



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**CARACTERIZACIÓN MORFOMÉTRICA DE CUATRO  
ESPECIES DE AMMONITES DESHAYESÍTIDOS DEL  
APTIANO (CRETÁCICO INFERIOR) DE MÉXICO**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G O**

**P R E S E N T A:**

**PABLO GUILLERMO ARAGONÉS SUÁREZ**



**DIRECTOR DE TESIS:  
DR. JOSEP ANTON MORENO BEDMAR  
2017**



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.

1. Datos del alumno  
Aragonés  
Suárez  
Pablo Guillermo  
932 100 88 89  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
413490113

2. Datos del asesor  
Dr  
Josep Anton  
Moreno  
Bedmar

3. Datos del sinodal 1  
Dra  
Ana Bertha  
Villaseñor  
Martínez

4. Datos del sinodal 2  
Dr  
Francisco Javier  
Vega  
Vera

5. Datos del sinodal 3  
Dr  
Josep Anton  
Moreno  
Bedmar

6. Datos del sinodal 4  
M en C  
Daniel  
Navarro  
Santillán

7. Datos del sinodal 5  
Dra  
Sara Alicia  
Quiroz  
Barroso

8. Datos del trabajo escrito

Caracterización morfométrica de cuatro especies de ammonites deshayesítidos del Aptiano (Cretácico Inferior) de México.

113 pp.

2017



A mi mamá, Lilia América Suárez Fajardo, por su incondicional e inmenso apoyo económico a mis estudios y motivación constante, tanto para la vida personal como académica.

A mi papá, Pablo Elías Aragonés Coello, y a mi hermano, José Enrique Aragonés Suárez, por estar siempre presentes.

Gracias a ellos soy lo que soy, y he llegado a donde he llegado.

***¿Qué es la vida? Un frenesí.  
¿Qué es la vida? Una ilusión.  
Una sombra, una ficción.  
Y el mayor bien es pequeño:  
Que toda la vida es sueño,  
Y los sueños, sueños son.***

**Pedro Calderón de la Barca (1600 – 1681).**

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quisiera agradecer el acceso a la educación gratuita y de calidad que ofrece el pueblo mexicano, a través de la Universidad Nacional Autónoma de México. Y la oportunidad de asistir a la Facultad de Ciencias, donde no solo fui alumno de los científicos más prolíficos de este país, sino que además me fueron una fuente de inspiración directa, e inculcaron en mí el deseo de continuar en el noble camino del saber. Sobre todo a los profesores Sergio González Mora y Miguel Ángel Torres Martínez, quienes a través del curso “Eventos Principales en la Evolución de la Vida Fanerozoica” motivaron, y fomentaron en mí a la paleobiología como una herramienta para entender el cómo y por qué de la evolución de la vida en la Tierra. En particular, el artículo para la revista Scientific American de Stephen Jay Gould “The Evolution of Life on Earth” sin duda marcó un hito en mi formación personal y académica.

Dicho esto, agradezco a los proyectos PAPIIT IA104715 y IA102717 por el apoyo económico brindado a través del cual recibí una beca durante medio año para la elaboración de esta tesis, y sobre todo a mi asesor, el Dr. Josep Anton Moreno Bedmar, cuya guía y motivación agilizó mucho el tránsito hacia la publicación de esta tesis y los trámites correspondientes. También agradezco al personal del laboratorio del Departamento de Paleontología de Invertebrados del Instituto de Geología de la UNAM: Marco Antonio Argaez e Iriliana López Caballero, así como a la M. en C. Violeta Romero del Museo María del Carmen Perrilliat Montoya, donde se encuentra resguardada la Colección Nacional de Paleontología, por permitirme trabajar con los ejemplares de la localidad de Mina Texali, y también a las colecciones de la Universidad de Texas y la Universidad de Michigan, de donde provienen los ejemplares de algunos de los moldes empleados en esta tesis.

Una mención especial a mi compañera Damaris Morón Torres, cuyo optimismo, ayuda y comentarios fueron de vital importancia durante el desarrollo y publicación de este trabajo. Por supuesto, también a mis compañeros de laboratorio: Alexis Casados Monroy, José Roberto Ovando Figueroa y Nahui Olín Zunun Domínguez, por acompañarme durante el proceso creativo y aportar comentarios que mejoraron en mucho el contenido de este escrito.

Finalmente, agradezco a mi comité de sinodales por sus revisiones cabales y oportunas. Quisiera, además, tomar esta oportunidad para agradecer a todas las personas, familiares, amigos y profesores, que me ayudaron de alguna u otra manera durante el transcurso de la carrera. Sepan que no los menciono aquí a todos, solo porque sería una lista interminable y no quisiera dejar a nadie afuera de ella, y que, por espacio, me he remitido aquí a los agradecimientos estrictamente académicos. Espero, con mis actos, haber sido recíproco en la ayuda y confianza que ustedes me han brindado.

A todos:

¡Muchas gracias!

Resumen .....	10
Abstract .....	11
I.- Introducción .....	12
1.1. Marco Teórico .....	12
1.1.1. Generalidades .....	12
1.1.1.1. Moluscos y cefalópodos .....	12
1.1.1.2. Generalidades de los ammonites .....	14
1.1.1.3. Ornamentación .....	15
1.1.1.4. Parámetros morfométricos de la concha .....	20
1.1.1.5. Familia Deshayesitidae .....	22
1.1.2. Definición de especie .....	23
1.1.3. Principales enfoques evolutivos .....	25
1.1.3.1. Definición y perspectiva histórica .....	25
1.1.3.2. Generalidades sobre biología evolutiva .....	26
1.1.3.3. <i>Tempo</i> y modo .....	28
1.1.3.4. Modelos evolutivos .....	29
1.1.3.5. Heterocronía .....	32
1.1.3.5.1 Caracterización de la Heterocronía .....	34
1.1.4. Bioestratigrafía .....	37
1.1.5. México durante el Aptiano .....	38
1.2. Antecedentes .....	40
1.3. Justificación .....	43
1.4. Objetivos .....	44
1.5. Hipótesis .....	44
II.- Materiales y métodos .....	45
2.1. Áreas de estudio .....	45
2.2. Métodos de estudio .....	48
2.3. Sistema de estudio .....	53
III.- Resultados .....	54
3.1. Paleontología Sistemática .....	54
3.2. Resultados estadísticos .....	64
3.2.1. Caracterización morfométrica .....	64
3.2.2. Morfometría geométrica .....	69
3.3. Bioestratigrafía .....	71
IV.- Discusión .....	74
V.- Conclusiones .....	80

Referencias .....	81
Lámina 1 .....	88
Lámina 2 .....	90
Lámina 3 .....	92
Lámina 4 .....	94
Lámina 5 .....	96
Lámina 6 .....	98
Lámina 7 .....	100
Lámina 8 .....	102
Lámina 9 .....	104
Lámina 10 .....	106
Anexo 1 .....	108
Anexo 2 .....	109
Anexo 3 .....	110
Anexo 4 .....	111





## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Filogenia del Phylum Mollusca. ....	12
Figura 2. La morfología del ancestro de los moluscos .....	12
Figura 3. Algunos de los organismos, actuales y fósiles, representativos de la clase Cephalopoda. ....	13
Figura 4. Ciclo de vida general de los ammonoideos. ....	14
Figura 5. Protoconchas de diferentes familias de ammonoideos del Devónico. ....	14
Figura 6. Fósil de ammonite con Aptychus dentro de la cámara de habitación. ....	14
Figura 7. Subdivisiones de las diferentes regiones de la concha. ....	15
Figura 8. Tipos de enrollamiento. ....	15
Figura 9. Diferentes secciones de la vuelta de los ammonites .....	16
Figura 10. Tipos de sutura. ....	17
Figura 11. Tipos de costulación. ....	18
Figura 12. Algunos elementos de la ornamentación externa .....	18
Figura 13. Sección transversal de la concha. ....	20
Figura 14. Secuencia morfológica desde la Familia Heteroceratidae hasta el primer representante de la Familia Deshayesitidae. ....	22
Figura 15. Comportamiento de los patrones macroevolutivos. ....	28
Figura 16. Clasificación de los tipos de heterocronía. ....	33
Figura 17. Mapa conceptual simplificado de los tipos de heterocronía. ....	33
Figura 18. Ejemplo de aceleración (peramórfosis). ....	34
Figura 19. Ejemplo de peramórfosis hipermórfica. ....	35
Figura 20. Tipos de Biozonas. ....	37
Figura 21. Ubicación geográfica de los estados a los cuales pertenecen las localidades de estudio. ....	45
Figura 22. Ubicación de las localidades El Mulato y Graceros en el estado de Durango .....	46
Figura 23. Ubicación de las localidades Bella Unión y Agua del Toro. ....	47
Figura 24. Ubicación de la localidad de Mina Texali. ....	48
Figura 25. Bula dispensadora. ....	48
Figura 26. Comparación del acabado fotográfico de las diferentes etapas del proceso de edición. ....	49
Figura 27. Comparación del contraste entre la foto blanqueada y de saturada. ....	50
Figura 28. Disposición de los parámetros medidos. ....	50
Figura 29. Landmarks utilizados para escribir la forma de las costillas. ....	51
Figura 30. Configuración utilizada para el análisis morfogeométrico. ....	51
Figura 31. Molde del holotipo de <i>Dufrenoyia justinae</i> . ....	54
Figura 32. Línea de sutura de <i>Dufrenoyia justinae</i> . ....	56
Figura 34. Holotipo de <i>Dufrenoyia mulatoensis</i> . ....	56
Figura 33. Holotipo de <i>Dufrenoyia bösei</i> . ....	56
Figura 35. Holotipo de <i>Dufrenoyia scotti</i> . ....	57
Figura 36. Ejemplar de <i>Dufrenoyia scotti</i> . ....	59
Figura 37. Holotipo de <i>Dufrenoyia stenzeli</i> . ....	59
Figura 38. Holotipo de <i>Dufrenoyia duranguensis</i> . ....	59
Figura 39. Ejemplar de <i>Dufrenoyia</i> sp. ....	61
Figura 40. Ilustración de la ornamentación de <i>Dufrenoyia</i> sp. ....	61
Figura 41. Holotipo de <i>Burckhardtites nazasensis</i> . ....	62
Figura 42. Ilustraciones de la ornamentación de las cuatro especies. ....	63
Figura 43. Correlación de lie [grado de involución] con IAP con barras de 95% de confianza [en azul] efectuado en <i>Dufrenoyia justinae</i> y <i>Dufrenoyia</i> sp. [en púrpura]. ....	64
Figura 44. Grado de compresión de las cuatro especies. ....	64

Figura 45. Análisis de Componentes Principales con elipses de 95% de confianza, efectuado en *Burckhardtites nazasensis* [en azul] y *Dufrenoyia scotti* [en púrpura]. ..... 65

Figura 46. Análisis de Componentes Principales con elipses de 95% de confianza, efectuado en *Dufrenoyia justinae* [en negro] y *Dufrenoyia scotti* [en rojo]. ..... 66

Figura 47. Análisis de Componentes Principales con elipses de 95% de confianza, efectuado en *Burckhardtites nazasensis* [en azul] y *Dufrenoyia* sp. [en rojo]. ..... 67

Figura 48. Análisis de Componentes Principales con elipses de 95% de confianza, efectuado en *Dufrenoyia scotti* [en morado] y *Dufrenoyia* sp. [en rojo]. ..... 68

Figura 49. Configuración de *landmarks*. ..... 69

Figura 50. Gradilla de deformación. .... 69

Figura 51. Análisis de Componentes Principales. .... 70

Figura 52. Comparación de secciones bioestratigráficas. .... 72

Figura 53. Sección estratigráfica de la localidad de Bella Unión, en el estado de Coahuila. .... 73

## Abreviaturas

IGM: Museo María del Carmen Perrilliat Montoya, Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, Ciudad de México  
 BEG: Bureau of Economic Geology, University of Texas  
 UMMP: University of Michigan Museum of Paleontology  
 UT: University of Texas  
 BLL: Bella Unión, Coahuila  
 AT: Agua del Toro, Coahuila  
 MT: Mina Texali, Puebla  
 GR: Graceros, Durango  
 ML: El Mulato, Durango

Aragonés-Suárez P.G., 2017. **Caracterización morfométrica de cuatro especies de ammonites deshaysítidos del Aptiano (Cretácico Inferior) de México**. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 113 pp.

## RESUMEN

En esta tesis, se investigó el cambio en la morfología de un linaje particular de ammonoideos durante la parte terminal del Aptiano inferior [Cretácico Inferior ~120 millones de años (m. a.)] en un mar epicontinental, en el noreste del actual territorio mexicano. El estudio está basado en 243 ejemplares, de cuatro especies de ammonites de la Familia Deshayesitidae, distribuidas en dos géneros: el cosmopolita *Dufrenoyia* y el endémico *Burckhardtites*, a saber: *Dufrenoyia justinae*, *Dufrenoyia scotti*, *Dufrenoyia* sp., y *Burckhardtites nazasensis*. *Dufrenoyia* es un género que tuvo una distribución bastante cosmopolita en el mar de Tethys durante el Aptiano inferior, encontrándose registros de este género en México, Colombia, Venezuela, Francia, Suiza, Inglaterra y Rusia, entre otros. Este género es de suma importancia para la bioestratigrafía debido a lo abundante que es su registro. El propósito de este trabajo fue detectar los cambios en la morfología del linaje de los deshaysítidos de los géneros *Dufrenoyia* y *Burckhardtites* en México durante varios millones de años, y discutir la relación que tuvieron estos cambios morfológicos con las perturbaciones ambientales. Los fósiles estudiados fueron obtenidos de cuatro localidades de la Formación La Peña: Bella Unión, El Mulato, Agua del Toro y Graceros, distribuidas en los estados de Durango, Coahuila y Nuevo León. Además de la localidad de Mina Texali en el estado de Puebla. Se encontró que las diferencias morfológicas se centran en la estilización de la ornamentación y la compresión e involución de la concha, factores que determinan en gran medida el desempeño hidrodinámico. También fue notable el patrón bioestratigráfico, que sugiere el reemplazo ecológico de *Dufrenoyia justinae* por las especies *Dufrenoyia scotti* y *Burckhardtites nazasensis*. De manera interesante, estos cambios coinciden con la transgresión marina ocurrida en el límite Aptiano inferior/Aptiano superior. Por otro lado, en la sección de Mina Texali, en el estado de Puebla, se observaron tendencias morfológicas que no concuerdan con lo que ocurre de manera general en la Provincia del Atlántico Central. Es interesante el hecho de que la morfología de esta población de *Dufrenoyia justinae* tiene grandes similitudes con *Dufrenoyia* sp., especie que a su vez parece haberse derivado de *Dufrenoyia justinae* a través de un proceso heterocrónico denominado como aceleración peramórfica. Adicionalmente, se incluyeron en el análisis a varias especies de *Dufrenoyia* y *Burckhardtites* descritas en los trabajos de Humphrey, Cantú Chapa, y Young, las cuales no muestran diferencias que justifiquen su asignación a especies diferentes, por lo que son consideradas como sinonimias de *Dufrenoyia justinae*.

## ABSTRACT

Herein, morphologic change within a particular ammonoid lineage was investigated. This lineage existed during the terminal lower Aptian [Lower Cretaceous ~120 million years] in a shallow epicontinental sea at northeast of Mexico. This study is based in 243 samples of four ammonite species belonging to Deshayesitidae family. These are distributed in two genera: *Dufrenoyia* and *Burckhardtites*: *Dufrenoyia justinae*, *Dufrenoyia scotti*, *Dufrenoyia* sp., and *Burckhardtites nazasensis*. The genus *Dufrenoyia* had a wide biogeographic distribution in Tethys Sea during lower Aptian, and there is abundant record of this genus in Mexico, Colombia, Venezuela, France, Switzerland, England and Russia, among others. Hence, *Dufrenoyia* has a pivotal importance in biostratigraphy due to its ubiquitous fossil record.

The aim of this work was the detection of specific morphologic change in four species within deshayesitids lineage in Mexico for a few million years, and to discuss the relationship that these changes had with environmental perturbations. For the most part, the studied specimens were obtained out of four localities of La Peña Formation: Bella Unión, El Mulato, Agua del Toro and Graceros, from the states of Durango, Coahuila and Nuevo León. In addition, some specimens of Mina Texali locality from Puebla were included.

It was found that the morphologic differences are focused in the ornament stylization, compression and involution of the conch. These factors greatly determine hydrodynamic properties and performance. The observed biostratigraphic pattern was also notable, because it suggests swift ecological replacement of *Dufrenoyia justinae* by *Dufrenoyia scotti* and *Burckhardtites nazasensis*. Interestingly, these changes coincides with a well-studied transgression occurred in the lower-Aptian/upper-Aptian boundary. On the other hand, the *Dufrenoyia justinae* population of Mina Texali section in Puebla showed up morphoclines that does not match those observed in populations of the same species in the rest of the Central Atlantic Province. In fact, the morphology of this *Dufrenoyia justinae* population has astonishing similarities with the yet undescribed *Dufrenoyia* sp. which in turn seems to have being derived from *Dufrenoyia justinae* via peramorphic acceleration, this therefore implies that a specific heterochronic process was triggered in *Dufrenoyia justinae* in this area, in response to environmental changes and possibly developmental constrictions. Finally, some others species of *Dufrenoyia* and *Burckhardtites* described by Humphrey, Cantú Chapa, and Young were included for taxonomic analysis, but the differences ascribed by these authors do not substantiate their assignation to new species, therefore being considered as *Dufrenoyia justinae* and *Dufrenoyia scotti* synonyms herein.

## I.- INTRODUCCIÓN

### 1.1. MARCO TEÓRICO

#### 1.1.1. Generalidades

##### 1.1.1.1. Moluscos y cefalópodos

El *Phylum* Mollusca [del latín *Mollis*, que significa suave] constituye un grupo muy diverso en cuanto a morfologías derivadas de un solo plan corporal. Existen grandes variaciones en cuanto a tamaño, morfologías y formas de vida, lo que convierte a este grupo en uno de los *phyla* más diversos del reino Animal, después de Arthropoda (Mille-Pagaza, 2008). No existe una forma estándar de molusco y en un sentido evolutivo representan un material muy plástico: las estructuras de su cuerpo son libremente modificadas para adaptarse a nuevos hábitos.

Son invertebrados, con simetría bilateral, protostomados, esquizocelomados; de los cuales se han descrito unas 110,000 especies vivientes y más de 70,000 especies fósiles (Brusca y Brusca, 2003). Su *Baupläne* involucra un cuerpo blando que termina en una epidermis con numerosas glándulas mucosas, importantes para el desplazamiento y protección. Estas glándulas, en muchos moluscos, ayudan a formar una concha de carbonato de calcio que puede estar constituida por una o dos piezas [llamadas valvas] que en muchos casos permite la identificación a nivel genérico o incluso específico. La presencia de estas partes duras le ha conferido a este *phylum* un gran potencial de fosilización. Por lo anterior, los moluscos representan uno de los grupos con más presencia en el registro fósil; lo que además de facilitar su estudio taxonómico, permite realizar inferencias ecológicas y evolutivas (Brusca y Brusca, 2003; Mille Pagaza, 2008).

El *phylum* se compone de ocho clases (Figura 1): Caudofoveata; Aplacophora; Monoplacophora; Polyplacophora; Gastropoda; Pelecypoda o Bivalvia; Scaphopoda y Cephalopoda, que actualmente cuenta con los calamares [Orden Teuthida], pulpos [Orden Octopoda], y nautiloideos. Además de los grupos fósiles Bactritida, Orthoceratida, Belemnoidea, y Ammonoidea, entre otros (Mille Pagaza, 2008).

Existen dos hipótesis para explicar la filogenia y origen de los moluscos, conocidas como Testaria y Aculifera (Sigwart y Sutton, 2007; Vinther *et al.*, 2012). En la hipótesis Testaria, Aplacophora se posiciona como el grupo más tempranamente divergente [Polyplacophora + Conchifera= Testaria] lo cual implica que Aplacophora debió divergir en el Cámbrico temprano. En cambio, la segunda hipótesis, Aculifera, postula que la morfología vermiforme de los aplacóforos es una modificación secundaria de un ancestro con una morfología más

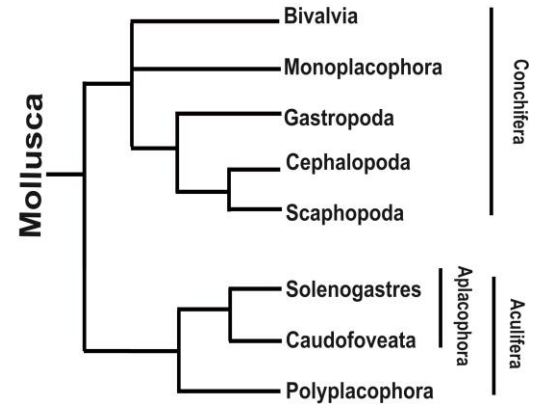


Figura 1. Filogenia del Phylum Mollusca.

Hipótesis Aculifera, basada en Sigwart y Sutton (2007).

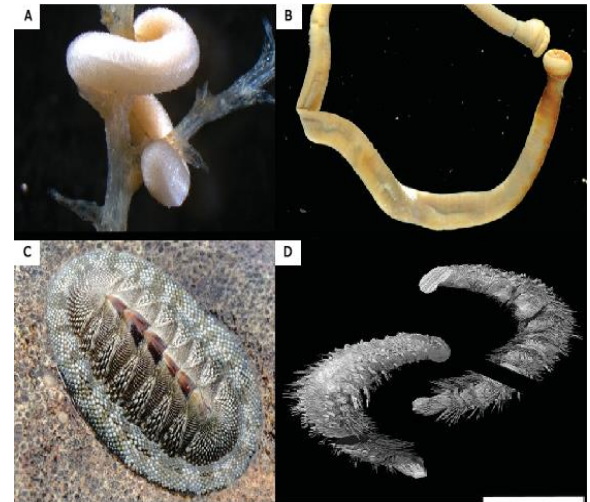


Figura 2. La morfología del ancestro de los moluscos debió ser más parecida a la de los quitones, según la hipótesis Aculifera. *Acaenoplax hayae* Sutton 2001, muestra una morfología vermiforme pero con siete placas calcáreas reducidas, lo que sugiere que la morfología vermiforme pero con siete placas calcáreas reducidas, lo que sugiere que la morfología de los aplacóforos se debe a una modificación secundaria y no a un carácter ancestral.

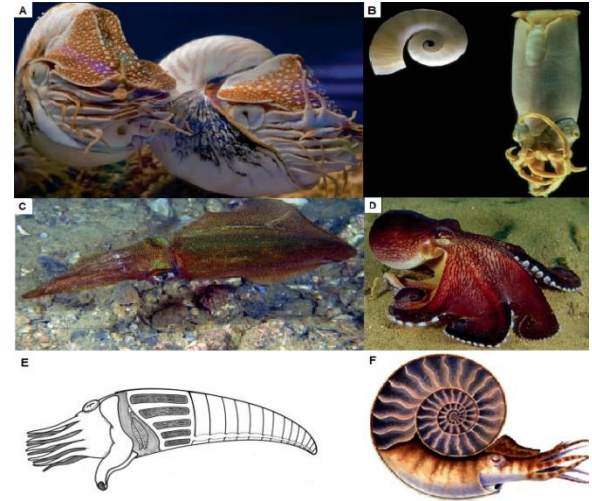
A) Neomeniomorfo (Solenogastres) B) Chetodermomorfo (Caudofoveata) C) *Chiton tuberculatus* Linnaeus 1758 (Polyplacophora) D) *Acaenoplax hayae* Sutton 2001, un Polyplacophora fósil. Modificado de Vinther *et al.*, 2012. Escala: 1 cm.

semejante a la de los quitones [Polyplacophora] (Figura 2). A pesar de que existen análisis filogenéticos que respaldan ambas hipótesis, hay evidencia embriológica, molecular, morfológica y fósil que apoya la monofilia del grupo Aculífera (Vinther *et al.*, 2012) por lo cual es la hipótesis más ampliamente aceptada.

La Clase Cephalopoda [del griego *κεφαλή* (*kephalen*), cabeza y *ποδός* (*podós*), pie] es la más derivada del *phylum*. Apareció en la mitad del Cámbrico superior a partir de algún grupo de molusco con una morfología similar a los monoplacóforos, siendo posiblemente *Plectronoceras cambria* Walcott, 1905 el primer cefalópodo fósil conocido (Kröger *et al.*, 2011; Klug *et al.*, 2015). Se conocen cerca de 650 especies vivientes y alrededor de 7,000 fósiles (Figura 3), por lo que se lo considera un grupo ecológicamente exitoso (Mille Pagaza, 2008). Los cefalópodos son cazadores activos. Los calamares, por ejemplo, son considerados unos de los animales marinos más voraces (Brusca y Brusca, 2003). Estos moluscos presentan una serie de adaptaciones que hacen posible este estilo de vida: modificaciones en el aparato mandibular que les permiten perforar conchas y esqueletos calcáreos; rápida velocidad de nado mediante retropropulsión a chorro; y glándulas salivales modificadas para la producción de veneno, lo que facilita la rápida inmovilización de las presas y evita confrontaciones que podrían afectar sus partes blandas.

La cabeza de los cefalópodos posee ojos grandes, los cuales son los más complejos de todos los invertebrados; la boca presenta rádula [aparato mandibular] y está rodeada de brazos. Durante su desarrollo la porción superior y anterior del pie se transforman en el embudo por donde sale la corriente exhalante desde la cavidad del manto, utilizada para la locomoción, por lo que fueron inicialmente nombrados Siphonopoda. Otras de las características de este grupo son los cromatóforos, que le permiten camuflarse, y los sacos de tinta con los que aturden a sus predadores. Además, en este grupo se encuentran los invertebrados más complejos en cuanto a comportamiento. Incluso se han llegado a reportar, en octópodos, conductas como la curiosidad, manipulación de objetos a modo de herramientas y la expresión de patrones conductuales similares a la personalidad (Kröger *et al.*, 2011).

