4-30, GR-4-31, GR-4-32, GR-4-33, GR-4-35, GR-4-36, GR-4-37, GR-4-38, GR-4-39, GR-4-40, GR-4-41, GR-4-42, GR-4-44, GR-4-45, GR-4-47, GR-4-48, GR-4-51, GR-4-52, GR-4-53, GR-4-55, GR-4-63, GR-4-64, GR-4-65, GR-4-66, GR-5-1, GR-5-3, GR-5-4, GR-5-5, GR-5-6, GR-5-8, GR-5-10, GR-5-11, GR-5-12, GR-7-17, GR-7-18, GR-7-19, GR-7-20, GR-7-21, GR-7-22, GR-12-1, GR-12-2, GR-12-6, GR-12-17, GR-13-1, GR-13-2, GR-13-3, GR-13-4, GR-13-5, GR-13-6, GR-13-7, GR-14-8, GR-14-11, GR-14-12, GR-14-17, GR-16-1, GR-16-2, GR-16-3, GR-16-4, GR-16-7, GR-16-9, GR-16-14, GR-16-15, GR-16-16, GR-16-17, GR-16-18, GR-16-19, GR-16-21, GR-16-22, GR-16-26, GR-16-30, GR-16-32, GR-16-36, GR-16-38, GR-16-41, GR-16-42, GR-16-43, GR-16-44, GR-16-46, GR-16-49, GR-16-50, GR-16-51, GR-16-52, GR-16-55, GR-16-58, GR-16-59, GR-18-1, GR-19-1, GR-19-2, GR-19-3, GR-19-4, GR-19-5, GR-20-6, GR-20-7, GR-20-17, GR-20-18, GR-20-20, GR-20-21, GR-20-27, GR-20-34, GR-20-35, GR-20-41, GR-20-45, GR-20-52, GR-20-53, GR-20-57, GR-20-62, GR-20-63, GR-20-65, GR-20-70, GR-20-74, GR-20-81, GR-20-82, GR-20-91, GR-20-94, GR-20-107, GR-21-1, GR-21-2, GR-21-6, GR-21-11, GR-21-12, GR-21-14, GR-21-15, GR-21-16, GR-21-17, GR-21-18, conservados como moldes internos calizos.

Descripción: Concha semi-involuta con la sección de la vuelta rectangular, la región ventral y flancos aplanados. La ornamentación consiste en costillas primarias flexuosas. Las costillas son claramente espatulares iniciando en la región umbilical o el tercio inferior o medio, en el caso de las costillas secundarias, muy delgadas y ensanchándose de forma evidente hacia la región ventral. Las costillas secundarias tienen un aspecto y trazado similar a las primarias, pero se inician en la parte inferior y media de los flancos. La intercalación entre costillas primarias y secundarias es irregular, con una relación de 1:1 a 1:2 y en algunos casos se

suceden dos costillas primarias. Presentan una fila de clavis bien desarrollados. Las costillas primarias y secundarias no cruzan la región ventral en diámetros menores a los 65mm, pasando este tamaño cruzan de forma atenuada la región ventral y no se puede distinguir entre las costillas primarias y secundarias.

Discusión: la especie Dufrenoyia scotti, en vista lateral, puede ser confundida con la especie Dufrenovia justinae. Sin embargo, la especie D. scotti se diferencia por la irregularidad en su ornamentación contrariamente a D. justinae la cual presenta una ornamentación mucho más regular con una relación 1:1. Otra diferencia se encuentra en la región ventral, donde las costillas de D. scotti no suelen cruzar hasta llegar a diámetros superiores a los 65 mm (Casados Monroy, 2017), pasando estos tamaños las costillas cruzan la región ventral de forma recta pero poco marcada. Siendo esta una forma más rápida de diferenciar entre estas especies, ya que en la especie D. justinae sus costillas cruzan la región a partir de un diámetro menor (~20 mm) y de forma más robusta que D. scotti (Zunun Domínguez, 2016). Otra característica que permite diferenciar ambas especies es la presencia de clavis bien desarrollados en su región ventrolateral, aunque estos pierden tamaño conforme el espécimen va incrementando su diámetro. Los ejemplares recolectados presentan las características diagnósticas de esta especie por lo que se les puede asignar con confianza a la especie Dufrenoyia scotti. En vista lateral también existen diferenciar entre ambas especies debido a la forma espatular de las costillas en D. scotti mientras que en D. justinae el ancho de estas es mucho más constante.

Distribución geográfica: Estados Unidos de América y México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano inferior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 3, 4, 5, 7, 12, 13, 14, 16, 18, 19, 20 y 21, biozona *Dufrenoyia justinae*, Aptiano inferior.

Dufrenoyia sp.1

Lámina 8, figs. B, C.

Material: se recolectaron 70 ejemplares fragmentarios, GR-3-7, GR-3-8, GR-3-9, GR-3-28, GR-3-29, GR-3-30, GR-3-31, GR-3-32, GR-3-33, GR-3-35, GR-4-6, GR-4-8, GR-4-13, GR-4-14, GR-4-29, GR-4-34, GR-4-43, GR-4-46, GR-4-49, GR-4-50, GR-4-58, GR-7-24, GR-9-1, GR-9-3, GR-9-5, GR-10-2, GR-10-3, GR-10-4, GR-10-5, GR-10-6, GR-12-4, GR-12-5, GR-12-12, GR-12-13, GR-12-15, GR-12-18, GR-12-19, GR-13-8, GR-13-9, GR-13-12, GR-14-2, GR-14-3, GR-14-6, GR-14-13, GR-14-14, GR-14-15, GR-14-16, GR-14-18, GR-14-19, GR-16-5, GR-16-6, GR-16-10, GR-16-12, GR-16-24, GR-16-25, GR-16-27, GR-16-33, GR-16-34, GR-16-40, GR-16-45, GR-16-48, GR-16-53, GR-16-56, GR-18-2, GR-19-6, GR-19-7, los cuales se conservan como moldes internos calcáreos.

Descripción: de concha semi involuta con flancos ligeramente curvados y la región ventral aplanada. La ornamentación consiste en costillas primarias flexuosas y robustas, aunque hay ocasiones en que las costillas son menos robustas. Las costillas secundarias son de aspecto similar a las primarias, con la diferencia de que nacen a partir del tercio inferior y medio de los flancos. La región ventral en algunos de los ammonites no pudo ser observada por su mala conservación.

Discusión: la asignación taxonómica de estos 70 ejemplares se decidió dejar a nivel de género por dos motivos: el primero es que algunos de los ejemplares son de tamaño muy reducido (~20 mm) y no se puede diferenciar si pertenecen a la especie *D. justinae* o *D. scotti*, las cuales son muy similares en sus estadios juveniles. El segundo motivo por el cual no se les asigna especie es por su mal estado de conservación o su condición muy fragmentaria, lo cual impide identificar con certeza a que especie pertenecen.

Distribución geográfica: México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano inferior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 3, 4, 7, 9, 10, 12, 13, 14, 16, 18 y 19, biozona *Dufrenoyia justinae*, Aptiano inferior.

Dufrenoyia sp.2

Lámina 7, figs. J1-2; Lámina 8, fig. A1-2.

Material: dos ejemplares fragmentarios, GR-2-3, GR-2-6, conservados como moldes internos calcáreos.

Descripción: Concha de aspecto involuto con la sección de la vuelta ovalada. La región ventral es redondeada y los flancos son aplanados. La ornamentación consiste en costillas primarias rectilíneas, de base ancha pero de relieve bajo y costillas secundarias de apariencia similar. Las costillas cruzan la región ventral con una ligera flexión en dirección a la apertura de la concha.

Discusión: los ejemplares son similares al género *Deshayesites*, concretamente a las macroconchas de dicho género, concha involuta con sección de la vuelta comprimida, con flancos ligeramente curvados a planos y una ornamentación de costillas primarias y secundarias ligeramente flexuosas. Sin embargo, el género *Deshayesites* no comparte temporalidad con el género *Dufrenoyia* (Reboulet et al., 2018), además de no tener ningún registro en América (Wright et al., 1996). El estado fragmentario de los ejemplares y el hecho de que el género *Deshayesites* no esté presente en América solo deja la opción de designarlos únicamente a nivel de género hasta que se obtengan ejemplares más completos.

Distribución geográfica: México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano inferior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estrato 2, biozona *Dufrenoyia justinae*, Aptiano inferior.

Género Burckhardtites Humphrey, 1949

Burckhardtites nazasensis (Burckhardt, 1925)

Lámina 8, figs. D-E; Lámina 9, figs. A-K; Lámina 10, figs. A-I; Lámina 11, figs. A-M; Lámina 12, figs. A-H; text-figs. 15 y 16.

- * 1925 Neocomites nazasensis Burckhardt, p. 14, lám. 3, figs. 4-7.
 - 1949 Burckhardtites nazasensis (Burckhardt); Humphrey, p. 130, lám. 10, figs. 1-5.
 - 1974 Burckhardtites palmensis Young, p. 198, lám. 10, figs. 1-4; text-figs. 4h, i.

1976 Burckhardtites nazasensis (Burckhardt); Cantú-Chapa, p. 9, lám. 1, fig. 1.

- ?1982 Burckhardtites nazasensis (Burckhardt); Renz, p. 24, lám. 1, figs. 17a-b, 18.
- 1996 Burckhardtites nazasensis (Burckhardt); Wright et al., p. 273, fig. 211: 4a-b (=Humphrey, 1949, lám. 10, figs. 4, 5).
- 2001 Burckhardtites nazasensis (Burckhardt); Barragan, p. 194, fig. 4: 1-2.
- 2003 Burckhardtites cf. nazasensis (Burckhardt); Méndez-Franco, p. 54, lám. 5, figs. 1-3.

2008 Burckhardtites nazasensis (Burckhardt); Barragán y Maurrasse, p. 151, fig. 3d.

- pars 2013 Burckhardtites nazasensis (Burckhardt); Moreno-Bedmar et al., p. 153, figs. 3R, 3S, 4A-B; non figs. 3A, 3T.
 - 2016 Burckhardtites nazasensis (Burckhardt); Zunun Domínguez, p. 149, lám. 12, figs. B1-2, D1-3.
 - 2016 *Burckhardtites nazasensis* (Burckhardt); Moreno-Bedmar y Casados-Monroy, p. 461, fig. 2: E1-3.
 - 2017 Burckhardtites nazasensis (Burckhardt); Casados Monroy, p. 38, lám. 1, fig. J; lám.2, fig. B; lám. 3, figs. F, H; lám. 4, fig. A.
 - 2018 Burckhardtites nazasensis (Burckhardt); Moreno-Bedmar et al., p. 107, fig. 7A.
 - 2019 Burckhardtites nazasensis (Burckhardt); Moreno-Bedmar et al., p. 9, fig. 6.

Holotipo: por monotipia, ejemplar figurado por Burckhardt (1925, p. 14, lám. 3, figs. 4-7; IGM-1873) recolectado cerca del Rancho El Mulato, Rio Nazas, estado de Durango, Formación La Peña, parte alta del Aptiano inferior. A continuación, se figuran las vistas laterales y ventrales del holotipo (Fig. 15).



Figura 15: Holotipo de *Burckhardtites nazasensis* con vistas lateral y ventral (el triángulo indica una rotación parcial de la vista ventral) del ejemplar IGM-1873. Escala gráfica 1cm.

Material: se recolectaron 85 ejemplares fragmentarios, GR-20-1, GR-20-2, GR-20-3, GR-20-4, GR-20-5, GR-20-8, GR-20-9, GR-20-10, GR-20-11, GR-20-12, GR-20-15, GR-20-16, GR-20-19, GR-20-22, GR-20-23, GR-20-24, GR-20-25, GR-20-26, GR-20-28, GR-20-29, GR-20-30, GR-20-31, GR-20-32, GR-20-33, GR-20-36, GR-20-38, GR-20-39, GR-20-40, GR-20-42, GR-20-43, GR-20-44, GR-20-46, GR-20-47, GR-20-49, GR-20-50, GR-20-51, GR-20-54, GR-20-55, GR-20-58, GR-20-60, GR-20-61, GR-20-67, GR-20-68, GR-20-69, GR-20-71, GR-20-72, GR-20-73, GR-20-75, GR-20-61, GR-20-67, GR-20-78, GR-20-79, GR-20-80, GR-20-83, GR-20-84, GR-20-85, GR-20-86, GR-20-87, GR-20-88, GR-20-89, GR-20-90, GR-20-92, GR-20-93, GR-20-95, GR-20-96, GR-20-97, GR-20-98, GR-20-99, GR-20-100, GR-20-101, GR-20-102, GR-20-103, GR-20-104, GR-20-105, GR-20-106, GR-20-108, GR-20-111, GR-21-3, GR-21-4, GR-21-5, GR-21-7, GR-21-8, GR-21-9, GR-21-10, GR-21-13, conservados como moldes internos calcáreos.

Descripción: Concha involuta con la sección de la vuelta subrectangular y la anchura máxima en la región umbilical. Región ventral y flancos aplanados. La ornamentación consiste en costillas primarias flexuosas con un relieve poco marcado, aunque hay ejemplares cuyas costillas son más robustas. Las costillas secundarias son similares a las primarias, pero estas se inician en la parte baja y media de los laterales. El espacio entre las costillas es pequeño lo que le confiere una alta densidad de costulación, sin embargo, también hay ejemplares con interespacios de tamaño similar al ancho de las costillas por lo que la densidad de costulación no es tan alta. El patrón de intercalación de las costillas primarias y secundarias de los ejemplares es irregular con una relación de 1:1 a 1:3. Las costillas no cruzan la región ventral y presentan una fila de tubérculos, o clavis, poco desarrollados.

Ontogenia: se identificaron tres estadios ontogenéticos:

Estadio 1 – Estadio *Dufrenoyia* entre 13 mm a 28 mm, figura 16A. Este estadio es el primero en presentarse tratándose de un estadio juvenil. En esta etapa comparte muchas características ornamentales con el género *Dufrenoyia*, de ahí el nombre.

Estadio 2 – Estadio *Burckhardtites* entre 28 mm a 100 mm, figura 16B. Aquí se aprecian claramente los caracteres ornamentales propios del género *Burckhardtites*, que son costillas flexuosas, poco robustas, con un patrón de ornamentación irregular y con una alta densidad de costulación. En este estadio es cuando se presenta la mayor variabilidad poblacional.

Estadio 3 – Subadulto-adulto, diámetros mayores a 100 mm, figura 16C. en este estadio hay una ligera regresión de los caracteres ornamentales, asemejándose nuevamente a una *Dufrenoyia*, esto se debe a que la costulación muestra una clara reducción de su densidad.



Figura 16: Etapas de la ontogenia de la especie *Burckhardtites nazasensis*; A: Estadio *Dufrenoyia*; B: Estadio *Burckhardtites*; C: Estadio 3 - Subadulto-adulto. Escala gráfica 1cm.

Variabilidad poblacional:

Para el análisis de variabilidad poblacional de la especie Burckhardtites nazasensis se tomaron 67 de los 85 ejemplares recolectados, además de incluir el holotipo de la especie (Fig. 15) para determinar su posición dentro de la población. El criterio de selección de los especímenes está relacionado a la integridad de su ornamentación, debiendo de tener al menos 4 costillas primarias completas para su análisis. Hecha la selección de los especímenes se elaboró un análisis de componentes principales (=PCA por sus siglas en ingles) para ver el rango de variación poblacional de la especie. Se obtuvo una gráfica (Fig. 17) en la que se muestra la variación poblacional de la especie B. nazasensis en la sección de Graceros, obteniéndose que los dos primeros componentes (PC1 y PC2) acumulan, o explican, el 82% de la variabilidad. El PC1 (60%) es la cercanía entre las costillas y el PC2 (22%) el grado de flexión que estas presentan. Estos dos componentes se representaron en las redes de tendencia de variación (Fig. 18) en las cuales puede observarse, como indica el nombre, la dirección en la que la ornamentación tiende a variar. En la figura 17 se numeraron los ejemplares siendo el ejemplar 0 el holotipo de la especie B. nazasensis (Fig. 15), el cual, al ser el espécimen que define a la especie, se esperaba estuviese ubicado en el centro de los datos. Sin embargo, el holotipo no está al centro de la nube de datos, pero tampoco está aislado de estos ni está en uno de los extremos de variabilidad. En lugar del holotipo se encontraron que los ejemplares 7 (Figs. 16C y 19A) y 15 (Fig. 19B) son los que se encuentran en el centro de la variabilidad, por lo que se puede tomar como ejemplos de la morfología promedio de la especie. Por otra parte, se elaboró una elipse de confianza con un valor del 95% para así abarcar a la mayoría de los especímenes y ver cuales se presentaban como los extremos de variabilidad; encontrando que los ejemplares 56 y 14 (Fig. 20) fueron los ejemplares que pueden considerarse como morfologías extremas de la variabilidad de la población de Graceros. El espécimen 56 tiene una densidad de costulación muy baja y el 14 tiene una mayor densidad de costulación, estos dos extremos tendrían que compararse con otras especies de deshayesítidos para ver las afinidades que tienen con la especie de *B. nazasensis*. En el caso del espécimen 14 es comparable con la especie de D. scotti, ya que sus costillas tienen una forma ligeramente espatular y recuerda a dicho taxón.



Figura 17: gráfica del análisis de PCA, donde PC1 son los espacios entre costillas y el PC2 es la flexión de las costillas. El ejemplar 0 es el holotipo de la especie (Fig. 15), los ejemplares 7 y 15 (Fig. 19A-B) están al centro de la variación poblacional y los ejemplares 56 y 14 (Fig. 20A-B) son los extremos de variación ya que están fuera de la elipse que abarca el 95% de la variación de la especie.



Figura 18: redes de tendencia de variación de la ornamentación de la especie *Burckhardtites nazasensis*. A la izquierda el rango de densidad de costulación y a la derecha el rango de flexión de las costillas.



Figura 19: vista lateral de los ejemplares 7 (izquierda) y 15 (derecha) del análisis de componentes principales.



Figura 20: Vista lateral de los ejemplares 56 (izquierda) y 14 (derecha) del análisis de componentes principales.

Dimorfismo sexual: la presencia de dimorfismo sexual ha sido reportada y caracterizada para los deshayesítidos. La cual es una posibilidad para tener en cuenta para la especie *Burckhardtites nazasensis*. Sin embargo, a pesar de que se han recolectado numerosos ejemplares de esta especie el dimorfismo no ha podido ser caracterizado debido a la ausencia de macroconchas que sean asignables a dicha especie.

Discusión: la especie Burckhardtites nazasensis es similar en sus características ornamentales a la especie Dufrenovia scotti, con costillas flexuosas que no cruzan la región ventral y la presencia de clavis, aunque estos son mucho menos desarrollados que en la especie de D. scotti. Ambas especies se diferencian claramente por el tipo de concha, más involuta en el caso de B. nazasensis, y en la sección de la vuelta, más ancha en Dufrenovia scotti. Otra diferencia se presenta en la ornamentación, la cual es más irregular, densa y menos robusta que en D. scotti. El hecho de que se compare con la especie D. scotti es por los obvios parecidos que tienen, lo cual genera la posibilidad de que compartan una relación de parentesco antecesor-descendiente. Esta posibilidad se puede apreciar en los especímenes de D. scotti en la lámina 7, figs. G e I, los cuales podrían considerarse como "transicionales" entre D. scotti y B. nazasensis; a su vez están los ejemplares de B. nazasensis que también asemejan a D. scotti (lám. 8, fig. D1-2; lám 12, figs. B1-2 y C1-3). Finalmente, otra forma de constatar dicha afinidad es analizar la ontogenia de la especie *B. nazasensis*, la cual tiene tres estadios, siendo el Estadio 1 - Estadio Dufrenoyia el que presenta más similitudes con el género del mismo nombre, particularmente la especie Dufrenoyia scotti, dando como problemática que los ejemplares de tamaños similares no sean fácilmente distinguibles hasta

que alcancen mayores tamaños (>28 mm). Pasando este tamaño la identificación es más sencilla ya que comienzan a desarrollarse las características ornamentales propias de la especie. Finalmente, el Estadio 3 – Subadulto-adulto de la especie tiene una ligera regresión de los caracteres ornamentales.

Distribución geográfica: México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano inferior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 20 y 21, biozona *Dufrenoyia justinae*, Aptiano inferior.

Familia Parahoplitidae Spath, 1922

Subfamilia Acanthohoplitinae Stoyanow, 1949

Género Colombiceras Spath, 1923

Colombiceras spathi Humphrey, 1949

Lámina 13, A-D; text-fig. 21.

pars 1906 Parahoplites cf. milletianus Pictet sp. non d'Orbigny; Burckhardt, p. 194, lám. 43, fig. 4.

pars 1906 Parahoplites sp. ind. Burckhardt, p. 195, lám. 43, fig. 6.

pars 1925 Parahoplites "varias formas indeterminadas" Burckhardt, p. 23, lám. 3, figs. 11, 12, ?13.

*1949 Colombiceras spathi Humphrey, p. 151, lám. 18, figs. 7-8.