La concha, en los primeros grupos de cefalópodos, les permitía controlar la flotabilidad. Las características más importantes de la concha externa de los cefalópodos es que es tubular y está dividida en cámaras por medio de septos, con un filamento de tejido vivo [el sifúnculo] que atraviesa las demás cámaras, y con el organismo habitando la última cámara, llamada cámara de habitación (Schindewolf, 1993; Brusca y Brusca, 2003). La concha ha jugado un papel importante en los patrones macroevolutivos de este grupo. Después de su origen en el Cámbrico, los cefalópodos pasaron rápidamente a una



**Figura 3. Algunos de los organismos, actuales y fósiles, representativos de la clase Cephalopoda.**

**A)** Nautilido actual **B)** *Spirula spirula* Linnaeus 1758, junto a su fragmocono interno **C)** *Sepiotheutis australis* Quoy y Gaimard 1832 **D)** *Amphioctopus marginatus* Taki 1964 **E)** Reconstrucción de *Plectronoceras*, representante de cefalópodos tempranamente divergentes **F)** Reconstrucción artística de un ammonite. Modificado de Kröger *et al.*, 2011.

etapa de radiación adaptativa, que continuó y se intensificó hasta el Ordovícico. Al inicio de este periodo surgió el grupo Orthocerida, que es un clado importante dentro de los cefalópodos. De este grupo se derivaron todos los cefalópodos modernos (Klug *et al.*, 2015). Hacia la mitad del Paleozoico [Silúrico/Devónico], los cefalópodos divergieron en nautiloideos [Tetrabranchiata, que también incluye a los ammonoideos] y los actualmente dominantes coleoideos [Dibranchiata]. La tendencia más notable dentro de la evolución de los coleoideos fue la internalización y reducción de la concha. En los tétidos se presenta una reminiscencia denominada pluma, y en los octópodos la concha se pierde totalmente.

#### 1.1.1.2. Generalidades de los ammonites

Los ammonites son moluscos cefalópodos que aparecieron en el Devónico, hace más de 380 millones de años. Se derivaron de Orthocerida a través de Bactritida, y se diversificaron en un tiempo geológico breve (Klug *et al.*, 2015). Tienen un crecimiento directo, es decir, nacen con una morfología muy similar al adulto. Su crecimiento consiste sólo en aumentar de tamaño sin cambiar radicalmente de forma.

Se sabe que los ammonites presentan un marcado dimorfismo sexual, representado por las microconchas [machos] y macroconchas [hembras]. Su fecundación debió ser interna (el ciclo de vida general se presenta en la Figura 4). En el huevo se llevaba a cabo el desarrollo embrionario, que consiste en la formación de la protoconcha y la primera vuelta del organismo (Figura 5), sección que más tarde formará parte de la zona umbilical. Los ammonites lograron habitar la totalidad de los mares, pero se extinguieron junto con los dinosaurios, rudistas y otros grupos durante la crisis del Cretácico/Paleógeno, la cual ha sido asociada a la caída de un bólido, en Chicxulub en la Península de Yucatán (Gass *et al.*, 1980; González-Arreola *et al.*, 2014).

La gran abundancia de ammonites en las rocas Mesozoicas, su distribución mundial, amplia variabilidad morfológica y alta tasa evolutiva hacen de este grupo fósil una buena herramienta para los análisis bioestratigráficos y para el establecimiento de esquemas biozonales y de correlación basados en su ocurrencia estratigráfica. De hecho, los estudios bioestratigráficos de las especies índices de este grupo, proveyeron el marco fundamental para las divisiones cronoestratigráficas del Cretácico (Barragán, 2000).

El registro fósil de los ammonites está claramente dominado por sus conchas, puesto que las partes blandas se descomponían rápidamente o eran consumidas por otros organismos. Además de la concha, los ammonites también poseían partes duras en su interior, como la rádula y el *Aptychus* [Del griego ἀπτυχοξ, que significa «cuerpo

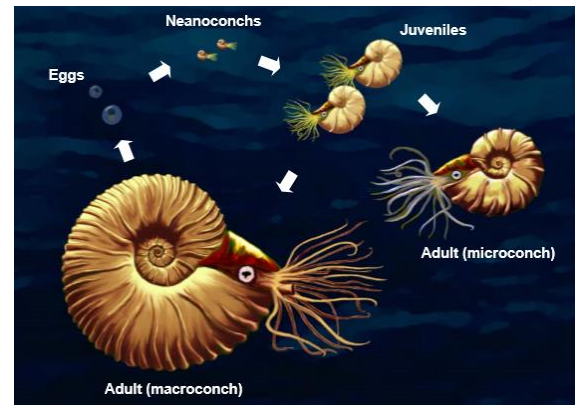


Figura 4. Ciclo de vida general de los ammonoideos. Dibujo original tomado de Matamales Andreu, 2015.

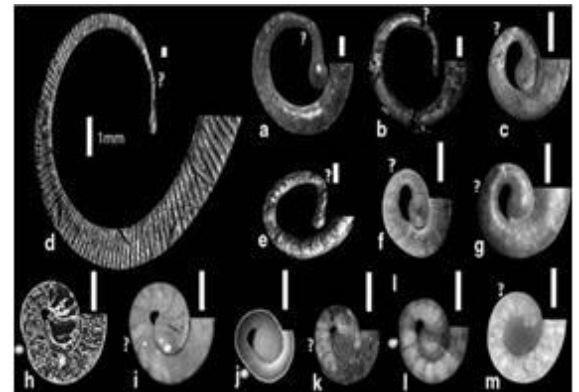


Figura 5. Protoconchas de diferentes familias de ammonoideos del Devónico.

a, d) Mimosphinctidae, b-c) Teicherticeratidae, e-f) Mimoceratidae, g) Auguritidae, h) Lataarcestidae, i-k) Anarcestidae, l-m) Werneroceratidae. El final de la protoconcha se indica con un asterisco, o signo de interrogación en los casos inciertos. Escala gráfica: 1mm. Imagen tomada de Klug *et al.*, 2015.



Figura 6. Fósil de ammonite con *Aptychus* dentro de la cámara de habitación.

Modificado de Klug *et al.*, 2015. Escala: 10 mm.

doblado en dos». pl. *Aptychi*], que al descomponerse las partes blandas del animal, generalmente se desprendían. Por esto, no es común encontrarlas en el interior de la concha fósil (Figura 6). El *Aptychus*, se suele clasificar como un parataxón debido a este fenómeno. Es preciso mencionar que la naturaleza del *Aptychus* estuvo sujeta a un fuerte debate: Lehmann (1972) retomó la idea de que se trata de una parte del aparato mandibular de los ammonoideos, contrario a lo establecido por Schindewolf (1958) quien había argumentado que el *Aptychus* cumplía la función de opérculo, basándose en especímenes que mostraban esta estructura en el extremo de la cámara habitación. Sin embargo, existe evidencia suficiente para considerar como cierta la naturaleza mandibular del *Aptychus*; por ejemplo, su composición mineralógica es mayoritariamente de calcita, y no de aragonita como el resto de la concha de los ammonoideos, lo que sugiere que los *Aptychi* no se derivan del manto. Recientemente, se ha considerado que el *Aptychus* es una estructura mandibular especializada, que podía servir de opérculo en algunos ammonites (Tanabe *et al.*, 2015). No obstante, esta afirmación también crea otro dilema. Si los *Aptychi* son elementos mandibulares, los ammonoideos son un grupo raro en la filogenia de los Cefalópodos, en cuanto a la proporción del aparato masticador con respecto al tamaño corporal. Lo común en los cefalópodos es que el aparato mandibular no represente más del 1% del tamaño total del cuerpo del animal (Monks y Palmer, 2002).

En los ammonoideos del Devónico tardío se encuentra otro tipo de estructura similar, denominada *Anaptychus* [pl. *Anaptychi*], que generalmente se preserva como una película carbonosa, indicativo de una composición quitinosa, y en ocasiones se aprecia una ligera capa de carbonatos; por lo anterior, el *Anaptychus* es considerado como un carácter plesiomórfico con respecto a los *Aptychi* mesozoicos (Monks y Palmer, 2002).

### 1.1.1.3. Ornamentación

A pesar de que sí se han publicado varios estudios sobre las partes blandas de los ammonites, el registro fósil de estas es muy escaso (Klug y Lehmann, 2015); y ya que la concha de los ammonites es la que posee el mayor potencial de fosilización, su morfología es la base de la mayor parte de nuestro conocimiento de este grupo (Barragán, 2000). Tomando en cuenta la gran diversidad taxonómica de este clado, así como sus casi 300 millones de años de existencia, se vuelve obvio que los diferentes grupos de ammonoideos hayan desarrollado un amplio conjunto de caracteres, muchos de ellos divergentes. Esto hace necesario el desarrollo de un igualmente amplio conjunto de términos descriptivos (Klug *et al.*, 2015). Para una mejor comprensión anatómica, la concha de los ammonites puede ser subdividida en tres regiones (Figura 7):

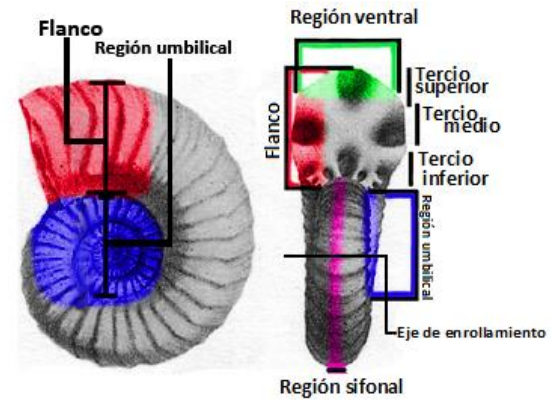


Figura 7. Subdivisiones de las diferentes regiones de la concha.

Dibujo modificado de Román, 1938.

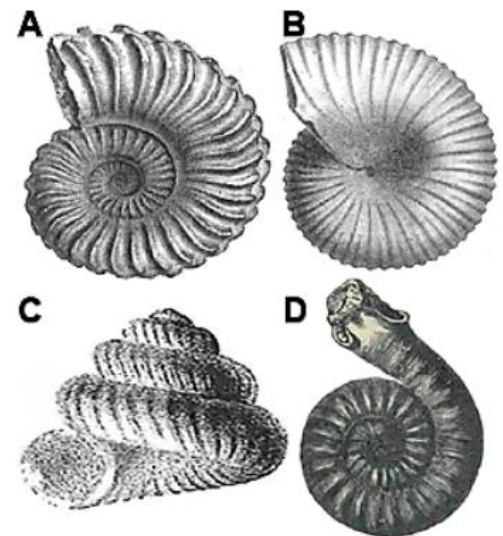


Figura 8. Tipos de enrollamiento.

A) Evolutivo, B) Involutivo, C) Heteromorfo, D) Advolutivo. Dibujos modificados de D'Orbigny, 1840-42.

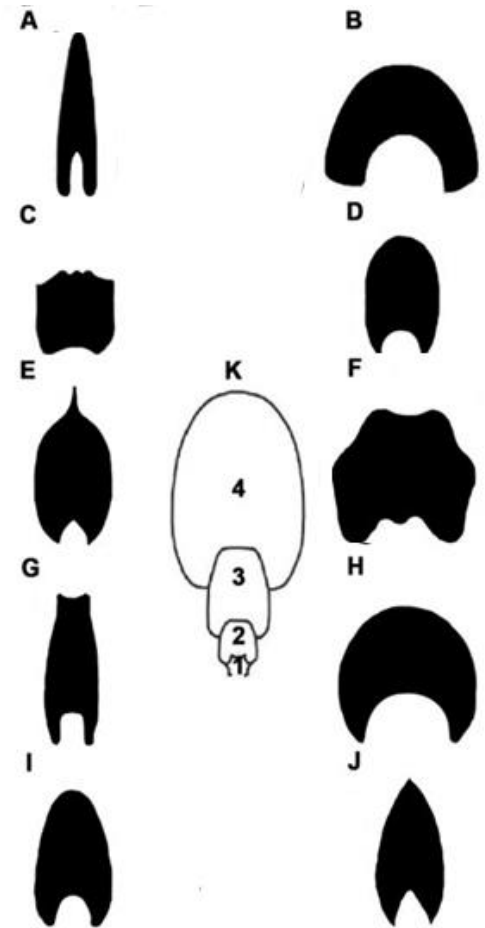


- El flanco, el cual es el lateral derecho o izquierdo de la concha que a su vez se divide en tres zonas: el tercio inferior, medio y superior.
- La región umbilical, que comprende las vueltas iniciales del ammonite.
- La zona ventral es la parte más alejada del eje de enrollamiento y en su parte media se ubica la región sifonal, bajo la cual se encuentra el sífunculo.

De la relación morfométrica de estas regiones de la concha, se desprende otra característica importante: el tipo de enrollamiento. Este se divide en dos grandes grupos, el planoespiral y el heteromorfo. Del planoespiral, a su vez, existen tres tipos: el involuto, donde la última vuelta cubre a las anteriores; el evolutivo, donde se pueden observar todas las vueltas que integran la concha; y el advolutivo, que refiere a un enrollamiento estrecho, pero donde las vueltas se tocan sin cubrirse (Klug *et al.*, 2015) (Figura 8). Lo anterior da paso a lo que se conoce como sección de la vuelta, que junto con la zona ventral (Figura 9) representan un elemento útil en la identificación taxonómica a nivel de género.

Las secciones de la vuelta son importantes debido a que existe una variedad considerable de estas, así como de regiones ventrales, lo que permite diferenciar entre géneros que comparten muchas similitudes en la ornamentación. Sin embargo, es importante notar que la sección de la vuelta puede variar durante el desarrollo ontogenético, añadiendo cierto grado de dificultad taxonómica. Otro evento responsable en la variación de la sección de la vuelta en una misma especie son los procesos diagenéticos, aunque estos son fácilmente identificables si tenemos en cuenta que cualquier modificación a la simetría bilateral de las conchas es un indicio claro de alguna modificación durante la fosilización (Ovando-Figueroa, 2016). Adicionalmente, existen otras causas para la deformación en la simetría u ornamentación de la concha, principalmente lesiones por traumatismo o por interacciones ecológicas. Las lesiones son un crecimiento anormal que se da por una disrupción en la deposición de los minerales en la concha, frecuentemente por ataques de depredadores y obstrucciones de parásitos y epibiontes. Los tipos de lesiones son sumamente variados, y comúnmente adquieren nombres según su tipología, aunque en algunos casos se puede conocer su origen. Por ejemplo las fracturas, protuberancias, cicatrices y depresiones que son causadas por la intrusión de epibiontes (Zunun *et al.*, 2015).

Aunado a esto, y como se ha comentado anteriormente, la concha se divide en dos partes: la más externa llamada cámara de habitación y el fragmocono, la parte interna de la concha. Es aquí donde se encuentran los elementos internos de la concha. El fragmocono está constituido por septos que subdividen la concha en



**Figura 9.** Diferentes secciones de la vuelta de los ammonites. La parte superior corresponde a la regiones ventrales; que se suelen dibujar como un elemento diferente a la de la sección de la vuelta, pero que, finalmente, está contenido dentro de esta.

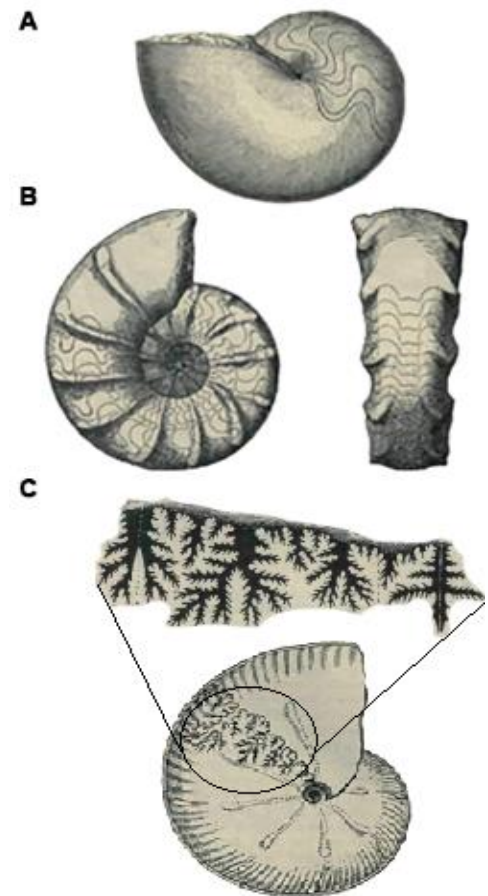
A) Comprimida, B) Deprimida, C) Cuadrada, D) Elíptica, E) Lanceolada, F) Poligonal, G) Rectangular, H) Redondeada, I) Ovalada, J) Ojival, K) Cambios en la sección de la vuelta durante la ontogenia. 1: poligonal, 2: subcuadrangular, 3: rectangular, 4: elíptica. Basado en dibujos de D'Orbigny, 1840-42.

cámaras conectadas entre sí por un sifón; dentro de las cámaras del fragmocono se acumulaba el gas que confería control sobre la flotabilidad (González-Arreola *et al.*, 2014). Dentro del fragmocono, generando las divisiones de las cámaras, se encuentran los septos o tabiques. Cada septo se forma por la mineralización de la membrana septal, que a su vez es un derivado del manto. El trazo que describe la unión del tabique con la pared interna de la concha se denomina sutura, o línea de sutura (Barroso-Barcenilla, 2008); la sutura suele ser un elemento importante para la taxonomía de los ammonites, y para su análisis se divide en sillas [saddles] y lóbulos [lobes]. Por convención, se define a las sillas como la parte de la sutura cuya sección convexa se orienta hacia la apertura de la concha; y los lóbulos, como la parte orientada de manera inversa. La cantidad de sillas y lóbulos depende del tipo de sutura que posean. Esta cantidad también se corresponde con el tamaño del ammonite e incluso pueden llegar a incrementar su complejidad conforme el desarrollo ontogenético (Klug *et al.*, 2015).

Las suturas de los ammonites suelen ser muy complejas, debido a que el septo se replegaba progresivamente desde el centro hasta la pared interna de la concha conforme el ammonite aumentaba de tamaño. Se cree, actualmente, que una de las posibles funciones de la complejidad en la línea de sutura era la de proveer de solidez adicional a la concha sin necesidad de incrementar su grosor. Esto le permitía a los ammonites contar con una concha ligera pero muy resistente, útil a la vez para el escape y la resistencia al ataque de depredadores (Ovando-Figueroa, 2016).

Existen tres tipos de sutura básicos, que se corresponden con los tres órdenes de la subclase Ammonoidea: goniatítica, ceratítica y ammonítica (Figura 10). Estos fueron apareciendo paulatinamente durante la historia evolutiva de los ammonoideos. Los grupos tempranamente divergentes presentaban sutura goniatítica [Orden Goniatitida], que es poco compleja, semejante la que presentan los nautilídeos. En el Triásico, se vuelven comunes las suturas ceratíticas [Orden Ceratida] que presentaban una complejidad mayor. Por último, en los linajes más derivados, aparece la sutura ammonítica [Orden Ammonitida], la de mayor complejidad y número de pliegues. Sin embargo, durante el Cretácico Superior, varios grupos de este orden presentaron suturas de tipo ceratítica, pero al ser esta una reversión a un carácter ancestral son nombradas como pseudoceratíticas (Ovando-Figueroa, 2016).

El estudio detallado de la línea de sutura permite reconocer a nivel de familia, además de permitir diferenciar géneros de ammonites con concha y ornamentación muy similares (Woods, 1958). Para tener un detalle taxonómico más fino, se recurre al estudio de la ornamentación externa de la concha. Es aquí donde se encuentra la mayor parte de la diversidad morfológica, ya que varía de manera



**Figura 10. Tipos de sutura.**

A) Goniatítica B) Ceratítica C) Ammonítica. Dibujos modificados de Hyatt, 1900.

sustancial entre géneros y especies diferentes. Esto se debe a que la ornamentación está fuertemente determinada por constricciones ambientales y del desarrollo, lo cual es un factor que favorece el estudio de la evolución de estos animales (Lehmann *et al.*, 2015b). Algunos de los elementos principales de la ornamentación son las líneas de crecimiento, costillas y tubérculos. Las líneas de crecimiento se originan durante la formación de la concha debido a las diferentes etapas de crecimiento del animal. Existe un tipo de línea similar a las de crecimiento, llamadas liras (Barroso-Barcenilla, 2008), las cuales son más gruesas y más espaciadas entre sí, pero no existe una clara división entre estas y las líneas de crecimiento.

Las costillas, por su parte, a pesar de no estar presentes en todos los *taxa* y atravesar por grandes cambios durante la ontogenia, son los elementos más evidentes en la morfología de las conchas, por lo que son muy útiles para identificar especies. Las costillas pueden presentar diferentes trazados, que se definen como el recorrido que realizan las costillas sobre el flanco, como por ejemplo, sigmoidales o rectos. Las costillas no suelen presentar la misma morfología, por esto se suelen dividir en primarias, que son más largas y robustas, y secundarias que generalmente no son tan largas y son menos robustas. Esto permite considerar la relación entre ambos tipos de costillas como un elemento taxonómico más. Algunos de los trazados más comunes de costilla se muestran en la figura 11.

Aunque no siempre sucede, es común que las costillas continúen hacia la zona ventral, cruzándola de forma rectilínea o arqueada, a veces terminando en estructuras llamadas tubérculos, nodos o espinas. Las espinas son terminaciones agudas y alongadas, mientras que los nodos y tubérculos son redondeados, siendo el tamaño la única diferencia entre estos dos términos; algunos autores incluso los consideran sinónimos, ya que no existe uniformidad en el uso de estos términos en la literatura (Klug *et al.*, 2015) (Figura 12).

Para la taxonomía de los ammonoideos es necesario contar con este amplio conjunto de conceptos y definiciones de la anatomía de la concha de estos animales, además de una descripción muy detallada; esto se debe a que la variación intraespecífica en estos rasgos varía notablemente entre clados. Así, las pequeñas diferencias que pueden justificar la introducción de una nueva especie en un clado, caerían dentro del amplio margen de variabilidad existente en otro. Por ejemplo, en los ammonoideos más tempranamente divergentes, los detalles de la línea de sutura y ornamentación a menudo no son tan importantes como la geometría de la concha con respecto a la caracterización de los grupos. En contraste, la ornamentación y la línea de sutura son muy importantes en la descripción de los ammonoideos del Paleozoico tardío y Mesozoico, mientras que la forma de la concha lo es en menor medida (Klug *et al.*, 2015).

### Tipos de costulación

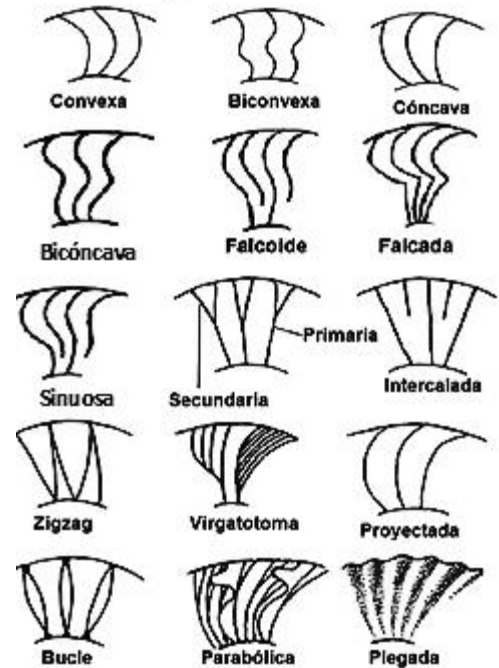


Figura 11. Tipos de costulación.

Modificado de Klug *et al.*, 2015.

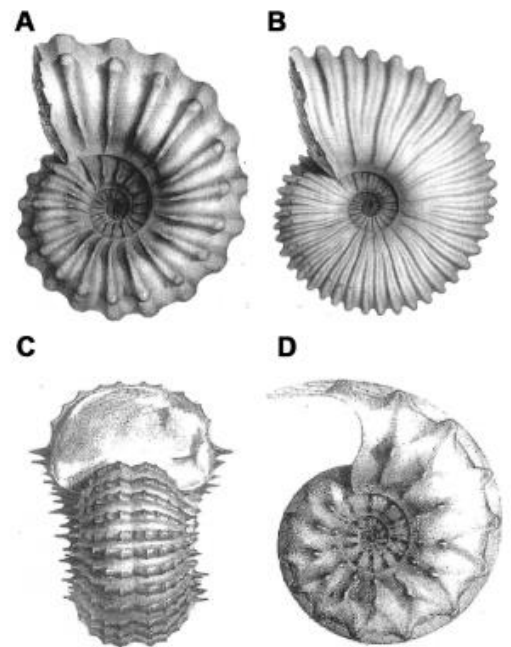


Figura 12. Algunos elementos de la ornamentación externa.

A) Tubérculos, B) Costillas, C) Espinas, D) Nodos, Dibujos modificados de Orbigny, 1840-42.

Se ha detectado, por ejemplo, que el grosor de las costillas covaría con el de la sección transversal de la vuelta (Checa *et al.*, 1996). Este es uno de los patrones, que han sido englobados en las llamadas «Leyes de covariación de Buckman». Estas leyes fueron formalizadas por Westermann (1996) quien, a partir de las observaciones de Buckman (1887) sobre los géneros de ammonites jurásicos *Sonninia* y *Amaltheus*, notó que la correlación que sostenía Buckman parecía aplicar bien para muchos grupos de ammonites. La primera «Ley de Buckman» establece que la ornamentación y la compresión de la concha de los ammonites tienen una fuerte correlación negativa. Es decir, que las conchas con ornamentaciones robustas tenderán a estar menos comprimidas lateralmente y a ser más evolutas, mientras que las conchas comprimidas e involutas tenderán a presentar una ornamentación más suave. Con el tiempo, un gran número de autores corroboraron exitosamente que estos patrones se cumplen en muchos grupos de ammonites, lo que desató el debate sobre las causas de este fenómeno. Autores como Hammer y Bucher (2005) sugieren que se trata de una mera consecuencia de la conservación de la proporcionalidad de la forma de la concha. Otros estudios morfométricos, como el de Yacobucci (2004) indican que la forma de la concha y la ornamentación, responden a diferentes procesos. La ornamentación parece estar fuertemente ligada al programa genético, mientras que la forma de la concha aparenta ser muy plástica a las condiciones ambientales. Sin embargo, Yacobucci (2004) no niega la ocurrencia de los patrones de Buckman, tan solo nota que la morfogénesis de la concha de los ammonites es un asunto complejo y que nuestro conocimiento sobre el tema es aún incompleto. Yacobucci ha llamado a esto, la «Paradoja de Buckman».

#### 1.1.1.4. Parámetros morfométricos de la concha

Una de las mejores herramientas en la discriminación taxonómica de nuevas especies, es la morfometría. Varios investigadores se han dado a la tarea de formular una descripción matemática de la morfología de las conchas de los moluscos y su enrollamiento. Raup (1967), por ejemplo, ha sido uno de los pioneros en describir el morfoespacio en ammonoideos, y moluscos en general.

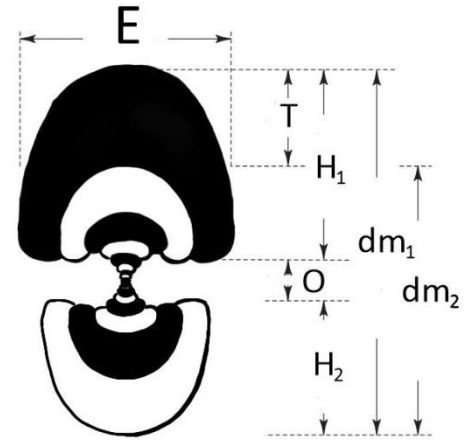
Una forma sencilla de acceder a la información morfométrica de los ammonites consiste en obtener secciones perpendiculares al plano de simetría, a través de la cámara inicial (Figura 13). Korn (2010) resume los parámetros esenciales para la caracterización morfométrica de los ammonoideos. Estos son obtenidos partir de valores básicos de la morfología de las conchas. Estos valores básicos son:

1. Diámetro de la concha: Es el diámetro máximo de la concha, [dm o  $dm_1$ ]. Para obtener la tasa de expansión, se necesita otro valor de diámetro [ $dm_2$ ], que es tomado a  $180^\circ$  por detrás del valor máximo, lo que es el equivalente a media vuelta antes. El diámetro ha sido muy utilizado como parámetro de tamaño. Korn (2010) introdujo el uso del diámetro, en vez del radio, para el cálculo de tasas de expansión. Esto se debe a que el radio se relaciona con la posición del eje de enrollamiento, que usualmente varía durante la ontogenia. Además, el diámetro de las conchas es más sencillo de obtener.
2. Ancho de la vuelta o espira, E [*Whorl width* o ww]: Se mide perpendicularmente al eje de simetría.
3. Altura de la vuelta [*whorl height*, representada por las letras H o wh]: se mide paralelamente al eje de simetría desde la zona umbilical a la zona ventral en su parte media.

A partir de ellos se pueden computar los demás valores.

- Diámetro umbilical [*Umbilical width*]: Esta medida se puede obtener directamente de los ejemplares, pero, en caso de ser necesario, se puede calcular a través de la fórmula siguiente:

$$O = dm_1 - H_1 - H_2$$



**Figura 13. Sección transversal de la concha.** Se indican los principales parámetros morfométricos. E= Ancho de la vuelta. T= tamaño de la abertura. H= altura de la vuelta. O= diámetro umbilical. dm= diámetro de la concha. Esquema modificado de Korn, 2010.

- Tamaño de la abertura [*Aperture height*]: Este valor se mide del dorso de la vuelta precedente, al dorso de la última vuelta. Se mide la cámara habitación, porque es el valor que nos da la información más útil. Es calculada de la siguiente manera:

$$T = dm_1 - dm_2$$

- Solapamiento [*Imprint zone*]: Este parámetro describe el grado de solapamiento de las vueltas y es medido desde la cicatriz umbilical de la vuelta en consideración al dorso de la vuelta precedente. Puede ser calculada usando la ecuación:

$$S = H_1 - T = H_1 - (dm_1 - dm_2)$$

Las proporciones y las tasas de expansión [tasas de crecimiento] son parámetros adicionales calculados también a partir de los tres parámetros básicos; estos son convenientes a la hora de cuantificar cambios ontogenéticos. Estos se encuentran resumidos en el Anexo 1, junto a los rangos establecidos, por Korn, 2010 y Klug *et al.*, 2015, para cada término descriptivo de la forma de las conchas.

- Índice de anchura de la concha [*Conch width index*]:

$$IAC = E/dm_1$$

- Índice de anchura de la vuelta o espira [*Whorl width index*]:

$$IAE = E/H$$

- Índice de anchura umbilical [*Umbilical width index*]:

$$IAO = O/H = (dm_1 - H_1 - H_2)/dm_1$$

- Tasa de expansión [*Whorl expansion rate*]:

$$X = (dm_1/dm_2)^2 = [dm_1/(dm_1 - h_1)]^2$$

- Tasa de solapamiento [*Imprint zone rate*]:

$$Ts = H_1 - T_1/H_1 = -[H_1 (dm_1 - dm_2)]/H_1$$

Por practicidad, y debido a la naturaleza de la preservación del material fósil, se usaron para esta tesis solamente los índices de anchura [IAC, IAE, IAO].

### 1.1.1.5. Familia Deshayesitidae

Dentro del Orden Ammonitida, la Familia Deshayesitidae representa un punto clave en la evolución de los ammonites del Cretácico temprano (Bogdanova y Mikhailova, 1999). En cuanto al rango de los diferentes géneros que integran esta familia, la mayoría de ellos están restringidos al Aptiano inferior. La distribución geográfica de los diferentes géneros es muy amplia [e.g. *Deshayesites*] llegando en ocasiones a ser cosmopolita [e.g. *Dufrenoyia*]. Aunque también existen géneros endémicos [e.g. *Burckhardtites*]. Las diferentes Biozonaciones existentes para el Aptiano inferior suelen construirse con base en la sucesión de diferentes géneros y especies de esta familia. Esto se debe a su abundancia, diversidad, elevadas tasas de extinción y especiación así como su amplia distribución.

En su conjunto, la Familia Deshayesitidae comprende las sub-Familias Deshayesitinae y Mathoceratinae. Deshayesitinae está compuesta por los géneros: *Turkmeniceras*, *Deshayesites*, *Dufrenoyia* y *Burckhardtites*. Por su parte, la sub-Familia Mathoceratinae abarca los géneros: *Cloioceras*, *Somalites* y *Mathoceras*. Aunque probablemente el Género *Kuntziella* también pertenezca a esta familia (Wright *et al.*, 1996; Bogdanova y Mikhailova, 1999). La distribución paleogeográfica de la Familia Deshayesitidae empieza restringida a lo que ahora es Turkmenistán, en la Biozona *Turkmeniceras turkmenicum*, la cual marca el final del Barremiano superior (Bogdanova y Prozorovsky, 1999). La familia aumenta su distribución, con la aparición del Género *Deshayesites* (Bersac y Bert, 2012). Esta tesis de licenciatura se centra únicamente en los deshayesítidos del Aptiano inferior terminal de México, que están representados por los géneros *Dufrenoyia* y *Burckhardtites*.

Con respecto a la morfología de la concha, estos deshayesítidos presentan un patrón corporal básico: una concha planoespiral con una sección de la vuelta rectangular; una alternancia más o menos regular de costillas primarias generalmente flexuosas, que empiezan en la región flanco-umbilical; y costillas secundarias generalmente intercaladas. La relación costillas primarias/secundarias es baja en el Género *Dufrenoyia* [1:1] y mucho más elevada en el caso de *Burckhardtites*. Todas estas características tienden a variar mucho de un espécimen a otro en la misma población, y en el tiempo (Bersac y Bert, 2012).

Analizando la morfología general de la concha desde un punto de vista evolutivo, se ha concluido que la Familia Deshayesitidae divergió de la Familia Heteroceratidae, cuyos miembros muestran una clara tendencia al enrollamiento planoespiral durante el Barremiano superior.

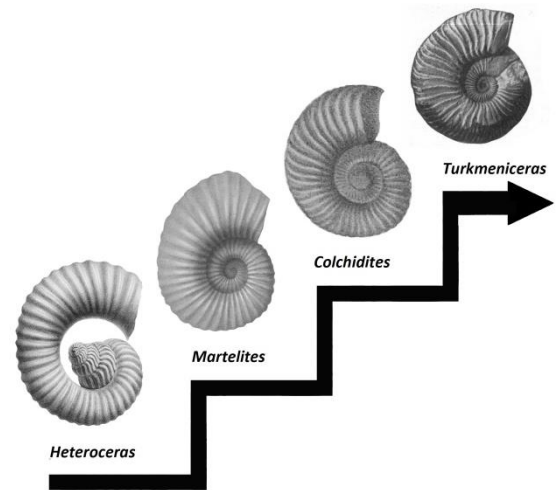


Figura 14. Secuencia morfológica desde la Familia Heteroceratidae hasta el primer representante de la Familia Deshayesitidae.

Figura basada en la secuencia de Bogdanova y Michailova, 2004.

La secuencia morfológica estimada empieza con la morfología heteromorfa de «tipo *Heteroceras*», hacia «*Martelites*». Finalmente, de *Colchidites* se deriva el género *Turkmeniceras*, que es considerado el primer representante de la familia Deshayesitidae (Figura 14). Es notable que, al igual que los deshayesítidos, los heterocerátidos también poseían una gran variedad morfológica intraespecífica (Bersac y Bert, 2012), lo que pudo favorecer la posterior diversificación de esta familia [Deshayesitidae] durante el Aptiano inferior. Todo lo anterior manifiesta el gran éxito ecológico que representa esta rama de la evolución de los ammonites.

### 1.1.2. Definición de especie

El definir una especie en el registro fósil, por sí mismo, tiene su propia problemática y sus limitaciones. De hecho, es reconocido que, al menos en paleontología, la única unidad taxonómica que es directa y objetivamente reconocible, es un grupo de especímenes que muestran una distribución continua y unimodal en todos sus caracteres. A esta unidad, se le ha dado el nombre de fena, para neoespecies, o paleofena para paleoespecies (Mayr, 1969; Dzik, 1987). Esta distinción obedece al fuerte componente temporal de las fenas reconocidas en paleontología. En práctica, dentro del contexto paleontológico, hay dos conceptos de especie que han sido los más utilizados, el morfológico y el evolutivo. A pesar de esto, no están exentos de dificultades prácticas y conceptuales.

Una especie evolutiva se define como un linaje, es decir, una secuencia ancestro-descendiente, que mantiene una identidad independiente de otros linajes y que posee sus propias tendencias evolutivas (Wiley, 1978); pero este concepto solo se puede aplicar a grupos monofiléticos cuya historia evolutiva es conocida a detalle, lo cual no ocurre en la mayoría de los casos. La especie morfológica, por su parte, se entiende como el conjunto de individuos morfológicamente similares, generalmente asociados entre sí por una distribución geográfica definida y separados de otros conjuntos por discontinuidades en su morfología (Cain, 1954).

Sin embargo, la definición de especie morfológica puede dar lugar a sobrerrepresentar la diversidad, ya que no siempre es posible tener en cuenta la variedad interpoblacional que pueden tener las especies, debido a la distancia geográfica y a las poblaciones con diferente temporalidad. El concepto de especie evolutiva tiene la ventaja de incluir un fuerte control temporal, y se diferencia de la cronoespecie (Dzik, 1987) precisamente porque solo se reconocen linajes con tendencias evolutivas independientes. Con este enfoque, las especies son reconocidas como entidades reales y discretas [*quanta*] y no como delimitaciones arbitrarias del continuo filogenético. Se afirma (Michaux, 1982) que las diferencias



entre ellas pueden, o no, ser evidentemente morfológicas. No obstante, en algunas ocasiones es complicado delimitar donde empieza una nueva especie y donde termina la anterior (Mayr, 1996). Incluso algunos autores han considerado que esta dificultad es una imposibilidad lógica [e.g. Gould (2001), quien, sin embargo, aboga por la existencia de las verdaderas bioespecies y la posibilidad existente, aunque muy limitada, de conocerlas].

Otra idea, que fue muy popular en Francia en el siglo XVIII, denominada como nominalista, sostiene que las especies son abstracciones mentales sin una realidad objetiva (Mayr, 1989; Morrone, 2013). Esta idea fue abandonada, no por errónea, sino por su funcionalidad. El concepto nominalista no permite realizar hipótesis científicas: tanto la sistemática como la biología en general necesitan trabajar con entidades discretas, con propiedades que las distingan de otras entidades semejantes. En palabras de Dzik (1987), no se necesita de un concepto claro de especie para poder estudiar la evolución, pero sí para hablar sobre el curso de la misma. El reconocer especies es de importancia superlativa para la comunicación y avance de la ciencia.

Para esta tesis, así como ocurre con la mayoría de los trabajos científicos tanto paleontológicos como neontológicos, se utiliza el concepto de especie morfológica. Dejando de lado las dificultades que puedan existir al aplicar otros conceptos de especie a los fósiles, el uso del concepto de especie morfológica es plenamente justificado gracias a que, debido a la alta tasa evolutiva de los ammonites, se dispone de un control temporal muy preciso que en gran medida evita la problemática temporal que suele presentar el concepto de especie morfológica. Gould (2001) afirma que en paleontología es posible que una morfoespecie represente, con más probabilidad, a una verdadera bioespecie precisamente cuando se ha estudiado a detalle su estratigrafía, y se ha confirmado la estabilidad fenotípica de la especie a través de grandes periodos de tiempo y en un amplio rango de ambientes. Esto es usualmente imposible para especies modernas, para las cuales no se puede estar seguro de que no se tratan tan solo de expresiones ecofenotípicas de alguna especie particular [siendo así definidas como poblaciones y no como verdaderas bioespecies].

Los experimentos en los que se analizan y comparan especies fósiles y actuales confirman esta idea. Por ejemplo, Michaux (1989) realiza análisis morfométricos y moleculares [utilizando alozimas como marcadores] con cuatro especies de gasterópodos del género *Amalda*, cuyos resultados fueron utilizados para calibrar los análisis de tres especies fósiles del mismo género. En el análisis estadístico, las especies fósiles mantuvieron su identidad taxonómica como tres especies distintas y se rechazó la existencia de especies cripticas. Lo cual se puede explicar con actualismo biológico ya que, en las especies actuales de este género, existen barreras conductuales que impiden

el apareamiento entre individuos de especies distintas. Otro ejemplo similar es el presentado por Jackson y Cheetham (1990) con briozoos [Cheilostomata] en el que el análisis neontológico molecular y de hibridismo rechaza la existencia de especies crípticas. Con lo anterior, los autores enfatizan que es necesario seguir desarrollando el conocimiento taxonómico para fortalecer las hipótesis de especies.

### 1.1.3. Principales enfoques evolutivos

#### 1.1.3.1. Definición y perspectiva histórica

Actualmente, y en un sentido muy amplio, la palabra «Evolución» significa «Cambio» (Futuyma, 1998). Curiosamente, el significado moderno de esta palabra, constituye un producto evolucionado *per se*: en su origen etimológico, proviene del verbo latín «*evolvere*» que, en su forma sustantiva «*evolutio*», significa «despliegue y lectura [de un pergamino] » (Richards, 1992). Fue un naturalista anónimo (1670) quien utilizó por primera vez este término en un contexto biológico. En este caso, se refería al cambio morfológico en la embriogénesis; y, en efecto, cuando se habla de «evolución biológica», se hace referencia a un cambio. La diferencia fundamental radica en que el concepto [actual] de evolución biológica alude, de manera estricta, a un cambio genético transgeneracional a nivel poblacional. Dicho de otro modo: no todo cambio biológico es un cambio evolutivo; por ejemplo, el cambio ontogenético de un individuo, o el cambio en el ensamble de especies en un ecosistema [sucesión ecológica], se excluye del concepto de evolución biológica (Ridley, 2004).

La modificación tan radical que sufrió el término evolución en el contexto biológico, es una consecuencia del propio devenir histórico del pensamiento científico [en biología]. Los embriólogos del siglo XVIII ya usaban comúnmente esta palabra para describir el desarrollo y las etapas consecutivas de cambios morfológicos que atravesaban todos los organismos durante la embriogénesis (Richards, 1992). Hasta aquí, la palabra evolución se usaba como sinónimo de desarrollo; fue en el siglo XIX que empezó a surgir en el ambiente intelectual, la idea de la recapitulación: la suposición de que el desarrollo embrionario resumía los cambios morfológicos que habían atravesado las especies durante su recorrido filogenético. Para 1821, uno de los expositores de esta idea, Johann Meckel, arguyó que los límites difusos, y muchas veces arbitrarios, entre las distintas especies [y entre géneros, familias, etc.] sugieren la posibilidad de que todos los grupos de organismos son tan sólo alteraciones, probablemente originadas por un proceso gradual, de un único ancestro [Urancestro] (Richards, 1992). Desde entonces, la concepción de la evolución siguió desarrollándose, siendo Jean Baptiste Lamarck quien, entre 1809 y 1822, postulara la primera teoría formal del

mecanismo que opera en la evolución. Esta teoría fue leída y popularizada por Erasmus Darwin y Charles Lyell. Posteriormente, Charles Darwin se basó en estas ideas para la estructuración de la teoría de la selección natural (Gregory, 2008). Es importante destacar que la contribución de C. Darwin no fue la introducción de la idea de la evolución; la cual, en su forma más básica [el cambio, o «transmutación» de las especies], ha tenido una presencia sugerente desde filósofos griegos como Empédocles y Anaxágoras (Richards, 1992). La relevancia que tiene la obra de Darwin es la de ser un compendio de una gran cantidad de información, condensada en apoyo a lo que él denominó «descendencia con modificación». Precisamente, es debido a la contundencia de los argumentos de Darwin, y el peso de la gran cantidad de evidencia que presentó, que la comunidad científica no tardó mucho en reconocer una idea que había estado rondando en el ambiente intelectual por largo tiempo (Gregory, 2008).

### 1.1.3.2. Generalidades sobre biología evolutiva

El fenómeno natural de la evolución es un principio universal a todos los sistemas, sean físicos o biológicos. Por ejemplo, los cambios ocurridos en ámbitos como la política, historia, tecnología, economía, e incluso en las propias teorías científicas, pueden ser aclamados como evolutivos. No obstante, estos cambios solo son «modificaciones al sistema a través del tiempo» y no comparten las características y propiedades consustanciales a los cambios evolutivos de los sistemas biológicos. En un sistema biológico, la evolución adquiere propiedades distintivas; por ejemplo, la descendencia con modificación, que deviene en divergencia [o especiación], produce un claro patrón tipo-árbol típico de las filogenias (Futuyma, 1998). El carácter y el ritmo de la evolución, en los sistemas biológicos, están controlados principalmente por las circunstancias ambientales y genéticas (Barnosky, 2001). Ciertamente, los detalles evolutivos son moldeados por un balance entre las circunstancias ambientales y la plasticidad de las estructuras genómicas. Como ejemplo de esto, tenemos fenómenos como la convergencia y el paralelismo (Gould, 1970) donde especies de linajes diferentes [aunque cercanos, en el caso del paralelismo] adquieren rasgos similares.

La especiación es consecuencia de la descendencia con modificación. Esta última se explica de la siguiente manera: Cada especie biológica está subdividida en poblaciones [que están limitadas de manera geográfica o temporal], dentro de las cuales se comparte un *pool* genético [es decir, el contenido genómico promedio] (Ridley, 2004). Este *pool* genético caracteriza a cada población, y puede ser representado por medio de sus frecuencias alélicas. Al ser un promedio, esto es observable solo en la población en su conjunto, puesto que cada subgrupo de organismos tendrá su propia tendencia

genética. Con el paso del tiempo, algunas variantes alélicas pueden lograr sobrevivir y reproducirse más que otras, viéndose mejor representadas y, con esto, modificando las frecuencias alélicas de la población (Futuyma, 1998). Esto tan sólo es un reacomodo de la información genética que estaba presente; el *pool* genético permanece igual. El cambio a este *pool* genético sólo ocurre en presencia de otra fuerza evolutiva: la mutación. Las mutaciones generan alelos nuevos, lo que además de cambiar las frecuencias alélicas dentro de una población, también genera nueva información para el *pool* genético de esta población particular (Ridley, 2004). Si la población permanece aislada por el tiempo suficiente para que estos cambios alélicos produzcan barreras reproductivas, se inicia un proceso de especiación. El cual puede desembocar, según las condiciones ambientales, en especies hermanas muy semejantes, o en una posterior cascada de modificaciones [anagenéticas o no] que termina en dos o más especies muy diferentes. Este fenómeno, a gran escala, es el origen de toda la diversidad biológica y disparidad morfológica (Gould, 1970; Barnosky, 2001).

Los detonantes principales de estos cambios en el *pool* genético dentro de una población son: el azar [diferencias aleatorias en la supervivencia y reproducción de las diferentes variantes alélicas surgidas *de novo* por mutación] y la selección natural [diferencias consistentes, en las tasas de supervivencia y reproducción de las variantes alélicas que ya existen en la población]. El azar dispone de variantes que pueden sobrevivir o no, bajo un régimen aleatorio, con lo cual se genera un cambio que no necesariamente es adaptativo. En cambio, la selección natural sí produce adaptación [mejoramiento en un atributo] (Futuyma, 1998).

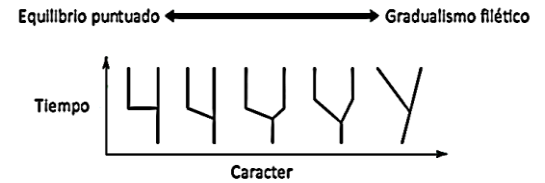
Monod (1981) toma la famosa frase atribuida al filósofo Demócrito de Abdera: «Todo en el universo es fruto del azar y la necesidad», para ejemplificar el modo itinerante en que se moldean las vicisitudes de los fenómenos evolutivos. En esta comparación, el azar está representado por las condiciones ecológicas [clima, tectónica de placas, depredación, disponibilidad de alimento, densidad poblacional, etc.], mientras que el parangón de la necesidad es la selección natural. De esta manera, el azar permite la aparición de numerosas formas orgánicas; por su parte, la selección natural restringe la existencia de estas formas sólo a las que son más aptas. Monod (1981), también introduce el término de Teleonomía. Este es una contraposición a la doctrina Teleológica [o «fin divino»], en el que se afirma que, aunque los procesos evolutivos en ocasiones parecieran tener una finalidad, esto no es un reflejo de un orden divino, o de un verdadero propósito en la evolución. Esta es una confirmación más del «azar y la necesidad» que moldean a los procesos evolutivos.

### 1.1.3.3. *Tempo* y modo

Con el crecimiento de la biología evolutiva, y del propio desarrollo del pensamiento evolutivo, pronto se formaron dos enfoques con respecto al nivel al que se debía estudiar la evolución. La genética de poblaciones, por un lado, estudiaba la microevolución [cuyo campo de estudio abarca desde los fenómenos poblacionales, hasta la aparición de especies y géneros nuevos]; por su parte la paleobiología hacía énfasis en la macroevolución [la formación de clados superiores], y recalca la dificultad que representa explicar los cambios evolutivos mayores [*major transitions*] a partir de las simples modificaciones a las frecuencias alélicas producidas por la mutación, la migración y la deriva génica, como era pretendido por la genética de poblaciones.

Por otra parte, también han surgido diferentes enfoques macroevolutivos. Esto ha dado lugar a una aparente disyuntiva sobre nuestra concepción del *tempo* y modo en el que ocurre evolución: Gradualismo filético *versus* Equilibrio puntuado. Estas dos posiciones aparente excluyentes son en realidad ambos extremos del continuo de la naturaleza evolutiva (Figura 15). La macroevolución, por su parte, es el estudio de los cambios fenotípicos [y todo lo que se pueda inferir a partir de ello] en linajes y clados a través del tiempo geológico. El equilibrio puntuado, como lo menciona Gould (2001), propone que estos cambios fenotípicos generalmente ocurren en pasos discretos, o *quanta*, en el tiempo geológico, y que estos *quanta* representan eventos de especiación. De esta manera Gould dice que la especiación es la materia prima de la macroevolución, pero no afirma que cada evento de especiación produce *quanta* medibles de cambio macroevolutivo. Es decir, todo incremento en el cambio macroevolutivo dentro de un linaje se deriva de un incremento en la especiación, pero no todo incremento en las tasas de especiación produce un incremento tangible de cambio macroevolutivo [a esto se suma el hecho de que la mayor parte de la especiación es criptica y, por ende, no cognoscible a través del registro fósil]. También es notable que los patrones puntuados existan en una alta frecuencia, mientras que la evidencia de la existencia de la evolución anagenética está restringida a casos minoritarios. No obstante, la crítica más arraigada en el pensamiento gradualista implica la incompletitud del registro fósil. Es decir, se afirma que la falta de evidencia (*Taxa* fósiles intermedios o “eslabones”) de la evolución gradualista se debe a la naturaleza del registro fósil y no es un reflejo de la verdadera naturaleza puntuada de la evolución.