- 1976 Colombiceras spathi Humphrey; Cantú-Chapa, lám. 1, figs. 8-8a.
- 1989 *Colombiceras spathi* Humphrey; Carreño et al., p. 198, fig. 69h (=Humphrey, 1949, lám. 18, fig. 7-8).

- 1992 *Colombiceras spathi* Humphrey; Contreras y Montero et al., p. s.n. (=sin número), fig. s.n.
- 1992 "Parahoplites cf. milletianus" Pictet sp. non d'Orbigny; Contreras y Montero et al., p. s.n., fig. s.n. (=Burckhardt, 1906, lám. 43, fig. 4).
- 2000 Colombiceras spathi Humphrey; Barragan, p. 117, lám. 57, figs. 3-10.
- 2001 Colombiceras spathi Humphrey; Barragan, p. 194, fig. 4, 5.
- 2003 Colombiceras spathi Humphrey; Méndez-Franco, p. 69, lám. 7, figs. 1-3.
- 2005 Colombiceras spathi Humphrey; Avila-Licona, p. 34, lám. 2, fig. 3.
- 2008 Colombiceras spathi Humphrey; Barragán y Maurrasse, p. 152, fig. 3f.
- 2012b Colombiceras aff. spathi Humphrey; Moreno-Bedmar et al., p. 343, fig. 7g-i.
- 2016 Colombiceras spathi Humphrey; Barragán et al., p. 357, figs. 1D, 1H, 2-4.
- 2016 Colombiceras cf. spathi (Humphrey); Zunun Domínguez, p. 85, lám. 13, figs. A.
- 2017 Colombiceras cf. spathi (Humphrey); Casados Monroy, p. 45, lám. 3, fig. E.
- 2019 Colombiceras spathi (Humphrey); Moreno-Bedmar et al., p. 10, fig. 11.
- Holotipo: por designación original, el ejemplar figurado por Humphrey (1949, p. 151, lám.18, figs. 7-8; UMMP 24298), procedente de Rincón de los Potreritos, Coahuila,Aptiano superior de la Peña. El holotipo se figura en la siguiente imagen (Fig. 21).



Figura 21: Holotipo de *Colombiceras spathi*, vista lateral y ventral del ejemplar UMMP 24298. Escala gráfica 1 cm.

Material: se recolectaron seis ejemplares fragmentarios, GR-10-8, GR-13-11, GR-16-11, GR-20-59, GR-22-17, GR-22-18, conservados como moldes internos calcáreos.

Descripción: Concha evoluta con sección de la vuelta rectangular, más alta que ancha. Región ventral y flancos aplanados. La ornamentación consiste en costillas primarias rectas y de tipo espatular, originándose de forma estrecha en la región umbilical y ensanchándose hacia la región ventral. Las costillas secundarias son similares a las primarias en aspecto, pero nacen a partir del tercio medio, y en algunas ocasiones, en el tercio inferior de los flancos. La intercalación de costillas es muy regular con un patrón 1:1 de primarias y secundarias, las costillas cruzan la región ventral de forma recta y no se pude diferenciar entre primarias y secundarias. Por la forma espatular de las costillas los interespacios son muy estrechos especialmente en la región ventral.

Discusión: los ejemplares recolectados en este trabajo coinciden con las características de la especie *Colombiceras spathi* de Humphrey (1949; Fig. 21), su concha evoluta, sus costillas de tipo espatular con interespacios pequeños y la regularidad de su ornamentación. Por lo que estos especímenes se pueden asignar a esta especie sin lugar a dudas.

Distribución geográfica: México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 10, 13, 16, 20 y 22, biozona *Dufrenoyia justinae*, Aptiano inferior.

Colombiceras sp.

Lámina 13, E, F, H, I.

Material: se recolectaron 67 especímenes fragmentarios, GR-37-1 al GR-37-25, GR-37-44, GR-37-45, GR-37-46, GR-37-47, GR-40-1, GR-40-2, GR-40-3, GR-40-6 al GR-40-22, GR-40-24, GR-40-26 al GR-40-32, GR-40-34, GR-40-35, GR-41-9, GR-41-10, GR-47-43, GR-47-44, conservados como moldes internos calcáreos.

Descripción: concha evoluta con región de la vuelta ovalada, más alta que ancha. La región ventral es ligeramente aplanada y los laterales redondeados. La ornamentación consiste en costillas primarias robustas y rectas, en algunos casos las costillas son estrechas, pero de relieve alto, las costillas secundarias son de aspecto similar a las costillas primarias, pero aparecen en el tercio inferior o medio de los flancos. El patrón de intercalación de las costillas es regular con una relación 1:1. Las costillas cruzan la región ventral de forma recta y no se puede distinguir entre costillas primarias y secundarias.

Discusión: Algunos de los especímenes recolectados recuerdan a la especie *C. spathi*, sin embargo, poseen costillas más rectas y con una densidad de costulación más alta. La mayor cantidad de costillas por vuelta implica que éstas son menos robustas cuando la especie de Humphrey justamente se caracteriza por poseer costillas muy robustas y de aspecto espatular. Estos ejemplares también se asemejan a la especie *Colombiceras sinzowi* (Kazansky, 1914), la cual tiene costillas más estrechas, pero con una densidad de costulación baja, lo cual no concuerda completamente con los ejemplares aquí tratados. Debido a estas características y el estado fragmentario de varios ejemplares es que son asignados únicamente hasta nivel de género.

Distribución geográfica: México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 37, 40, 41 y 47, biozona *Caseyella aguilerae*, Aptiano superior.

Género Gargasiceras Casey, 1954 Gargasiceras? adkinsi Humphrey, 1949

Lámina 13, G, J, K, L, M; Lámina 14, A-H; text-fig. 22.

- pars 1925 Parahoplites sp. Burckhardt, p. 23, lám. 4, figs. 19-23; non lám. 3, figs. 11-13.
- * 1949 Acanthoplites? adkinsi Humphrey, p. 139, lám. 13, figs. 2, 3.
 - 1949 Acanthoplites? sandidgei Humphrey, p. 140, lám. 13, figs. 1, 4.
 - 1976 Rhytidohoplites robertsi Scott; Cantú-Chapa, C.M., p. 15, lám. 1, figs. 4, 4a, 6, 6a, 7.
 - 1977 Rhytidohoplites robertsi Scott; Contreras y Montero, p. 14, lám. 6, figs. 2, 3.
 - 1989 Acanthoplites? adkinsi Humphrey; Carreño et al., p. 182, fig. 61h.
 - 1989 Acanthoplites? sandidgei Humphrey; Carreño et al., p. 182, fig. 61j.
 - 1992 Acanthohoplites? adkinsi Humphrey; Conteras y Montero et al., p. s.n. (=sin número), fig. s.n.
 - 1992 Acanthohoplites? sandidgei Humphrey; Contreras y Montero et al., p. s.n., fig. s.n.
 - 1992 Rhytidohoplites robertsi Scott; Contreras y Montero et al., p. s.n., fig. s.n.
 - 1996 Rhytidoplites robertsi Scott; Wright et al., p. 275, fig. 215, 3a-b.
- pars? 2000 Acanthohoplites acutecosta Riedel; Barragan, p. 110, lám. 56, figs. 6, 7-9.
- pars? 2000 Acanthohoplites protreritensis Humphrey; Barragan, p. 115, lám. 57, figs. 1, 2.

2000 Penaceras rursiradiatus (Humphrey); Barragan, p. 122, lám. 58, figs. 1-3.

2000 Rhytidoplites robertsi Scott; Barragan, p. 125, lám. 58, figs. 4-13.

2001 Rhytidoplites robertsi (Scott); Barragan, p. 192, fig. 4 (3, 4.)

2003 Acanthohoplites acutecosta Riedel; Méndez-Franco, p. 72, lám. 7, figs. 4-6.

pars? 2003 Rhytidoplites robertsi Scott; Méndez-Franco, p. 80, lám. 8, figs. 1, 2, 3?

2005 Acanthohoplites aschiltaensis (Anthula); Avila Licona, p. 38, lám. 2, fig. 5A-B.

2005 Rhytidoplites sp., Avila Licona, p. 40, lám. 2, fig. 6.

- ? 2005 Penaceras rursiradiatus (Humphrey); Avila Licona, p. 42, lám. 2, fig. 7.
 - 2008 Penaceras rursiradiatus (Humphrey); Barragán y Maurrasse, p. 152, fig. 3g.
 - 2013 *Gargasiceras*? *adkinsi* (Humphrey), Moreno-Bedmar et al., fig. 4C, 4D, 4E, 4F, 40, 41.
 - 2015 *Gargasiceras*? *adkinsi* (Humphrey), Ovando-Figueroa et al., figs. 3A, 4A-D, 4E, 4I, 4J-K, 4L-N, 5A-C, 5D-E.
- 2016 *Gargasiceras*? *adkinsi* (Humphrey), Moreno-Bedmar y Casados-Monroy, fig. 2, C1-2, D1-3.
- 2018 *Gargasiceras*? *adkinsi* (Humphrey), Moreno-Bedmar et al., figs. 6F, 6G, 7C, 7D, 7E, 7F.
- 2019 'Gargasiceras' adkinsi (Humphrey); Moreno-Bedmar et al., p. 10, fig. 10.

Holotipo: por designación original, el ejemplar que fue ilustrado por Humphrey (1949, p. 139, lám. 13, figs. 1, 4; UMMP 22681), procedente del Rincón de los Potreritos, Estado de Coahuila, Aptiano superior basal de la Formación La Peña. El holotipo se figura en la siguiente imagen (Fig. 22).



Figura 22: Holotipo de *Gargasiceras? adkinsi*, vistas laterales, vista ventral y vista adoral del ejemplar UMMP 22681. Escala gráfica 1cm.

Material: se recolectaron 106 especímenes fragmentarios, GR-22-5, GR-22-7, GR-22-8, GR-22-18, GR-22-19, GR-22-20, GR-22-21, GR-22-22, GR-22-23, GR-25-1, GR-25-2, GR-25-3, GR-25-5, GR-25-6, GR-25-7, GR-25-8, GR-25-9, GR-25-10, GR-25-11, GR-25-12, GR-25-13, GR-25-14, GR-25-15, GR-25-16, GR-25-17, GR-25-18, GR-25-19, GR-25-20, GR-25-21, GR-25-22, GR-25-23, GR-25-24, GR-25-25, GR-25-26, GR-25-27, GR-25-28, GR-25-29, GR-25-30, GR-25-31, GR-25-32, GR-25-33, GR-25-34, GR-25-35, GR-25-36, GR-25-37, GR-25-38, GR-25-39, GR-25-40, GR-25-41, GR-25-42, GR-25-43, GR-25-44, GR-25-45, GR-25-46, GR-25-47, GR-25-48, GR-25-49, GR-25-50, GR-25-51, GR-25-52, GR-25-53, GR-25-56, GR-25-65, GR-26-1, GR-26-2, GR-26-3, GR-26-4, GR-26-5, GR-26-6, GR-26-7, GR-26-8, GR-26-9, GR-26-21, GR-26-22, GR-26-3, GR-26-24, GR-26-25, GR-26-26, GR-26-27, GR-26-28, GR-26-29, GR-26-30, GR-27-1, GR-27-2, GR-26-25, GR-27-4, GR-27-5, GR-27-6, GR-27-7, GR-27-8, GR-27-9, GR-29-1, GR-29-3, GR-30-1, GR-30-2, GR-30-3, GR-30-4, GR-30-5, GR-30-6, GR-30-7, GR-30-9, conservados como moldes internos calcáreos.

Descripción: Concha semi-involuta con la sección de la vuelta ovalada, por lo que los laterales y la región ventral son redondeados. La ornamentación consiste en costillas primarias ligeramente flexuosas, que inicialmente son muy robustas, pero pierden dicha robustez conforme se acercan a la región ventral. Las costillas secundarias van de ligeramente flexuosas a rectas y nacen en la parte baja, media y alta de los laterales y son menos robustas

que las primarias, aunque su trazado es similar a la altura de la región ventrolateral. El patrón de intercalado de las costillas primarias y secundarias es irregular con una relación de 1:1 a 1:5, siendo los patrones de 1:3 y 1:2 los más frecuentes. Las costillas cruzan la región ventral de forma recta no siendo posible distinguir entre costillas primarias y secundarias debido a que son muy similares.

Discusión: los ejemplares estudiados en este trabajo pertenecen a la especie de Gargasiceras? adkinsi de Humphrey (1949); sin embargo, los ejemplares aquí descritos poseen una mayor cantidad de costillas secundarias en comparación a la descripción original, pero, en el trabajo de Casados Monroy (2017) se menciona que esta especie llega a presentar una alta variabilidad intraespecífica, por lo que estos ejemplares entrarían dentro de uno de los extremos de variación que puede llegar a tener esta especie. Tal y como se puede apreciar en el listado de sinonimia en varios trabajos previos la especie Gargasiceras? adkinsi fue mal designada debido a su similitud, en lo que a ornamentación se refiere, a las especies Acantohoplites? sandidgei y Rhytidoplites robertsi (e.g. Humphrey, 1949; Cantú-Chapa, C.M., 1976; Contreras y Montero, 1977; Barragan, 2000; Méndez-Franco, 2003). En el trabajo de Ovando-Figueroa et al. (2015) se enmendó esta asignación, enfatizando las diferencias que tenía con estas especies. Acantohoplites? sandidgei posee una ornamentación muy regular, contrario a Gargasiceras? adkinsi la cual presenta una alta variación en su relación de costillas primarias y secundarias. En el caso de la especie Rhytidoplites robertsi las diferencias se encuentran en un enrollamiento más involuto junto con una sección de la vuelta rectangular, siendo que Gargasiceras? adkinsi mantiene una sección de la vuelta ovalada y es más evoluto. A pesar de que la asignación específica está actualmente bien sustentada la atribución genérica presenta una problemática. Debido a ello se emplea un interrogante en su designación genérica pues no posee algunas de las características ornamentales del género, como lo es la depresión sifonal y la presencia de tubérculos ventrolaterales. Ovando-Figueroa et al. (2015) plantearon la posibilidad de que esta especie deba ser adscrita a un nuevo género.

Distribución geográfica: México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano inferior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 22, 25, 26, 27 y 30, biozona *Dufrenoyia justinae*, Aptiano inferior.

Superfamilia Douvilleicerataceae Parona y Bonarelli, 1897

Familia Douvilleiceratidae Parona y Bonarelli, 1897

Subfamilia Cheloniceratinae Spath, 1923

Género Cheloniceras Hyatt, 1903

Cheloniceras cf. mackesoni Casey, 1962

Lámina 14, figs. J1-3, text-fig. 23.

pars 1930 Parahoplites aff. campichei, Spath, p. 439.

- *1962 Cheloniceras (Cheloniceras) mackesoni Casey, p. 231, lám. 36, fig. 1, 2a, 2b, text-fig.78, 79a, ?fig. 80.
- ?1971 Cheloniceras aff. Mackesoni Casey; Kemper, lám. 25, fig. 4 (=Kemper, 1968, lám. 25, fig. 4).
- ?1976 Cheloniceras aff. Mackesoni Casey; Kemper, lám. 25, fig. 4 (=Kemper, 1968, lám. 25, fig. 4).
 - 1979 *Cheloniceras (Cheloniceras) mackesoni* Casey; Collignon en Collignon et al., p. 145, lám. 1, figs. 2A y 2B.
- ?1995 Cheloniceras aff. Mackesoni Casey; Kemper, lám. 7, fig. 2 (=Kemper, 1968, lám. 25, fig. 4).
- 2007 Cheloniceras mackesoni Casey; Garcia et al., lám. 2, fig. 4.
- 2007 Cheloniceras mackesoni Casey; Moreno, fig. 4E.

- 2008 *Cheloniceras mackesoni* Casey; Salas y Moreno, lám. 7, fig. H (= Garcia et al., 2007, lám. 2, fig. 4), lám. 8, fig. G (= Moreno, 2007, fig. 4E).
- 2008 *Cheloniceras mackesoni* Casey; Moreno et al., fig. 9, (= Garcia et al., 2007, lám. 2, fig. 4).
- 2008 Cheloniceras mackesoni Casey; Ropolo et al., p. 14, lám. 12, fig. 1, lám. 13, fig., 1.
- 2009 *Cheloniceras mackesoni* Casey; Ropolo et al., p. 133, lám., 12, fig. 1, lám. 13, fig., 1 (= Ropolo et al., 2008, lám. 12, fig. 1, lám. 13, fig., 1).
- 2013 Cheloniceras cf. mackesoni Casey; Clavel et al., fig. 9.
- 2016 Cheloniceras mackesoni Casey; Matamales-Andreu y Moreno-Bedmar, p. 110, fig.6, A1-2, fig. 7, A1-2.
- 2016 Cheloniceras cf. mackesoni Casey; Matamales-Andreu y Moreno-Bedmar, p. 112.

Holotipo: por designación original, el ejemplar que fue ilustrado por Casey (1962, p. 231, lám. 36, fig. 1, 2a, 2b, text-figs. 78, 79a, 80; GSM Zm2248), procedente de las capas Hythe en la cantera de Lyttle Chart, Kent, Inglaterra. El holotipo se muestra a continuación en la figura 23.



Figura 23: Holotipo de *Cheloniceras mackesoni*, vista lateral del ejemplar GSM Zm2248. Imagen modificada de Casey (1962), escala gráfica 1cm.

Material: un ejemplar fragmentario, GR-22-1, conservado como un molde interno calcáreo.

Descripción: Concha evoluta con la sección de la vuelta ligeramente cuadrática, más ancha que alta. La región ventral y los flancos son ligeramente aplanados. La ornamentación consiste en costillas primarias rectas y robustas, ligeramente prosiradiadas. Las costillas secundarias son de apariencia similar a las costillas primarias, siendo ligeramente menos robustas que las primarias, naciendo en el tercio inferior y medio de los flancos. El patrón de intercalación de las costillas primarias y secundarias es irregular con relación 1:1 a 1:2. También, algunas de las costillas primarias tienen la presencia de tubérculos poco desarrollados en la región umbilical. Las costillas cruzan de forma recta la región ventral y no se puede distinguir entre costillas primarias y secundarias al tener una apariencia similar, sin embargo, se pueden distinguir las costillas primarias ya que están son más altas y ligeramente más robustas en los flancos que las secundarias.

Discusión: este ejemplar es similar a la especie de *Cheloniceras mackesoni* que fue descrita por Casey (1962), por su alta densidad de costulación y la presencia de tubérculos en su región umbilical. Sin embargo, la especie *C. mackesoni* tiene una sección de la vuelta

redondeada más alta que ancha y la sección de la vuelta del ejemplar recolectado en Graceros es más cuadrática y recuerda más a la variedad *C. mackesoni norfolkense* de Casey (1962), el cual tiene una sección de la vuelta ligeramente más poligonal. Más ejemplares similares serían necesarios para poder realizar una identificación de este chelonicerátido con mayor precisión.

Distribución Geográfica: México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano inferior terminal.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estrato 22, biozona *Dufrenoyia justinae*, Aptiano inferior.

Cheloniceras spp.

Lámina 14, figs. K, M.

Material: 12 ejemplares fragmentarios, GR-2-1, GR-2-7, GR-2-13, GR-3-14, GR-7-23, GR-13-13, GR-20-66, GR-22-10, GR-22-11, GR-22-13, GR-22-14, GR-22-15, GR-22-16, GR-25-23, GR-25-63, GR-25-64, conservados como moldes internos calizos.

Descripción: Concha semi-evoluta con una sección de la vuelta redondeada, ligeramente más ancha que alta. La región ventral y los laterales son ligeramente redondeados. La ornamentación consiste en costillas rectas y generalmente robustas, las costillas secundarias, cuando se presentan, son de apariencia similar a las costillas primarias y nacen desde la mitad del flanco. En algunos ejemplares hay una fila de tubérculos bien desarrollados a la mitad del flanco, de los cuales se bifurcan las costillas secundarias; en otros ejemplares hay tubérculos poco desarrollados en la región ventral sobre las costillas primarias. El patrón de intercalación de las costillas primarias y secundarias es irregular generalmente con una relación 1:1 y más puntualmente con una relación 1:2. Las costillas cruzan la región ventral de forma recta y no se puede distinguir las costillas primarias de las secundarias, exceptuando aquellos casos donde los ejemplares poseen tubérculos incipientes en sus costillas primarias.

Discusión: en la sección de Graceros se recolectaron varios ejemplares que se asemejan al género de *Cheloniceras*. Sin embargo, aunque tienen las características del género, por su condición fragmentaria no se pueden asignar a una especie específica. A pesar de esto, algunos de los ejemplares se pueden diferenciar por la presencia de tubérculos, ya sea a la mitad del flanco o en la región ventral. Siendo los ejemplares con tubérculos ventrales formas transicionales entre el género *Cheloniceras* y *Epicheloniceras*. Por lo que es posible que estos ejemplares sean especies distintas, pero su mal estado de conservación impide una identificación más precisa.

Distribución geográfica: México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano inferior terminal.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 2, 3, 7, 13, 20, 22 y 25, biozona *Dufrenoyia justinae*, Aptiano inferior.

Género Epicheloniceras Casey, 1954

Epicheloniceras gr. nazasense (Burckhardt, 1925)

Lámina 14, figs. L1-3., text-fig. 24.