Seguir este debate puede conllevar sumergirse en un vasto conjunto de argumentos a favor y en contra de una postura o la otra. Empero, Ridley (2004) enfatiza la naturaleza continua de los patrones evolutivos, reduciendo toda esta discusión a un, parafraseando a Gould (2001), *scheindiskussion* [discusión sin sentido, por surgir de una



**Figura 15. Comportamiento de los patrones macroevolutivos.**

Simpson y el propio Darwin aceptaban la existencia de distintas tasas de evolución, que no dejaba de ser gradual, refiriéndose con esto al carácter cuántico de los cambios (modo) y no a su constancia (*tempo*). Gráfico modificado de Ridley, 2004.

disyuntiva ilusoria]. Lo cierto es que Darwin (1859) enuncia la existencia de patrones puntuados en la evolución. De hecho, y siguiendo las afirmaciones de Ridley (2004), Darwin al decir que la evolución es gradual, se refería a que esta ocurre en pasos o fases discretas (algo parecido a los mencionados *quanta* de Gould) y no a que la evolución siempre ocurre a un ritmo constante. La única aseveración implícita en el Gradualismo, es que una especie o grupo fósil no puede cambiar más rápido que las tasas de cambio obtenidas normalmente por variación genética en el laboratorio. De otro modo, se estaría sugiriendo que las mutaciones y factores similares son el motor de la macroevolución, y no la selección natural. En realidad, los cambios en el registro fósil nunca sobrepasan esta velocidad: lo que es un cambio veloz en el registro fósil, son en realidad cientos o quizá miles de generaciones (Ridley, 2004).

No obstante lo anterior, hoy en día, los debates se siguen centrando en el *tempo* y modo de la evolución: si la evolución es gradual y constante, o saltacional y ocasional; si es impulsada hacia una ramificación contingente por medio de la proliferación de la variabilidad, o por su reducción; si es dirigida sólo por la selección natural, o si también está limitada por los patrones corporales [*Baupläne*]; si la selección se da sobre genes individuales o sobre sistemas más comprensivos [individuos, poblaciones o especies] (Richards, 1992).

#### 1.1.3.4. Modelos evolutivos

Principalmente existen dos procesos evolutivos contrastantes, en los que se distinguen patrones de evolución estacionaria y evolución constante. La hipótesis de la reina roja [*Red Queen*] supone evolución constante, impulsada por las interacciones bióticas (Van Valen, 1973; Bell, 1982). La evolución estacionaria supone que el cambio evolutivo depende de los cambios ambientales, y está representada por la hipótesis del bufón de la corte [*court jester*]. Barnosky (2001) presenta un análisis interesante sobre esta dicotomía y sobre el peso que tienen estos modelos en la evolución. Concluye que es una dicotomía a nivel de escala, ya que ambos modelos son aplicables para la evolución de los organismos. El modelo de la reina roja opera a escalas geográficas más restringidas, y en límites de tiempo inferiores a 100,000 años [la duración aproximada de un ciclo de Milankovitch de excentricidad corta].

Entre los principales modelos que intentan explicar la evolución a gran escala, se encuentra el modelo del semáforo [*traffic light model*]. Este modelo fue presentado por Vrba (1995), quien expone que el cambio climático abre y cierra corredores biológicos, lo cual es análogo a un semáforo, que permite el movimiento preferencial hacia unas zonas en un determinado momento. Por tanto, el cambio faunístico debe ser más dramático en las zonas

que cuentan con una mayor frecuencia de apertura de hábitats. Este modelo puede ser considerado para los deshayedidos del Aptiano inferior, debido a que el cambio en su morfología parece estar fuertemente relacionado con las transgresiones marinas.

Otros modelos, similares al equilibrio puntuado, son el de Brett y Baird (1995), llamado Estasis Coordinada, y el de Graham y Lundelius (1984), llamado Desequilibrio Coevolutivo. Estos modelos son semejantes, aunque presentan una diferencia fundamental. El modelo de estasis coordinada, propone que los ecosistemas establecidos son lo suficientemente resilientes como para mantener el ensamble de especies prácticamente igual por largos periodos de tiempo, hasta la ocurrencia de una perturbación climática mayor. El desequilibrio evolutivo también contempla la estasis de los ecosistemas, pero se enfoca en las extinciones masivas, el mecanismo que las desencadena y su impacto en el curso evolutivo de los grupos.

De manera general, se puede decir que estos modelos no son excluyentes entre sí. Es importante mencionar aquí a Croizat (1958), quien expone que «La Tierra y la biota evolucionan juntas». Esta es una máxima fundamental que hay que tener en cuenta al momento de analizar los procesos macroevolutivos. De una forma u otra, todos los modelos mencionados contemplan el papel de las migraciones y el cambio climático; la diferencia importante entre estos modelos es el peso que asigna cada uno de ellos a los diferentes factores, y en menor medida, la polaridad de la relación causa/efecto entre los procesos ambientales que producen especiación y las extinciones masivas.

Para este efecto, el modelo de escala temporal [*Tiers of Time*] expuesto por Gould (1985) y Bennett, (1990, 1997) considera que a diferentes escalas geográficas y temporales pueden estar actuando diferentes modelos evolutivos. Gould (1985) reconoce la existencia de tres escalas principales. La primera es la escala ecológica [en el rango de decenas de miles de años], dentro de la cual los procesos con más peso son los procesos microevolutivos [tales como la mutación, recombinación y deriva genética, y selección natural] y las interacciones ecológicas. La siguiente escala es la geológica, en el rango de millones de años, que es donde ocurren los procesos macroevolutivos. La evolución a esta escala puede o no estar sujeta a los cambios del medio ambiente. Por último, la tercera escala está representada por fenómenos geológicamente infrecuentes [catástrofes], como el impacto de bólidos. Estas catástrofes tienen la capacidad de modificar todo el ensamble de especies del ecosistema terrestre, provocando un cambio muy importante en las tendencias evolutivas de, virtualmente, toda la biota. A pesar de que estos eventos son contingentes, suelen estar separados por lapsos de decenas a cientos de millones de años. Bennett (1997) Añade una escala adicional, entre la

ecológica y la geológica, que puede ser denominada como escala climática, la cual tiene un rango de duración igual al de los ciclos de excentricidad de Milankovitch, de aproximadamente 100,000 años. Tanto Bennett (1997), como Vrba (1995) notan que, a esta escala, la respuesta más común de las especies es la de cambiar el rango geográfico en el que se distribuyen, por lo cual es posible que en esta escala no se observen cambios evolutivos tangibles.

Con el crecimiento del uso de enfoques estadísticos en paleontología, se hizo posible la aplicación de modelos evolutivos a las muestras [secuencias poblacionales de linajes particulares bien estudiados] (Hunt, 2006). Raup (1977), introdujo como hipótesis nula al recorrido aleatorio imparcial [uRW, *unbiased Random Walk*] que supone que tanto el incremento como el decremento del cambio evolutivo son igualmente probables. Este enfoque, aunque útil en su momento, es muy rígido y sobreconservativo, sobre todo al trabajar con secuencias paleontológicas incompletas.

A este efecto, varios autores (e.g. Gingerich, 1993; Roopnarine, 2001; Hunt, 2004, 2006) implementaron una visión más inclusiva del modelo de *Random Walk*. Hunt (2006) amplía este enfoque en un modelo estadístico de verosimilitud, en el cual se incluye el modelo de *General Random Walk* [GRW] como uno de los posibles modos de evolución, susceptible de ser comparado con otros modelos, mediante la verosimilitud logarítmica de sus funciones de densidad [PDF, *Probability Density Function*. (Ecuaciones y desarrollo en Hunt, 2006)]. Este enfoque presenta la ventaja de que, para un linaje que evoluciona conforme al modelo de GRW, toda la información relevante sobre la dinámica evolutiva a largo plazo, se encuentra contenida tan solo en la media ( $\mu_{step}$ ) y la variancia ( $\delta_{step}^2$ ) de la distribución de cada paso evolutivo ( $s_i$ ). Es importante notar que el modelo de GRW no ignora la naturaleza causal del cambio evolutivo. Más bien, la aleatoriedad [dada por la independencia de las variables] atribuida a cada paso evolutivo se debe a que el modelo asume la imposibilidad de conocer, sin error, los procesos evolutivos subyacentes. Se asume que el cambio es aleatorio, y se centra en observar la direccionalidad ( $\mu_{step}$ ) y volatilidad ( $\delta_{step}^2$ ) del cambio ( $\Delta\chi = \sum_{i=1}^t s_i$ ) (Hunt, 2006).

La utilidad a largo plazo de uno u otro modelo inclusivo (e.g. Gould, 1985; Barnosky, 2001; Hunt, 2006) dependerá de la capacidad de implementación de datos paleontológicos reales, tomando en cuenta diferentes procesos evolutivos, y por supuesto, de su formalización matemática. De esta manera, será posible observar directamente su capacidad descriptiva sobre secuencias reales, y podrán ser refutados o aceptados como aproximaciones válidas.

En el Anexo 2 se incluye una tabla de resumen, donde se pueden comparar los modelos aquí expuestos.



### 1.1.3.5. Heterocronía

Hoy en día nos es claro que muchos cambios evolutivos no son directamente atribuibles a la selección natural, sino que pueden ser causados por constricciones en el desarrollo (Maynard-Smith *et al.*, 1985). La discontinuidad en la variación, que se observa a nivel macroevolutivo, es el resultado de la suma de este tipo de constricciones del desarrollo y de elevadas tasas de extinción seguidas de grandes radiaciones [promovidas por la selección natural] (Korn, 1992). Si se cuenta con una hipótesis cladística, es posible determinar de modo más o menos fehaciente cuál es la parte de la variación que se debe a la selección natural y cuál la que resulta de una restricción del desarrollo (López Araiza y Lira, 2001).

Varios autores han propuesto una serie de definiciones para intentar clasificar los patrones percibidos tanto en el registro fósil como los observados en organismos actuales (Alberch *et al.*, 1979). Haeckel en 1860, en su teoría biogenética, acuñó el término heterocronía para referir a los cambios en el tiempo de aparición de unos órganos con respecto a otros, en el mismo individuo durante su desarrollo embrionario. A partir de Haeckel y de su teoría biogenética, o principio de la recapitulación, muchos investigadores confiaron ciegamente en la premisa de que la ontogenia de una especie en particular daba pistas para la reconstrucción de la filogenia del grupo al cual pertenece. Con lo cual utilizaban a la ontogenia para ubicar en secuencia a los fósiles, en lugar de usar la filogenia para dar sentido a los patrones ontogenéticos. Fue en 1901, cuando Pavlow reportó un caso hasta entonces anómalo en ammonites del Jurásico. El adulto de la especie descendiente asemejaba a la etapa juvenil de la especie ancestral, un patrón opuesto al biogenético. Este fenómeno, en ammonites, fue llamado proterogénesis o caenogénesis [lo que actualmente conocemos como progénesis] (Kennedy, 1989). Sin embargo, en el siglo XX, la teoría de la recapitulación decayó en popularidad. Como la heterocronía estaba asociada al nombre de Haeckel, además de la plétora de términos que a menudo eran mal utilizados, dejó de prestársele la importancia que merecía como patrón evolutivo.

Conforme la llegada de gran cantidad de casos en los que se manifestaban patrones diferentes a los predichos por la teoría biogenética, y la reducción y mejor acuerdo en el uso de los términos, quedó por sentado que todos estos patrones eran un fenómeno real, y que tenía un gran peso en la evolución de los grupos; este fue el advenimiento de la heterocronía. Este término se usa, hoy en día, como una forma general para referirse a los cambios evolutivos que afectan el ritmo en el que ocurre el desarrollo. Generalmente se habla de los cambios de una especie descendiente con respecto a la ancestral; pero la disociación en las etapas del desarrollo pueden suceder

también entre generaciones de la misma especie, como parte de la variación natural. Tales cambios en la secuencia de eventos pueden ocurrir a cualquier nivel [molecular, celular, tisular o de todo el organismo] y, siempre y cuando sean adaptativos, los morfotipos que los presenten serán seleccionados preferentemente y finalmente divergirá una nueva especie (McNamara, 1986; Gould, 1992; López Araiza y Lira, 2001).

La heterocronía se produce como consecuencia de una disociación de cualquiera de estos tres procesos del desarrollo: incremento de tamaño, diferenciación morfológica y maduración sexual (Landman *et al.*, 1996; Neige *et al.*, 1997). En forma general, se reconocen dos tipos de heterocronía (Figura 16): paedomorfosis y peramorfosis (Landman y Geysant, 1993). La paedomorfosis refiere a la similitud de las formas adultas de una especie, con las formas juveniles de la especie ancestral. Se subdivide a su vez en progénesis, que es la maduración precoz y se caracteriza por el tamaño reducido de los adultos [enanismo], y neotenia, que es la desaceleración de la tasa del desarrollo ontogénico que resulta en adultos con morfologías juveniles [e.g. *Ambystoma mexicanum*]. En contraste, la peramorfosis se refiere a la aparición de caracteres adultos de una especie ancestral en las etapas juveniles de la especie descendiente. Se subdivide en hipermorfosis, que es la maduración sexual retrasada representada por un estadio adulto de mayor tamaño, y aceleración, que es un aumento en el grado de desarrollo morfológico pero que mantiene un tamaño similar en los estadios adultos (Landman y Geysant, 1993; López Araiza y Lira, 2001) (Figura 17). La importancia de este proceso en el contexto evolutivo es ahora mejor entendida. Se ha sugerido, por ejemplo, que algunas tendencias evolutivas han ocurrido como resultado de la selección sucesiva de especies heterocronías, resultando en especiación direccional. Estas tendencias se han denominado paedomorfoclinas y peramorfoclinas (McNamara, 1986).

Hay que tener en cuenta que estas tendencias no son excluyentes, sino que pueden suceder en alternancia en un mismo linaje. Pongamos como ejemplo un caso típico como el reportado por Fernández-López (2014). Su estudio se centra en el género *Albarracinites*, del Jurásico Medio (Bajociano) de la Sierra Ibérica en España. En dicho estudio se encontró que dentro del género habían ocurrido dos tipos de peramorfosis de manera casi simultánea. La especie *Albarracinites albarraciniensis* es el ancestro a partir del cual *Mollistephanus mollis* se deriva por aceleración. Los organismos de esta especie alcanzan la etapa adulta rápidamente, y generalmente alcanzan tallas menores que la de los individuos de *A. albarraciniensis*. En cambio la especie *A. submediterraneus* presenta adultos que han desarrollado morfologías diferentes al ancestro, y manteniendo la morfología del ancestro en una etapa posterior de la ontogenia. Los adultos de esta especie son más grandes que los de la especie ancestral. Yendo más

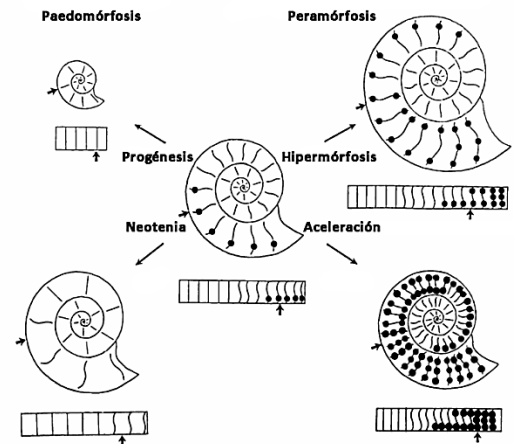


Figura 16. Clasificación de los tipos de heterocronía.

Modificado de Landman y Geysant, 1993.

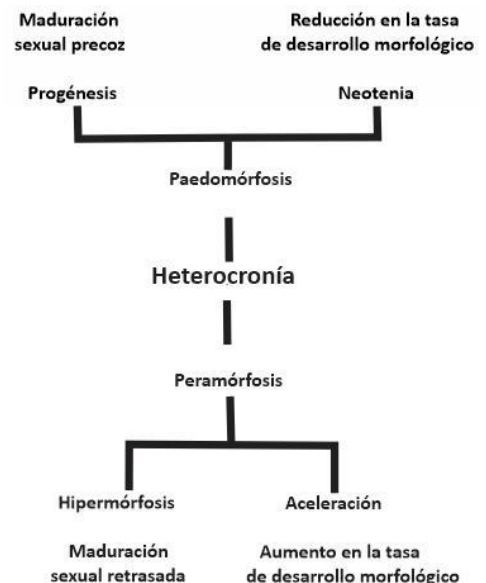


Figura 17. Mapa conceptual simplificado de los tipos de heterocronía.

Modificado de McNamara, 1986.

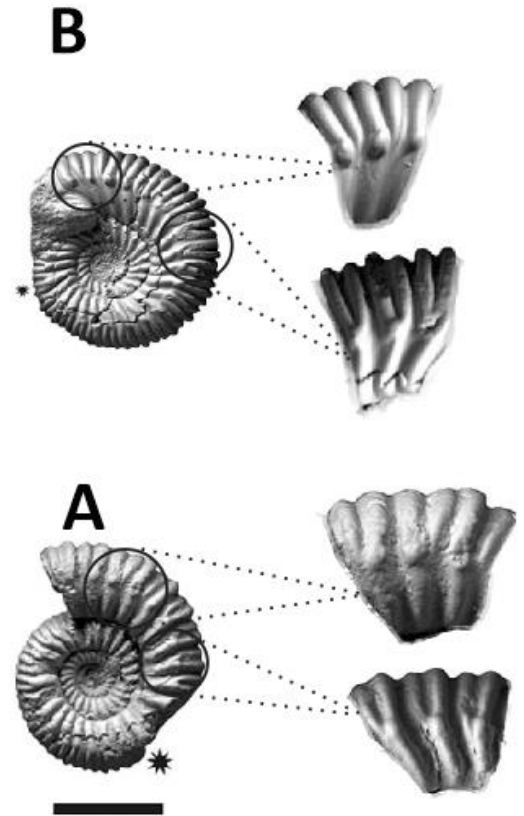
atrás en la filogenia, *Albarracinites albarraciniensis* se derivó por progénesis [paedomorfosis] a partir del género *Riccardiceras*. Esto ejemplifica que es posible tener un mosaico de patrones dentro de la tendencia evolutiva de un linaje, sobre todo si los organismos son muy sensibles a los cambios ambientales, y su fenotipia es muy plástica. En las figuras 18 y 19 se muestra el detalle del cambio en la ornamentación que evidencia la ocurrencia de los distintos tipos de heterocronía en las especies mencionadas.

La consideración de la heterocronía es imprescindible en un estudio como el pretendido en esta tesis, ya que este ha sido un fenómeno de importante presencia en la evolución de la variación morfológica interespecifica entre todos los grupos de cefalópodos, incluyendo a los ammonoideos (Landman y Geyssant, 1993). Aquí es preciso mencionar que, entre las ventajas que ponen a los ammonoideos como un grupo idóneo para realizar estudios evolutivos y paleobiológicos en general, se encuentra que su ontogenia está registrada en las consecutivas vueltas de la concha del individuo (Kennedy, 1989). Es de los pocos grupos en que se puede tener acceso certero a las diferentes morfologías [semaforontes] por las que atravesó cada individuo. Históricamente, esta característica de los ammonoideos ha contribuido en avances, pero, como ya se comentó, también en detrimento al conocimiento de los patrones evolutivos. Es por esto que se debe tener un cuidado especial a la hora de incluir los procesos heterocrónicos en análisis evolutivos.

#### 1.1.3.5.1 Caracterización de la Heterocronía

Una de las preguntas importantes a la hora de reconciliar la teoría con la práctica, es sin duda cómo reconocer que ha ocurrido un proceso heterocrónico en determinado linaje. Para esto es necesario conocer la historia del linaje con el que se trabaja, para lo cual es recomendable incluir aquellos *taxa* que ya hayan sido lo suficientemente estudiados. Esto se cumple en el caso del presente trabajo, puesto que al menos tres de las cuatro especies han sido bastante estudiadas desde principios del siglo pasado. Debe haber, también, una clara secuencia ancestro-descendiente que incluya a todas las especies a tratar [esto es, debe haber suficiente certeza de que se está tratando con un grupo monofilético]. Esto es de importancia capital, porque la heterocronía es un proceso, y para detectarlo es preciso reconocer las etapas que lo conforman.

Para empezar, hay que comparar las formas adultas de las especies. En ammonites, la edad se puede inferir a partir de: 1) la densidad septal. Al alcanzar la madurez sexual, el ritmo de crecimiento tiende a decrecer, por lo que los septos quedarán más juntos. 2) el patrón de costulación cambia, sobre todo en las macroconchas. Generalmente se engrosan las costillas y se pierde la regularidad con que aparecen las costillas secundarias en

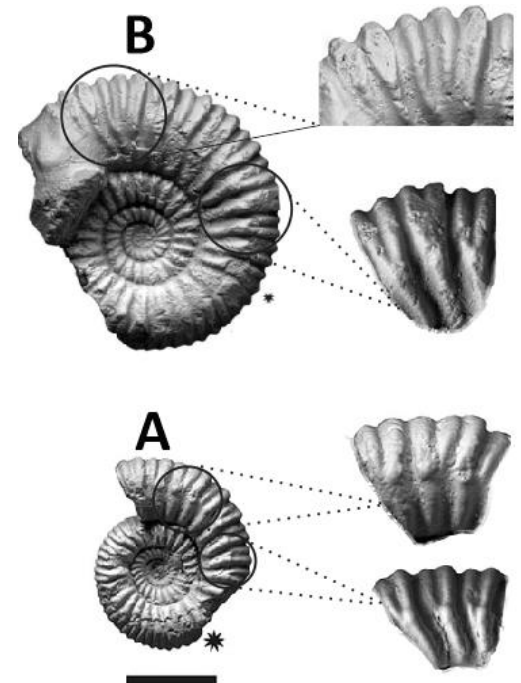


**Figura 18. Ejemplo de aceleración (peramorfosis).**  
**A)** Ancestro *Albarracinites albarraciniensis* Fernández López, 1985, **B)** Especie descendiente *Mollistephanus mollis* Buckman, 1922. El asterisco indica el inicio de la cámara habitación. Las fotos fueron obtenidas de Fernández-López, 2014. Escala: 10 mm.

relación a las primarias. 3) En las microconchas aparecen *lappets*, que son interpretados como estructuras de defensa. La presencia de *lappets* es un claro indicativo de madurez sexual. 4) estrechamiento de la cámara de habitación (Kennedy, 1989; Niede *et al.*, 1997). Una vez que se tiene identificado a los adultos se puede proceder con la caracterización. Una forma práctica de caracterizar el tipo de heterocronía, es a través del cambio en la relación entre tamaño y forma. Esta relación se conoce como alometría. Cuando la relación tamaño/forma permanece constante, se conoce como crecimiento isométrico. La disociación entre los procesos de aumento de tamaño y el cambio en la forma comúnmente ocurre durante el crecimiento juvenil. Un ligero cambio alométrico en esta etapa puede repercutir en cambios sustanciales en los adultos. Este cambio alométrico puede ser positivo o negativo. Cuando la alometría es positiva para alguna característica, la estructura en cuestión aumenta en tamaño con respecto al organismo, y puede sufrir un cambio en su forma. Por el contrario, cuando la alometría es negativa se obtienen estructuras pequeñas.

Como es claro, la heterocronía se refiere a cambios alométricos; ya sea por la variación en las tasas de crecimiento o por la extensión o contracción del periodo en que ese crecimiento opera. Si la especie descendiente pasa por menos etapas de desarrollo con respecto a la especie ancestral, naturalmente el adulto descendiente tendrá características morfológicas del ancestro juvenil. Por ende tenemos paedomorfosis. De manera inversa, si el descendiente pasa por más etapas de desarrollo, el adulto se habrá desarrollado más que el adulto ancestral, y probablemente manifestará caracteres nuevos. Esto es una peramorfosis. Hay que notar que estos no son procesos *per se* sino que son el resultado de un proceso heterocrónico. Los paedomorfos o peramorfos, pueden ser, o no, del mismo tamaño que su ancestro. Esto depende del tipo de proceso heterocrónico que hayan sufrido. Alberch *et al.* (1979) denominan a la peramorfosis como recapitulación y a la paedomorfosis como recapitulación inversa. McNamara (1986) sin embargo, recomienda evitar el uso de estos términos por la carga histórica que poseen, y porque además, en el caso de la peramorfosis ocurre algo más que una simple recapitulación. El adulto descendiente se desarrolla más allá de la morfología de la especie ancestral.

Por supuesto, la caracterización de la heterocronía puede darse por medio de dos enfoques: Diacrónico y sincrónico. Ambos enfoques son confiables cuando se llevan a cabo con el debido cuidado, por ejemplo, un correcto control estratigráfico [en estudios paleontológicos] o la elección correcta de un grupo externo [cuando se usa cladística en estudios neontológicos]. En paleontología es más común que la heterocronía se revise bajo un enfoque diacrónico, ya que con el debido control estratigráfico, se puede acceder directamente a la secuencia ancestro/descendiente, y se puede establecer con más



**Figura 19. Ejemplo de peramorfosis hipermórfica.**  
 A) Ancestro *Albarracinites albarraciniensis* Fernández López 1985 B) Especie descendiente *Albarracinites submediterraneus* Fernández López 2014. El asterisco indica el inicio de la cámara de habitación. Las fotos fueron obtenidas de Fernández López, 2014. Escala: 10 mm.

confianza la ocurrencia de paedomorfosis o peramorfosis mediante la comparación de las formas adultas de especies sucesivas. Hay que recordar que estos términos siempre son relativos a la especie ancestral, por esto es tan importante contar con un debido control estratigráfico. Por otro lado, en los enfoques sincrónicos, que son más comunes pero no exclusivos de estudios neontológicos, es necesario incluir un grupo externo de otra temporalidad. Esto le dará polaridad al cladograma, y permitirá atribuirles a las especies el epíteto de peramorfo o paedomorfo; siempre con respecto a la forma ancestral. Muchos análisis filogenéticos del siglo XX se hacían sólo considerando las especies actuales, lo cual provocaba un sesgo muy grande en las relaciones de los grupos, y frecuentemente arrojaba grupos no monofiléticos.