* 1925 Douvilleiceras nazasense; Burckhardt, p. 30, lám. 5, figs. 12-14.

? 2004 Epicheloniceras? aff. nazasense; Sharikadze et al., p. 356, lám. 40, figs. 2a-2c.

2018 Epicheloniceras gr. nazasense; Moreno-Bedmar et al., p. 105, figs. 5-C, 6-B.

2019 Epicheloniceras nazarense; Moreno-Bedmar et al., p. 9, fig. 8.

Holotipo: por monotipia, el ejemplar figurado por Burckhardt (1925, p. 30, lám. 5, fig. 12-14; IGM-1896). El holotipo se figura en la siguiente imagen (Fig. 24).


Figura 24: Holotipo de *Epicheloniceras nazasense* vistas laterales y vistas ventrales del ejemplar IGM 1887. Escala gráfica 1 cm.

Material: se colectó un total de 7 ejemplares, GR-40-64, GR-41-20, GR-41-23, GR-41-28, GR-47-11, GR-47-15, conservados como moldes internos calizos.

Descripción: forma general de la concha evoluta con sección de la vuelta elíptica ligeramente más ancha que alta siendo los flancos y la región ventral convexos. La ornamentación consiste en costillas primarias y secundarias. Las costillas primarias son robustas, rectilíneas y nacen en la región umbilical, las costillas secundarias son igualmente rectilíneas, pero se distinguen al ser menos robustas que las primarias y surgen en el tercio inferior de los flancos. las costillas primarias y secundarias están intercaladas con un patrón irregular con relaciones de 1:1 a 1:4. Las formas con mayor densidad de costulación son las de menores dimensiones mientras que a tamaños similares al holotipo la densidad de costulación se mantiene relativamente baja. Las costillas primarias y secundarias y secundarias cruzan la región ventral de forma recta y se puede distinguir entre primarias y secundarias ya que las costillas primarias presentan dos filas de tubérculos ventrales bien desarrollados.

Discusión: Los ejemplares de *Epicheloniceras* gr. *nazasense* poseen las características típicas del género *Epicheloniceras*. Costillas primarias y secundarias que se ven ligeramente atenuadas en la región ventral y el desarrollo de tubérculos ventrales bastante notorios sobre las costillas primarias, lo cual la diferencia del género *Cheloniceras*. Esta especie mexicana tiene como característica una sección de la vuelta ligeramente más ancha que alta, por lo que se trata de una sección de vuelta relativamente estrecha, comparada con *Epicheloniceras*

tschernyschewi, la especie tipo del género, y en general con la mayoría de las especies de este género que poseen secciones de vuelta claramente más anchas.

Distribución geográfica: México y Colombia?

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano superior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 40, 41 y 47, biozona *Caseyella aguilerae*, Aptiano superior.

Epicheloniceras gr. subbuxtorfi/paucinodum (Burckhardt, 1925)

Lámina 14, figs. N1-2; Lámina 15, figs. A1-2, text-figs. 25, 26.

*1925 Douvilleiceras sub-buxtorfi Burckhardt, p. 35, lám. 5, figs. 15, 16, 17.
*1925 Douvilleiceras paucinodum Burckhardt, p. 34, lám. 5, figs. 9, 10, 11.

- 1962 Cheloniceras (Epicheloniceras) debile var. paucinodum; Casey, p. 247, text.-fig. 86c, lám. 38, figs. 1a-b.
- 2018 Epicheloniceras gr. subbuxtorfi/paucinodum Burckhardt; Moreno-Bedmar et al., p. 105, figs. 5-D, 6-A.

Holotipo *Epicheloniceras subbuxtorfi*: por monotipia, el ejemplar figurado por Burckhardt (1925, p. 35, lám. 5, fig. 15-17; IGM-1891). El holotipo se figura en la siguiente imagen (Fig. 25).



Figura 25: Holotipo de *Epicheloniceras subbuxtorfi* vistas laterales y vistas ventrales del ejemplar IGM 1891. Escala gráfica 1 cm.

Holotipo *Epicheloniceras paucinodum*: por monotipia, el ejemplar figurado por Burckhardt (1925, p. 35, lám. 5, figs. 9-11). El ejemplar actualmente está perdido. El holotipo se figura en la siguiente imagen a partir de las fotografías publicadas por Burckhardt (Fig. 26).



Figura 26: Holotipo de *Epicheloniceras paucinodum* vistas lateral, adoral y ventral del ejemplar. Imagen tomada del trabajo de Burckhardt (1925). Imagen modificada de Burckhardt (1925), escala gráfica 1cm.

Material: se recolectaron 15 ejemplares, GR-37-26, GR-37-28, GR-37-29, GR-37-30, GR-37-31, GR-37-32, GR-37-34, GR-37-35, GR-37-36, GR-37-37, GR-37-38, GR-37-40, GR-37-41, GR-37-42, GR-37-43, conservados como moldes internos de roca caliza. Descripción: la concha es de tipo evoluta con sección de la vuelta redondeada, por lo que la región ventral y lateral son redondeadas. La ornamentación consiste en costillas primarias rectas y robustas. Hay presencia de costillas secundarias con apariencia similar a las primarias y nacen a partir del tercio inferior de los flancos, pero estas aparecen de forma muy infrecuente. El patrón de costulación es irregular ya que hay ejemplares con solo costillas primarias y cuando hay costillas secundarias están en relación 1:1. Algunos ejemplares tienen tubérculos poco desarrollados en sus costillas primarias en la parte media del flanco. Los interespacios entre las costillas son más anchos que las costillas, por lo que los especímenes tienen una densidad de costulación baja. Las costillas cruzan la región ventral de forma recta y no se puede distinguir entre primarias y secundarias.

Discusión: A diferencia de la mayoría de las especies del género *Epicheloniceras*, la especie *E. subbuxtorfi/paucinodum* tiene la sección de la vuelta redondeada incluso en estadios ontogenéticos juveniles. Además, la presencia de tubérculos solo se ve en diámetros pequeños y los pierden poco después, teniendo en algunos casos tubérculos muy pequeños a diámetros mayores. También hay que destacar el espaciado de sus costillas, que suele ser más ancho que sus costillas, por lo que suelen mantener una densidad de costulación baja que le confiere un aspecto muy característico.

Distribución geográfica: México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano superior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estrato 37, biozona *Caseyella aguilerae*, Aptiano superior.

Epicheloniceras tschernyschewi (Sinzow, 1906)

Lámina 15, figs. B1-3, C1-3; text-fig. 27.

- * 1906 Douvilleiceras tschernyschewi Sinzow, p. 182, lám. 2, figs. 11a-c, 12a-b, lám. 3, figs.
 2-4, 5a-b, 6a-d, 7a-b.
- ? 1915 Douvilleiceras Tschernyschewi Sinzow; Nikchitch, p. 25, lám. 2, figs. 2-4, 5a-c, 6a-c, 7a-c, 8a-c, 9a-c; lám. 3, fig. 1a-c; ?lám. 4; ?lám 5; text-figs. 2-5.
- 1949 Cheloniceras tschernyschewi (Sinzow); Luppov et al., p. 235, lám. 70, fig. 3a-b (=Sinzow, 1906, lám. 3, fig. 7a-b), text-fig. 65 (=Nikchitch, 1915, text-fig. 4).
- 1958 Epicheloniceras tschernyschewi Sinzow; Luppov y Drushchits, p. 117, lám. 56, figs.
 4a, 46 (=Sinzow, 1906, lám. 11, fig. 11a-c), fig. 5 (=Sinzow, 1906, lám. 3, fig. 2); text-fig. 926 (=Nikchitch, 1915, text-fig. 5).
- ? 1961 Cheloniceras tschernyschewi Sinzow; Eristavi, p. 64, lám. 3, figs. 9, 10.
- 1962 Cheloniceras (Epicheloniceras) tschernyschewi (Sinzow); Casey, p. 236, lám. 38, fig. 6a-b; lám. 39, fig. 6a-b, 7a-b; text-fig. 82a-d (=Sinzow, 1906, lám. 2, fig. 11a-c, lám. 3, fig. 2); text-fig. 82e, 82f (=Nikchitch, 1915, text-fig. 2, 5).
- 1964 Cheloniceras tschernyschewi (Sinzow); Kemper, p. 49, lám. 11, fig. 5; lám. 15, fig. 3 (=Kemper, 1963, lám. 2, fig. 5; lám. 5, fig. 1).
- 1980 Cheloniceras (Epicheloniceras) tschernyschewi Sinzow; Casey, p. 636, lám. 110, fig. 5a-b.
- 1983 Cheloniceras (Epicheloniceras) tschernyschewi (Sinzow); Stoykova, p. 85, lám. 4, figs.2, 3.
- 1989 Cheloniceras tschernyschewi (Sinzow); Föllmi, p. 134, lám. 6, fig. 16a-b.
- 1995 Cheloniceras (Epicheloniceras) tschernyschewi (Sinzow); Kemper, lám. 5, fig. 1 (=Kemper, 1963, lám. 5, fig. 1).
- ? 1999 Epicheloniceras gr. tschernyschewi (Sinzow); Cecca et al., p. 383, lám. 2, fig. 1; lám.
 3, fig. 1; text-figs. 4, 5.
- 2001 Cheloniceras (Epicheloniceras) tschernyschewi (Sinzow); Aly y Abdel-Gawad, p. 38, lám. 2, figs. 10a-b, 11, text-fig. 7.

- 2004 Epicheloniceras tschernyschewi Sinzow; Sharikadze et al., p. 339, lám. 32, fig. 2a-b; lám. 41, fig. 1; lám. 42, fig. 1; lám. 43, fig. 1; lám. 44, fig. 1.
- 2005 Epicheloniceras tschernyschewi (Sinzow); Dutour, p. 170, lám. 25, figs. 9a-b, 10a-c, 11a-d.
- 2008 Epicheloniceras tschernyschewi (Sinzow); Ropolo et al., p. 25, lám. 16, figs. 6-10; lám. 18, fig. 3; lám. 20, fig. 1a-c; lám. 21, figs. 5, 6.
- 2009 Epicheloniceras tschernyschewi Sinzow; Ropolo et al., p. 146, lám. 16, figs. 6-10; lám.
 18, fig. 3; lám. 20, fig. 1a-c; lám. 21, fig. 5-6 (=Ropolo et al., 2008, lám. 16, figs. 6-10; lám. 18, fig. 3; lám. 20, fig. 1a-c; lám. 21, figs. 5, 6).
- 2017 Epicheloniceras tschernyschewi (Sinzow); Casados Monroy, p. 83, lám. 7, fig. G.
- 2018 Epicheloniceras tschernyschewi (Sinzow); Ovando-Figueroa et al., p. 114, fig. 4, I1-
 - 3.

Lectotipo: designado por Casey (1954, p. 113), el espécimen figurado por Sinzow (1906, lám. 2, fig. 11a-c); procedente de Mangyshlak, Kazahastan, Aptiano superior de Kysil-Kaspak. Kemper (1964) opinó que el ejemplar seleccionado por Casey (1954) era en realidad un paratipo, sin embargo, autores más recientes (e.g. Sharikadze et al., 2004), opinan que la designación de Casey (1954) es adecuada. El lectotipo es ilustrado en la siguiente figura (Fig. 27).



Figura 27: Vista lateral, ventral y adoral del lectotipo de *Cheloniceras tschernyschewi*, ejemplar seleccionado por Casey (1954). Imagen modificada de Casey (1962), escala gráfica 1cm.

Material: se recolectaron tres ejemplares fragmentarios, GR-41-24, GR-47-14 y GR-47-17, conservados como moldes internos calizos.

Descripción: Concha evoluta con una sección de la vuelta rectangular más ancha que alta, los flancos y la región ventral son aplanados. La ornamentación consiste en costillas primarias rectas y robustas, las costillas secundarias son rectilíneas y más gráciles que las primarias y con una intercalación irregular con relaciones 1:2 a 1:3. En las costillas primarias hay tres pares de filas de tubérculos, una en la región umbilical, una en medio del flanco y una ventral; los tubérculos laterales son los más desarrollados, recordando a espinas. Las costillas secundarias no poseen tubérculos. Las costillas primarias y secundarias cruzan la región ventral de forma recta, se puede diferenciar entre primarias y secundarias ya que las costillas secundarias son más delgadas que las primarias y no poseen los tubérculos ventrales que si están presentes en las costillas primarias.

Discusión: Los ejemplares mexicanos aquí estudiados tienen una gran semejanza con los ejemplares de Ropolo et al. (2008) los cuales poseen una ornamentación más grácil, en comparación con el ejemplar elegido por Casey (1954). Ropolo et al. (2008) menciona que esta especie tiene una alta variabilidad intraespecífica, por lo que la ornamentación más grácil de los dos ejemplares recolectados entraría dentro de la variabilidad de la especie, por lo que estos ejemplares pueden ser asignados a la especie *E. tschernyschewi* sin dudas.

Distribución geográfica: Alemania, Egipto, Francia, Mozambique, México, Madagascar, Reino Unido, Rusia.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano superior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 41 y 47, biozona *Caseyella aguilerae*, Aptiano superior.

Epicheloniceras sp. 1

Lámina 15, figs. D1-3

Material: se recolectaron tres ejemplares fragmentarios, GR-47-38, GR-47-39 y GR-47-41, conservados como moldes internos calizos.

Descripción: de concha evoluta con la sección de la vuelta redondeada, por lo que su región ventral y sus laterales son redondeados. La ornamentación consiste en costillas primarias robustas de trazado rectilíneo y costillas de apariencia similar, aunque estas nacen desde el tercio inferior del flanco. El patrón de costulación es irregular con relación 1:1 a 1:2, las costillas primarias tienen dos filas de tubérculos, una en medio del flanco y la otra en la región ventral. Las costillas cruzan la región ventral con una ligera flexión hacia la apertura de la concha y es fácil distinguir entre costillas primarias y secundarias ya que las primarias presentan tubérculos.

Discusión: Debido a la condición fragmentaria de los ejemplares y que sus características difieren de las especies del género *Epicheloniceras* anteriormente descritas estos ejemplares se dejan a nivel genérico.

Distribución geográfica: México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano superior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estrato 47, biozona *Caseyella aguilerae*, Aptiano superior.

Epicheloniceras spp.

Material: se recolectaron 12 ejemplares en una condición muy fragmentaria, GR-28-1, GR-28-2, GR-40-58, GR-40-59, GR-41-19, GR-41-21, GR-41-27, GR-47-16, GR-47-36, GR-47-37, GR-47-40, GR-47-42, GR-48-1, conservados como un moldes internos calizos.

Descripción: sección de la vuelta deprimida, la región ventral es de aplanada a ligeramente redondeada. Costillas primarias rectas y robustas, las costillas secundarias tienen una apariencia similar a las primarias, pero son menos robustas. Hay dos pares de filas de

tubérculos visibles, una en la parte media del flanco y otra en la región ventral. Las costillas cruzan la región ventral de forma recta y es fácil distinguir entre costillas primarias y secundarias ya que las primarias son más robustas y poseen dos filas de tubérculos y las secundarias son más estrechas y sin tubérculos.

Discusión: a pesar de que se pueden apreciar varios elementos de la ornamentación no es posible identificarlos a nivel específico debido a su estado de conservación tan fragmentario. Este mal estado no permite apreciar elementos necesarios para su identificación a nivel específico como son: tipo de enrollamiento de la concha, tipo de sección de la vuelta y en la mayoría de los especímenes no hay una ornamentación suficientemente completa. Por esto solo se asigna estos especímenes al género *Epicheloniceras*.

Distribución geográfica: México.

Distribución cronoestratigráfica: Aptiano inferior y Aptiano superior.

Distribución en la columna de la Sección Graceros: estratos 28, 40, 41 y 47, biozona *Dufrenoyia justinae – Caseyella aguilerae*, Aptiano inferior Aptiano – superior.

Bioestratigrafía

El análisis bioestratigráfico de la sección de Graceros se elaboró después de la identificación taxonómica de los 723 ejemplares recolectados en la localidad estudiada. Un detalle para mencionar es que en este trabajo se han incluido la abundancia de los ejemplares en la columna estratigráfica por lo que se mejora la caracterización de las biozonas trabajadas. El control estratigráfico de los ejemplares permitió elaborar la columna estratigráfica (Fig. 28, anexo 1) e identificar las siguientes unidades bioestratigráficas:

Biozona Dufrenoyia justinae

Biozona de intervalo cuyo límite inferior se caracteriza por la primera aparición de su especie homónima. Esta biozona finaliza con la primera aparición de la especie *Caseyella aguilerae*,

siendo esta última la que marca el inicio del Aptiano superior. La Biozona *Dufrenoyia justinae* fue propuesta y caracterizada por Scott (1940) y es la biozona que marca la base de la Formación La Peña (Young, 1974; Cantú-Chapa, C.M., 1976; Barragán, 2001; Barragán y Marrausse, 2008; Moreno-Bedmar y Casados-Monroy, 2016; Moreno-Bedmar et al., 2012a, 2013, 2015, 2018). Esta biozona está claramente dominada por los deshayesítidos junto a la especie que le da el nombre, *D. justinae*, se recolectaron también *Dufrenoyia scotti*, *Dufrenoyia* sp. y *Burckhardtites nazasensis*, también se encontró al desmocerátido *Pseudohaploceras* cf. *liptoviense*, a los douvilleicerátidos *Epicheloniceras* spp., *Cheloniceras* cf. *mackesoni norfolkense* y *Cheloniceras* spp. a los parahoplítidos *Colombiceras spathi* y *Gargasiceras*? *adkinsi* y por lo que hace referencia a los heteromorfos únicamente están representados por *Tonohamites* sp. y *Hamiticeras*? sp. La Biozona *Dufrenoyia justinae* se corresponde a la parte terminal del Aptiano inferior.

En la sección de Graceros la especie *D. justinae* tiene su primera aparición en el nivel 3 estando presente en un total de 8 niveles (3, 5, 7, 8, 9, 12, 13 y 14), con no más de 5 ejemplares en la mayoría de estos niveles, siendo el nivel 7 su acme con 16 ejemplares (Fig. 28, anexo 1). La abundancia de esta especie a lo largo de la columna se podría considerar baja, teniendo dos posibles razones, una natural donde la especie fuese poco abundante en esta región o una artificial, la cual es más probable, causada por el gran número de ejemplares de *Dufrenoyia* sp.1 que no se pueden identificar debido a su pequeño diámetro o su mala conservación. Sin embargo, aun con esta situación se puede observar un acme de *D. justinae*, el cual está por encima de la primera aparición, por lo que el límite inferior de su biozona se puede considerar débil. Pese a esto, la biozona *D. justinae* en esta sección se puede mantener debido a que el contacto de las formaciones La Peña y Cupido es muy evidente y la aparición de esta especie está en sus primeros niveles.

Biozona Caseyella aguilerae

Biozona de intervalo cuyo límite inferior se caracteriza por la primera aparición de su especie homónima. El techo o límite de esta biozona no se ha podido definir en esta sección. Descrita inicialmente por Moreno-Bedmar et al. (2013) y caracterizada también por Casados Monroy (2017) quien menciona que esta biozona es equivalente a *Caseyella reesidei* de Cantú-Chapa, C.M. (1976), pero que es sinonimizada a *C. aguilerae* por prioridad taxonómica con la especie de Burckhardt (1925). En la sección de Graceros la biozona de *Caseyella aguilerae* está dominada por su especie homónima pero también contiene los ancylocerátidos *Huastecoceras trispinosoides* y *Pseudoaustraliceras*? sp., los douvilleicerátidos *Epicheloniceras nazasense, Epicheloniceras tschernyschewi, Epicheloniceras subuxtorffi/paucinodum* y *Epicheloniceras* sp. 1, así como el parahoplítido *Colombiceras* sp. La Biozona *Caseyella aguilerae* pertenece al Aptiano superior basal.

El inicio de esta biozona suele marcar el comienzo del Aptiano superior después de la transición entre especies de deshayesítidos a desmocerátidos (Moreno-Bedmar et al., 2013, 2015 y 2018). En esta sección la primera aparición de la especie se halla en el nivel 37 con un ejemplar, le siguen los niveles 40 con 5 ejemplares, el nivel 41 con 2 ejemplares y el nivel 47 con 8 especímenes, siendo este último nivel su acme (Fig. 28). Debido a que su acme está en su última aparición registrada y el límite inferior de la biozona lo sostiene un único ejemplar, la definición de dicha biozona es aparentemente débil. Sin embargo, este comportamiento no debería de generar un problema, ya que la biozona se puede considerar sólida y con pocos cambios en su límite inferior si se compara con datos ya publicados (Moreno-Bedmar et al., 2015, 2018; Casados Monroy, 2017). El hecho es que la última aparición coincida con el acme plantea la posibilidad de la biozona este incompleta y que por lo tanto se extienda a niveles superiores. Sería un comportamiento irregular, en los ammonites, que la última aparición coincidiera con el acme.

Subiozona Burckhardtites nazasensis

Subiozona de rango total caracterizada por la primera y última aparición de la especie *B. nazasensis* (niveles 20 y 21 de esta sección). Esta subiozona comprendida en la biozona de *Dufrenoyia justinae*, más precisamente, en su parte media. La especie *B. nazasensis* es uno de los últimos deshayesítidos y en la sección estudiada deja un intervalo estratigráfico con poca o nula presencia de esta familia. Posterior a esta extinción aparece la especie *Caseyella aguilerae*, siendo este proceso característico de la transición del Aptiano inferior al Aptiano superior de México.

En trabajos anteriores (Moreno-Bedmar y Casados-Monroy, 2016, Casados Monroy, 2017, Moreno-Bedmar et al., 2018) la subiozona caracterizada por la especie *B. nazasensis* está incluida en conjunto con la especie *Dufrenoyia scotti*, ya que suelen tener alcances bioestratigráficos iguales o muy similares. Sin embargo, en este trabajo este no es el caso, ya que hay mucha diferencia de los rangos bioestratigráficos entre estas dos especies: *D. scotti* tiene presencia desde el nivel 3 al 21 y *B. nazasensis* solo está en los niveles 20 y 21. Tampoco coinciden en su zona acme, teniendo el acme de *D. scotti* en el nivel 16 con 31 ejemplares y la de *B. nazasensis* en el nivel 20 con 77 especímenes (Fig. 28, anexo 1). Por estas razones se podría considerar separar esta subiozona concurrente en dos distintas, especialmente con la de *B. nazasensis*, ya que su primera aparición coincide con su acme, sin embargo, el rango que tiene *D. scotti* no lo vuelve tan conveniente, ya que su alcance es muy grande. Por lo que en esta tesis se eligió solamente mantener la subiozona de *B. nazasensis*.

Subiozona Gargasiceras? adkinsi

Subiozona de rango total cuyo límite inferior se caracteriza por la primera aparición de su especie homónima. Esta biozona finaliza con la última aparición de la especie, abarcando los niveles 22 al 30 de esta sección, su acme se encuentra poco después de la mitad de su rango estratigráfico, en el nivel 25 con 55 ejemplares (Fig. 28, anexo 1). La subiozona de *G.? adkinsi* fue inicialmente descrita como una biozona de intervalo por Moreno-Bedmar et al. (2013) con la característica de que la especie *G.? adkinsi* cruza el límite del Aptiano inferior-Aptiano superior. Esta biozona de intervalo fue posteriormente enmendada por Moreno-Bedmar et al. (2018) quien la redefinió como una subiozona de rango total comprendida exclusivamente dentro de la biozona de *Caseyella aguilerae* en el Aptiano superior basal. Sin embargo, en la sección de Graceros el rango de aparición del taxón está limitado al Aptiano inferior. Por lo que este taxón tiene un rango bioestratigráfico irregular dentro de la Formación La Peña, reduciendo esto claramente su valor bioestratigráfico.

Como se mencionó en el apartado de taxonomía, la especie *G*.? *adkinsi* tuvo varios problemas en su identificación, los cuales fueron corregidos en su mayoría por Ovando-Figueroa et al. (2015), sin embargo, aun presenta problemas en su designación genérica. Como se comentaba anteriormente esta unidad bioestratigráfica posee una cierta irregularidad en su

alcance. Con un análisis más profundo de la ubicación de los acmés de *G*.? *adkinsi* en las diferentes secciones estratigráficas de la Formación la Peña donde este taxón ha sido reportado permitiría entender mejor el cómo se comporta esta especie. Siendo posible que con este análisis se le podría proporcionar una mayor estabilidad a esta subiozona.

Subiozona Huastecoceras trispinosoides

Subiozona de rango total cuyo límite inferior se caracteriza por la primera aparición de su especie homónima *Huastecoceras trispinosoides*. Esta biozona finaliza con la última aparición de esta, estando presente en los niveles 40 (9 especímenes), 41 (5 especímenes) y 47 (10 especímenes). Su rango está restringido a la base del Aptiano superior en la sección aquí estudiada. Esta subiozona posee un rango bioestratigráfico irregular pues varía entre las diferentes localidades estudiadas de la Formación La Peña aunque usualmente está restringida al Aptiano superior (Moreno-Bedmar et al., 2013; Moreno-Bedmar et al., 2015; Moreno-Bedmar et al., 2016; Zunun Domínguez, 2016; Casados Monroy, 2017; Moreno-Bedmar et al., 2018; Ovando-Figueroa et al., 2018). Esta irregularidad en su distribución dificulta el definir de forma clara el rango que tiene esta especie en México, lo cual reduce su valor bioestratigráfico.



Figura 28: Sección estratigráfica de Graceros, que muestra el registro de los ammonites y su interpretación bioestratigráfica de su registro de ammonites. Además, se indica la abundancia de ejemplares en cada aparición con círculos de diferente tamaño.

Comparación con trabajos previos

El esquema biozonal elaborado para la sección de Graceros inicia con la biozona de Dufrenovia justinae, la cual es ampliamente reconocida y utilizada para señalar el comienzo de la Formación La Peña (e.g. Barragan, 2001, Barragán and Maurrasse, 2008, Moreno-Bedmar et al., 2013, 2018, Casados Monroy, 2017). Posteriormente, se encuentra la biozona de Caseyella aguilerae que, de acuerdo con los trabajos de Moreno-Bedmar et al. (2013 y 2018), señala el inicio del Aptiano superior. La extinción de los deshayesítidos (en esta sección representados por D. justinae, D. scotti y B. nazasensis) y la primera aparición de C. aguilerae es usada como el marcador de la transición Aptiano inferior-Aptiano superior para México (Moreno-Bedmar et al., 2013 y 2018). Dicho evento se presenta de forma clara en la sección de Graceros, por lo que su interpretación es perfectamente coherente con los trabajos previos anteriormente mencionados (Fig. 29). Una de las diferencias más notables con los esquemas biozonales previos es el alcance estratigráfico de la especie G.? adkinsi, ya que en la sección de Graceros este taxón está limitado al Aptiano inferior terminal, contrario a los esquemas de Moreno-Bedmar et al. (2013 y 2018), donde este taxón cruza el límite Aptiano inferior-Aptiano superior o se presenta únicamente en el Aptiano superior basal. Como se mencionó anteriormente, esta subiozona es irregular en su alcance bioestratigráfico dentro de la Formación La Peña y no está del todo claro cuál es su verdadero alcance, ya sea dentro del Aptiano inferior o del superior o si se encuentra en ambos, por lo que vale la pena investigar donde se presenta su acme para entender mejor el comportamiento de esta especie dentro de la Formación La Peña, de esta forma se podrá delimitar con más precisión el valor y estabilidad de su subiozona homónima. El esquema biozonal aquí expuesto difiere de forma clara con el de Reboulet et al. (2018) para el Tetis de Europa debido a la elección de un desmocerátido en lugar de un chelonicerátido para caracterizar el inició del Aptiano superior en México, sumando también la presencia de endemismos americanos (p. ej. D. justinae, D. scotti, G.? adkinsi, B. nazasensis, H. trispinosoides) que les confieren nombres diferentes a las unidades bioestratigráficas Mexicanas. La sección aquí estudiada presenta grandes similitudes y congruencia a los trabajos de Moreno-Bedmar et al. (2013 y 2018) por lo que los datos de la sección de Graceros pueden sumarse a la construcción de un esquema biozonal para la Provincia del Atlántico central.

	Europa		Formación La Peña					
	Reboulet <i>et al</i> ., 2018		Moreno-Bedmar <i>et al</i> ., 2013		Moreno-Bedmar <i>et al</i> ., 2018		Este trabajo	
Aptiano superior	Biozonas	Subbiozonas	Biozonas	Biohorizonte	Biozonas	Subbiozonas	Biozonas	Subbiozonas
	Epicheloniceras martini	E. buxtorfi E. gracile	Caseyella aguilerae G.? adkinsi⁻ D. justinae	Huastecoceras	Casevella		? Casevella	
		E. debile		trispinosoides	aguilerae	G.? adkinsi	aguilerae	H. trispinosoides
Aptiano inferior	Dufrenoyia furcata	D. dufrenoyi			D. justinae	D. scotti/ B. nazasensis	D. justinae	G.? adkinsi B. nazasensis
		D. furcata						

Figura 29: Comparativa del esquema biozonal de Tethys de Europa y esquemas previos de la Formación La Peña contra el esquema biozonal de la sección de Graceros.

Análisis paleobiogeográfico

La sección de Graceros posee una asociación faunística de ammonites del Aptiano plenamente característica de la Formación La Peña. El registro fósil de ammonites de esta formación ha sido ampliamente reportado para los estados de Durango, Coahuila, Zacatecas, Nuevo León y Chihuahua (e.g. Imlay, 1936; Humphrey, 1949; Charleston, 1966; Cantú Chapa, C.M., 1976; Contreras y Montero, 1977; Barragan, 2000, 2001; Méndez Franco, 2003; Avila Licona, 2005; Barragán y Marrausse, 2008; Moreno-Bedmar et al., 2013; Ovando-Figueroa et al., 2015, 2018; Matamales-Andreu y Quiroz-Barragán, 2017; Barragán et al., 2016; Zunun Domínguez, 2016; Casados Monroy, 2017; Moreno-Bedmar et al., 2018, 2019). Estos estudios han dado a conocer la asociación típica de ammonites que caracteriza a la Formación La Peña, la cual está representada por las siguientes superfamilias de ammonoideos: Desmoceratidae (Pseudohaploceras, Caseyella), Ancyloceratidae Toxoceratoides, (Huastecoceras, Tonohamites, Hamiticeras, Pseudoaustraliceras, Tropaeum, *Macroscaphites*), Douvilleiceratidae (Cheloniceras, *Epicheloniceras*), Deshayesitidae (Dufrenoyia, Burckhardtites, Colombiceras, Gargasiceras, Kazanskyella). De entre todos estos taxa de ammonites las especies Caseyella aguilerae, Huastecoceras trispinosoides, Dufrenoyia justinae, Dufrenoyia scotti, Burckhardtites nazasensis y Gargasiceras? adkinsi son las formas más características de la Formación La Peña. También se tiene la presencia de los géneros Pseudohaploceras, Tonohamites, Hamiticeras, Cheloniceras, Epicheloniceras y Colombiceras, los cuales también suelen ser reportados en los estudios de la Formación La Peña. En el caso del género *Pseudoaustraliceras* se podría considerar como un taxón poco común en México, ya que hasta ahora solo hay un reporte para la Formación La Peña en el trabajo de Zunun Domínguez (2016).

1.- Géneros de la sección de Graceros

Entre los géneros anteriormente mencionados en la sección estudiada se han reconocido todos ellos excepto *Kazanskyella*, *Macroscaphites*, *Tropaeum* y *Toxoceratoides*. Los géneros reportados para este trabajo se pueden dividir en las siguientes categorías de acuerdo con su distribución geográfica:

A.- Géneros cosmopolitas:

Integrados por los siguientes géneros: *Dufrenoyia*, *Cheloniceras*, *Epicheloniceras*, *Tonohamites*, *Pseudohaploceras*, *Pseudoaustraliceras*, *Gargasiceras* y *Hamiticeras* los cuales han sido reportados en América, Europa, África, Rusia, Medio Oriente y parte de Asia (Wright et al., 1996 y las referencias ahí mencionadas).

B.- Géneros mal conocidos:

El género *Caseyella*, fue reportado para México, España, Francia (Dutour, 2005; Moreno-Bedmar et al., 2013; García et al., 2014). Esta limitada distribución se debe a que este género no está del todo bien caracterizado, ya que hay autores que consideran el género *Caseyella* como sinónimo del género *Pseudohaploceras* debido a sus similitudes ornamentales (e.g. Wright et al., 1996; Barragán y Marrausse, 2008; Klein y Vaŝiĉek, 2011). De igual forma, hay autores que mantienen el uso del nombre de *Caseyella* como género válido (e.g. Moreno-Bedmar et al., 2012b, 2013, 2015, 2018; García et al., 2013, 2014; Martín-Martín et al., 2013; Matamales Andreu, 2015, Zunun Domínguez, 2016, Casados Monroy, 2017). Sin embargo, varios de estos autores no manejan argumentos convincentes que sostengan esta afirmación, siendo el trabajo de Matamales Andreu (2015) quien más ahonda en esta problemática concluyendo que este género es válido. Por lo tanto es necesario establecer la distribución real del género *Caseyella* para posteriormente poder analizar su distribución paleogeográfica real.

C.- Géneros endémicos de la Provincia Faunística del Atlántico Central:

Aquí estarían los géneros reportados únicamente para el norte de México y el sur de Estados Unidos (Scott, 1940; Stoyanow, 1949; Young, 1974): el género *Kazanskyella* y el género *Burckhardtites*. El género *Burckhardtites* posee una distribución más amplia debido a la existencia de reportes en Venezuela (Renz, 1982), Turkmenistán (Bogdanova y Mikhailova, 2004) y España (Raissosadat, 2011). Los ejemplares euroasiáticos son, en opinión del autor, dudosos. La razón está en que, aparentemente, sus caracteres ornamentales coinciden con el género (costillas flexuosas poco robustas, con una ornamentación irregular y una densidad de costulación alta) pero, los reportes euroasiáticos, que además de ser únicamente dos (Bogdanova y Mikhailova, 2004; Raissosadat, 2011), se caracterizan por el escaso número de ejemplares que poseen dichas características, cuando en América se trata de un taxón bien representado. Esto plantea la posibilidad de que los ejemplares euroasiáticos sean extremos de variabilidad poblacional del género *Dufrenoyia*, el cual ciertamente se asemeja al género *Burckhardtites*.

D.- Géneros endémicos de México:

El género *Huastecoceras* sería el único representante en este apartado, el cual ha sido reportado para los estados de Durango, Coahuila, Nuevo León y Puebla (e.g. Carreño et al., 1989; Moreno-Bedmar et al., 2013, 2015 y 2018; Moreno-Bedmar y Casados-Monroy, 2016; Zunun Domínguez, 2016; Casados Monroy, 2017).

2.- Especies de la sección de Graceros

En cuanto a especies de ammonites reconocidas en la sección de Graceros estas se pueden agrupar en cuatro tipologías:

A.- Especies cosmopolitas:

La especie *Pseudohaploceras* cf. *liptoviense* ha sido reportada en Europa, Egipto, Japón, México y Colombia (Klein y Vaŝiĉek, 2011, y las referencias ahí mencionadas). Otro ejemplo es la especie *Epicheloniceras tschernyschewi* reportada para Alemania, Egipto, Francia, Mozambique, México, Madagascar, Reino Unido y Rusia (Casados Monroy, 2017 y las referencias ahí mencionadas).

B.- Especies endémicas de la Provincia faunística del Atlántico Central:

En la sección de Graceros las especies endémicas estarían constituidas por: *Dufrenoyia justinae*, *Dufrenoyia scotti* y *Burckhardtites nazasensis* las cuales han sido reportadas para el sur de Estados Unidos y norte de México (e.g. Scott, 1940; Humphrey, 1949; Stoyanow, 1949; Young, 1974; Barragan, 2001; Barragán y Maurrasse, 2008; Moreno-Bedmar et al., 2012a, 2013, 2015, 2018, 2019; Moreno-Bedmar y Casados-Monroy, 2016; Zunun Domínguez, 2016; Casados Monroy, 2017).

C.- Especies endémicas de México:

Estas especies solo han sido reportadas esencialmente para la Formación La Peña en los estados de Durango, Coahuila, Zacatecas, Nuevo León y Chihuahua: *Epicheloniceras nazasense, Epicheloniceras subuxtorffi/paucinodum* y *Huastecoceras trispinosoides* (Burckhardt, 1925, Moreno-Bedmar et al., 2013, 2015, 2018, 2019; Moreno-Bedmar y Casados-Monroy, 2016; Zunun Domínguez, 2016; Casados Monroy, 2017). En el caso de *Huastecoceras trispinosoides* también hay reportes para el centro de México, en el estado de Puebla (Moreno-Bedmar et al., 2015).

D.- El caso particular de Gargasiceras? adkinsi:

La especie *Gargasiceras*? *adkinsi* es un caso remarcable debido a que por un tiempo fue mal designada como *Acantohoplites*? *sandidgei* y *Rhytidoplites robertsi* (e.g. Humphrey, 1949; Cantú-Chapa, C.M., 1976; Contreras y Montero, 1977; Barragan, 2000; Méndez Franco, 2003) por sus similitudes ornamentales. Esta mala designación fue enmendada en el trabajo de Ovando-Figueroa et al. (2015). Sin embargo, se mantiene la interrogante en su designación genérica. Esto se debe a que los especímenes mexicanos no comparten algunos caracteres ornamentales característicos del género *Gargasiceras*, como la presencia de tubérculos en sus primeras vueltas y una depresión sifonal. La complejidad taxonómica a nivel genérico se ve amplificada debido a que la especie mexicana "*adkinsi*", que fue descrita por Humphrey (1949), es extremadamente similar a especies descritas anteriormente en Colombia por Riedel (1938) *Acantohoplites acutecosta* y *Acantohoplites pulcher*. Especialmente la especie *Acantohoplites pulcher*, la cual posee una enorme similitud con las formas mexicanas. *Acantohoplites pulcher* presenta una concha semi-involuta, costillas primarias ligeramente

flexuosas, las cuales tienen un desarrollo de inicialmente muy robusto y se van debilitando conforme se acercan a la región ventral. Una alta irregularidad en el patrón de costulación en su relación entre costillas primarias y secundarias junto a una alta densidad de costulación. La otra especie, *Acantohoplites acutecosta*, comparte parte de esta ornamentación, particularmente la robustez inicial de las costillas primarias, sin embargo, posee una densidad de costulación más baja que *A. pulcher*. El gran parecido de *Gargasiceras? adkinsi* y *A. pulcher* puede implicar que estas especies estén emparentadas, o incluso sean la misma especie y la especie mexicana caiga en sinonimia de la colombiana (Fig. 30). Sea la que sea la solución taxonómica que se adopte, es indudable que estos ammonites de México y Colombia están claramente relacionados y que por lo tanto existió un intercambio de estas formas entre ambos países.



Figura 30: Comparación de los *Acantohoplites* colombianos (A1-3 y C1-2) contra ejemplares de *Gargasiceras*? *adkinsi* de diámetro similar de la sección de Graceros (B1-3 y D). Escala gráfica 1 cm.

3-Conclusiones paleobiogeográficas

La distribución geográfica a nivel genérico de los ammonites posee una disposición mayoritariamente cosmopolita, siendo *Huastecoceras* el único género endémico de México

(Fig. 31). Sin embargo, a nivel específico los taxones identificados para la sección de Graceros tienen una distribución mayoritariamente mucho más restringida. A nivel cosmopolita únicamente están presentes las especies Pseudohaploceras cf. liptoviense y Epicheloniceras subnodosocostatum. En el caso de las especies Dufrenoyia justinae, Dufrenoyia scotti y Burckhardtites nazasensis están reportadas para la provincia faunística del Atlántico central que abarca el sur de Estados Unidos de América y el noreste de México, aunque también hay un reporte reciente de *Dufrenoyia justinae* en Brasil (Fig. 31; Bengston et al., 2018). En el caso del género Burckhardtites también hay reportes para Europa y Asia, pero, como se comentaba previamente, estos reportes son dudosos por la poca representatividad que tiene en estas regiones. En todo caso la especie B. nazasensis está reportada únicamente para la región del Atlántico central. También están las especies endémicas de México Epicheloniceras nazasense y Cheloniceras subuxtorffi, las cuales están actualmente restringidas a la Formación La Peña. En el caso de la especie Huastecoceras trispinosoides ha sido reportada en la Formación La Peña en el norte de México y en el estado de Puebla, centro del país, en un equivalente lateral de la Formación San Juan Raya (Moreno-Bedmar et al., 2015). Finalmente, hay que destacar el caso de Gargasiceras? adkinsi el cual tiene claramente afinidades taxonómicas colombianas, siendo difícil interpretar esa conexión paleobiogeográfica.



Figura 31: mapa geográfico durante el Aptiano con la distribución geográfica aproximada de los géneros *Dufrenoyia*, *Burckhardtites* y *Huastecoceras*. Imagen modificada de Moreno-Bedmar et al. (2012a).