La siguiente clave dicotómica, modificada de McNamara (1986), es una herramienta útil para identificar el tipo de heterocronía con el que se está trabajando.

1. La morfología del adulto descendiente asemeja a la etapa juvenil del ancestro...

(Paedomorfosis) 2

La morfología del adulto ancestral está presente en la fase juvenil de la especie descendiente...

(Peramorfosis) 3

2. Tasa de desarrollo juvenil retrasada; adultos del mismo tamaño...  
(Neotenia)

Maduración precoz; tamaño reducido de los adultos...  
(Progénesis)

3. Desarrollo juvenil acelerado; adultos descendientes más pequeños que los de la especie ancestral...  
(Aceleración)

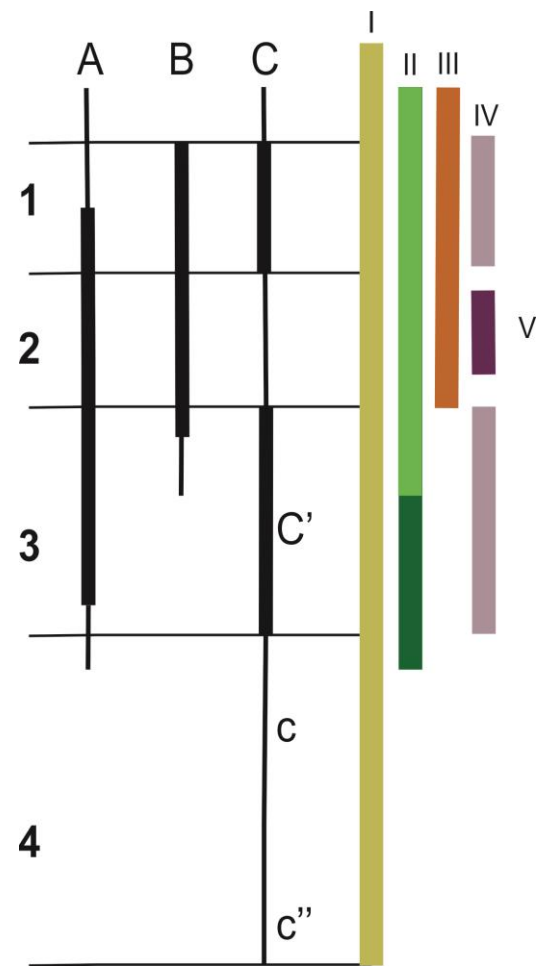
Desarrollo juvenil igual al ancestro; madurez sexual retrasada; adultos descendientes más grandes que adultos ancestrales...  
(Hiperamorfosis)

#### 1.1.4. Bioestratigrafía

La Estratigrafía es la parte de la Geología que se encarga de la interpretación de las rocas estratificadas, y de la identificación, descripción, análisis de facies y correlación de las secuencias, o secciones estratigráficas (Weller, 1960). Una sección estratigráfica puede ser dividida en unidades, de acuerdo a su litología [llevando estas el nombre de unidades litoestratigráficas] y contenido fósil [llamándose unidades bioestratigráficas] (Vera-Torres, 1994). Ambos tipos de unidades son independientes unas de otras, por lo que el establecimiento de una unidad bioestratigráfica no se encuentra limitada por la litología; de igual manera, no todos los cuerpos de roca poseen contenido fósil determinable [i.e. intervalos estériles] careciendo, por ende, de carácter bioestratigráfico (Barragán *et al.*, 2010; Casados Monroy, en preparación). Otros autores (e.g. Reguant y Ortiz, 2001; Dabrio-González y Hernando-Costa, 2003) distinguen también, entre otras, a las unidades cronoestratigráficas. Definidas como unidades estratigráficas coetáneas, sin importar sus características litológicas.

Al hablar de estratigrafía, primordialmente se hace referencia a las unidades litoestratigráficas, cuyo componente fundamental es la formación (Barragán *et al.*, 2010). Una formación es un cuerpo de roca que se identifica por su litología y por su posición estratigráfica; a su vez, una formación puede subdividirse en miembros, cuando la litología varía ligeramente en alguna parte de la formación. Un conjunto de formaciones que derivan de la evolución de un mismo ambiente sedimentario, se denomina grupo (Ovando-Figueroa, 2016). La Bioestratigrafía, por su parte, es una rama de la Estratigrafía. Esta estudia la distribución de los fósiles en el registro estratigráfico, y clasifica, en unidades bioestratigráficas, a los cuerpos de roca según el contenido fósil y su distribución (Herdberg, 1980; Barragán *et al.*, 2010). La unidad bioestratigráfica fundamental es la biozona, que es un conjunto de estratos caracterizados por la presencia de uno o más *taxa* fósiles, de las que recibe su nombre (Zunun, 2016). Tal como se ejemplifica en la figura 20, se pueden establecer cinco tipos de biozonas, a saber:

- En la hemerizona (NACSN, 2005) o zona de extensión está representado el alcance conocido de un *taxón* fósil individual o de los varios *taxa* presentes en el



**Figura 20. Tipos de Biozonas.**

- I) Biozona de linaje C
  - II) Hemerizona de taxón B, en verde claro y Hemerizona concurrente AB en verde claro/verde oscuro
  - III) Biozona de conjunto A (incluye los *Taxa* A, B y C)
  - IV) Zona Acme de C y C'
  - V) Biozona de intervalo c'/C
- Modificado de la NACSN, 2010.

registro litológico. Se subdivide en hemerazona de taxón y hemerazona concurrente:

Una hemerazona de taxón (NACSN, 2005) o zona de extensión de taxón, se define como un cuerpo de estratos que representa el alcance del registro estratigráfico y geográfico de un taxón fósil individual. La biozona recibirá el nombre del taxón al que hace referencia (Reguant y Ortiz, 2001).

Una hemerazona concurrente (NACSN, 2005) o zona de extensión coincidente, se define como un cuerpo de estratos donde se solapan las zonas de extensión de dos taxa concretos. La biozona recibirá el nombre de los taxones que la caracterizan por su coincidencia (Reguant y Ortiz, 2001).

- La biozona de intervalo es la que se encuentra limitada por dos horizontes bioestratigráficos. El nombre dado a la biozona se derivará de los nombres de los horizontes limitantes, precediendo el nombre del límite basal al del límite superior (Reguant y Ortiz, 2001).

- La biozona de linaje contiene especies de representativas de un linaje evolutivo (Barragán *et al.*, 2010).

- Biozona de conjunto o de asociación es un conjunto de estratos caracterizado por la asociación única de tres o más taxa fósiles que lo distinguen de los estratos adyacentes. Dicha biozona recibirá su nombre de uno de los elementos diagnóstico de la asociación fósil (Reguant y Ortiz, 2001). La biozona puede estar basada en uno o más elementos de un grupo taxonómico (Barragán *et al.*, 2010).

- Biozona de abundancia o acmé. Es el conjunto de estratos en los cuales se observa el esplendor de un taxón particular (Reguant y Ortiz, 2001).

#### 1.1.5. México durante el Aptiano

En México, el Aptiano se encuentra representado en varias zonas del país, pero su mejor registro sedimentario se halla al noreste. Especialmente en los estados de Chihuahua, Coahuila, Durango, Nuevo León y Zacatecas, donde la Formación La Peña es una fuente de valiosa información estratigráfica y biocronológica para este piso del Cretácico Inferior.

En general, el noreste de México está caracterizado por extensas plataformas carbonatadas formadas durante el Cretácico temprano. Se reconoce que la transgresión marina que inició en el Jurásico temprano continuó durante

el Neocomiano [Cretácico Inferior] y favoreció la deposición de esta secuencia heterogénea de carbonatos (Barragán, 2001). Ya para el Barremiano-Aptiano temprano, el mayor elemento paleogeográfico en esta región era una extensa plataforma carbonatada, llamada Plataforma Cupido, que da nombre a la formación. Al final del Aptiano temprano, una transgresión cubrió totalmente a este sistema de plataforma, estableciendo un intercalado rítmico de facies pelágicas con abundantes ammonites. Este evento transgresivo se acentuó, inundando a la Plataforma Cupido, y dando lugar al inicio de la sedimentación de la Formación La Peña. Hacia el límite Aptiano superior/Albiano, y hasta el Albiano medio, se restauró el ambiente de plataforma carbonatada en algunas áreas del noreste de México, dando lugar a la deposición de la Caliza Aurora (Moreno-Bedmar *et al.*, 2013; Núñez Useche *et al.*, 2016) Sin embargo, la apertura del mar de Tethys, que continuó durante el Aptiano, resultó en el desarrollo de grandes conexiones marinas, lo que permitió la expansión de los ambientes tropicales marinos y la dispersión de la biota del mar de Tethys hacia el proto-Golfo de México hacia inicios del Cretácico temprano (Barragán, 2000). Del Hauteriviano al Aptiano temprano, la sedimentación de cuenca de lo que ahora es el noreste de México estaba caracterizada por series heterogéneas de depósitos de diferentes tipos de facies calcáreas. Así, las calizas de aguas someras, características de la Formación Cupido, fueron depositadas en un ambiente de plataforma somera carbonatada. Estas calizas están presentes en gran parte de los estados de Nuevo León, Coahuila y Durango, asociadas a las penínsulas de Coahuila y Tamaulipas. En los límites de la plataforma de la Formación Cupido, se desarrollaron extensos arrecifes, y áreas con rudistas, lo que nos confirma el carácter somero de estos depósitos. Las series de la parte superior del Aptiano inferior están caracterizadas por lutitas, margas o calizas arcillosas, indicando un aumento en el nivel del mar. La aparición de este tipo de facies es repentina, y este cambio es conocido en el norte de México como el “Evento La Peña”, y esta secuencia de rocas carbonatadas está agrupada bajo el nombre de Formación La Peña (Barragán, 2000, 2001).

Como consecuencia de esto y a la apertura de numerosos corredores biológicos, los ammonites presentaron un elevado grado de cosmopolitismo durante el Aptiano (Barragán y Maurrasse, 2008; Lehmann *et al.*, 2015a). Esto pudo favorecer altas tasas de diversificación y extinción en los ammonites. Como ya se mencionó, está documentado que el género *Deshayesites* evoluciona anagenéticamente hacia *Dufrenoyia*, género que marca la máxima extensión geográfica de los deshayesítidos en la parte alta del Aptiano inferior. Por su parte, se considera a los géneros *Juandurhamiceras* y *Burckhardtites* como descendientes de *Dufrenoyia*; sin embargo, Lehmann *et al.* (2015a) sugieren la revisión cuidadosa de estos tres géneros, debido a que las pequeñas diferencias en la morfología de la concha podrían ser parte de la variación dentro del género *Dufrenoyia*. La extinción de esta familia



parece ser un evento repentino y casi sincrónico, que marca el límite del Aptiano inferior/Aptiano superior (Moreno-Bedmar *et al.*, 2013).

Varios autores han utilizado a la Biozona *Dufrenoyia justinae* como indicadora de la parte alta del Aptiano inferior en la base de la Formación La Peña (e.g. Cantú-Chapa, 1976; Barragán 2000, 2001; Méndez-Franco, 2003; Barragán-Manzo y Méndez-Franco, 2005). Esta biozona es de especial interés ya que contiene las especies: *Dufrenoyia justinae*, *Dufrenoyia scotti*, *Dufrenoyia* sp. y *Burckhardtites nazasensis* que son el objeto de este trabajo.

*Dufrenoyia* sp. fue recientemente reportada por Moreno-Bedmar *et al.* (2015) en la localidad de Mina Texali en el estado de Puebla. El contenido fósil de esta localidad incluye equinoideos, ammonites, gastrópodos y bivalvos. Por su estratigrafía, esta sección ha sido interpretada como un ambiente somero de baja energía, cerca del talud y rodeada por flujos turbidíticos pertenecientes a un cambio lateral de facies de la Formación La Peña (Moreno-Bedmar *et al.*, 2015).

## 1.2. ANTECEDENTES

El estudio de los ammonites del Aptiano del norte del país empezó con los trabajos pioneros de Burckhardt (1906, 1925). Burckhardt (1925) correlaciona la fauna del Cretácico Inferior de México con la existente en Europa en la zona alpina y mediterránea; y nota también que la presencia del género *Dufrenoyia* en México se corresponde en edad, según este autor, con la presencia de este género en el sureste de Francia [Biozona *Epicheloniceras martini*], lo que le permite datar la zona al Aptiano superior [Gargasiano].

Poco después, Böse y Cavins (1928) correlacionan la fauna mexicana de los estados de Coahuila, Durango y Chihuahua, con la descrita para el suroeste de Rusia, en Saratow. Además mencionan un parecido en el ensamble de géneros del sur de Francia y Suiza, y también comentan que la abundancia de *Dufrenoyia* es característica de estas capas del Aptiano. Imlay (1937) por su parte, definió a la Formación La Peña como un grupo de estratos calcáreo-arcillosos, al oeste y centro de la Sierra de Parras, Coahuila, que descansa estratigráficamente entre las formaciones Parritas y Cupido [abajo] y Caliza Aurora [arriba]. En este trabajo, Imlay, considera que esta formación representa todo el Aptiano, y que las capas más fosilíferas representan al Aptiano superior. Dentro de estas capas, Imlay (1937) identifica un ejemplar del género *Dufrenoyia*. Más tarde, Imlay (1944) incluye esta formación en su investigación sobre las formaciones del Cretácico de Centroamérica y México reportando, entre otros, al género *Dufrenoyia*, perteneciente al Aptiano-Albiano.

Humphrey (1949) redefine la Formación La Peña acotando su rango estratigráfico y describiendo una gran cantidad de ammonites índices del Aptiano [Gargasiano] que se correspondían con los del sureste de Francia, y reconoce la similitud con las especies descritas por Riedel (1938) para Colombia. Además en este mismo trabajo sugiere que el género *Dufrenoyia* podría tener un rango estratigráfico mayor en el hemisferio occidental que en Europa. Charleston (1966) estudia los ammonites hallados en Serranía del Burro, Coahuila, y Valle de Nazas, Durango, pertenecientes a la Formación La Peña, atribuyéndolos al Aptiano y Albiano. Cantú-Chapa (1976) estudia la bioestratigrafía de la Formación La Peña, y propone dos Zonas: *Dufrenoyia justinae* y *Caseyella reesidei*, y señala que la Zona D. *justinae* se correlaciona con la Zona *Epicheloniceras martinoides* del Aptiano superior de Inglaterra; y en la parte terminal del Aptiano superior sitúa la zona con *Caseyella reesidei*, e indica su equivalencia con la zona con *Sonneratia trinitensis* de Scott; con base a lo anterior asigna la formación a la base del Aptiano superior. Su trabajo fue el primer intento de desarrollar un esquema biocronológico detallado basado en ammonites, aplicable a ese intervalo de la serie del Cretácico inferior del norte de México, lo que significó un gran avance en la biozonación de ammonites del Aptiano.

Contreras-Montero (1977) redefine la precisión bioestratigráfica de la biozonación con ammonites establecida por Cantú-Chapa y reportó numerosos ammonites para la Formación La Peña del estado de Nuevo León y propone dos zonas: *Rhytidohoplites robertsi* y *Acanthohoplites* sp. También para el Aptiano superior. Contreras-Montero *et al.* (1992) hacen hincapié en la similitud de géneros de ammonites del Aptiano en Inglaterra y México, que sugiere una amplia distribución de géneros y especies. Barragán (2000) señala el problema que representa el alto grado de endemismo en México para la proposición de esquemas biocronológicos que sean fácilmente correlacionables entre diferentes regiones; y, contrario a la biocronología empleada por Cantú-Chapa y Contreras-Montero, propone que la Zona de Extensión de Taxón de *Dufrenoyia justinae* pertenece a la parte tardía del Aptiano inferior; además propone la Zona de Intervalo de *Burckhardtites nazasensis/Rhytidoplites robertsi* para el Aptiano medio, entre otras. Este mismo autor (Barragán, 2001) usa el contenido de carbono orgánico e inorgánico y el análisis de microfacies de La Peña para entender la transgresión marina ocurrida en el Aptiano. Concluye que el cambio de facies de la Formación Cupido se debió al ahogamiento de la plataforma carbonatada por el aumento del nivel del mar debido a un evento glacio-eustático repentino. Además, utiliza el análisis de microfacies para sugerir un evento de hipoxia/anoxia en esta zona durante el Aptiano medio y superior debido a eutrofización y un incremento de la actividad fotosintética.

Barragán y Maurrasse (2008) estudian a detalle el ensamble de especies de ammonites de la Biozona *Dufrenoyia justinae*, y establecen que la transgresión marina del Aptiano [representada por la transición de los depósitos someros de la Formación Cupido a los depósitos de aguas más profundas de La Peña] ocurrió en la parte alta del Aptiano inferior. Méndez-Franco (2003) en su tesis de licenciatura, estudia la región del Cañón de La Huasteca: analiza las microfacies que corresponden al evento transgresivo e identifica un pulso inicial que aniquiló abruptamente el depósito del sistema de plataforma que existía en esta región en el Aptiano inferior [Formación Cupido], propone para esta sección de La Peña la presencia de la Zona de Extensión de rango de *Dufrenoyia justinae* y expone que el rango estratigráfico de La Peña abarca desde la parte alta del Aptiano inferior hasta inicios del Aptiano superior. Barragán-Manzo y Méndez Franco (2005) proponen de manera formal la Zona de Rango *Dufrenoyia justinae* asignándola al Bedouliano.

Recientemente, Moreno-Bedmar *et al.* (2012) correlacionan los registros de ammonites de la Biozona *Dufrenoyia justinae* de la Formación La Peña con la parte superior de la Biozona europea *Dufrenoyia furcata*. Posteriormente Moreno-Bedmar *et al.* (2013) realizan un estudio bioestratigráfico sobre los ammonites de la Formación La Peña del estado de Durango. Delanoy *et al.* (2013) y Ovando-Figueroa *et al.* (2015) realizan trabajos donde se revisan desde un punto de vista taxonómico ammonites procedentes de la Formación la Peña en la Sierra de Parras, estado de Coahuila; además en este último trabajo se reporta por vez primera en México una macroconcha de *Dufrenoyia*. Moreno-Bedmar *et al.* (2015) en la localidad de Mina Texali, estado de Puebla, estudian por vez primera el registro de ammonites de un equivalente lateral de la Formación San Juan Raya y proponen dos biozonas: *Dufrenoyia justinae* y *Caseyella* sp. y un horizonte *Huastecoceras trispinosoides*. Además, exponen la necesidad de desarrollar una zonación estándar de ammonites del Aptiano para la provincia Centro Atlántica, debido a la diferencia faunística que muestra esta región con respecto a la europea, como es mencionado por Moreno-Bedmar *et al.*, 2013. Moreno-Bedmar *et al.* (2015) reportan también una nueva especie del género *Dufrenoyia* que no fue descrita, por lo que será referida como *Dufrenoyia* sp. en el presente trabajo.

En cuanto a los trabajos en biología evolutiva que se han realizado en ammonites Bersac y Bert (2012), trabajan en la caracterización morfométrica de diferentes deshaysítidos del sur de Inglaterra, lo que permite circunscribir grupos. Lehmann *et al.* (2015b) realizan un tratamiento similar a ammonites del género *Deshayesites* del inicio del Aptiano inferior, pero del norte de Alemania. De forma general, en estos trabajos se menciona la gran variabilidad morfológica que existe entre los deshaysítidos

y la gran distribución geográfica que presentan, que junto a los cambios paleoambientales del Aptiano temprano pudieron propiciar una gran tasa de especiación.

Con respecto a otros grupos, Monnet *et al.* (2011) realizan estudios morfométricos y taxonómicos para documentar la evolución paralela de dos grupos de ammonoideos [Auguritidae y Pinacitidae] y sugiere que, al menos en estos grupos, la evolución de la concha responde fuertemente con los cambios ambientales y a constricciones del desarrollo [leyes de covariación de Buckman] donde la concha tiende a aumentar su flotabilidad y maniobrabilidad. Otro estudio similar es el de Matamales Andreu (2015), el cual se enfocó en la circunscripción de especies del género *Caseyella* provenientes del noreste de México, utilizando herramientas morfométricas.

### 1.3. JUSTIFICACIÓN

En esta tesis se estudian cuatro especies de ammonites deshaysítidos: *Dufrenoyia justinae*, *Dufrenoyia scotti*, *Dufrenoyia* sp. y *Burckhardtites nazasensis*, que pertenecen al Aptiano inferior [Cretácico Inferior] y están presentes en cuatro localidades de la Formación La Peña, distribuidas entre los estados de Coahuila y Durango; y una en Puebla, en la sección Mina Texali.

En la literatura se han reportado ya varios estudios en los que se aplican tanto técnicas morfométricas como análisis taxonómicos para establecer relaciones ancestro/descendientes en otros grupos de ammonoideos [e.g. Bogdanova y Michailova 1999, 2004; Monnet *et al.*, 2011; Lehmann *et al.*, 2015b; Matamales Andreu, 2015; entre otros] pero este tipo de estudio crítico no ha sido tan ampliamente abordado específicamente para los deshaysítidos mexicanos que son analizados en este trabajo.

Una de las razones por la que se eligió este conjunto de especies, es que son abundantes en el registro fósil, y que poseen una refinada posición biocronológica que ha sido trabajada y calibrada incansablemente por varios investigadores [e.g. Cantú-Chapa, 1976; Barragán 2000; Méndez-Franco, 2003; Barragán-Manzo y Méndez-Franco, 2005; Moreno-Bedmar *et al.*, 2012, 2013; entre otros]. Lo anterior permite tener una mayor certeza al momento de manejar variables espaciotemporales, y da un mayor peso a nuestras hipótesis de especie (Gould, 2001). Por otro lado, el estudio de la evolución de estos animales es importante debido a que, después de los trilobites, los ammonoideos son uno de los grupos más utilizados para comprobar hipótesis y modelos evolutivos (Monnet *et al.*, 2011). Parafraseando a Adolf Seilacher (1988): los

ammonoideos «son tan útiles en biología evolutiva, como lo es *Drosophila melanogaster* para la genética». Un cambio en la morfología de los organismos puede ser un reflejo de la inserción de una nueva presión de selección por parte del ambiente [cambio climático, regresiones y transgresiones marinas, etc.]. Además, cuando se reconoce algún evento que afecta, por ejemplo, el nivel del mar, se puede contrastar con las modificaciones observadas en la morfología de las especies de un linaje en particular. Lo anterior permite discernir si estas modificaciones se tratan de adaptaciones o son simples consecuencias de constricciones en el desarrollo [heterocronía] o si, como es probable que sea en la mayoría de los casos, son resultado de ambos fenómenos en conjunto. En definitiva, los ammonoideos son una fuente valiosa de información contra la que se puede contrastar los modelos evolutivos con que se cuenta en nuestros días; además de que la mejora en el entendimiento de estos procesos evolutivos permitirá resolver problemas taxonómicos de una manera más óptima en el futuro.

#### 1.4. OBJETIVOS

##### Objetivo general

- Documentar y caracterizar la evolución de cuatro especies de ammonites de la Familia Deshayesitidae que se suponen miembros de un mismo linaje evolutivo.

##### Objetivos particulares

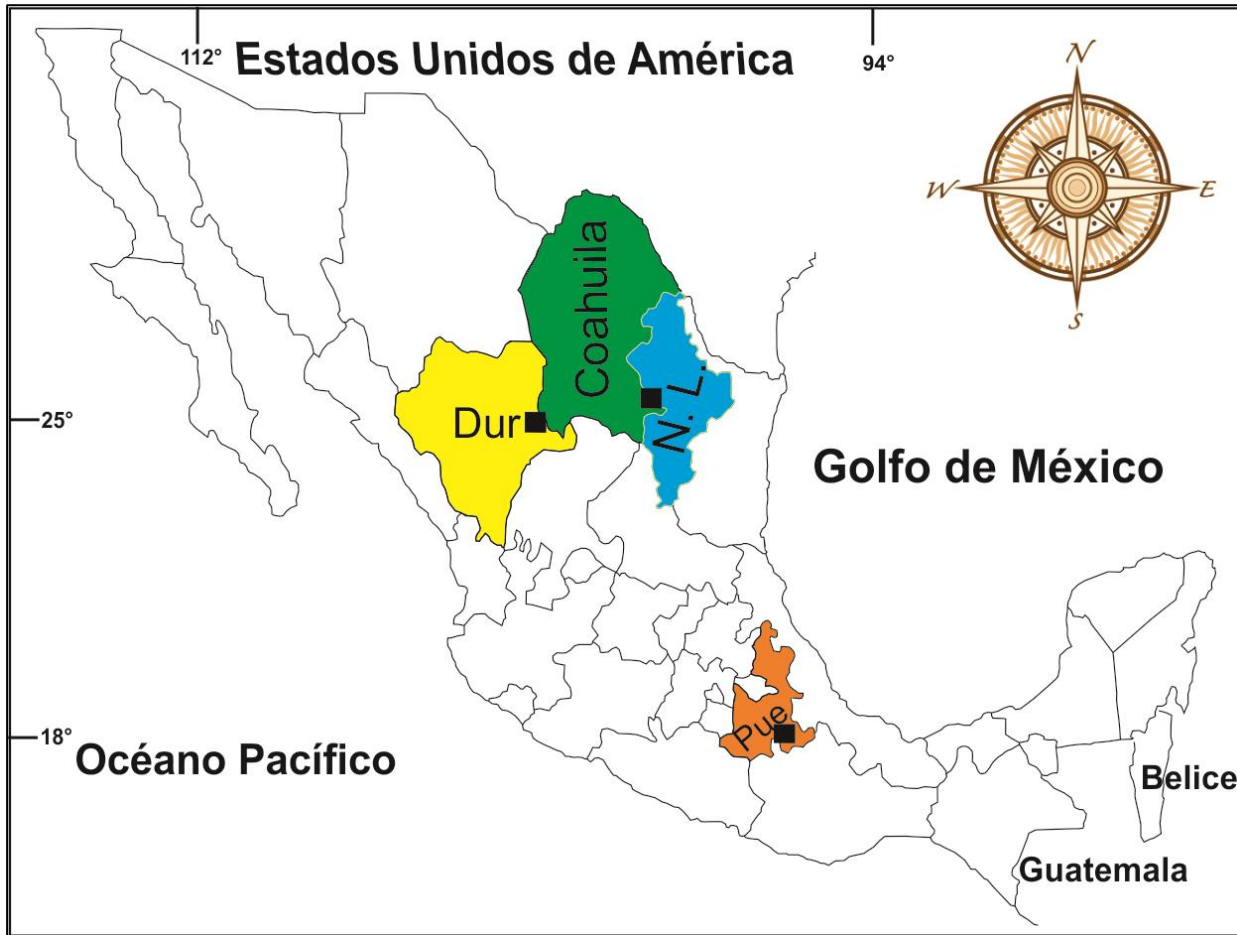
- Comprobar la pertenencia de las cuatro especies al mismo linaje evolutivo mediante morfometría,
- Cuantificar el cambio en la morfología de la concha entre las cuatro especies,
- Observar si existe gradualidad en el cambio y correlacionarlo con el aumento progresivo del nivel del mar durante el Aptiano,
- Explicar el cambio en la morfología con un enfoque paleobiológico.