Conclusiones

En este trabajo la sección de Graceros demostró tener enorme potencial para el estudio taxonómico, bioestratigráfico y biogeográfico de los ammonites por su gran abundancia, colectándose 723 ejemplares en 4 campañas de campo. A su vez hay una buena diversidad de taxones, 12 géneros y 21 especies, las cuales, además tienen una excelente distribución a lo largo de la columna estratigráfica. Para el análisis de variación poblacional de la especie *Burckhardtites nazasensis* se utilizaron 67 especímenes para el análisis de componentes principales (PCA), el cual generó una nube de datos con los que se pudo observar el rango de variabilidad de la especie. Sin embargo, aunque se obtuvo esta información aún hay que comparar esta población con ejemplares de especies del mismo género y especies afines (p. ej. *Dufrenoyia justinae o Dufrenoyia scotti*) para mejorar y precisar el estudio de esta especie. Se identificaron tres estadios de desarrollo ontogenético de la especie *Burckhardtites*

nazasensis (A: Estadio Dufrenovia; B: Estadio Burckhardtites; C: Estadio 3 - Subadultoadulto) los cuales se pueden tomar en consideración al momento de identificar especímenes de esta especie. Con la información taxonómica aquí generada la identificación de la especie Burckhardtites nazasensis se volverá más sólida y confiable. Con respecto al análisis bioestratigráfico del registro de ammonites realizado en la sección de Graceros, tanto la presencia de la especie D. justinae y su posterior extinción junto con otros deshayesítidos (B. nazasensis y D. scotti) como la aparición del taxón C. aguilerae siguen el mismo patrón identificado en trabajos previos de los ammonites de la Formación La Peña en México. El taxón G.? adkinsi es el que presenta una irregularidad bioestratigráfica más marcada respecto a registros anteriormente publicados, siendo que en esta sección de Graceros la especie G.? adkinsi está exclusivamente en el Aptiano inferior, difiriendo de estudios previos donde se le reporta cruzando el límite Aptiano inferior-Aptiano superior o exclusivamente en el Aptiano superior. Esta especie aún necesita de un estudio más detallado para delimitar de forma más precisa su alcance geográfico y bioestratigráfico. También como parte de la adición de nuevos enfoques a este trabajo, se agregaron en la columna estratigráfica las abundancias de ammonites en cada aparición. Lo cual ayudará en futuras comparaciones de biozonaciones el observar el comportamiento de las poblaciones de ammonites y de esta forma delimitar con más precisión las biozonas de ammonites, como es el caso de la subiozona de G.? adkinsi, y así tener una biozonación de México y de la Provincia del Atlántico central más sólida. El análisis de la distribución paleobiogeográfica de los ammonites de la sección de Graceros reveló que la mayoría de los ammonites identificados en este trabajo tienen, a nivel específico, una distribución mayoritariamente regional y endémica. Sin embargo, el registro de ammonites de la sección de Graceros tiene también interacciones con el mar de Tethys y con la provincia del Pacífico, por lo que no fue una región aislada, pero si lo suficientemente como para promover la aparición de nuevas especies. Se estandarizó la metodología para la elaboración de modelos 3D de ammonites, consiguiéndose elaborar cinco modelos 3D, dos son holotipos: Burckhardtites nazasensis y Huastecoceras trispinosoides, y los otros son especímenes colectados en la sección de Graceros (GR-20-42, GR-20-72, GR-41-24).

Bibliografía

- Aly, M.F., Abdel-Gawad, G.L., 2001. Early Cretaceous ammonites of Gebel Lagama, North Sinai, Egypt. Palaeontographica A 262, 25–52.
- Anderson, F.M., 1938. Lower Cretaceous deposits in California and Oregon. Special Paper of the Geological Society of America 16, 1–339.
- Aragonés-Suárez, P.G., 2017. Caracterización morfométrica de cuatro especies de Desayesítidos del Aptiano (Cretácico inferior) de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 144 pp.
- Arkell, W.J., 1957. Introduction to Mesozoic Ammonoidea. In: Moore RC (ed), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4, Cephalopoda-Ammonoidea. Geological Society of America and University of Kansas Press, 80–100.
- Ávila Licona, J.A., 2005. Análisis bioestratigráfico basado en fauna de ammonites del Aptiano (cretácico Inferior) del área del Cañón de La Boca, Nuevo León. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 68pp.
- Barragan, R., 2000. Ammonite biostratigraphy, lithofacies variations, and paleoceanographic implications for Barremian-Aptian sequences of northeastern Mexico. Doctoral dissertation. Florida International University. U.S.A., 1–296.
- Barragan, R., 2001. Sedimentological and paleoecological aspects of the Aptian transgressive event of Sierra del Rosario, Durango, northeast Mexico. Journal of South American Earth Sciences 14(2), 189–202.
- Barragán-Manzo, R., Méndez-Franco, A.L., 2005. Towards a standard ammonite zonation for the Aptian (Lower Cretaceous) of northern Mexico. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas 22(1), 38–47.
- Barragán, R., Szives, O., 2007. New record of *Mathoceras* Casey (Deshayesitidae, Ammonoidea) from the Aptian (lower Cretaceous) of Mexico and Hungary: bioestratigraphic and paleobiogeographic implications. Geobios 40, 21–30.

- Barragán, R., Maurrasse, F.J-M.R., 2008. Lower Aptian (Lower Cretaceous) ammonites from the basal strata of the La Peña Formation of Nuevo León State, northeast Mexico: biochronostratigraphic implications. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas 25(1), 145–157.
- Barragán, R., Campos-Madrigal, E., Ferrusquía-Villafranca, I., López-Palomino, I., Tolson, G., 2010. Código Estratigráfico Norteamericano. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. Boletín 117(15), 48 pp.
- Barragán, R., Moreno-Bedmar, J.A., González-Arreola, C., 2016. Aptian ammonites from Mazapil, Zacatecas State (north-central Mexico) studied by BURCKHARDT in 1906: A revision. Carnets de Geologie - Notebooks on Geology 16(14), 355–367. DOI: 10.4267/2042/60667.
- Baudouin, C., Delanoy, G., Boselli, P., Bert, D., Boselli, M., 2012. Les faunes d'ammonites de la sous-zone à Sarasini (Barrémien supérieur) dans les Baronnies (Drôme, France).Revue de Paléobiologie 31 (2), 601–677.
- Bengston, P., Zucon, M.H., Santos Sobral, A. da C., 2018. Cretaceous ammonite zonation of the Sergipe basin, northeastern Brazil. Cretaceous Research 88, 111–122.
- Bersac, S., Bert, D., 2019. The lower Patian ammonites of the Les Ferres Aptian Basin (Lower Cretaceous, Southeast of France) Part I: Introduction and biostratigraphy. Carnets de Geologie 19 (9), 149–183.
- Bogdanova T.N., Hoedemaeker, Ph.J., 2004. Barremian-Early Albian Deshayesitidae, Oppeliidae, Desmoceratidae and Silesitidae of Colombia. Scripta Geologica 128, 183–312.
- Bogdanova, T.N., Mikhailova, I.A., 2004. Origin, evolution and stratigraphic significance of the superfamily Deshayesitaceae Stoyanow, 1949. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique 74, 189–243.
- Böse, E., 1923. Algunas faunas cretácicas de Zacatecas, Durango y Guerrero. Boletín Instituto Geológico de México 42, 1–219.

- Böse, E., Cavins, O.A., 1928. The Cretaceous and Tertiary of southern Texas and northern Mexico. University of Texas Bulletin 2748, 7–142.
- Braga, J.C., Company, M., García-Hernández, M., Linares, A., Rivas, P., Sandoval, J., 1982.
 El Albense superior en el sector de Huescar (Provincia de Granada, Cordilleras beticas). Cuadernos Geología Ibérica, 8, 703–720.
- Burckhardt, C., 1906. La Faune Jurassique de Mazapil avec un appendice sur les Fossiles du Crétacique Inférieur. Boletín del Instituto Geológico Mexicano 23, 1–216.
- Burckhardt, C., 1912. Faunes Jurassiques et Crétaciques de San Pedro del Gallo. Boletín del Instituto Geológico Mexicano 29, 1–369.
- Burckhardt, C. 1925. Faunas del Aptiano de Nazas (Durango). Boletín del Instituto Geológico Mexicano 45, 1–81.
- Bürgl, H., 1956. Catálogo de las amonitas de Colombia. Parte I. Pulchelliidae. Boletín Geológico 4 (1), 1–119.
- Burrows, R.H.,1910. Geology of Northern México. Geological Society of America Bulletin, Tomo VII, 1ra. Parte, 85–103.
- Busnardo, R., Granier, B., 2011. Aptian ammonites of Abu Dhabi (United Arab Emirates) [Ammonites aptiennes d'Abou Dabi (Émirats Arabes Unis)]. Carnets de Géologie / Notebooks on Geology, Brest, Letter 2011/04 (CG2011_L04), 117–135.
- Campa, M.F., 1974. La Secuencia Mesozoica Volcánico Sedimentaria Metamorfizada de Ixtapa de la Sal, Méx. - Teloloapan, Gro. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana 35, 7–28.
- Cantú Chapa, A., 1963. Étude biostratigraphique des ammonites du centre et de l'est du Mexique (Jurassique supérieur et Crétacé). Mémoires de la Société Géologique de France 99, 1–117.
- Cantú Chapa, A., 1989. La Peña Formation (Aptian): a condensed limestone-shale sequence from the subsurface of NE Mexico. Journal of Petroleum Geology 12(1), 69–84.

- Cantú Chapa, A., 1992. Una amonita heteromorfa (Toxoceratoides) del Aptiano superior (Cretácico) del pozo San Javier 1, en el noreste de México. Revista Mexicana del Petróleo 335, 32–35.
- Cantú-Chapa, A., Quiroz-Barragán, J., 2016. A bizarre ammonite of the Aptian (Cretaceous) from state of Durango, north Mexico. PetroQuiMex 80, 65–69.
- Cantú Chapa, C.M., 1968. Las Rocas Eocretácias de Zitácuaro, Michoacán. Instituto Mexicano del Petróleo, sección Geología, Monografía 2, 3–18.
- Cantú Chapa, C.M., 1976. Estratigrafía de la Formación La Peña (Aptiano Sup.) en el área de Monterrey, N. L. Revista del Instituto Mexicano del Petróleo 8(4), 7–16.
- Carreño, A.L., Perrilliat, M.C., González-Arreola, C., Applegate, S.P., Carranza-Castañeda,
 O., Martínez-Hernández, E., 1989. Fósiles Tipo Mexicanos. Volumen conmemorativo del centenario del Instituto de Geología (1886-1996). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, 531 pp.
- Casados Monroy, A.J., 2017. Taxonomía y bioestratigrafía de los ammonites del Aptiano de la sección El Mulato, Formación La Peña, N.E. del estado de Durango. Tesis de Licenciatura, Instituto Politécnico Nacional. México, 143 pp.
- Casey, R., 1954. New genera and subgenera of Lower Cretaceous ammonites. Journal of the Washington Academy of Sciences 44 (4), 106–115.
- Casey, R., 1962. A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand, Part IV. Monograph of the Paleontographical Society 116, 217–288.
- Casey, R., 1980. A Monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand, Part. 9.Monograph of the Palaeontographical Society 133 (1979), 633–660.
- Cecca, F., Dhondt, A.V., Bogdanova, T.N., 1999. The Aptian stratigraphy of southern Tuarkyr (NW Turkmenistan, Central Asia). Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia 105(3), 377–396.

- Charleston, S., 1966. Some Aptian cephalopods from the La Peña Formation of Serrania del Burro, Coahuila, and the Nazas Valley, Durango, Mexico. Master's degree dissertation. University of Michigan, U.S.A. 51pp.
- Checa, A., Company, M., Sandoval, J., Weitschat, W., 1996. Covariation of morphological characters in the Triassic ammonoid *Czekanowskites rieberi*. Lethaia 29, 225–235.
- Clavel, B., Conrad, M.A., Busnardo, R., Charollais, J., Granier, B., 2013. Mapping the rise and demise of Urgonian platforms (Late Hauterivian – Early Aptian) in southeastern France and the Swiss Jura. Cretaceous Research 39, 29–46.
- Collignon, M., Pascal, A., Peybernes, B., Rey, J., 1979. Faunes d'ammonites de l'Aptien de la région de Santander (Espagne). Annales de Paléontologie (Invertébres) 65(2), 139–156.
- Contreras y Montero, B., 1977. Bioestratigrafía de las formaciones Taraises y La Peña (Cretácico Inferior), de La Goleta, Coahuila y minillas, Nuevo León. Revista del Instituto Mexicano del Petróleo. México 9(1), 8–29.
- Contreras y Montero, B., Gómez Luna, M.E., Martínez Cortes, A., González Casildo, V., 1992. Catálogo de las amonitas de México, Parte III Cretácico Inferior (Barremiano-Aptiano) CAO-1404. Subdirección de Tecnología de Exploración. Instituto Mexicano del Petróleo.
- Cragin, F.W., 1893. A contribution to the invertebrate paleontology of the Texas Cretaceous. Texas Geological Survey 4th Annual Report 2, 139–246.
- Cuvier, G., 1795. Second Mémoire sur l'organisation et les rapports des animaux à sang blanc, dans lequel on traite de la structure des Mollusques et de leur division en ordre, lu à la société d'Histoire Naturelle de Paris, le 11 prairial an troisième. Magazin Encyclopédique, ou Journal des Sciences, des Lettres et des Arts, 1795, 433–449.
- Dauphin, L., 2002. Litho-, bio-, et chronostratigraphie comparées dans le Bassin Vocontien à l'Aptien. Thèse 3ème cycle, Unpublished doctoral thesis, Université de Lille I, France, 451 pp.

- Delanoy, G., 1992. Les ammonites du Barremien Supérieur de Saint-Laurent de l'Escarène (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France). Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice 9, 1–148.
- Delanoy, G., 1997. Biostratigraphie haute résolution du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes 325, 689–694.
- Diaz de León Muñoz, E.M., 2017. Manual de fotogrametría en Paleontología. Tesis de Licenciatura, División de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad de Guadalajara. Jalisco, 50 pp.
- Dutour, Y., 2005. Biostratigraphie, évolution et renouvellement des ammonites de l'Aptien supérieur (Gargasien) du bassin vocontien (Sud-Est de la France). Tesis de Doctorado, Université Claude Bernard Lyon I, France, 302pp.
- Eristavi, M.C., 1961. Aptian and Albian ammonites of the Northern Caucasus [en Ruso]. Trudy Geologicheskogo Instituta Akademii Nauk Gruzinskaia SSSR, Moscow 12, 41–77.
- Etayo-Serna, F., 1979. Zonation of the Cretaceous of Central Colombia by ammonites. Publicaciones Geológicas Especiales del Ingeominas 2, 1–186.
- Fallot, P., 1920. La faune des marnes aptiennes et albiennes de la région d'Andraitx (Majorque). Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Serie Geológica 26, 1–68.
- Föllmi, K.B., 1989. Beschreibung neugefundener Ammonoidea aus Vorarlberger Garschella-Formation (Aptian-Albian). Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt 132, 105–189.
- Garcia, R., Moreno-Bedmar, J.A., Araguz, A., 2007. Noves dades dels ammonits de l'Aptià del Massís del Garraf (Barcelona). Batalleria 13, 47–52.
- Garcia, R., Moreno-Bedmar, J.A., Barragán, R. 2013. El género Caseyella (Ammonoidea) del Aptiense (Cretácico Inferior) de México. Trending Topics in Paleontology, Libro de resúmenes del XI Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología, 52–54.

- Garcia, R., Moreno-Bedmar, J.A., Bover-Arnal, T., Company, M., Salas, R., Latil, J-L, Martín-Martín, J.D., Gomez-Rivas, E., Bulot, L-G., Delanoy, G., Martínez, R., Grauges, A., 2014. Lower Cretaceous (Hauterivian-Albian) ammonite biostratigraphy in the Maestrat Basin (E Spain). Journal of Iberian Geology 40(1), 99–112.
- Gill, Th., 1871. Arrangement of the families of mollusks. Smithsonian Miscellaneous Collections 227, XVI, 1–49.
- Goldhammer, R.K., 1999. Mesozoic sequence stratigraphy and pelogeographic evolution of northeast Mexico, Geological Society of America. Special paper 340, 1–53.
- Goodman S.N., Fanelli, D., Ioannidis, J.P.A., 2016. What does research reproducibility mean?. Science Translational Medicine 8(341), 1–6.
- González-Arreola, C., Pantoja-Alor, J., Oloriz, F., Villaseñor, A.B., García-Barrera, P., 1996.
 Lower Aptian Ammonitina *Pseudohaploceras liptoviense* (Zeuschner) in the Cumburindio Formation (Southwestern Mexico). Geobios 29(1), 35–43.
- González-León, O., Moreno-Bedmar, J.A., Vega, F.J., Oviedo-García, A., Franco-Rubio, M., 2018. Review of *Meyeria mexicana* Rathbun, 1935 (Glypheida, Mecochiridae) from the upper Aptian (Cretaceous) of Chihuahua, northern Mexico. Cretaceous Research 91, 111–125.
- Hill, R.T., 1893. Paleontology of the Cretaceous formations of Texas-The invertebrate paleontology of the Trinity Division. Proceedings of the Biological Society of Washington 8, 9–40.
- Hill, R.T., 1901. Geography and Geology of the Black and Grand Prairies, Texas. Twenty-First Annual Report of the Unites States Geological Survey, part 7, 666 pp.
- Humphrey, W.E., 1949. Geology of the Sierra de los Muertos area, Mexico (with descriptions of Aptian cephalopods from the La Peña Formation). Bulletin of the Geological Society of America 60, 89–176.
- Hyatt, A., 1889. Genesis of the Arietidae, Smithonian Contributions to Knowledge 673, 1–238.

- Hyatt, A., 1894. Phylogeny of an acquired characteristic. Proceedings of the American Philosophical Society 32, 349–647.
- Hyatt, A., 1900. Class 5. Cephalopoda, En: Zittel, K.A. von. (Ed.), Textbook of Palaeontology (1896-1900). Macmillan and Co., Londres y New York, 502–604.
- Hyatt, A., 1903. *Pseudoceratites* of the Cretaceous. Monographs of the United States Geological Survey 44, 1–351.
- Imlay, R.W., 1936. Evolution of the Coahuila Peninsula, Mexico, Part IV. Geology of the western part of the Sierra de Parras, Coahuila Mexico. Geological Society of America Bulletin 47, 1091–1152.
- Imlay, R.W., 1937. Geology of the middle part of the Sierra de Parras, Coahuila, Mexico. Geological Society of America Bulletin 48, 587–630.
- Imlay, R.W., 1944. Cretaceous formations of Central America and Mexico, Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists 28, 1077–1195.
- Kakabadze, M.V., 1981. The Ancyloceratids of the South of the USSR and their stratigraphical significance [en Ruso, con resumen en Inglés]. Proceedings of A. Djanelidze Geological Institute of Georgian Academy of Sciences, New Series 71, 1– 197.
- Kazansky, P.A., 1914. Description d'une collection des céphalopodes des terrains Crétacés du Daghestan [En Ruso]. Izvestiya Tomskogo Tekhnicheskogo Instituta 32/4, 1–127.
- Kemper, E., 1964. Einige Cephalopoden aus dem Apt des westlichen Norddeutschland. Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen, In: Die Kreide Westfalens 7, 31–66.
- Kemper, E., 1968. Geologischer Führer durch die Grafschaft Bentheim und die angrenzenden Geniete. Verlag Heimatverein der Grafschaft Bentheim. Nordhorn 3, 172 pp.
- Kemper, E., 1971. Geologischer Führer durch die Grafschaft Bentheim und die angrenzenden Gebiete. Heimatverein der Grafschaft Bentheim Nordhom 4. 172 pp.

- Kemper, E., 1976. Geologischer Führer durch die Grafschaft Bentheim und die angrenzenden Gebiete mit einem Abriss der emsländischen Unterkreide 5. Heimatverein der Grafschaft Bentheim. Nordhorn. 206 pp.
- Kemper, E., 1995. Die Entfaltung der Ammoniten und die Meeresverbindungen im borealen Unter und Mittel-Apt, En: Kemper, E. (Ed.), Die Wende Barrême/Apt, Geologisches Jahrbuch. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Nägele y Obermiller, Stuttgart, Geologisches Jahrbuch A 141, 171–199.
- Kilian, W., Reboul, P., 1915. Contribution à l'étude des faunes paléocrétacés du Sud-Est de la France. I. La faune de l'Aptien inférieur des environs de Montelimar (Drôme). II. Sur quelques ammonites de l'Hauterivien de la Begude (Basses Alpes). Mémoires pour servir a l'Explication de la Carte Géologique Détaillée de la France, 288 pp.
- Klein, J., Vašíček, Z., 2011. Lower Cretaceous Ammonites V, Desmoceratoidea. *En*: Riegraf,
 W. (Ed.), Fossilium Catalogus I: Animalia, Backhuys-Margraf Publishers,
 Weikersheim, Germany, Pars 148, 311 pp.
- Klug, C., Korn, D., Landman, N.H., Tanabe, K., de Beets, 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. Springer, 3–24.
- Koenen, A. von., 1902. Die Ammonitiden des Norddeutschen Neocom (Valanginien, Hauterivien, Barrêmien und Aptien). Abhandlungen der Königlich Preussischen Geologischen Landesanstalt und Bergakademie 24, 1–451.
- Korn, D., Bockwinkel, J., Ebbighausen, V., 2010. The ammonoids from the Argiles de Teguentour of Oued Temertasset (early Late Tournaisian; Mouydir, Algeria). Fossil Record 13, 35–152.
- Ksiąźkiewicz, M., 1938, Fauna górno-neokomska z Lanckorony. Sprawozdania Komisji Fizyograficnnej 72, 223–261.
- Lasswitz, R., 1904. Die Kreide-Ammoniten von Texas (Collectio F. Roemer). Geologische und Palaeontologische Abhandlungen, New Series 6 (4), 222–259.