#### 1.5. HIPÓTESIS

La hipótesis de trabajo supone que *Dufrenoyia justinae*, *D. scotti*, *Dufrenoyia* sp. y *Burckhardtites nazasensis* constituyen un mismo linaje evolutivo cuya transformación se debe al proceso de adaptación de las formas hacia una mayor estabilidad en el nado.

## II.- MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1. ÁREAS DE ESTUDIO



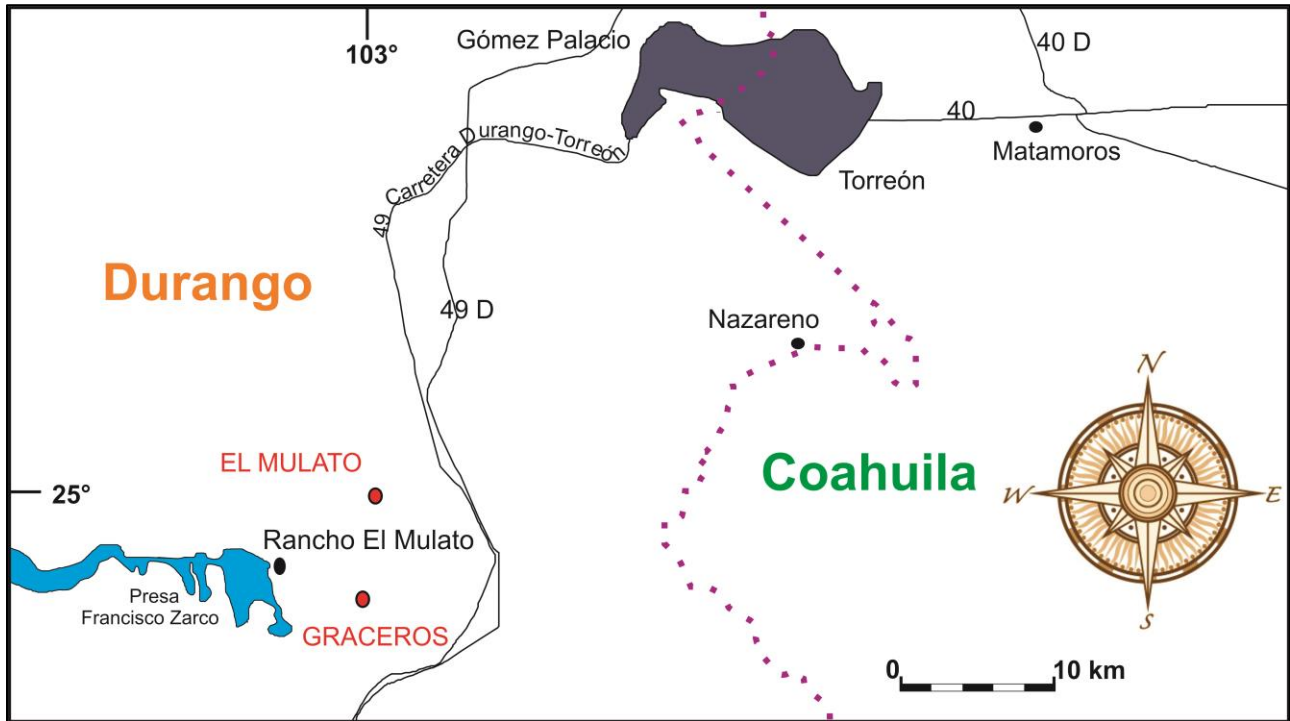
El material trabajado corresponde a dos regiones, el noreste de México, Formación La Peña; y el centro oriente, en la Formación equivalente a San Juan Raya, en el estado de Puebla (Figura 21).

La Formación La Peña se encuentra geográficamente localizada en el noreste de México, concretamente en los estados de Nuevo León, Coahuila, Zacatecas, Durango y Chihuahua. Estos estados limitan al norte con Estados Unidos, al oeste con la Sierra Madre Occidental, al este por el Golfo de México, y al sur por la Sierra Madre Oriental. El clima en la región varía de cálido a templado, yendo de seco a semiárido al oeste y de húmedo a subhúmedo al sur; con lluvias en verano. La condición climática general de esta región permite una buena exposición de la roca (Barragán, 2000). Adicionalmente, la Formación la Peña da origen a una topografía de tipo terraza debido a la erosión diferencial dada la mayor competencia de las facies de la Formación Cupido [abajo] y Aurora [arriba] (Barragán, 2001).

Figura 21. Ubicación geográfica de los estados a los cuales pertenecen las localidades de estudio.

Los recuadros en negro indican las regiones de estudio.

Dur.: Durango, N. L.: Nuevo León, Pue.: Puebla.

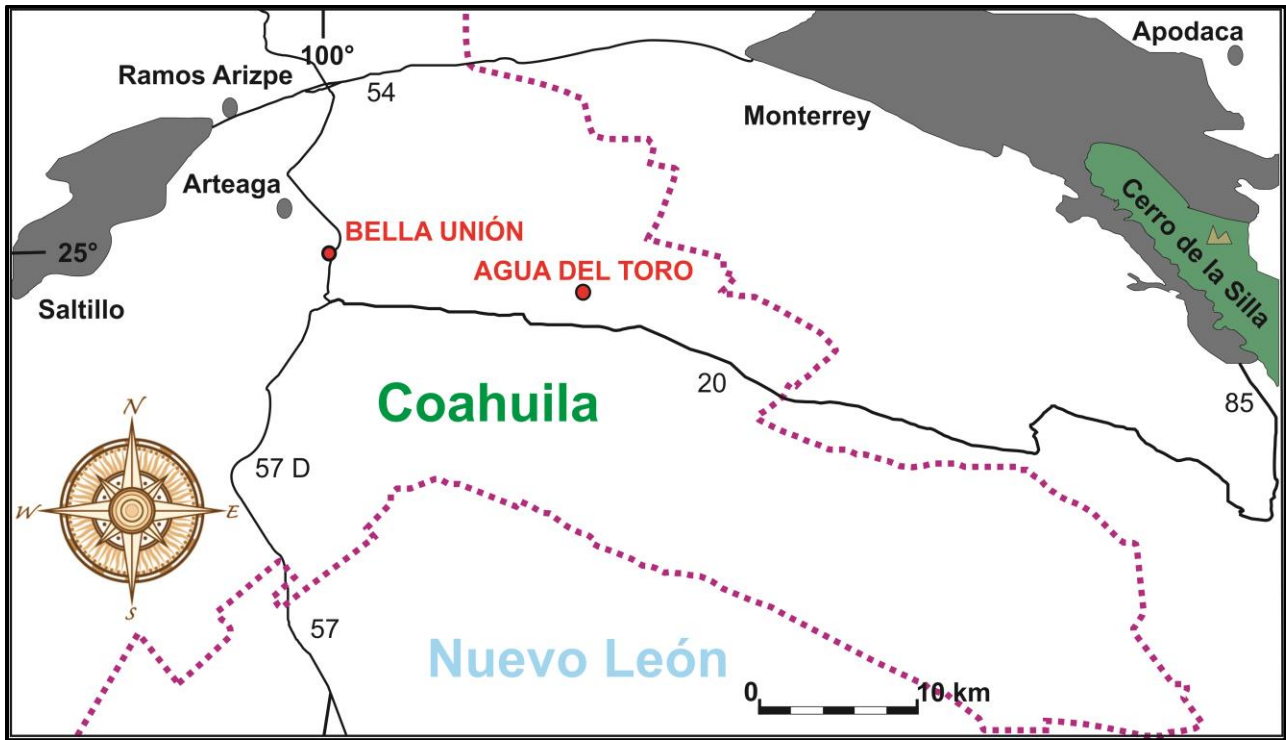


En el estado de Durango, cerca de la frontera con Coahuila, se localizan las localidades de Graceros [N 25°14'59.5" O 103°42'38.4"] y El Mulato [N 25°18'48.28" O 103°42'4.17"], las cuales están ubicadas aproximadamente a 7 km al este de la presa Francisco Zarco, y a 38 km al suroeste de la ciudad de Torreón, Coahuila (Figura 22).

**Figura 22.** Ubicación de las localidades El Mulato y Graceros en el estado de Durango, cerca de la frontera con Coahuila.

La línea punteada indica el límite estatal.  
Escala: 10 km.

En el estado de Coahuila, cerca de la frontera con Nuevo León, se localizan las localidades de Bella Unión [N 25°25'8.80" O 100°48'22.30"] y Agua del Toro [N 25°33'35" O 100°38'51"]. Están ubicadas dentro de la Sierra de los Nuncios, a 38.5 km al este de la ciudad de Saltillo, Coahuila (Figura 23).

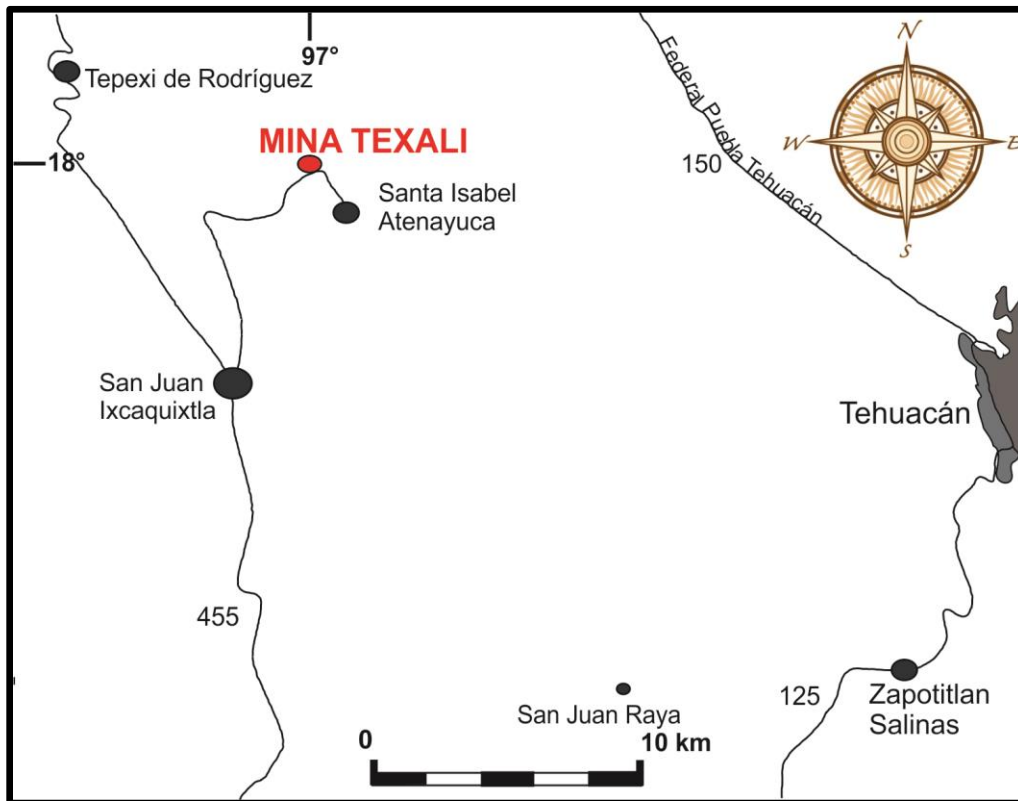


Por último, la localidad Mina Texali (Figura 24) se encuentra localizada en el suroeste del estado de Puebla, formando parte de la región conocida como Terreno Mixteca, al noroeste del poblado Santa Isabel Atenayuca [N 18°33'8.9" O 97°46'59.3"]. La sección consiste en lutitas calcáreas y areniscas, intercaladas con margas y limolitas, con frecuente ocurrencia de ammonites. La sección tiene una potencia de 30 metros, mostrando un incremento gradual en el porcentaje de carbonatos y un decremento de areniscas. La parte inferior consiste en secuencias de margas y areniscas en capas verdosas de entre 10 y 30 cm de espesor (Moreno-Bedmar et al., 2015). La abundancia de micrita en las microfacies sugiere un ambiente de depósito de baja energía y aguas someras. Esta sección ha sido considerada de edad Aptiana por su contenido fósil y sus relaciones estratigráficas con las formaciones Cipiapa y San Juan Raya.

**Figura 23. Ubicación de las localidades Bella Unión y Agua del Toro.**  
La línea punteada indica el límite estatal.  
Escala: 10 km.

La sección de Mina Texali se encuentra debajo de la Formación Cipiapa perteneciente al Albiano, y al norte de la Formación San Juan Raya. La Formación San Juan Raya está conformada por estratos intercalados de areniscas, lutitas y limolitas, lo que ha sido interpretado como un ambiente de depósito de plataforma somera, pero como es natural en las formaciones, presenta cambios laterales de facies. Así, Mina Texali es considerada como un equivalente lateral coetáneo de la Formación San Juan Raya (Moreno-Bedmar et al., 2015).





## 2.2. MÉTODOS DE ESTUDIO

Figura 24. Ubicación de la localidad de Mina Texali.

Escala: 10 km.

El trabajo de laboratorio y gabinete fue llevado a cabo en el Departamento de Paleontología de Invertebrados del Instituto de Geología de la UNAM. Casi todo el material que se utilizó en este estudio fue obtenido en campañas de campo previas, en tres secciones de la Formación La Peña [Bella Unión, El Mulato y Agua del Toro] y de la sección Mina Texali en el estado de Puebla, contando con el debido control estratigráfico en las cuatro secciones estudiadas. También se utilizó el material recientemente obtenido de una quinta sección estratigráfica de la sección de Graceros de la Formación La Peña, que no había sido previamente trabajada. De esta sección se han incluido varios estratos, aunque esencialmente sólo se ha trabajado en detalle el nivel estratigráfico GR-20, por ser de gran interés debido a que presenta una población de *Burckhardtites nazasensis*.



Figura 25. Bula dispensadora.

Se procedió primero con el desembalaje del material fósil de la sección de Graceros para su limpieza con la ayuda de un lápiz percutor, para revelar la mayor cantidad de detalles ornamentales de las conchas de los ammonites que permitan su correcta asignación a las especies de la Familia Deshayesitidae. El material fue identificado a nivel especie con apoyo de bibliografía específica para México y el sur de los Estados Unidos [e.g. Burckhardt, 1925; Cantú-Chapa C.M., 1976; Barragán, 2000 y 2001; Barragán y Maurrasse, 2008; Moreno-Bedmar *et al.*, 2015, entre otros]. Las siglas utilizadas en la numeración de campo siguen la terminología que se expone a continuación: BLL [Bella Unión] para la localidad, seguido del número del estrato de donde se extrajo el ejemplar; y finalmente el número de

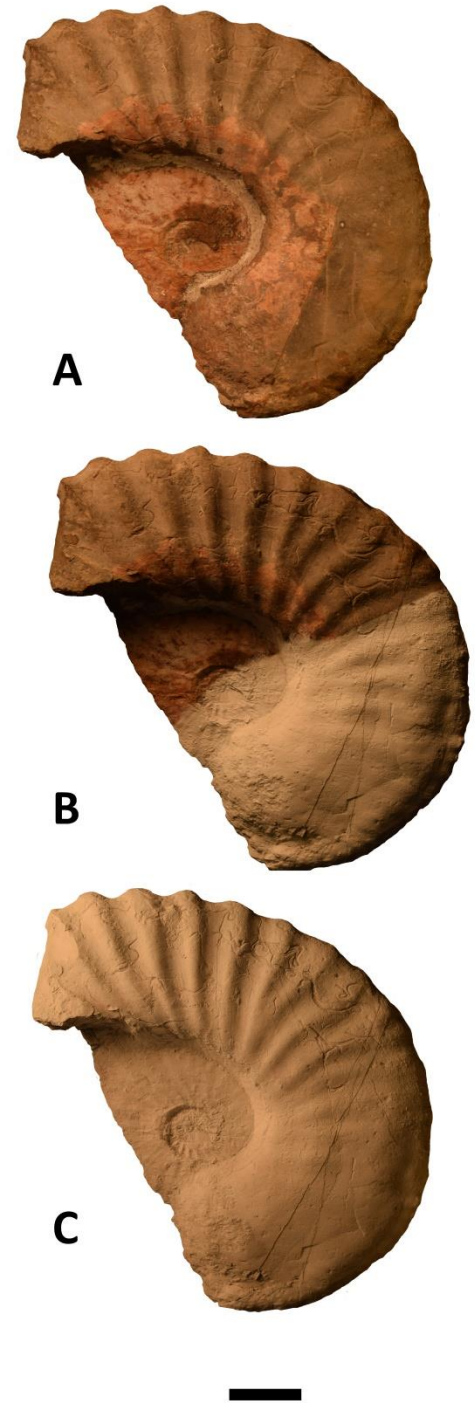
ejemplar del estrato. Por ejemplo, BLL-1-1 corresponde al primer ejemplar extraído del primer estrato de la localidad de Bella Unión. Los ejemplares rodados fueron rotulados según el estrato más próximo al lugar donde fueron recolectados. Por ejemplo, BLL-R1 corresponde a los ammonites rodados cerca del estrato 1. Posterior a la limpieza, identificación y siglación de los ejemplares, se procedió a su fotografiado. Para este efecto, se utilizó el blanqueamiento con cloruro de amonio [ $\text{NH}_4\text{Cl}$ ] con el fin de resaltar la ornamentación de la concha.

El blanqueado se realizó con la ayuda de una esfera de vidrio pírex con una pequeña boquilla en un extremo, y una abertura alargada en el otro extremo. Esta herramienta no cuenta con un nombre formal, pero debido a su utilidad en el proceso de fotografiado de los ammonites, ha sido nombrada por el autor como bula dispensadora (Figura 25). Se rellenó la bula con cloruro de amonio y se tapó la abertura, posteriormente se calentó con un mechero Bunsen para que la sal se sublimara. Al pasar de sólido a gaseoso, la presión dentro de la esfera aumenta, provocando la liberación del gas por la boquilla. Este gas, al entrar en contacto con la superficie más fría de los ejemplares, vuelve al estado sólido blanqueando a los ammonites ya montados en plastilina. El montaje en plastilina se realiza para que el ejemplar quede perpendicular al foco de la cámara y evitar que se produzcan sombras que eliminen el contraste deseado para la costulación, además de permitir la manipulación de los ejemplares.

El proceso de blanqueado se continúa hasta conseguir una coloración uniforme en todos los ejemplares (Figura 26). Una vez blanqueados, se puede obtener un mejor contraste entre las zonas iluminadas y no iluminadas en la fotografía, lo que da un mejor detalle de la ornamentación de los fósiles. Las fotografías de los ejemplares de estudio se realizaron siempre con una escala gráfica de 1 cm. Una vez terminado el proceso fotográfico, se enjuagaron y se enjugaron los ejemplares para eliminar la sal y poder guardarlos, ya que el cloruro de amonio es altamente soluble.

Una vez fotografiados los ejemplares, se inició el proceso de edición digital, con el programa Adobe Photoshop CS6. Dicha edición consistió en el re-escalado de la imagen, eliminación del fondo y desaturación, además se colocó una nueva escala gráfica digital que respeta la original y no se ve afectada por el re-escalamiento de la foto (Figura 27). Finalmente, para el ensamble en láminas, se homogeneizaron los tonos de gris entre las diferentes fotografías.

Por otra parte, el estudio morfométrico de la forma de la concha de los organismos tuvo dos componentes. Uno de ellos involucró la aplicación del método clásico, usando los parámetros morfométricos convencionales de distancias euclidianas [*i.e.* distancias lineales], y de índices



**Figura 26. Comparación del acabado fotográfico de las diferentes etapas del proceso de edición. A) Ammonite a color, B) Blanqueamiento incompleto, C) Blanqueamiento completo. Escala: 5 cm.**

de crecimiento y tasas de expansión obtenidos a partir de las primeras. Estos parámetros fueron mencionados en la introducción, en el apartado 1.1.1.4. [Parámetros morfométricos de la concha]. Además, y siguiendo el enfoque propuesto por Matamales Andreu (2015), se midieron los siguientes aspectos de la ornamentación de las conchas (Figura 28):

HP: Promedio de la altura de las costillas primarias.

HS: Promedio de la altura de las costillas secundarias.

AP: Promedio del ancho de las costillas primarias.

AS: Promedio del ancho de las costillas secundarias.

e: Promedio del espacio entre costillas.

i: Espacio intercostal entre dos costillas primarias, puede ser calculado usando:  $i = AS + e$ .

Con estos valores se pueden computar los índices que serán usados en el análisis de la morfología, junto con los índices de anchura ya mencionados [IAC, IAE, IAO]. Al combinar ambos tipos de índices, se obtiene una descripción tanto de la forma y tamaño de la concha, como de la ornamentación [tamaño y distribución de las costillas].

Índice de Anchura de las costillas Primarias:

$$IAP = AP/HP$$

Índice de Anchura de las costillas Secundarias:

$$IAS = AS/HS$$

Índice de Nacimiento de las costillas Secundarias: Valor que da una idea del tercio del flanco en el que están naciendo las costillas secundarias.

$$INS = HS/HP$$

Índice de Densidad de las costillas Secundarias: Establece el área de la región intercostal que es ocupada por las costillas secundarias.

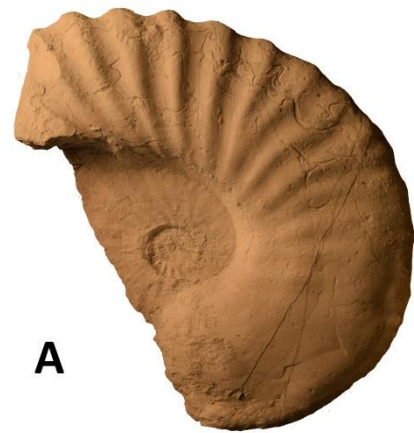
$$IDS = AS/e$$

Índice de espacio intercostal: Da una idea del grado de involución de la concha.

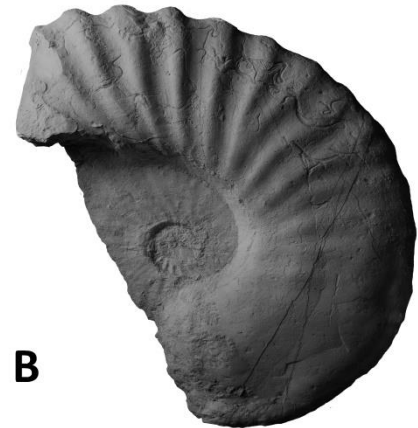
$$lie = (AS + e)/HP = i/HP$$

Patrón de costulación (ns): Es el cociente del número de costillas secundarias entre 1. Los valores bajos indican un mayor número de costillas secundarias.

Primero se utilizó estadística descriptiva para localizar tendencias y patrones dentro de la muestra. Este primer análisis permite examinar la variación que presentan los datos dentro de la muestra, e identificar los caracteres que,



A



B

Figura 27. Comparación del contraste entre la foto blanqueada y desaturada.

Es evidente la mejor apreciación de la costulación. A) Foto blanqueada B) Foto desaturada.

Escala: 5 cm.

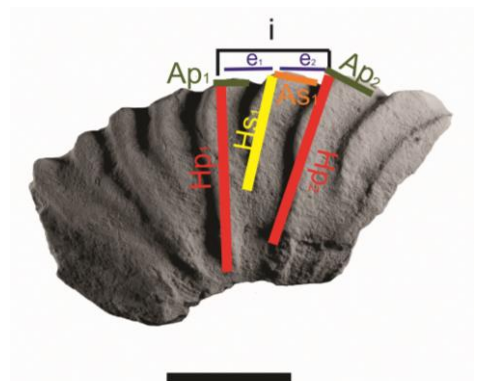


Figura 28. Disposición de los parámetros medidos.

HP: Alto de costilla primaria; AP: Ancho de costilla primaria; HS: Alto de costilla secundaria; AS: Ancho de costilla secundaria; e: espacio entre costillas;

i: espacio entre costillas primarias.

Escala gráfica: 1 cm.

al presentar gran variación, contribuyen a los cambios evolutivos observados. En este primer paso, las variables se analizaron individualmente.