- Lehmann, J., Heldt, M., Bachmann, M., Negra, M.E.H., 2009. Aptian (Lower Cretaceous) biostratigraphy and cephalopods from north central Tunisia. Cretaceous Research 30, 895–910.
- Lillo Beviá, J., 1975. Sobre algunos Desmocerataceae (Ammonitina) del Cretácico inferior del sur de Alicante. Estudios Geológicos 31, 681–704.
- Linnaeus, C., 1758. Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis, 10(1), 1–824.
- Luppov, N.P., Bodylevsky, V.I., Glazunova, A.E., 1949. Class Cephalopoda [En Ruso], in: Luppov, N.P. (Ed.), Ammonites in Atlas of Index Forms of the Fossil faunas of the USSR, vol. 10, Lower Cretaceous Series. Gostoptekhizdat, Moscow, 183–253 p.
- Luppov, N.P., Drushchits, V., 1958. Mollusca-Cephalopoda II. Ammonoidea (ceratites and ammonites) and Endocochila [En Ruso], in: Orlov, Y. (ed.), Fundamentals od Paleontology, vol. 6. Gosudarstvennoe Nauchno-tekhnicheskoe Izdatel'stvo Literatury po Geologii I Okhrane Nedr. Moskva, 360 pp.
- Martín-Martín, J.D., Gomez-Rivas, E., Bover-Arnal, T., Travé, A., Salas, R., Moreno-Bedmar, J.A., Tomás, S., Corbella, M., Teixell, A., Vergés, J., Stafford, S.L., 2013. The Upper Aptian to Lower Albian syn-rift carbonate succession of the southern Maestrat Basin (Spain): Facies architecture and fault-controlled stratabound dolostones. Cretaceous Research 41, 217–236.
- Martínez, R., 1982. Ammonoideos cretácicos del Prepirineo de la Provincia de Lleida. Universidad Autónoma de Barcelona. Publicaciones de Geología 17, 197 pp.
- Martínez, R., Grauges, A., Salas, R., 1994. Distribución de los ammonites del Cretácico inferior de la Cordillera Costera Catalana e Iberica Oriental. Cuadernos de Geología Ibérica 18, 337–354.
- Matamales-Andreu, R., 2015. Review of the genus *Caseyella* Cantú-Chapa, 1976 (Ammonoidea: Desmoceratidae) and its species from the upper Aptian (Lower Cretaceous) of Mexico, Unpub. Bachelor Thesis, Facultat de Biología, Universitat de Barcelona. España, 43 pp.

- Matamales-Andreu, R., Moreno-Bedmar, J.A., 2016. Revisión de los ammonoideos y nautiloideos del Aptiense del macizo del Garraf (Barcelona) de la colección del Servei del Mapa Geològic de Catalunya (1915-1924). Treballs Museu de Geologia de Barcelona 22, 101–124.
- Matamales-Andreu, R., Quiroz-Barragán, J., 2017. Algunos ammonites heteromorfos de la Formación La Peña, Aptiano del estado de Durango, Norte de México, resguardados en el Museo Paleontológico de la Laguna. Paleontología Mexicana 6(2), 67–71.
- Méndez Franco, A.L., 2003. Bioestratigrafía de ammonites y variaciones de litofacies en una secuencia estratigráfica del Barremiano-Aptiano (Cretácico Inferior) del área del Cañon de la Huasteca, estado de Nuevo León. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 1–176.
- Mendoza-Maya, A.K., Moreno-Bedmar, J.A., Chávez-Cabello, G., 2017. Amonites del Aptiano superior de la Formación La Peña de la sección de Los Chorros, Coahuila, noreste de México. Paleontología Mexicana 6(1), 43–49.
- Miller, A.K., Furnish, W.M., Schindewolf, O.H., 1957. Paleozoic Ammonoidea. in: Moore RC (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4, Cephalopoda-Ammonoidea. Geological Society of America and University of Kansas Press, U.S.A., 11–20.
- Moreno, J.A., 2007. Bioestratigrafía del Aptiense del macizo del Garraf (NE de la Península Ibérica). Geogaceta 41, 131–134.
- Moreno, J.A., Company, M., Delanoy, G., Grauges, A., Martínez, R., Salas, R., 2007.
 Precisiones sobre la edad, mediante ammonoideos y nautiloideos, de la Fm. Margas del Forcall en la subcuenca de Oliete (Cadena Ibérica, España). Geogaceta 42, 75–78.
- Moreno, J.A., Martin-Closas, C., Salas, R., 2008. El registe fóssil marí (porífers, ammontíds, nautílids i equinoïdeus) i continental (carófits) del cretaci inferior barremiá superioraptiá) del Garraf. V Trobada d' Estudiosos del Garraf, 205–211.

- Moreno-Bedmar, J.A., 2010. Ammonits de l'Aptià inferior de la península Ibèrica. Biostratigrafia i aportacions a l'estudi del Oceanic Anoxic Event 1a. Doctoral thesis, Universitat de Barcelona. España, 331 pp. Online in http://www.tdx.cat/TDX-0316110-140631.
- Moreno-Bedmar, J.A., Delanoy, G., 2013. About the generic attribution of *Megatyloceras casei* Humphrey, 1949 (Ammonoidea, Ancyloceratina), from the Aptian of Mexico. Carnets de Géologie [Notebooks on Geology], Brest, Letter 2013/06 (CG2013_L06), 315–323.
- Moreno-Bedmar, J.A., Casados-Monroy, A., 2016. Bioestratigrafía con ammonites del aptiense (Cretácico Inferior) de la Formación La Peña en la Sierra del Patrón, Estado de Durango, México. Actas de las XXXII Jornadas de la Sociedad Española de Paléontología, 457–463.
- Moreno-Bedmar, J.A., Quiroz-Barragán, J., 2018. Una macroconcha de ammonoideo enigmática procedente de la Formación La Peña, Sierra del Rosario, estado de Durango, México. Paleontología Mexicana 7(1), 19–22.
- Moreno-Bedmar, J.A., Bover-Amal, T., Barragán, R., Salas, R., 2012a. Uppermost lower Aptian transgressive records in Mexico and Spain: chronostratigraphic implications for the Tethyan sequences. Terra Nova 24, 333–338.
- Moreno-Bedmar, J.A., Company, M., Sandoval, J., Tavera, J.M., Bover-Arnal, T., Salas, R., Delanoy, G., Maurrasse, F.J.-M.R., Martínez, R., 2012b. Lower Aptian ammonite and carbon isotope stratigraphy in the eastern Prebetic Domain (Betic Cordillera, southeastern Spain). Geologica Acta 10 (4), 333–350.
- Moreno-Bedmar, J.A., Barragán Manzo, R., Company Sempere, M., Bulot, L.G., 2013. Aptian (lower Cretaceous) ammonite biostratigraphy of the Francisco Zarco Dam stratigraphic section (Durango State, northeast Mexico). Journal of South American Earth Sciences 42, 150–158.
- Moreno-Bedmar, J.A., Mendoza-Rosales, C.C., Minor, K.P., Delanoy, G., Barragán, R., González-León, O., 2015. Towards an Aptian (Lower Cretaceous) ammonite

biostratigraphy of the Mina Texali section, Central Atlantic province (Puebla State, Central Mexico). Cretaceous Research 54, 203–211.

- Moreno-Bedmar, J.A., Casados-Monroy, A., Frau, C., Pictet, A., Chávez Cabello, G., Esquivel-Macías, C., 2018. Ammonite Biostratigraphy of the Sierra del Patrón section (Durango State, Mexico) and its bearing on the lower/upper Aptian boundary of the Central Atlantic Province. Cretaceous Research 88, 100–110.
- Moreno-Bedmar, J.A., González-León, O., Quiroz Barragán, J., Matamales-Andreu, R., 2019. ¿Cuál es la relevancia de los fósiles? El caso de los ammonites Cretácicos de la Formación La Peña del Norte de México. Nuestra Tierra 16, 7–10.
- Murat, B., 1983. Contribution à l'étude stratigraphique, sédimentologique et tectonique du bassin éocrétace d'Oliete (Prov. de Teruel, Espagne). Thèse Doctoral, Travaux du Laboratoire Géologie Sédimentologie et Paléontologie, Université Paul Sabatier, Tolouse, 247 pp.
- Najarro, M., Rosales, I., Moreno-Bedmar, J.A., de Gea, G.A., Barrón, E., Company, M., Delanoy, G., 2011. High-resolution chemo- and biostratigraphic records of the Early Aptian oceanic anoxic event in Cantabria (N Spain): Palaeoceanographic and palaeoclimatic implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 299, 137–158.
- Nikchitch, I.I., 1915. Representatives of the genus *Douvilleiceras* from the Aptian beds on the northern slope of the Caucasus [En Ruso]. Mémoires du Comité Géologique, Nouvelle série 121, 1–53.
- Nuñez-Useche, F., Barragán, R., Canet, C., López-Martpinez, R., 2016. Record of upper Aptian-Lower Albian environmental perturbation in northeast Mexico, Journal of South American Earth Sciences 70, 298–307.
- Ovando-Figueroa, J.R., Moreno-Bedmar, J.A., Chávez-Cabello, G., Minor, K.P., 2015. Lower Aptian ammonites of the Sierra de Parras, Coahuila State, northern Mexico. Carnets de Géologie [Notebooks on Geology], 15 (1), 1–11.
- Ovando-Figueroa, J.R., 2016. Ammonites del Aptiano superior-Albiano inferior (Cretácico inferior) de la sección de Cerro Chino del Estado de Chihuahua, Noroeste de México, Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Autónoma de México. México, 95 pp.
- Ovando-Figueroa, J.R., Moreno-Bedmar, J.A., Minor, K.P., Franco-Rubio, M., Oviedo, A., Patarroyo, P., Robert, E., 2018. Ammonite taxonomy and biostratigraphy for the upper Aptian-lower Albian (Lower Cretaceous) of Cerro Chino, Chihuahua State, northeast Mexico. Cretaceous Research 82, 109–137.
- Parona, C.F., Bonarelli, G., 1897. Fossili albiani d'Escragnolles, del Nizzardo e della Liguria occidentale. Palaeontographia Italica, Memorie de Paleontologia 2 (1896), 53–112.
- Peña Muñoz, M.J., 1964. Amonitas del Jurásico Superior y del Cretácico Inferior del extremo oriental del estado de Durango, México. Paleontología Mexicana 20, 1–54.
- Raisossadat, S.N., 2011. The Early Aptian (Early Cretaceous) ammonites from the Aralar Mountains, Basque-Cantabrian Basin, Northern Spain. Carnets de Géologie/Notebooks on Geology 2011/02 (CG2011_M02), 163–201.
- Raup, D.M., 1967. Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids. Journal of Paleontology 41(1), 43–65.
- Reboulet, S., Szives, O., Aguirre-Urreta, B., Barragán, R., Company, M., Frau, C., Kakabadze, M.V., Klein, J., Moreno-Bedmar, J.A., Lukeneder, A., Pictet, A., Ploch, I., Raisossadat, S.N., Vašíček, Z., Baraboshkin, E.J., Mitta, V.V., 2018. Report on the 6th International Meeting of the IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the Kilian Group (Vienna, Austria, 20th August 2017). Cretaceous Research 91, 100–110.
- Renz, O., 1982. The Cretaceous ammonites of Venezuela. Birkhaüser Verlag Editions Maraven, Caracas. 132 pp.
- Riedel, L., 1938. Amonitas del cretácico inferior de la Cordillera Oriental. *En*: Scheibe, E.A. (ed.), Estudios geológicos y paleontológicos sobre la Cordillera Oriental de

Colombia, parte 2. Ministerio de Industria y Trabajo, Departamento de Minas y Petróleos, Bogotá, Colombia, 7–78.

- Robert, E., Samaniego-Pesqueria, A., Moreno-Bedmar, J.A., González-León, C.M., 2018. Aptian and Albian (Early Cretaceous) ammonites from Lampazos and the Bisbee groups (Sonora State, northwest Mexico). Cretaceous Research 86, 1–23.
- Ropolo, P., Conte, G., Moullade, M., Tronchetti, G., Gonnet, R., 2008. The Douvilleiceratidae (Ammonoidea) of the Lower Aptian historical stratotype area at Cassis-La Bédoule (SE France), Carnets de Géologie / Notebooks on Geology, Brest, Memoir 2008/03 (CG2008_M03), 1–60.
- Ropolo, P., Conte, G., Moullade, M., Tronchetti, G., Gonnet, R., 2009. The Douvilleiceratidae (Ammonoidea) of the Lower Aptian historical stratotype at Cassis-La Bédoule (SE France). Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice 24 (1), 115–181.
- Rouchadzé, I., 1933. Les ammonites aptiennes de la Géorgie occidentale. Bulletin de l'Institut géologique de Géorgie 1(3), 165–273.
- Salas, R., Moreno, J.A., 2008. Revisó de Geologia i altres treballs complementaris de quatre Fulls del MGC25M a l'área del Massis de Garraf. Fulls Numeros: 420-1-1, 420-1-2, 448-1-1 i 448-1-2. Part I. Estratigrafia dels materials aptians, 41 pp.
- Samaniego Pesqueira, A., 2018. Bioestratigrafía con ammonites del Aptiano superior-Albiano inferior en el estado de Sonora. Posgrado en Ciencias de la Tierra, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 113 pp.
- Schloenbach, U., 1868. Kleine paläontologische Mittheillungen. Jahrbuch der Geologischen Bundesandstalt 18, 465–468.
- Scott, G., 1940. Cephalodods from the Cretaceous Trinity Group of the south-central United States. The University of Texas Publication 3945, 969–1107.
- Servicio Geológico Mexicano (SGM). 2017. Los fósiles. URL actualizada el 22 de marzo de 2017, https://www.sgm.gob.mx/Web/MuseoVirtual/Fosiles/Fosiles.html, consultada el 8 de mayo de 2019.

- Sharikadze, M.Z., Kakabadze, M.V., Hoedemaeker, Ph.J., 2004. Aptian and Early Albian Douvilleiceratidae, Acanthohoplitidae and Parahoplitidae of Colombia. Scripta Geologica 128, 313–514.
- Sinzow, I.T., 1906. Die Beschreibung einiger Douvilléiceras-Arten aus dem oberen Neocom Russlands. Verhandlungen der Russisch-Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg, (series 2) 44, 157–197.
- Spath, L.F., 1922. On Cretaceous Ammonoidea from Angola, collected by Professor J. W. Gregory, D. Sc. F.R.S. Transactions of the Royal Society of Edinburgh 53, 91–160.
- Spath, L.F., 1923. A monograph of the Ammonoidea of the Gault, part 1. Palaeontographical Society 75 (353) (1921), 1–72.
- Spath, L.F., 1924. On the ammonites of the Speeton Clay and the subdivision of the Neocomian. Geological Magazine 61, 73–89.
- Spath, L., 1930. On some Ammonoidea from the Lower Greensand. Annals and Magazine of Natural History 10 (5), 417–464.
- Stoyanow, A., 1949. Lower Cretaceous stratigraphy in southeastern Arizona. Geological Society of America, Memoir 38, 1–169.
- Stoykova, K., 1983. Ammonites from the Aptian Stage in Northeast Bulgaria. Review of the Bulgarian Geological Society 44, 77–90.
- Toshimistu, S., Hirano, H., 2000. Database or the Cretaceous ammonoids in Japan stratigraphic distribution and bibliography. Bulletin of the Geological Survey of Japan 51 (11), 559–613.
- Uhlig, V., 1883. Die Cephalopodenfauna der Wensdorfer Schichten. Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien, mathematischnaturwissenschaftliche Classe 46, 127–290.
- Uhlig, V., 1902. Über die Cephalopodenfauna der Teschener und Grodischter Schichten. Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Matematisch-Naturwissenschaftliche Classe 72, 1–87.

- Vašíček Z., 1972. Ammonoidea of the Těšín-Hradište Formation (Lower Cretaceous) in the Moravskoslezske Beskydy Mts. Vydal Ustreni ustav Geologicky, Praha, y Academii nakladatelstvi Ceskolovenské Akademie ved, 1–103.
- Waitzman, S., 1960. Contribution a l'etude des ammonites du Cretace Inferieur d'Espagne, Fascicule II Atlas. Diplome d'Estudes superieures, Faculte des Sciences, Universite de Paris. France, 30 pp.
- Wright, C.W., Callomon, J.H., Howarth, M.K., 1996. Treatise on Invertebrate Paleontology.
 Part L, Mollusca 4, revised, Cretaceous Ammonoidea. The Geological Society of America Inc. and The University of Kansas Press, Boulder, Colorado and Lawrence, 362 pp.
- Young, K., 1974. Lower Albian and Aptian (Cretaceous) ammonite of Texas. Geoscience and Man 8, 175–228.
- Zeuschner, L., 1856. Geognostische Beschreibung der Liaskalkes in der Tatra und in den angrenzenden Gebirgen. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften 19, 135–182.
- Zittel, K.A., von, 1884. Cephalopoda, En: Zittel, K.A., von, Handbuch der Paläontologie, Band 1, Abt. 2, Lief 3, R. Oldenbourg, Munich and Leipzig, 29–522.
- Zittel, K.A. von, 1895. Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). R. Oldenbourg, Munich and Leipzig, vii + 971 pp.
- Zunun, N.O., 2016. Ammonites del Aptiano (Cretácico Inferior) de la sección de Bella Unión del Estado de Coahuila, México. Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 168 pp.
- Zunun, N.O., Moreno-Bedmar, J.A., Quiroz-Barragán, J., Matamales Andreu, R., 2015. Un ammonite con un traumatismo en la concha del Aptiano (Cretácico inferior) del estado de Durango, norte de México. Paleontología Mexicana 4(2), 7–12.

Lámina 1

- A: Pseudohaploceras cf. liptoviense, GR-20-56, vistas ventral y laterales.
- B: Pseudohaploceras cf. liptoviense, GR-20-13, vistas ventral y lateral.
- C: Pseudohaploceras cf. liptoviense, GR-25-62, vistas laterales.
- D: Caseyella aguilerae, GR-40-45, vistas ventral y lateral.
- E: Caseyella aguilerae, GR-47-25, vistas ventral y lateral.
- F: Caseyella aguilerae, GR-47-21, vistas ventral y lateral.
- G: Caseyella aguilerae, GR-47-24, vista lateral.
- Escala gráfica = 1cm.



- A: Caseyella aguilerae, GR-40-46, vistas ventral y lateral.
- B: Caseyella aguilerae, GR-41-1, vistas ventral y lateral.
- C: *Caseyella aguilerae*, GR-47-29, vista lateral.
- D: Caseyella aguilerae, GR-40-55, vistas ventral y lateral.
- E: Caseyella aguilerae, GR-47-19, vistas ventral y lateral.



- A: Caseyella aguilerae, GR-40-56, vistas ventral y lateral.
- B: Huastecoceras trispinosoides, GR-41-13, vistas ventral y lateral.
- C: Huastecoceras trispinosoides, GR-47-8, vistas ventral y lateral.
- D: Huastecoceras trispinosoides, GR-47-6 vistas ventral y lateral.
- E: Tonohamites sp., GR-30-11, vistas laterales.
- F: Dufrenoyia justinae, GR-7-3, vistas ventral y lateral.
- G: Dufrenoyia justinae, GR-5-2, vistas ventral y lateral.
- H: Hamiticeras sp., GR-29-2, vistas laterales.
- I: *Pseudoaustraliceras*? sp., GR-40-36, vistas ventral y lateral.
- J: Hamiticeras sp., GR-26-13, vistas ventral y lateral.



- A: Dufrenoyia justinae, GR-7-4, vistas ventral y lateral.
- B: Dufrenoyia justinae, GR-7-14, vista lateral.
- C: Dufrenoyia justinae, GR-7-16, vista lateral.
- D: Dufrenoyia justinae, GR-8-2, vistas ventral y lateral.
- E: Dufrenoyia justinae, GR-8-3, vistas laterales.
- F: Dufrenoyia scotti, GR-3-12, vistas ventral y lateral.
- G: Dufrenoyia scotti, GR-3-23, vista lateral.
- H: Dufrenoyia scotti, GR-2-27 vistas laterales.
- I: Dufrenoyia justinae, GR-7-2, vistas ventral y lateral.
- J: Dufrenoyia scotti, GR-4-11, vistas laterales.



- A: Dufrenoyia scotti, GR-4-15, vistas ventral y lateral.
- B: Dufrenoyia scotti, GR-4-35, vistas ventral y lateral.
- C: Dufrenoyia scotti, GR-4-18, vistas ventral y lateral.
- D: Dufrenoyia scotti, GR-5-3, vista lateral.
- E: *Dufrenoyia scotti*, GR-5-6, vista lateral.
- F: Dufrenoyia scotti, GR-4-40, vistas ventral y lateral.
- G: Dufrenoyia scotti, GR-13-2, vistas ventral y lateral.
- H: Dufrenoyia scotti, GR-13-3, vistas ventral y lateral.
- I: Dufrenoyia scotti, GR-3-25, vista lateral.
- J: Dufrenoyia scotti, GR-13-1, vista lateral.
- K: Dufrenoyia scotti, GR-7-18, vistas ventral y lateral.