Para poder analizar cómo interactúan las variables entre sí, y en qué porcentaje afectan a la varianza total de la muestra, se realizó un Análisis de Componentes Principales [PCA, por sus siglas en inglés (Jackson, 1991)] en la matriz de correlación [datos estandarizados a media 0 y desviación estándar 1] para todas las variables, dado que estas son de tipos diferentes [*i.e.* índices y distancias euclidianas]. Debido a que dentro de una secuencia evolutiva se pueden producir aparentes tendencias evolutivas al azar (Hunt, 2006; Monnet *et al.*, 2011), las tendencias identificadas empíricamente se sometieron a análisis estandarizados de estadística multivariada [*i.e.* MANOVA]. Es importante hacer hincapié aquí, en que el análisis estadístico empleado es el análisis multivariado de varianza [MANOVA], ya que el PCA sólo es una herramienta estadística para la visualización de los datos, y no realiza una prueba de hipótesis.

El otro método consistió en la colocación de *landmarks*, que son pares de coordenadas cartesianas localizados en puntos estratégicos para la descripción de la forma (MacLeod, 2001). Este método se conoce como morfometría geométrica, y su desarrollo ha sido posible en gran parte gracias a trabajos como el de Bookstein (1980, 1991) para el desarrollo teórico, y Rohlf (2015) para la publicación de software libre [*i.e.* Serie tps], entre otros. El fundamento del método de la morfometría geométrica es la utilización de *landmarks* y *semi-landmarks* como herramienta para alimentar con una descripción matemática de la forma a los paquetes estadísticos. Después de la colocación de los *landmarks*, y de la implementación de los métodos de perturbación [superposición: rotación, traslación y escalamiento de las formas], se realizó un Análisis de Componentes Principales para una mejor visualización de la distribución de los datos, y también para probar o rechazar la similitud de las especies entre sí, y la existencia de cuatro unidades morfológicas [*i.e.* cuatro especies] y poder sugerir una transformación gradual de estas formas, tomando como apoyo a la bioestratigrafía y el conocimiento de la sistemática del grupo. Para el análisis estadístico se usaron los programas MorphoJ, PAST y la serie tps (Hammer *et al.*, 2001; Hammer y Harper, 2005; Klingenberg, 2011; Rohlf, 2015).

Los *landmarks* utilizados han sido descritos por Neige, (1999) y nombrados como R1 – R4. R1 y R4 marcan respectivamente el inicio de la costilla en el flanco y su término en la región ventral. R2 y R3 describen el trazado de la costilla en el flanco, y se colocan en los puntos de máxima inflexión [máxima curvatura] (Figura 29). En conjunto, estos cuatro *landmarks* son suficientes para representar la forma de la costilla. La configuración empleada en este trabajo, incluye los *landmarks* de dos

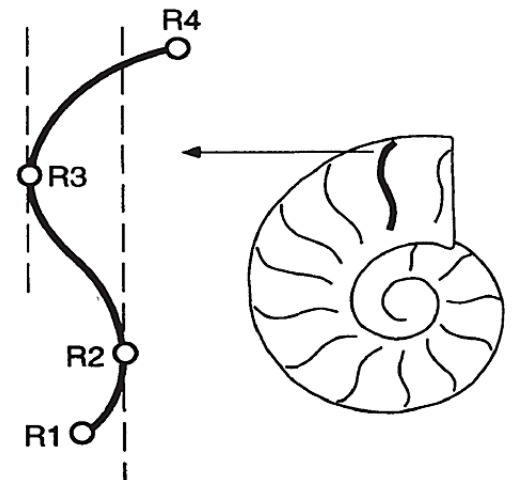


Figura 29. Landmarks utilizados para escribir la forma de las costillas.

Figura modificada de Neige, 1999.

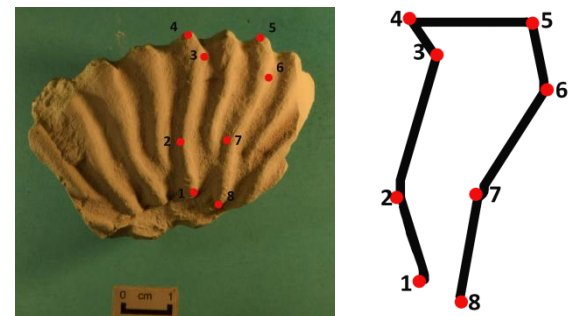


Figura 30. Configuración utilizada para el análisis morfogeométrico.

A la izquierda se muestra la disposición de *landmarks* en las fotografías de los ejemplares. A la derecha una representación de cómo los *landmarks* son interpretados e importados en la serie Tps.

costillas primarias, siendo que la distancia entre los *landmarks* 4 y 5 contienen información acerca del espacio entre costillas y la densidad costal. Además de esto, la distancia promedio entre el landmark 1 – 4, y 5 – 8, incluyen información adicional del tamaño y la forma del flanco, y por ende, la altura de la cámara de habitación (Figura 30).

La ventaja de la morfometría geométrica sobre la morfometría clásica yace en la mejor capacidad de manipulación de los datos. Es posible obtener información de la forma y además recuperar la información del tamaño, gracias a la implementación de la herramienta matemática conocida como tamaño centroide, mientras que no se puede obtener una descripción precisa de la forma a través de distancias euclidianas. Aunado a esto, el conjunto de coordenadas [configuración] conserva y permite trabajar directamente con la forma original de los objetos del estudio, lo que confiere una ventaja al momento de representar la información de manera gráfica. Esto no eclipsa, sin embargo, la utilidad práctica y el poder informativo que brindan los parámetros euclidianos, por lo que se optó por la implementación de ambos métodos en el presente trabajo. Como ya se ha revisado, además de la forma de la costilla y características morfológicas del flanco, también existen otras características de la concha que son difíciles de incluir en un análisis de morfometría geométrica. Como ejemplo, está la relación entre las costillas primarias/secundarias, la región ventral, el paso o no de las costillas primarias por la región ventral, la presencia o ausencia de tubérculos o clavi, etc. Empero, estas características son fáciles de incluir en análisis de morfología convencional, siguiendo los rangos de los parámetros establecidos por Korn (2010) e incluso son fácilmente transformables en una matriz de caracteres para análisis cladísticos.

Finalmente se contrastaron estos resultados estadísticos con el cambio en el nivel del mar, que son bien conocidos para el Aptiano (Gradstein *et al.*, 2008; Bover-Arnal *et al.*, 2010; Moreno-Bedmar *et al.*, 2012), para observar si se corresponde con los cambios apreciados en la morfología de las conchas y para interpretar los resultados en un contexto paleobiológico.

### 2.3. SISTEMA DE ESTUDIO

Ya se han mencionado a las cuatro especies que conforman el presente estudio, cuyo material está representado por 243 fósiles en diferente estado de conservación. Para el análisis taxonómico se empleó el material fósil mejor preservado, el cual fue fotografiado y figurado en láminas para la comparación y análisis de la ornamentación [79 ejemplares]. Para el análisis estadístico se usaron los ejemplares más completos y mejor preservados, los cuales sumaron un total de 103 ejemplares, para el análisis con morfometría tradicional, y 148 ejemplares para el correspondiente a morfometría geométrica. A continuación se presentan las especies estudiadas en un contexto sistemático.

*Phylum* Mollusca Linné, 1754

Clase Cephalopoda Leach, 1817

Orden Ammonoidea Zittel, 1884

Suborden Ancyloceratina Wiedmann, 1966

Superfamilia Deshayesitoidea Stoyanow, 1949

Familia Deshayesitidae Stoyanow, 1949

Subfamilia Deshayesitinae Stoyanow, 1949

Género *Dufrenoyia* Kilian y Reboul, 1915

***Dufrenoyia justinae* Hill, 1983**

***Dufrenoyia scotti* Humphrey, 1949**

***Dufrenoyia* sp. Moreno-Bedmar et al., 2015**

Género *Burckhardtites* Humphrey, 1949

***Burckhardtites nazasensis* Humphrey, 1949**

También se incluyó en el estudio material de comparación de los trabajos de Scott (1940), Humphrey (1949), Cantú Chapa (1963) y Young (1974) que incluyen estas y otras especies de deshayesítidos, además de los moldes de resina de los holotipos de un conjunto de especies del género *Dufrenoyia* descritas por Humphrey (1949), y fotografías de las especies de Young (1974), para discutir sobre su validez taxonómica como especies independientes. Estas especies fueron nombradas como: *Dufrenoyia bösei* Humphrey (1949), *Dufrenoyia stenzeli* Humphrey (1949), *Dufrenoyia duranguensis* Humphrey (1949), *Dufrenoyia mulatoensis* Humphrey (1949), *Dufrenoyia huastecensis* Cantú Chapa (1963), *Dufrenoyia rebecca* Young (1974) y *Burckhardtites palmensis* Young (1974).

El material mencionado procede tanto de la Colección Nacional de Paleontología del Museo del Instituto de Geología de la UNAM [En adelante, IGM], como del *Bureau of Economic Geology of University of Texas* [BEG], y del Museo de Paleontología de *University of Michigan* [UMMP], en el caso de los holotipos de los cuales se obtuvieron los moldes. Sin embargo, como la mayor parte del material trabajado aquí fue obtenido en campañas de campo recientes, aún no han sido depositados en colecciones científicas.

## Abreviaturas

IGM: Museo María del Carmen Perrillat Montoya, Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, Ciudad de México  
 BEG: Bureau of Economic Geology, University of Texas  
 UMMP: University of Michigan Museum of Paleontology  
 UT: University of Texas  
 BLL: Bella Unión, Coahuila  
 AT: Agua del Toro, Coahuila  
 MT: Mina Texali, Puebla  
 GR: Graceros, Durango  
 ML: El Mulato, Durango

## III.- RESULTADOS

### 3.1. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Suborden Ancyloceratina Wiedmann, 1966  
 Superfamilia Deshayesitoidea Stoyanow, 1949  
 Familia Deshayesitidae Stoyanow, 1949  
 Subfamilia Deshayesitinae Stoyanow, 1949  
 Género *Dufrenoyia* Kilian y Reboul, 1915

Especie tipo. *Ammonites furcatus* J. de C. Sowerby, en Fitton, 1836, p. 339: por designación original.

#### *Dufrenoyia justinae* (Hill, 1893)

Lám. 1, figs. A1-B2, D1-2; lám. 2, figs. E1-3; Lám. 3, figs. D1-2; Lám. 6, figs. A-I; text-figs. 31, 33, 34, 42 A.

- \*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; lám. 21, fig. 6 (=Hill, 1893, pl. 7, fig. 1).
- 1904 *Hoplites furcatus* Sowerby; Kilian en Lasswitz, p. 224, text-fig. 1.
- 1925 *Dufrenoyia justinae* Hill; Burckhardt, p. 18, lám. 10 fig. 14 y 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 *Dufrenoyia justinae* (Hill); Scott, lám. 60, figs. 7 y 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 *Dufrenoyia bösei* Humphrey, p. 166, lám. 9, figs. 1-2.
- 1949 *Dufrenoyia mulatoensis* Humphrey, p. 166, lám. 9, figs. 11-12.



Figura 31. Molde del holotipo de *Dufrenoyia justinae*.

Vistas lateral y ventral del molde del ejemplar UT 34831.

Escala: 1 cm.

- 1949 *Dufrenoyia justinae* (Hill); Stoyanow, p. 124, lám. 21, figs. 11-17.
- 1956 *Dufrenoyia texana* Burckhardt; Bürgl, p. 3, lám. 1 figs. 1 (a, b y c); lám. 2 figs. 1a-d, 2 y 4; lám. 3 figs. 1, 2 y 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, fig. 7, 9.
- 1974 *Dufrenoyia rebecca* Young, p. 196, lám. 8, figs. 6, 7, 12, 13; text-figs. 4d, 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, fig. 11 y 11a.
- 1979 *Dufrenoyia hansbuergli*; Etayo-Serna, p. 61, lám. 1, figs. 1, 2 y 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 y 10; lám. 54, figs. 1 y 12; lám. 55, figs. 1 y 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 Licon, 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.
- 2012 *Dufrenoyia justinae* (Hill); Moreno-Bedmar *et al.*, p. 334, figs. 2a-g.
- 2013 *Dufrenoyia justinae* (Hill); Moreno-Bedmar *et al.*, p. 154, figs. 3b-j y 3n-o.
- non 2013 *Dufrenoyia justinae* (Hill); Moreno-Bedmar *et al.*, p. 154, figs. 3l-m y 3q.
- 2015 *Dufrenoyia justinae*; Moreno-Bedmar *et al.*, p. 206, figs. 3a, g, k.
- 2016 *Dufrenoyia justinae* (Hill); Zunun, 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.

**Holotipo:** Por monotipia, el ejemplar figurado por Hill (1893, p. 38, lám. 7, fig. 1) (BEG 1125); procedente de Travis county, Texas, E.U.A., Formación Travis Reak, Aptiano. En esta tesis se figura un molde, que se obtuvo previamente del holotipo UT 34831 (Figura 31), debido a que el holotipo se encuentra extraviado de las colecciones del Bureau of Economic Geology de la Universidad de Texas.



**Material:** Se colectaron un total de 39 ejemplares fragmentarios preservados como moldes internos calizos, sin deformar [BLL], con algún grado de deformación tectónica en el dominio plástico [ML], o ligeramente aplastados [AT] numerados como: ML4-2, ML4-3, ML4-4, ML4-11, ML4-12, ML4-16, ML4-17, ML4-27, ML4-30, ML4-33, ML4-44, ML4-47, ML4-51, ML4-54, BLL-1-31, BLL-1-33, BLL-B-30, BLL-B-37, BLL-B-39, BLL-B-52, BLL-B-53, BLL-B-54, BLL-B-58, BLL-C-99, GR4-18, GR5-9, GR9-7, AT-26-1, AT-34-5, AT-34-20, AT-34-24, AT-34-25, AT34-32, AT-34-37, AT-34-43, AT-35-1, AT-35-19 y AT-38-22.

**Diagnosis:** Concha evoluta, y comprimida. Sección de la vuelta rectangular. Zona ventral plana, con fuerte cruce de costillas desde etapas juveniles. Patrón de costulación regular.

**Descripción:** La concha es evoluta y comprimida. La sección de la vuelta es rectangular con flancos ligeramente convexos y zona ventral plana, formando pronunciados ángulos ventro-laterales agudos. La línea de sutura ha sido reproducida por Scott, 1940 (Figura 32). La ornamentación se constituye de costillas robustas flexuosas, con las primarias y las secundarias intercaladas en un patrón bastante regular 1:1 [aunque en raras ocasiones pueden seguirse dos costillas del mismo tipo], cada una terminando en tubérculos ventrales poco conspicuos, debido a que son opacados por el fuerte cruce de las costillas a través la zona ventral. El cruce de las costillas por la región ventral, posee un trazado rectilíneo y siempre es evidente en individuos con diámetros mayores a 21 mm (Lám. 1, figs. B1-2 y D1-2). Las costillas secundarias son igual de robustas que las primarias en el último tercio del flanco, y en los ejemplares de mayor tamaño ambos tipos de costillas tienden a aumentar su grosor (Lám. 2, figs. E1-3). Todas las costillas son igualmente prominentes y equidistantes en la zona ventral, lo que da una apariencia de rueda dentada a la vista de perfil de los individuos (Lám. 6, figs. C1, D1 y H1). La densidad de costulación es baja en ejemplares adultos y ligeramente mayor en estadios juveniles (Lám. 6, figs. G, I). En algunos ejemplares juveniles, con diámetros menores a 21 mm, se observan dos filas de tubérculos en posición flanco ventral. Algunos ejemplares juveniles reportados en Humphrey, 1949 (e.g. U.M. 24245) presentan un cruce ventral muy débil y costillas bifurcadas en el flanco, a diámetros menores a 8 mm.

**Discusión:** El estado de conservación del holotipo dificulta entender con precisión a esta especie, no obstante, autores como Scott (1940), Humphrey (1949) y Young (1974) han contribuido a la caracterización de la misma. La especie *Dufrenoyia justinae* se caracteriza porque a diámetros mayores a 20 mm las costillas cruzan fuertemente la región ventral con un trazo rectilíneo, siendo esta la característica que permite diferenciar fácilmente a este taxón de su forma hermana *Dufrenoyia scotti*. El diámetro de los ejemplares presenta un crecimiento directamente proporcional a la robustez de las costillas en

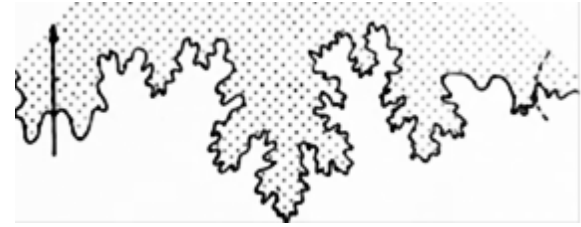


Figura 32. Línea de sutura de *Dufrenoyia justinae*. Tomada de Scott, 1940, p. 1024, fig. 155.

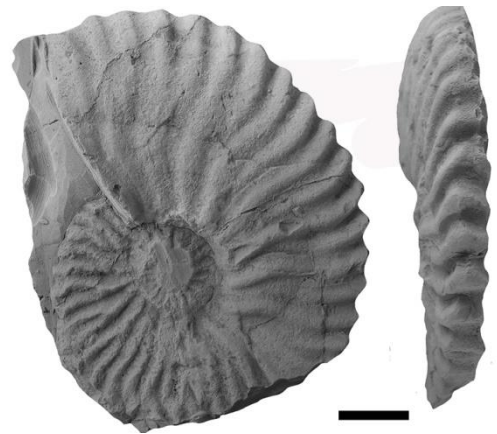


Figura 34. Holotipo de *Dufrenoyia bösei*. Vista lateral y ventral del ejemplar UMMP 20197. Escala: 2 cm.



Figura 33. Holotipo de *Dufrenoyia mulatoensis*. Vista lateral y ventral del ejemplar UMMP 23968. Escala: 2 cm.

la región ventral (e.g. lám. 6, fig. H). Otra característica diagnóstica es la densidad de costulación baja y su patrón regular [1:1], lo cual difiere de los patrones de costulación más irregulares de *Dufrenoyia scotti* y *Burckhardtites nazasensis*. La diferenciación que hace Humphrey entre esta especie y *Dufrenoyia bösei* (Figura 33) y *Dufrenoyia mulatoensis* (Figura 34) con base en la presencia de costillas bifurcadas y una costulación más fina, respectivamente, parece ser insostenible. La bifurcación que presenta el holotipo de *Dufrenoyia bösei* es solo aparente, al haber una costilla secundaria que nace muy cerca de una secundaria. La costulación más fina de *Dufrenoyia mulatoensis* se encuentra contemplada en la variación poblacional de *Dufrenoyia justinae*. La zona ventral es idéntica en las tres especies, y las diferencias que puedan existir en la forma del flanco, se deben más bien a deformaciones tectónicas dentro del dominio plástico o la compactación de los materiales antes de su litificación. Todo lo anterior justifica que ambos nombres se enlisten aquí como sinónimos de *Dufrenoyia justinae*. En la tabla 1 se expone la comparación de algunos parámetros, donde se observa que la variación de las dos especies está incluida en la variación que presentan los hipotipos de *Dufrenoyia justinae*.

**Tabla 1. Algunos de los parámetros de la concha que permiten comparar la forma de la concha de las especies descritas por Humphrey.** Valor calculado a partir de las medidas de los holotipos, provistas en el trabajo original de Humphrey, 1949. IAE= Índice de anchura de la vuelta. IAC= índice de anchura de la concha IAO= índice de anchura umbilical. 1: *D. mulatoensis* 2: *D. bösei* A-D: Hipotipos de *D. justinae*.

	1	2	A	B	C	D
<b>IAE</b>	0.53	0.42	0.64	0.6	0.63	0.47
<b>IAC</b>	0.22	0.21	0.27	0.3	0.26	0.23
<b>IAO</b>	0.85	0.4	0.78	0.66	0.89	0.57

### Distribución geográfica:

México: Durango, Coahuila, Nuevo León y Chihuahua.

Estados Unidos de América: Texas y Arizona.

Colombia: cordillera oriental.

España: Aragón, Cataluña.

### Distribución cronoestratigráfica:

Parte alta del Aptiano inferior. Biozona *Dufrenoyia justinae*.

#### *Dufrenoyia scotti* Humphrey, 1949

Lám. 1, figs. C1-3, E1-2, G1-H3; Lám. 2, figs. A1-D3, F1-J3; Lám. 3, figs. A1-C2, E1-F2; Lám. 4, figs. A1-D2; Lám. 5, figs. A1-3, C1-3; Lám. 7, figs. A1-D2, G1-2; Lám. 8, figs. C1-3; figs. 35-38. 42 B.

*pars?* 1940 *Dufrenoyia* aff. *dufrenoyi* (d'Orb.); Scott, p. 1027 lám. 61 figs. 7-8, lám. 62 figs. 3, 4.

\* 1949 *Dufrenoyia scotti*; Humphrey, p. 128, lám. 9, figs. 5-6.

1949 *Dufrenoyia duranguensis*; Humphrey, p. 127, lám. 9, figs. 3-4.



**Figura 35. Holotipo de *Dufrenoyia scotti*.** Vista lateral, vista ventral y vista frontal del ejemplar BEG 534810. Escala gráfica 2 cm.

- 1949 *Dufrenoyia 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, p. 190, text-fig. 5e.
- pars* 2000 *Dufrenoyia dufrenoyi* (d'Orbigny); Barragán p. 95, non lám. 52, figs. 8-13; lám. 52, fig. 14; lám. 53, fig. 1.
- pars* 2000 *Dufrenoyia justinae* (Hill); Barragán 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; Barragán p. 108, lám. 56, figs. 1-5.
- pars* 2001 *Dufrenoyia justinae* (Hill); Barragán p.193, fig. 3 (1); non fig. 3 (2-6).
- 2001 *Dufrenoyia scotti* Humphrey; Barragán p.193; fig. 3 (11-13).
- pars* 2012 *Dufrenoyia justinae* (Hill); Moreno-Bedmar *et al.* p. 334, non fig. 2A-F; fig. 2G.
- pars* 2013 *Burckhardtites nazasensis* (Burckhardt); Moreno-Bedmar *et al.* p. 154, fig. 3 A; non fig. 3 R-T.
- pars* 2013 *Dufrenoyia justinae* (Hill); Moreno-Bedmar *et al.* p. 154; non fig. 3 B-K, O; fig. 3 L, M, Q.
- 2016 *Dufrenoyia scotti* Humphrey; Zunun, 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.

**Holotipo:** Por designación original, el ejemplar figurado por Scott (1940, p. 128; lám. 9, figs. 5, 6) (BEG 34810); procedente de Parish, Louisiana. Obtenido de un núcleo, a una profundidad en intervalo de 6202-6206ft, de Standard Oil Fudicker, pozo No. 1, colectado en la parte baja de la Formación Glen Rose. El holotipo se ilustra en esta tesis en la figura 35.

**Material:** Se colectaron un total de 137 ejemplares preservados como moldes internos calizos sin deformar. El material de Bella Unión [131 ejemplares] en su mayoría es fragmentario, pero se dispone de 5 moldes completos. El material de El Mulato [6 ejemplares] se encuentra deformado. Los ejemplares fueron numerados como: BLL-1-4, BLL-1-6, BLL-1-7, BLL-1-9, BLL-1-12, BLL-1-13, BLL-1-15, BLL-1-16, BLL-1-18, BLL-1-20, BLL-1-22, BLL-1-23, BLL-1-24, BLL-1-25, BLL-1-26, BLL-1-27, BLL-1-28, BLL-1-29, BLL-1-30, BLL-1-32, BLL-B-1, BLL-B-2, BLL-B-3, BLL-B-5, BLL-B-6, BLL-B-7, BLL-B-9, BLL-B-10, BLL-B-13, BLL-B-14, BLL-B-15, BLL-B-19, BLL-B-22, BLL-B-23, BLL-B-24, BLL-B-25, BLL-B-26, BLL-B-27, BLL-B-28, BLL-B-31, BLL-B-32, BLL-B-33, BLL-B-34, BLL-B-35, BLL-B-36, BLL-B-38, BLL-B-39, BLL-B-42, BLL-B-45, BLL-B-48, BLL-B-50, BLL-B-51, BLL-B-54, BLL-B-56, BLL-B-57, BLL-B-59, BLL-B-60, BLL-B-61, BLL-B-62, BLL-B-64, BLL-B-67, BLL-B-68, BLL-2-2, BLL-2-3, BLL-2-4, BLL-2-5, BLL-2-6, BLL-2-

7, BLL-2-8, BLL-2-10, BLL-2-12, BLL-2-13, BLL-2-14, BLL-2-15, BLL-2-16, BLL-2-20, BLL-2-21, BLL-2-22, BLL-2-24, BLL-2-25, BLL-2-26, BLL-2-27, BLL-2-30, BLL-2-32, BLL-2-36, BLL-2-47, BLL-C-1, BLL-C-2, BLL-C-6, BLL-C-9, BLL-C-10, BLL-C-26, BLL-C-30, BLL-C-32, BLL-C-33, BLL-C-34, BLL-C-35, BLL-C-36, BLL-C-39, BLL-C-40, BLL-C-42, BLL-C-43, BLL-C-44, BLL-C-47, BLL-C-48, BLL-C-49, BLL-C-50, BLL-C-52, BLL-C-53, BLL-C-55, BLL-C-58, BLL-C-59, BLL-C-62, BLL-C-64, BLL-C-65, BLL-C-66, BLL-C-67, BLL-C-68, BLL-C-69, BLL-C-72, BLL-C-73, BLL-C-75, BLL-C-79, BLL-C-80, BLL-C-85, BLL-C-86, BLL-C-87, BLL-C-88, BLL-C-94, BLL-C-95, BLL-C-96, BLL-C-100, BLL-C-104, BLL-C-108, ML7-7, ML7-11, ML10-3, ML10-7, ML10-13 y ML10-14.