- A: *Dufrenoyia scotti*, GR-16-1, vista lateral.
- B: Dufrenoyia scotti, GR-13-5, vistas ventral y lateral.
- C: *Dufrenoyia scotti*, GR-16-4, vistas ventral y lateral.
- D: Dufrenoyia scotti, GR-16-7, vista lateral.
- E: Dufrenoyia scotti, GR-13-7, vistas ventral y lateral.



- A: Dufrenoyia scotti, GR-16-22, vista lateral.
- B: Dufrenoyia scotti, GR-16-30, vistas ventral y lateral.
- C: Dufrenoyia scotti, GR-16-38, vista lateral.
- D: Dufrenoyia scotti, GR-16-46, vistas ventral y lateral.
- E: Dufrenoyia scotti, GR-16-49, vista lateral.
- F: Dufrenoyia scotti, GR-19-2, vistas ventral y lateral.
- G: Dufrenoyia scotti, GR-20-51, vista lateral.
- H: Dufrenoyia scotti, GR-20-81, vistas ventral y lateral.
- I: Dufrenoyia scotti, GR-20-82, vista lateral.
- J: *Dufrenoyia* sp. 2, GR-2-6, vistas ventral y lateral.
- Escala gráfica = 1cm.



- A: Dufrenoyia sp. 2, GR-2-3, vistas ventral y lateral.
- B: *Dufrenoyia* sp. 1, GR-2-2, vista lateral.
- C: *Dufrenoyia* sp. 1, GR-3-28, vista lateral.
- D: Burckhardtites nazasensis, GR-21-6, vistas ventral y lateral.
- E: *Burckhardtites nazasensis*, GR-20-72, vistas ventral y lateral.



A: Burckhardtites nazasensis, GR-20-8, vistas ventral y lateral.

B: Burckhardtites nazasensis, GR-20-15, vistas ventral y lateral.

C: Burckhardtites nazasensis, GR-20-10, vistas ventral y lateral.

D: Burckhardtites nazasensis, GR-20-18, vistas ventral y lateral.

E: Burckhardtites nazasensis, GR-20-3, vista lateral.

F: Burckhardtites nazasensis, GR-20-54, vista lateral.

G: Burckhardtites nazasensis, GR-20-20, vistas ventral y lateral.

H: Burckhardtites nazasensis, GR-20-4, vistas ventral y lateral.

I: Burckhardtites nazasensis, GR-20-19, vistas ventral y lateral.

J: Burckhardtites nazasensis, GR-20-21, vistas ventral y lateral.

K: Burckhardtites nazasensis, GR-20-24, vistas ventral y lateral.



Lamina 10

A: Burckhardtites nazasensis, GR-20-26, vistas ventral y lateral.
B: Burckhardtites nazasensis, GR-20-30, vistas ventral y lateral.
C: Burckhardtites nazasensis, GR-20-31, vistas ventral y lateral.
D: Burckhardtites nazasensis, GR-20-32, vistas ventral y lateral.
E: Burckhardtites nazasensis, GR-20-39, vistas ventral y lateral.
F: Burckhardtites nazasensis, GR-20-34, vistas ventral y lateral.
G: Burckhardtites nazasensis, GR-20-42, vistas ventral y lateral.
H: Burckhardtites nazasensis, GR-20-43, vistas ventral y lateral.
H: Burckhardtites nazasensis, GR-20-44, vistas ventral y lateral.
Escala gráfica = 1cm.



- A: Burckhardtites nazasensis, GR-20-45, vistas ventral y lateral.
- B: Burckhardtites nazasensis, GR-20-46, vista lateral.
- C: Burckhardtites nazasensis, GR-20-60, vista lateral.
- D: Burckhardtites nazasensis, GR-20-75, vistas ventral y lateral.
- E: Burckhardtites nazasensis, GR-20-55, vistas ventral y lateral.
- F: Burckhardtites nazasensis, GR-20-64, vistas ventral y lateral.
- G: Burckhardtites nazasensis, GR-20-76, vista ventral.
- H: Burckhardtites nazasensis, GR-20-85, vista lateral.
- I: Burckhardtites nazasensis, GR-20-79, vistas ventral y lateral.
- J: Burckhardtites nazasensis, GR-20-80, vista lateral.
- K: Burckhardtites nazasensis, GR-20-93, vista lateral.
- L: Burckhardtites nazasensis, GR-20-64, vista lateral.
- M: Burckhardtites nazasensis, GR-20-88, vista lateral.



- A: Burckhardtites nazasensis, GR-20-92, vistas ventral y lateral.
- B: Burckhardtites nazasensis, GR-20-105, vistas ventral y lateral.
- C: Burckhardtites nazasensis, GR-21-4, vistas ventral y lateral.
- D: Burckhardtites nazasensis, GR-20-108, vista lateral.
- E: Burckhardtites nazasensis, GR-20-94, vista lateral.
- F: Burckhardtites nazasensis, GR-20-103, vistas ventral y lateral.
- G: Burckhardtites nazasensis, GR-21-7, vistas ventral y lateral.
- H: Burckhardtites nazasensis, GR-20-106, vistas ventral y lateral.



- A: Colombiceras spathi, GR-10-8 vistas ventral y lateral.
- B: Colombiceras spathi, GR-13-11 vista lateral.
- C: Colombiceras spathi, GR-22-17 vistas ventral y lateral.
- D: Colombiceras spathi, GR-20-59 vistas ventral y lateral.
- E: Colombiceras cf. sinzowi, GR-37-9 vistas ventral y lateral.
- F: Colombiceras cf. sinzowi, GR-40-2 vistas ventral y lateral.
- G: Gargasiceras? adkinsi, GR-25-2 vistas ventral y lateral.
- H: Colombiceras spathi, GR-20-109 vista lateral.
- I: Colombiceras spathi, GR-22-20 vistas ventral y lateral.
- J: Gargasiceras? adkinsi, GR-25-10 vistas ventral y lateral.
- K: Gargasiceras? adkinsi, GR-25-27 vistas ventral y lateral.
- L: Gargasiceras? adkinsi, GR-25-29 vista lateral.
- M: Gargasiceras? adkinsi, GR-25-39 vista lateral.



- A: Gargasiceras? adkinsi, GR-26-4, vista lateral.
- B: Gargasiceras? adkinsi, GR-26-14, vistas ventral y lateral.
- C: Gargasiceras? adkinsi, GR-26-16, vistas ventral y lateral.
- D: Gargasiceras? adkinsi, GR-26-44, vistas ventral y lateral.
- E: Gargasiceras? adkinsi, GR-27-2, vista lateral.
- F: Gargasiceras? adkinsi, GR-30-2, vista lateral.
- G: Gargasiceras? adkinsi, GR-30-5, vistas ventral y lateral.
- H: Gargasiceras? adkinsi, GR-30-6, vistas ventral y lateral.
- I: Colombiceras sp., GR-37-6, vistas ventral y lateral.
- J: Cheloniceras gr. mackesoni norfolkense, GR-22-1, vistas ventral y lateral.
- K: Cheloniceras sp., GR-22-15, vista ventral.
- L: Epicheloniceras gr. nazasense, GR-40-64, vistas ventral y lateral.
- M: Cheloniceras sp., GR-13-13, vista ventral.
- N: Epicheloniceras subuxtorffi/paucinodum, GR-37-29, vistas ventral y lateral.
- Escala gráfica = 1cm.



A: Epicheloniceras subuxtorffi/paucinodum, GR-37-28 vistas ventral y lateral.

B: Epicheloniceras tschernyschewi, GR-41-24 vistas ventral y lateral.

C: Epicheloniceras tschernyschewi, GR-47-17 vistas ventral y lateral.

D: *Epicheloniceras* sp. 1, GR-47-39 vistas ventral y lateral.



Anexos

Número	Taxón	Número	Taxón
GR-2-1	Cheloniceras sp.	GR-3-27	Dufrenoyia scotti
GR-2-2	Dufrenoyia sp.	GR-3-28	Dufrenoyia sp.
GR-2-3	Dufrenoyia sp.2	GR-3-29	<i>Dufrenoyia</i> sp.
GR-2-4	Dufrenoyia sp.	GR-3-30	<i>Dufrenoyia</i> sp.
GR-2-5	Ammonoideo	GR-3-31	<i>Dufrenoyia</i> sp.
GR-2-6	Dufrenoyia sp.2	GR-3-32	<i>Dufrenoyia</i> sp.
GR-2-7	Cheloniceras sp.	GR-3-33	<i>Dufrenoyia</i> sp.
GR-2-8	Ammonoideo	GR-3-34	Dufrenoyia scotti
GR-2-9	Ammonoideo	GR-3-35	<i>Dufrenoyia</i> sp.
GR-2-10	<i>Dufrenoyia</i> sp.	GR-3-36	Plicatula
GR-2-11	Bivalvo	GR-3-37	Bivalvo
GR-2-12	Ammonoideo	GR-3-38	Plicatula
GR-2-13	Cheloniceras sp.	GR-4-1	Dufrenoyia scotti
GR-3-1	<i>Dufrenoyia</i> sp.	GR-4-2	Dufrenoyia scotti
GR-3-2	<i>Dufrenoyia</i> sp.	GR-4-3	Dufrenoyia scotti
GR-3-3	Dufrenoyia justinae	GR-4-4	Dufrenoyia scotti
GR-3-4	Dufrenoyia sp.	GR-4-5	Dufrenoyia scotti
GR-3-5	Dufrenoyia scotti	GR-4-6	Dufrenoyia sp.
GR-3-6	Dufrenoyia scotti	GR-4-7	Dufrenoyia scotti
GR-3-7	Dufrenoyia sp.	GR-4-8	<i>Dufrenoyia</i> sp.
GR-3-8	Dufrenoyia sp.	GR-4-9	Dufrenoyia sp.
GR-3-9	Dufrenoyia sp.	GR-4-10	Dufrenoyia scotti
GR-3-10	Ammonite	GR-4-11	Dufrenoyia scotti
GR-3-11	Dufrenoyia scotti	GR-4-12	Dufrenoyia scotti
GR-3-12	Dufrenoyia scotti	GR-4-13	Dufrenoyia sp.
GR-3-13	Ammonite	GR-4-14	Dufrenoyia sp.
GR-3-14	Cheloniceras sp.	GR-4-15	Dufrenoyia scotti
GR-3-15	Dufrenoyia scotti	GR-4-16	Dufrenoyia scotti
GR-3-16	Dufrenoyia sp.	GR-4-17	Dufrenoyia scotti
GR-3-17	Dufrenoyia sp.	GR-4-18	Dufrenoyia scotti
GR-3-18	Dufrenoyia sp.	GR-4-19	Dufrenoyia scotti
GR-3-19	Dufrenoyia scotti	GR-4-20	Dufrenoyia scotti
GR-3-20	Dufrenoyia justinae	GR-4-21	Dufrenoyia scotti
GR-3-21	Dufrenoyia scotti	GR-4-22	Dufrenoyia scotti
GR-3-22	Dufrenoyia scotti	GR-4-23	Dufrenoyia scotti
GR-3-23	Dufrenoyia scotti	GR-4-24	Dufrenoyia scotti
GR-3-24	Dufrenoyia justinae	GR-4-25	Dufrenoyia scotti
GR-3-25	Dufrenoyia scotti	GR-4-26	Dufrenoyia scotti
GR-3-26	Dufrenoyia scotti	GR-4-27	Dufrenoyia scotti

Anexo 1: Listado de ejemplares recolectados ordenados por número de recolecta.

Número	Taxón	Número	Taxón
GR-4-28	Dufrenoyia scotti	GR-5-7	Dufrenoyia justinae
GR-4-29	Dufrenoyia sp.	GR-5-8	Dufrenoyia scotti
GR-4-30	Dufrenoyia scotti	GR-5-9	Dufrenoyia justinae
GR-4-31	Dufrenoyia scotti	GR-5-10	Dufrenoyia scotti
GR-4-32	Dufrenoyia scotti	GR-5-11	Dufrenoyia scotti
GR-4-33	Dufrenoyia scotti	GR-5-12	Dufrenoyia scotti
GR-4-34	Dufrenoyia sp.	GR-7-1	Dufrenoyia justinae
GR-4-35	Dufrenoyia scotti	GR-7-2	Dufrenoyia justinae
GR-4-36	Dufrenoyia scotti	GR-7-3	Dufrenoyia justinae
GR-4-37	Dufrenoyia scotti	GR-7-4	Dufrenoyia justinae
GR-4-38	Dufrenoyia scotti	GR-7-5	Dufrenoyia justinae
GR-4-39	Dufrenoyia scotti	GR-7-6	Dufrenoyia justinae
GR-4-40	Dufrenoyia scotti	GR-7-7	Dufrenoyia justinae
GR-4-41	Dufrenoyia scotti	GR-7-8	Dufrenoyia justinae
GR-4-42	Dufrenoyia scotti	GR-7-9	Dufrenoyia justinae
GR-4-43	Dufrenoyia sp.	GR-7-10	Dufrenoyia justinae
GR-4-44	Dufrenoyia scotti	GR-7-11	Dufrenoyia justinae
GR-4-45	Dufrenoyia scotti	GR-7-12	Dufrenoyia justinae
GR-4-46	Dufrenoyia sp.	GR-7-13	Dufrenoyia justinae
GR-4-47	Dufrenoyia scotti	GR-7-14	Dufrenoyia justinae
GR-4-48	Dufrenoyia scotti	GR-7-15	Dufrenoyia justinae
GR-4-49	Dufrenoyia sp.	GR-7-16	Dufrenoyia justinae
GR-4-50	Dufrenoyia sp.	GR-7-17	Dufrenoyia scotti
GR-4-51	Dufrenoyia scotti	GR-7-18	Dufrenoyia scotti
GR-4-52	Dufrenoyia scotti	GR-7-19	Dufrenoyia scotti
GR-4-53	Dufrenoyia scotti	GR-7-20	Dufrenoyia scotti
GR-4-55	Dufrenoyia scotti	GR-7-21	Dufrenoyia scotti
GR-4-57	Ammonoideo	GR-7-22	Dufrenoyia scotti
GR-4-58	Dufrenoyia sp.	GR-7-23	Cheloniceras sp.
GR-4-59	Ammonoideo	GR-7-24	Dufrenoyia sp.
GR-4-60	Ammonoideo	GR-7-25	Ostreido
GR-4-61	Bivalvo	GR-8-1	Dufrenoyia justinae
GR-4-62	Bivalvo	GR-8-2	Dufrenoyia justinae
GR-4-63	Dufrenoyia scotti	GR-8-3	Dufrenoyia justinae
GR-4-64	Dufrenoyia scotti	GR-8-4	Dufrenoyia justinae
GR-4-65	Dufrenoyia scotti	GR-8-5	Dufrenoyia justinae
GR-4-66	Dufrenoyia scotti	GR-8-6	Dufrenoyia justinae
GR-5-1	Dufrenoyia scotti	GR-8-7	Dufrenoyia justinae
GR-5-2	Dufrenoyia justinae	GR-9-1	Dufrenoyia sp.
GR-5-3	Dufrenoyia scotti	GR-9-2	Dufrenoyia justinae
GR-5-4	Dufrenoyia scotti	GR-9-3	Dufrenoyia sp.
GR-5-5	Dufrenoyia scotti	GR-9-4	Dufrenoyia justinae
GR-5-6	Dufrenoyia scotti	GR-9-5	Dufrenoyia sp.
Número	Taxón	Número	Taxón
----------	-----------------------------------	----------	-----------------------
GR-9-6	Dufrenoyia justinae	GR-14-6	Dufrenoyia sp.
GR-10-1	Colombiceras? sp.	GR-14-7	Dufrenoyia justinae
GR-10-2	Dufrenoyia sp.	GR-14-8	Dufrenoyia scotti
GR-10-3	Dufrenoyia sp.	GR-14-9	Dufrenoyia justinae
GR-10-4	Dufrenoyia sp.	GR-14-10	Dufrenoyia justinae
GR-10-5	Dufrenoyia sp.	GR-14-11	Dufrenoyia scotti
GR-10-6	Dufrenoyia sp.	GR-14-12	Dufrenoyia scotti
GR-10-7	Colombiceras? sp.	GR-14-13	Dufrenoyia sp.
GR-10-8	Colombiceras spathi	GR-14-14	Dufrenoyia sp.
GR-12-1	Dufrenoyia scotti	GR-14-15	Dufrenoyia sp.
GR-12-2	Dufrenoyia scotti	GR-14-16	Dufrenoyia sp.
GR-12-3	Dufrenoyia justinae	GR-14-17	Dufrenoyia scotti
GR-12-4	Dufrenoyia sp.	GR-14-18	Dufrenoyia sp.
GR-12-5	Dufrenoyia sp.	GR-14-19	Dufrenoyia sp.
GR-12-6	Dufrenoyia scotti	GR-16-1	Dufrenoyia scotti
GR-12-7	Dufrenoyia justinae	GR-16-2	Dufrenoyia scotti
GR-12-8	Dufrenoyia justinae	GR-16-3	Dufrenoyia scotti
GR-12-9	Dufrenoyia justinae	GR-16-4	Dufrenoyia scotti
GR-12-12	Dufrenoyia sp.	GR-16-5	Dufrenoyia sp.
GR-12-13	Dufrenoyia sp.	GR-16-6	Dufrenoyia sp.
GR-12-15	Dufrenoyia sp.	GR-16-7	Dufrenoyia scotti
GR-12-17	Dufrenoyia scotti	GR-16-8	Ammonoideo
GR-12-18	Dufrenoyia sp.	GR-16-9	Dufrenoyia scotti
GR-12-19	Dufrenoyia sp.	GR-16-10	Dufrenoyia sp.
GR-13-1	Dufrenoyia scotti	GR-16-11	Colombiceras spathi
GR-13-2	Dufrenoyia scotti	GR-16-12	Dufrenoyia sp.
GR-13-3	Dufrenoyia scotti	GR-16-13	Ammonoideo
GR-13-4	Dufrenoyia scotti	GR-16-14	Dufrenoyia scotti
GR-13-5	Dufrenoyia scotti	GR-16-15	Dufrenoyia scotti
GR-13-6	Dufrenoyia scotti	GR-16-16	Dufrenoyia scotti
GR-13-7	Dufrenoyia scotti	GR-16-17	Dufrenoyia scotti
GR-13-8	Dufrenoyia sp.	GR-16-18	Dufrenoyia scotti
GR-13-9	Dufrenoyia sp.	GR-16-19	Dufrenoyia scotti
GR-13-10	Dufrenoyia justinae	GR-16-20	Ammonoideo
GR-13-11	Colombiceras spathi	GR-16-21	Dufrenoyia scotti
GR-13-12	Dufrenoyia sp.	GR-16-22	Dufrenoyia scotti
GR-13-13	Cheloniceras sp.	GR-16-24	<i>Dufrenoyia</i> sp.
GR-13-14	Pseudohaploceras cf. liptoviensis	GR-16-25	Dufrenoyia sp.
GR-14-1	Dufrenoyia justinae	GR-16-26	Dufrenoyia scotti
GR-14-2	Dufrenoyia sp.	GR-16-27	Dufrenoyia sp.
GR-14-3	Dufrenoyia sp.	GR-16-29	Ammonoideo
GR-14-4	Dufrenoyia scotti	GR-16-30	Dufrenoyia scotti
GR-14-5	Dufrenoyia justinae	GR-16-31	Colombiceras sp.

Número	Taxón	Número	Taxón
GR-16-32	Dufrenoyia scotti	GR-20-9	Burckhardtites nazasensis
GR-16-33	Dufrenoyia sp.	GR-20-10	Burckhardtites nazasensis
GR-16-34	Dufrenoyia sp.	GR-20-11	Burckhardtites nazasensis
GR-16-36	Dufrenoyia scotti	GR-20-12	Burckhardtites nazasensis
GR-16-38	Dufrenoyia scotti	GR-20-13	Pseudohaploceras cf.
GR-16-40	Dufrenoyia sp.	GR-20-15	Burckhardtites nazasensis
GR-16-41	Dufrenoyia scotti	GR-20-16	Burckhardtites nazasensis
GR-16-42	Dufrenoyia scotti	GR-20-17	Dufrenoyia scotti
GR-16-43	Dufrenoyia scotti	GR-20-18	Dufrenoyia scotti
GR-16-44	Dufrenoyia scotti	GR-20-19	Burckhardtites nazasensis
GR-16-45	Dufrenoyia sp.	GR-20-20	Dufrenoyia scotti
GR-16-46	Dufrenoyia scotti	GR-20-21	Dufrenoyia scotti
GR-16-47	Ammonoideo	GR-20-22	Burckhardtites nazasensis
GR-16-48	Dufrenoyia sp.	GR-20-23	Burckhardtites nazasensis
GR-16-49	Dufrenoyia scotti	GR-20-24	Burckhardtites nazasensis
GR-16-50	Dufrenoyia scotti	GR-20-25	Burckhardtites nazasensis
GR-16-51	Dufrenoyia scotti	GR-20-26	Burckhardtites nazasensis
GR-16-52	Dufrenoyia scotti	GR-20-27	Dufrenoyia scotti
GR-16-53	Dufrenoyia sp.	GR-20-28	Burckhardtites nazasensis
GR-16-54	Ammonoideo	GR-20-29	Burckhardtites nazasensis
GR-16-55	Dufrenoyia scotti	GR-20-30	Burckhardtites nazasensis
GR-16-56	Dufrenoyia sp.	GR-20-31	Burckhardtites nazasensis
GR-16-57	Ammonoideo	GR-20-32	Burckhardtites nazasensis
GR-16-58	Dufrenoyia scotti	GR-20-33	Burckhardtites nazasensis
GR-16-59	Dufrenoyia scotti	GR-20-34	Dufrenoyia scotti
GR-18-1	Dufrenoyia scotti	GR-20-35	Dufrenoyia scotti
GR-18-2	Dufrenoyia sp.	GR-20-36	Burckhardtites nazasensis
GR-18-3	Colombiceras sp.	GR-20-38	Burckhardtites nazasensis
GR-19-1	Dufrenoyia scotti	GR-20-39	Burckhardtites nazasensis
GR-19-2	Dufrenoyia scotti	GR-20-40	Burckhardtites nazasensis
GR-19-3	Dufrenoyia scotti	GR-20-41	Dufrenoyia scotti
GR-19-4	Dufrenoyia scotti	GR-20-42	Burckhardtites nazasensis
GR-19-5	Dufrenoyia scotti	GR-20-43	Burckhardtites nazasensis
GR-19-6	Dufrenoyia sp.	GR-20-44	Burckhardtites nazasensis
GR-19-7	Dufrenoyia sp.	GR-20-45	Dufrenoyia scotti
GR-20-1	Burckhardtites nazasensis	GR-20-46	Burckhardtites nazasensis
GR-20-2	Burckhardtites nazasensis	GR-20-47	Burckhardtites nazasensis
GR-20-3	Burckhardtites nazasensis	GR-20-48	Heminautilus sp.
GR-20-4	Burckhardtites nazasensis	GR-20-49	Burckhardtites nazasensis
GR-20-5	Burckhardtites nazasensis	GR-20-50	Burckhardtites nazasensis
GR-20-6	Dufrenoyia scotti	GR-20-51	Burckhardtites nazasensis
GR-20-7	Dufrenoyia scotti	GR-20-52	Dufrenoyia scotti
GR-20-8	Burckhardtites nazasensis	GR-20-53	Dufrenoyia scotti

Número	Taxón	Número	Taxón
GR-20-54	Burckhardtites nazasensis	GR-20-95	Burckhardtites nazasensis
GR-20-55	Burckhardtites nazasensis	GR-20-96	Burckhardtites nazasensis
GR-20-56	Pseudohaploceras cf. liptoviensis	GR-20-97	Burckhardtites nazasensis
GR-20-57	Dufrenoyia scotti	GR-20-98	Burckhardtites nazasensis
GR-20-58	Burckhardtites nazasensis	GR-20-99	Burckhardtites nazasensis
GR-20-59	Colombiceras spathi	GR-20-100	Burckhardtites nazasensis
GR-20-60	Burckhardtites nazasensis	GR-20-101	Burckhardtites nazasensis
GR-20-61	Burckhardtites nazasensis	GR-20-102	Burckhardtites nazasensis
GR-20-62	Dufrenoyia scotti	GR-20-103	Burckhardtites nazasensis
GR-20-63	Dufrenoyia scotti	GR-20-104	Burckhardtites nazasensis
GR-20-64	Burckhardtites nazasensis	GR-20-105	Burckhardtites nazasensis
GR-20-65	Dufrenoyia scotti	GR-20-106	Burckhardtites nazasensis
GR-20-66	Cheloniceras sp.	GR-20-107	Dufrenoyia scotti
GR-20-67	Burckhardtites nazasensis	GR-20-108	Burckhardtites nazasensis
GR-20-68	Burckhardtites nazasensis	GR-20-110	Ostreido
GR-20-69	Burckhardtites nazasensis	GR-20-111	Burckhardtites nazasensis
GR-20-70	Dufrenoyia scotti	GR-20-112	Ammonoideo
GR-20-71	Burckhardtites nazasensis	GR-21-1	Dufrenoyia scotti
GR-20-72	Burckhardtites nazasensis	GR-21-2	Dufrenoyia scotti
GR-20-73	Burckhardtites nazasensis	GR-21-3	Burckhardtites nazasensis
GR-20-74	Dufrenoyia scotti	GR-21-4	Burckhardtites nazasensis
GR-20-75	Burckhardtites nazasensis	GR-21-5	Burckhardtites nazasensis
GR-20-76	Burckhardtites nazasensis	GR-21-6	Dufrenoyia scotti
GR-20-77	Burckhardtites nazasensis	GR-21-7	Burckhardtites nazasensis
GR-20-78	Burckhardtites nazasensis	GR-21-8	Burckhardtites nazasensis
GR-20-79	Burckhardtites nazasensis	GR-21-9	Burckhardtites nazasensis
GR-20-80	Burckhardtites nazasensis	GR-21-10	Burckhardtites nazasensis
GR-20-81	Dufrenoyia scotti	GR-21-11	Dufrenoyia scotti
GR-20-82	Dufrenoyia scotti	GR-21-12	Dufrenoyia scotti
GR-20-83	Burckhardtites nazasensis	GR-21-13	Burckhardtites nazasensis
GR-20-84	Burckhardtites nazasensis	GR-21-14	Dufrenoyia scotti
GR-20-85	Burckhardtites nazasensis	GR-21-15	Dufrenoyia scotti
GR-20-86	Burckhardtites nazasensis	GR-21-16	Dufrenoyia scotti
GR-20-87	Burckhardtites nazasensis	GR-21-17	Dufrenoyia scotti
GR-20-88	Burckhardtites nazasensis	GR-21-18	Dufrenoyia scotti
GR-20-89	Burckhardtites nazasensis	GR-22-1	Cheloniceras mackesoni
GR-20-90	Burckhardtites nazasensis	GR-22-2	Cheloniceras sp.
GR-20-91	Dufrenoyia scotti	GR-22-3	Colombiceras sp.
GR-20-92	Burckhardtites nazasensis	GR-22-4	Colombiceras sp.
GR-20-93	Burckhardtites nazasensis	GR-22-5	Gargasiceras? adkinsi
GR-20-94	Dufrenoyia scotti	GR-22-6	Cheloniceras sp.
GR-20-95	Burckhardtites nazasensis	GR-22-7	Gargasiceras? adkinsi
GR-20-96	Burckhardtites nazasensis	GR-22-8	Gargasiceras? adkinsi

Número	Taxón	Número	Taxón
GR-22-9	Epicheloniceras? sp.	GR-25-29	Gargasiceras? adkinsi
GR-22-10	Cheloniceras sp.	GR-25-30	Gargasiceras? adkinsi
GR-22-11	Cheloniceras sp.	GR-25-31	Gargasiceras? adkinsi
GR-22-12	Cheloniceras sp.	GR-25-32	Gargasiceras? adkinsi
GR-22-13	Cheloniceras sp.	GR-25-33	Gargasiceras? adkinsi
GR-22-14	Cheloniceras sp.	GR-25-34	Gargasiceras? adkinsi
GR-22-15	Cheloniceras sp.	GR-25-35	Gargasiceras? adkinsi
GR-22-16	Cheloniceras sp.	GR-25-36	Gargasiceras? adkinsi
GR-22-17	Colombiceras spathi	GR-25-37	Gargasiceras? adkinsi
GR-22-18	Colombiceras spathi	GR-25-38	Gargasiceras? adkinsi
GR-22-19	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-39	Gargasiceras? adkinsi
GR-22-20	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-40	Gargasiceras? adkinsi
GR-22-21	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-41	Gargasiceras? adkinsi
GR-22-22	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-42	Gargasiceras? adkinsi
GR-22-23	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-43	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-1	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-44	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-2	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-45	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-3	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-46	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-4	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-47	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-5	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-48	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-6	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-49	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-7	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-50	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-8	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-51	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-9	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-52	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-10	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-53	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-11	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-54	Ammonoideo
GR-25-12	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-55	Colombiceras sp.
GR-25-13	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-56	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-14	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-57	Colombiceras sp.
GR-25-15	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-58	Heteromorfo
GR-25-16	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-59	Heteromorfo
GR-25-17	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-60	Tonohamites sp.
GR-25-18	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-61	Dufrenoyia sp.
GR-25-19	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-62	Pseudohaploceras cf.
GR-25-20	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-63	Cheloniceras sp.
GR-25-21	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-64	Cheloniceras sp.
GR-25-22	Gargasiceras? adkinsi	GR-25-65	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-23	Gargasiceras? adkinsi	GR-26-1	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-24	Gargasiceras? adkinsi	GR-26-2	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-25	Gargasiceras? adkinsi	GR-26-3	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-26	Gargasiceras? adkinsi	GR-26-4	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-27	Gargasiceras? adkinsi	GR-26-5	Gargasiceras? adkinsi
GR-25-28	Gargasiceras? adkinsi	GR-26-6	Gargasiceras? adkinsi

Número	Taxón	Número	Taxón
GR-26-7	Gargasiceras? adkinsi	GR-30-6	Gargasiceras? adkinsi
GR-26-8	Gargasiceras? adkinsi	GR-30-7	Gargasiceras? adkinsi
GR-26-9	Gargasiceras? adkinsi	GR-30-8	Colombiceras sp.
GR-26-10	Colombiceras sp.	GR-30-9	Gargasiceras? adkinsi
GR-26-11	Colombiceras sp.	GR-30-11	Tonohamites sp.
GR-26-12	Colombiceras sp.	GR-30-12	Tonohamites sp.
GR-26-13	Hamiticeras? sp.	GR-37-1	Colombiceras sp.
GR-26-14	Colombiceras sp.	GR-37-2	Colombiceras sp.
GR-26-15	Colombiceras sp.	GR-37-3	Colombiceras sp.
GR-26-16	Colombiceras sp.	GR-37-4	Colombiceras sp.
GR-26-17	Colombiceras sp.	GR-37-5	Colombiceras sp.
GR-26-18	Colombiceras sp.	GR-37-6	Colombiceras sp.
GR-26-19	Colombiceras sp.	GR-37-7	Colombiceras sp.
GR-26-20	Colombiceras sp.	GR-37-8	Colombiceras sp.
GR-26-21	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-9	Colombiceras sp.
GR-26-22	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-10	Colombiceras sp.
GR-26-23	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-11	Colombiceras sp.
GR-26-24	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-12	Colombiceras sp.
GR-26-25	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-13	Colombiceras sp.
GR-26-26	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-14	Colombiceras sp.
GR-26-27	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-15	Colombiceras sp.
GR-26-28	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-16	Colombiceras sp.
GR-26-29	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-17	Colombiceras sp.
GR-26-30	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-18	Colombiceras sp.
GR-27-1	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-19	Colombiceras sp.
GR-27-2	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-20	Colombiceras sp.
GR-27-3	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-21	Colombiceras sp.
GR-27-4	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-22	Colombiceras sp.
GR-27-5	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-23	Colombiceras sp.
GR-27-6	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-24	Colombiceras sp.
GR-27-7	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-25	Colombiceras sp.
GR-27-8	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-26	Epicheloniceras gr.
GR-27-9	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-27	Epicheloniceras sp.
GR-28-1	Epicheloniceras sp.	GR-37-28	Epicheloniceras gr.
GR-28-2	Epicheloniceras sp.	GR-37-29	Epicheloniceras gr.
GR-29-1	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-30	Epicheloniceras gr.
GR-29-2	Hamiticeras? sp.	GR-37-31	Epicheloniceras gr.
GR-29-3	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-32	Epicheloniceras gr.
GR-30-1	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-33	Epicheloniceras sp.
GR-30-2	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-34	Epicheloniceras gr.
GR-30-3	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-35	Epicheloniceras gr.
GR-30-4	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-36	Epicheloniceras gr.
GR-30-5	Gargasiceras? adkinsi	GR-37-37	Epicheloniceras gr.

Número	Taxón	Número	Taxón
GR-37-38	Epicheloniceras gr.	GR-40-33	Gargasiceras adkinsi
GR-37-39	Epicheloniceras sp.	GR-40-34	Colombiceras sp.
GR-37-40	Epicheloniceras gr.	GR-40-35	Colombiceras sp.
GR-37-41	Epicheloniceras gr.	GR-40-36	Pseudoaustraliceras? sp.
GR-37-42	Epicheloniceras gr.	GR-40-37	Huastecoceras trispinosoides
GR-37-43	Epicheloniceras gr.	GR-40-38	Huastecoceras trispinosoides
GR-37-44	Colombiceras sp.	GR-40-39	Huastecoceras trispinosoides
GR-37-45	Colombiceras sp.	GR-40-40	Huastecoceras trispinosoides
GR-37-46	Colombiceras sp.	GR-40-41	Huastecoceras trispinosoides
GR-37-47	Colombiceras sp.	GR-40-42	Huastecoceras trispinosoides
GR-37-48	Caseyella aguilerae	GR-40-43	Huastecoceras trispinosoides
GR-40-1	Colombiceras sp.	GR-40-44	Caseyella aguilerae
GR-40-2	Colombiceras sp.	GR-40-45	Caseyella aguilerae
GR-40-3	Colombiceras sp.	GR-40-46	Caseyella aguilerae
GR-40-4	Gargasiceras adkinsi	GR-40-47	Caseyella aguilerae
GR-40-5	Gargasiceras adkinsi	GR-40-48	Caseyella aguilerae
GR-40-6	Colombiceras sp.	GR-40-49	Caseyella aguilerae
GR-40-7	Colombiceras sp.	GR-40-50	Caseyella aguilerae
GR-40-8	Colombiceras sp.	GR-40-51	Caseyella aguilerae
GR-40-9	Colombiceras sp.	GR-40-52	Caseyella aguilerae
GR-40-10	Colombiceras sp.	GR-40-53	Caseyella aguilerae
GR-40-11	Colombiceras sp.	GR-40-54	Caseyella aguilerae
GR-40-12	Colombiceras sp.	GR-40-55	Caseyella aguilerae
GR-40-13	Colombiceras sp.	GR-40-56	Caseyella aguilerae
GR-40-14	Colombiceras sp.	GR-40-57	Caseyella aguilerae
GR-40-15	Colombiceras sp.	GR-40-58	Epicheloniceras sp.
GR-40-16	Colombiceras sp.	GR-40-59	Epicheloniceras sp.
GR-40-17	Colombiceras sp.	GR-40-60	Caseyella aguilerae
GR-40-18	Colombiceras sp.	GR-40-61	Ammonoideo
GR-40-19	Colombiceras sp.	GR-40-62	Colombiceras sp.
GR-40-20	Colombiceras sp.	GR-40-63	Huastecoceras trispinosoides
GR-40-21	Colombiceras sp.	GR-40-64	Epicheloniceras nazasense
GR-40-22	Colombiceras sp.	GR-40-65	Caseyella aguilerae
GR-40-23	Gargasiceras adkinsi	GR-40-66	Huastecoceras trispinosoides
GR-40-24	Colombiceras sp.	GR-41-1	Caseyella aguilerae
GR-40-25	Gargasiceras adkinsi	GR-41-2	Caseyella aguilerae
GR-40-26	Colombiceras sp.	GR-41-3	Caseyella aguilerae
GR-40-27	Colombiceras sp.	GR-41-5	Casevella aguilerae
GR-40-28	Colombiceras sp.	GR-41-6	Caseyella aguilerae
GR-40-29	Colombiceras sp.	GR-41-7	Caseyella aguilerae
GR-40-30	Colombiceras sp.	GR-41-8	Caseyella aguilerae
GR-40-31	Colombiceras sp.	GR-41-9	Colombiceras sp.
GR-40-32	Colombiceras sp.	GR-41-10	Colombiceras sp.
	r.		r·

Número	Taxón	Número	Taxón
GR-41-11	Huastecoceras trispinosoides	GR-47-30	Caseyella aguilerae
GR-41-12	Huastecoceras trispinosoides	GR-47-31	Caseyella aguilerae
GR-41-13	Huastecoceras trispinosoides	GR-47-32	Caseyella aguilerae
GR-41-14	Huastecoceras trispinosoides	GR-47-33	Caseyella aguilerae
GR-41-15	Huastecoceras trispinosoides	GR-47-34	Caseyella aguilerae
GR-41-16	Epicheloniceras sp.	GR-47-35	Caseyella aguilerae
GR-41-19	Epicheloniceras sp.	GR-47-36	Epicheloniceras sp.
GR-41-20	Epicheloniceras nazasense	GR-47-37	Epicheloniceras sp.
GR-41-21	Epicheloniceras sp.	GR-47-38	Epicheloniceras sp. 1
GR-41-23	Epicheloniceras nazasense	GR-47-39	Epicheloniceras sp. 1
GR-41-24	Epicheloniceras tschernyschewi	GR-47-40	Epicheloniceras sp.
GR-41-25	Epicheloniceras sp.	GR-47-41	Epicheloniceras sp. 1
GR-41-27	Epicheloniceras sp.	GR-47-42	Epicheloniceras sp.
GR-41-28	Epicheloniceras nazasense	GR-47-43	Colombiceras sp.
GR-47-1	Nautiloideo	GR-47-44	Colombiceras sp.
GR-47-2	Huastecoceras trispinosoides	GR-47-45	Colombiceras sp.
GR-47-3	Huastecoceras trispinosoides	GR-47-46	Colombiceras sp.
GR-47-4	Huastecoceras trispinosoides	GR-47-47	Colombiceras sp.
GR-47-5	Huastecoceras trispinosoides	GR-48-1	Epicheloniceras sp.
GR-47-6	Huastecoceras trispinosoides		_
GR-47-7	Huastecoceras trispinosoides		
GR-47-8	Huastecoceras trispinosoides		
GR-47-9	Huastecoceras trispinosoides		
GR-47-10	Huastecoceras trispinosoides		
GR-47-11	Epicheloniceras nazasense		
GR-47-12	Epicheloniceras sp.		
GR-47-13	Epicheloniceras sp.		
GR-47-14	Epicheloniceras tschernyschewi		
GR-47-15	Epicheloniceras nazasense		
GR-47-16	Epicheloniceras sp.		
GR-47-17	Epicheloniceras tschernyschewi		
GR-47-18	Huastecoceras trispinosoides		
GR-47-19	Caseyella aguilerae		
GR-47-20	Caseyella aguilerae		
GR-47-21	Caseyella aguilerae		
GR-47-22	Caseyella aguilerae		
GR-47-23	Caseyella aguilerae		
GR-47-24	Caseyella aguilerae		
GR-47-25	Caseyella aguilerae		
GR-47-26	Caseyella aguilerae		
GR-47-27	Caseyella aguilerae		
GR-47-28	Caseyella aguilerae		
GR-47-29	Caseyella aguilerae		

Anexo 2: cuadro de conteos de los ejemplares de la sección de Graceros ordenados por especie y estrato.

Taxón	Estrato	Conteo	Totales
Cheloniceras sp.	2	3	
	3	1	
	7	1	
	13	1	
	20	1	
	22	9	
	25	2	18
Cheloniceras mackesoni	22	1	1
Epicheloniceras spp.	28	2	
	37	3	
	40	2	-
	41	5	-
	47	6	-
	48	1	19
Epicheloniceras sp. 1	47	3	3
Epicheloniceras gr. subbuxtorfi/paucinodum	37	15	15
Epicheloniceras nazasense	40	1	
	41	3	-
	47	2	6
Epicheloniceras tschernyschewi	41	1	
	47	2	3
Dufrenoyia sp. 1	2	2	
	3	17	-
	4	12	-
	7	1	-
	9	3	-
	10	5	-
	12	7	-
	13	3	-
	14	9	-
	16	14	-
	18	1	-
	19	2	76
Dufrenoyia sp. 2	2	2	2
Dufrenoyia justinae	3	3	
	5	3	
	7	16	
	8	7	
	9	3	
	12	4	
	14	5	41

Dufrenoyia scotti	3	13	
		47	
		9	
	12	4	
	13	7	
	14	5	
	16	32	
	18	1	
	19	5	
	20	24	
	21	10	157
Burckhardtites nazasensis	20	75	
	21	8	
Colombiceras sp.	10	3	
L L	18	1	
	22	2	
	25	2	
	26	10	
	30	1	
	37	29	
	40	31	
	40	2	
	41	5	
Colomhiceras spathi	16	1	00
Colombicerus spuni	20	1	
	20	2	
Psaudohanlogaras of lintoviansis	12	1	4
1 seudonapioceras c1. lipioviensis	20	2	
	20	<u> </u>	
II	25	1	4
Heminautilus sp.	20	1	
Gargasiceras? aakinsi	22	8	
	25	55	
	26	19	
	27	9	
	29	2	
	30	8	
	40	5	106
Tonohamites sp.	25	1	
	30	2	3
Hamiticeras? sp.	26	1	
	29	1	2
Pseudoaustraliceras? sp.	40	1	1
Caseyella aguilerae	37	1	
	40	16	

	48	17	
Huastecoceras trispinosoides	40	9	
	41	5	
	47	11	25
Ammonoideo	2	4	
	4	3	-
	16	7	-
	20	1	-
	25	1	-
	40	1	17
Nautiloideo	47	1	1
Bivalvos	3	3	
	4	2	-
	7	1	-
	20	1	7
Gran total	723		·