**Diagnosis:** Concha evoluta, discoidal y comprimida. Sección de la vuelta sub-elipsoidal, o dos veces más alta que ancha. Zona ventral truncada y delimitada por clavi. Sin cruce de costillas en etapas juveniles. Patrón de costulación irregular.

**Descripción:** La concha se presenta de forma evoluta y comprimida. La sección de la vuelta va de elipsoidal a subrectangular, con flancos ligeramente convexos, zona ventral plana y ángulos ventro-laterales prominentes. La ornamentación se constituye de costillas flexuosas primarias y secundarias, las primeras nacen en la región umbilical y presentan dos flexiones [la primera en el último tercio del flanco, y la segunda en la región media], y las costillas secundarias entorno a la mitad del flanco presentan sólo una flexión.

La densidad de costulación es baja y, en general, las costillas están intercaladas en un patrón irregular que varía entre 1:1 y 1:2 (Figura 36). En posición flanco-ventral presentan clavi o tubérculos que coinciden en posición con la terminación de las costillas en posición flanco-ventral, esto genera dos hileras de clavi o tubérculos que delimitan la zona ventral.

En los ejemplares que presentan diámetros menores a 70 mm las costillas no cruzan la región ventral y los clavi son muy notorios, en contraste, en los individuos de mayor diámetro, las costillas cruzan la región ventral (Lám. 4, fig. A3 y Lám. 5, fig. C2). Como resultado del cruce de las costillas, los clavi se vuelven menos notorios. En la mayoría de los ejemplares con diámetros menores a 28 mm, los espacios entre costillas se observan reducidos, siendo la densidad de costulación bastante elevada (Lám. 7, fig. A1-2).

#### Discusión:

La especie *Dufrenoyia scotti* presenta una morfología similar a *Dufrenoyia justinae*, pero con diferencias importantes que permiten reconocerlas como dos especies diferentes. La diferencia más evidente se aprecia en la zona ventral. En *Dufrenoyia scotti* las costillas no cruzan por la región ventral en los individuos con diámetros menores a 70 mm, y son progresivamente más marcadas en individuos de mayor diámetro, además de cruzar de manera arqueada. Esto es un carácter plesiomórfico dentro



Figura 36. Ejemplar de *Dufrenoyia scotti*.

Vistas laterales y dorsal del ejemplar UMMP 23960. Escala: 2 cm.



Figura 37. Holotipo de *Dufrenoyia stenzeli*.

Vistas laterales, ventral y frontal del ejemplar UMMP 22540. Escala: 2 cm.

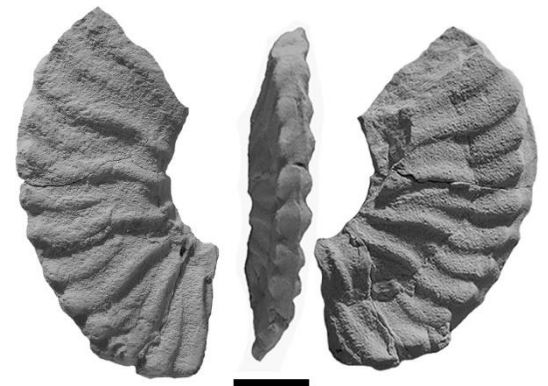


Figura 38. Holotipo de *Dufrenoyia duranguensis*.

Vistas laterales y dorsal del ejemplar UMMP 23972. Escala: 2 cm.

del género *Dufrenoyia*, pero es típico del género *Deshayesites* Kazansky 1914, el cual antecede en la filogenia a *Dufrenoyia*. Las costillas secundarias en *Dufrenoyia scotti* son más robustas en los individuos más grandes, pero nunca son tan robustas como las costillas primarias, lo que sí ocurre en el caso de *Dufrenoyia justinae*. Es de interés el ejemplar ML-7-11 debido a que no presenta costillas secundarias, no obstante es atribuible a la especie *Dufrenoyia scotti* por la presencia de tubérculos muy desarrollados, región ventral plana, y baja densidad de costulación. La ausencia de costillas secundarias, la robustez de las primarias y la ornamentación muy marcada, son indicativos de que se trata de una microconcha senil de la especie. Otro caso de interés ocurre en la comparación de esta especie con las descritas por Humphrey (1949), *Dufrenoyia stenzeli* (Figura 37), y *Dufrenoyia duranguensis* (Figura 38). Las descripciones coinciden con lo observado en los holotipos: sección de la vuelta elipsoidal a sub-elipsoidal; zona ventral plana con clavi pronunciados y ángulo ventro-lateral prominente. La ornamentación en ambos casos consiste en costillas primarias y secundarias flexuosas, naciendo al inicio y a la mitad del flanco, respectivamente, y arregladas de manera irregular, variando de 1:1 a 1:3 [en el Anexo 3 se presenta una comparación detallada de la morfología]. Se discuten las diferencias de estas especies con *Dufrenoyia justinae* (Hill, 1893) y *Dufrenoyia* aff. *dufrenoyi* (d'Orb.), pero nunca entre ellas, por lo que no es posible establecer diferencias significativas que justifiquen su asignación a tres especies diferentes. Debido a que fueron descritas en el mismo trabajo, cualquiera de los tres nombres pueden ser empleados como válidos. Aquí se enlistan como formas sinónimas de *Dufrenoyia scotti* Humphrey, 1949 que es el nombre que ha sido más usado en la literatura. En la tabla 2 se presenta la comparación de algunos parámetros morfométricos, con la descripción correspondientes según los intervalos establecidos por Korn (2010).

**Tabla 2.** Algunos de los parámetros de la concha que permiten comparar la forma de la concha de las especies descritas por Humphrey. Valor calculado a partir de las medidas de los holotipos, provistas en el trabajo original de Humphrey, 1949. A: *D. stenzeli*, B: *D. scotti*, C: *D. duranguensis*. IAE= Índice de anchura de la vuelta. IAC= índice de anchura de la concha IAO= índice de anchura umbilical.

	A	B	C	Descripción
<b>IAE</b>	0.49	0.67	0.32	Compresión fuerte
<b>IAC</b>	0.21	0.28	0.14	Discoidal
<b>IAO</b>	0.62	0.77	0.62	Concha muy evoluta

**Distribución geográfica:**

México: Coahuila, Durango y Nuevo León.  
 Estados Unidos de América: Louisiana y Texas.

**Distribución cronoestratigráfica:**

Aptiano inferior terminal. Biozona *Dufrenoyia justinae*.

*Dufrenoyia* sp.

Lám. 9, figs. A-K, M-O; Lám. 10, A-X.

2015 *Dufrenoyia* sp.; Moreno-Bedmar *et al.*, p. 207, fig. 3B, C, E, H, J; p. 208, fig. 4E; figs. 40, 42 D.

**Material:** se contó con un total de 26 ejemplares preservados como moldes internos calizos sin deformar, y numerados como IGM 9888, IGM 9889, IGM 9894, IGM 9896, IGM 9896, IGM 9902, IGM 9903, IGM 9904, IGM 9905, IGM 911, IGM 9912, IGM 9913, IGM 9931, IGM 9934, IGM 9937, IGM 9938, IGM 9939, IGM 9943, IGM 9945, IGM 9950, IGM 9951, IGM 9953, IGM 9958, IGM 9974, IGM 9984, IGM 9995.

**Diagnosis:** Concha evoluta y comprimida. Sección de la vuelta de rectangular con flancos convexos, tubérculos prominentes y zona ventral plana. Patrón de costulación regular.

**Descripción:**

Concha evoluta y comprimida. Sección de la vuelta rectangular con flancos sutilmente convexos y zona ventral plana. La ornamentación se constituye por costillas y tubérculos: en los individuos menores a 20 mm se presenta un patrón 1:1 de costillas primarias y secundarias, siendo las primarias robustas y yendo de flexuosas a ligeramente flexuosas, y las secundarias por su parte nacen en el último tercio del flanco y tienden a ser igual de robustas que las primarias (Lám. 9, figs. C1, E, F, H, I, K). Cada una de las costillas termina en tubérculos ventrales más o menos protuberantes. Al superar los 20 mm de diámetro ocurre un notable cambio en la ornamentación. Este consiste principalmente en el aumento del grosor y la prominencia de las costillas, y la separación entre estas, además de que el trazado de la costilla se vuelve menos flexuoso (Lám. 9, fig. H). Las costillas no suelen cruzar la región ventral, dando como resultado una apariencia ventral similar a la de *Dufrenoyia scotti* (Lám. 9, figs. C2, D, G) pero con una densidad de costulación semejante a la de *Dufrenoyia justinae* (Lám. 9, figs. F, H, M).

**Discusión:**

Esta especie (Figuras 39-40) se caracteriza por la ausencia generalizada de costillas secundarias, robustez costal con tubérculos terminales y una región ventral plana en la que no hay cruce de costillas; además de la evidente diferenciación morfológica de los diferentes estadios, evidenciada en el hecho conspicuo de que a medida que el diámetro de los ejemplares incrementa, la robustez de las costillas en la región ventral aumenta correspondientemente, y la forma de estas cambia. Tanto la zona ventral libre de costillas, como la ausencia de costillas secundarias, difieren totalmente de los patrones de la ornamentación de *Dufrenoyia justinae*, empero, la apariencia general de ambas especies es similar, en especial a lo referente a la forma, tamaño, densidad y altura a la que nacen las costillas en el flanco. Otro aspecto interesante a considerar es que la ornamentación de la



Figura 39. Ejemplar de *Dufrenoyia* sp.  
Vista lateral del ejemplar IGM 9889.  
Escala gráfica: 1 cm.

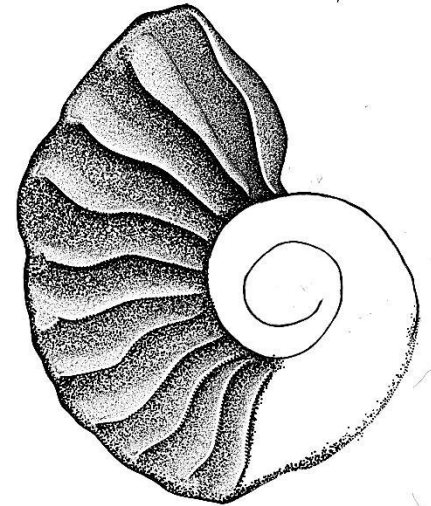


Figura 40. Ilustración de la ornamentación de *Dufrenoyia* sp.  
Vista lateral basada en el ejemplar IGM 9939.  
Ilustración original.  
Escala gráfica: 1 cm

población de *Dufrenoyia justinae* encontrada en la misma localidad que esta especie [Mina Texali] es un tanto disímil, en especial en la forma y el trazado de las costillas, y un patrón de costulación no tan regular como suele ser típico en *Dufrenoyia justinae* (Lám. 9, fig. L).

Aunque esta especie no parece estar cercanamente relacionada con *Dufrenoyia scotti*, su morfología es un importante indicativo del posible recorrido morfológico que va desde el morfotipo del último ancestro común de este linaje [*Dufrenoyia justinae* + *Dufrenoyia scotti*] hasta la morfología promedio de las poblaciones de *Dufrenoyia scotti*.

### Distribución geográfica:

México: Puebla.

### Distribución cronoestratigráfica:

Aptiano inferior terminal. Biozona *Dufrenoyia justinae*.

Género *Burckhardtites* Humphrey, 1949

Especie tipo: *Neocomites nazasensis*; Burckhardt, 1925, p. 14, lám.3, fig. 4-7: por designación original.

*Burckhardtites nazasensis* (Burckhardt, 1925)

Lám. 5, figs. B1-2, D1-2; Lám 6 figs. J1-2; Lám. 7, figs. E1-F2, H1-3; Lám. 8, figs. A1-B2; text-figs. 41, 42 C.

- \* 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); Barragán, p. 194, fig. 4 (1-2).
- 2003 *Burckhardtites* cf. *nazasensis* (Burckhardt); Méndez-Franco, p.54, lám. 5, fig. 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. non 3A, 3R, 3S, non 3T, 4A-B.
- 2016 *Burckhardtites nazasensis* (Burckhardt); Zunun, p. 149, lám. 12, figs. B1-2, D1-3.
- 2016 *Burckhardtites nazasensis* (Burckhardt); Moreno-Bedmar y Casados-Monroy, p. 461, figs. 2 E1-3.

**Holotipo:** por monotipia, el ejemplar ilustrado por Burckhardt (1925, p. 14, lám. 3, figs. 4-7) (IGM 1873);

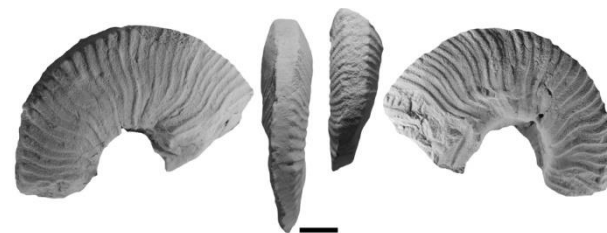


Figura 41. Holotipo de *Burckhardtites nazasensis*. Vistas laterales, y ventrales del ejemplar IGM 1873. Escala gráfica 1 cm.

obtenido cerca del Rancho El Mulato, Río Nazas, Durango, Formación La Peña, en la parte alta del Aptiano inferior. El holotipo se ilustra en esta tesis en la figura 41.

**Material:** se colectaron un total de 37 ejemplares. De Bella Unión un total de 7 ejemplares fragmentarios preservados como moldes internos calizos sin deformar, numerados como BLL-2-23, BLL-2-43, BLL-C-5, BLL-C-54, BLL-C-81, BLL-C-83 y BLL-C-91. De El Mulato se recolectaron 17 ejemplares fragmentarios, numerados como ML-6-1, ML-10-1, ML-10-4 – 6, ML-10-7 – 15, ML-10-17 y ML-12-1 – 2, conservados como moldes internos calizos. Todos juveniles. Algunos ejemplares muestran aplastamiento y ligera deformación tectónica. El material de Graceros está conservado como moldes internos calizos, en su mayoría sin deformar. Se observaron un total de 12 ejemplares, numerados como GR-20-10, GR-20-15, GR-20-18, GR-20-39, GR-20-42, GR-20-44, GR-20-79, GR-20-84, GR-20-92, GR-20-101, GR-20-103 y GR-20-105. Se contó, además, con un ejemplar fragmentario de Agua del Toro, preservado como molde interno calizo sin deformar, y numerado como AT-38-35.

**Diagnosis:** Concha de evoluta a semi-involuta, y comprimida. Sección de la vuelta de rectangular a sub-rectangular y región ventral plana sin cruce de costillas. Patrón de costulación regular.

**Descripción:** Concha comprimida, que va de evoluta a semi-involuta, con sección de la vuelta de rectangular a sub-rectangular, siendo los flancos ligeramente convexos y la región ventral plana. Los ejemplares presentan una alta densidad de costulación con un patrón muy regular en cada individuo, pero que entre individuos puede ir de 1:2 a 1:3. Las costillas secundarias nacen desde el primer tercio del flanco hasta la mitad del flanco. Todas las costillas son flexuosas, y presentan una fila de tubérculos muy incipientes en posición ventro-lateral. Lo común es que la costilla no cruce por la zona ventral, sin embargo en algunos ejemplares, las costillas cruzan la región ventral muy débilmente de manera recta. Para ejemplificar la variación de esta especie, se ilustraron ejemplares con: alta costulación (e.g. Lám. 7, figs. F, H; lám. 8, fig. A) y otras con media o baja densidad de costulación (e.g. lám. 6, fig. J; lám 7, fig. E).

**Discusión:** La alta densidad de costulación y el patrón más bien irregular de costillas primarias y secundarias, son unas de las características que permiten identificar fácilmente a la especie *Burckhardtites nazasensis*. La especie muestra ciertas similitudes con *Dufrenoyia scotti*, como la región ventral plana, y que las costillas no cruzan por la región ventral, o si lo hacen, el cruce es muy tenue. También presentan dos hileras de clavi que delimitan la región ventral, pero son muy tenues en comparación a los que presenta *Dufrenoyia scotti*. Es importante mencionar que la variación poblacional en estas especies, y sobre todo en *Burckhardtites nazasensis*, es muy grande. En algunos niveles estratigráficos (e.g. Gr-20) se observan los extremos en densidad de costulación que presentan los

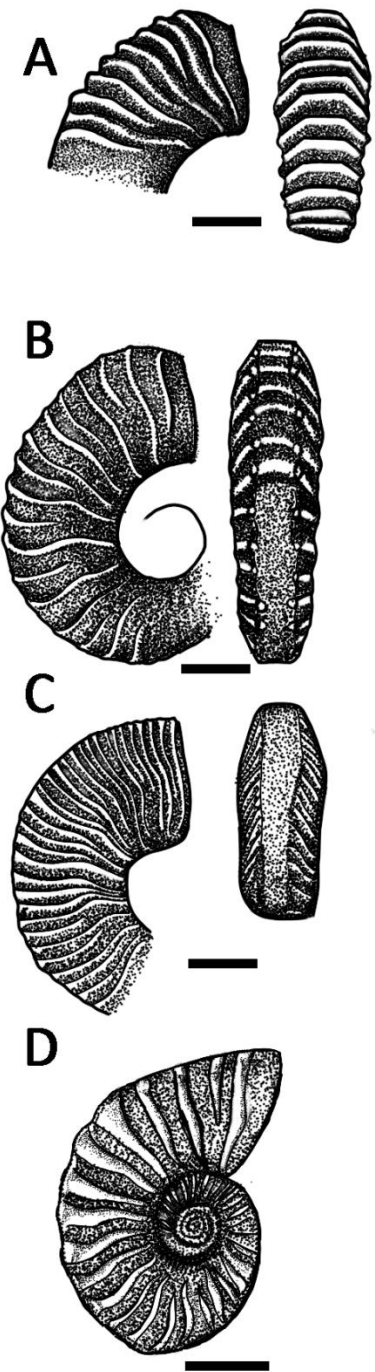


Figura 42. Ilustraciones de la ornamentación de las cuatro especies.

A) *Dufrenoyia justinae* B) *Dufrenoyia scotti* C) *Burckhardtites nazasensis* D) *Dufrenoyia* sp. Ilustración original.

Escala gráfica: 1 cm.



individuos de *Burckhardtites nazasensis*, incluso con la presencia de formas muy semejantes a *Dufrenoyia scotti*. Es interesante el hecho de que en estos niveles se observa una sucesión de *Dufrenoyia scotti* a *Burckhardtites nazasensis* de densidades de costulación baja, media y alta (Figura 42).

### Distribución geográfica:

México: Durango, Coahuila y Nuevo León.

**Distribución cronoestratigráfica:** Aptiano inferior terminal.

## 3.2. RESULTADOS ESTADÍSTICOS

### 3.2.1. Caracterización morfométrica

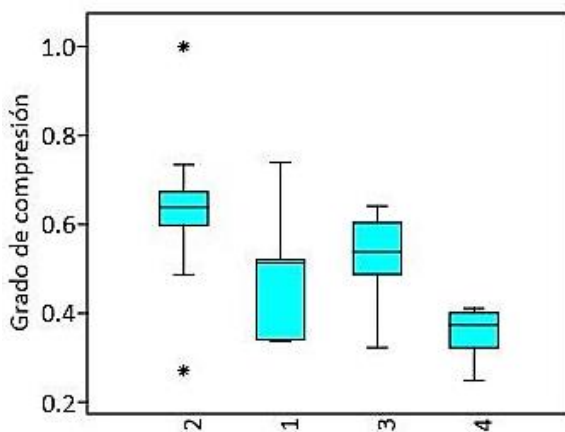


Figura 44. Grado de compresión de las cuatro especies.

- 1) *Dufrenoyia justinae* 2) *Dufrenoyia scotti*
- 3) *Burckhardtites nazasensis* 4) *Dufrenoyia* sp.

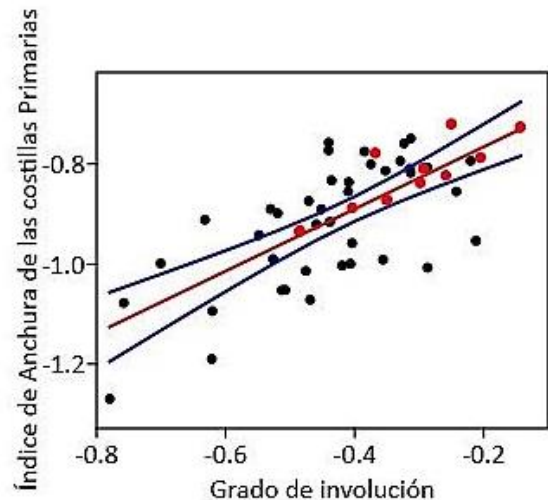
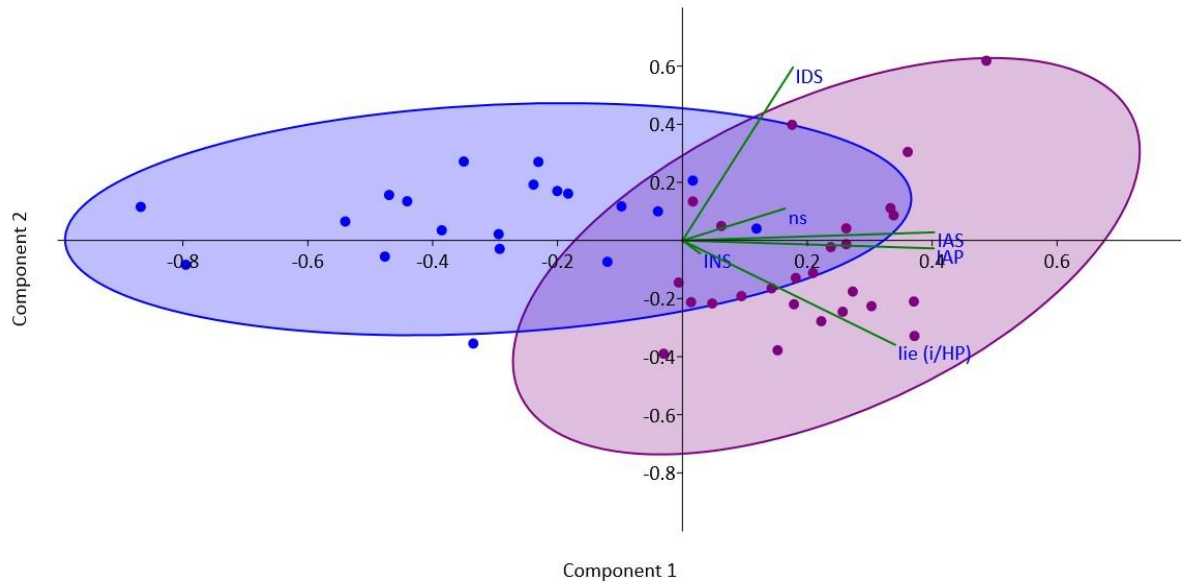


Figura 43. Correlación de lie [grado de involución] con IAP con barras de 95% de confianza [en azul] efectuado en *Dufrenoyia justinae* y *Dufrenoyia* sp. [en púrpura].

En la Figura 43 se muestra el grado de compresión de la concha de las diferentes especies, dado por el índice de anchura de la vuelta IAE. Debido a la diferencia en la ornamentación de *Dufrenoyia* sp., sobre todo referente a la ausencia general de costillas secundarias, solo se analizan los parámetros de IAP e lie al comparar esta especie con la más cercana, *Dufrenoyia justinae*. Se encontró que existe una correlación positiva [ $R^2 = 0.51$ ;  $p = 0.0001$ ] entre estas dos variables. De manera interesante, los individuos de *Dufrenoyia* sp. se encuentran en la parte alta de la gráfica, con un mayor grado de involución y, por tanto, un valor de IAP más grande (Figura 44). Es notable el hecho de que la distribución de los valores de *Dufrenoyia* sp., generalmente oscilan entre los valores extremos de *Dufrenoyia justinae*.

Para apreciar la distribución de los datos morfométricos se realizó un análisis de componentes principales. Para favorecer la visualización de los mismos, se optó por presentar un conjunto de estos, donde se analizan pares de especies, lo que permite demarcar las diferencias morfológicas de una manera más clara. En el primer análisis se comparan las morfologías conjuntas de



*Burckhardtites nazasensis* y *Dufrenoyia scotti*. El PCA mostró que parte de la variación observada en *Burckhardtites nazasensis* está contenida en la variación de *Dufrenoyia scotti*, como se muestra en la gráfica 3. Sin embargo, el MANOVA indicó que existen diferencias significativas en la ornamentación de ambos grupos [ $p < 0.0001$ , y lambda de Wilkins de 0.27], por lo que podemos decir que mantienen su identidad como especies separadas.

Los dos primeros componentes explican 84.86% de la variación. El PC1 [59.65%] interactúa positivamente con todas las variables, y logra separar ambos grupos de mejor manera, mientras que el PC2 [25.21%] tiene una relación negativa con IAP, INS y con lie. Es importante notar que tanto INS como ns explican un porcentaje muy bajo de la variación total observada, la cual está concentrada mayormente en IAP e IAS en el PC1 [ecuaciones presentadas en pie de la Figura 45]; no obstante, se pueden hacer consideraciones generales respecto a las diferencias en la ornamentación de ambas especies. *Burckhardtites nazasensis*, en comparación con *Dufrenoyia scotti*, presenta un menor valor de patrón de costulación, lo que indica un mayor número de costillas secundarias por cada primaria, aunque el área cubierta por estas es menor [IDS]. Las costillas son menos anchas y más largas [IAP, IAS] las costillas primarias están más juntas entre sí [lie], y las costillas secundarias nacen más abajo en el flanco [INS].

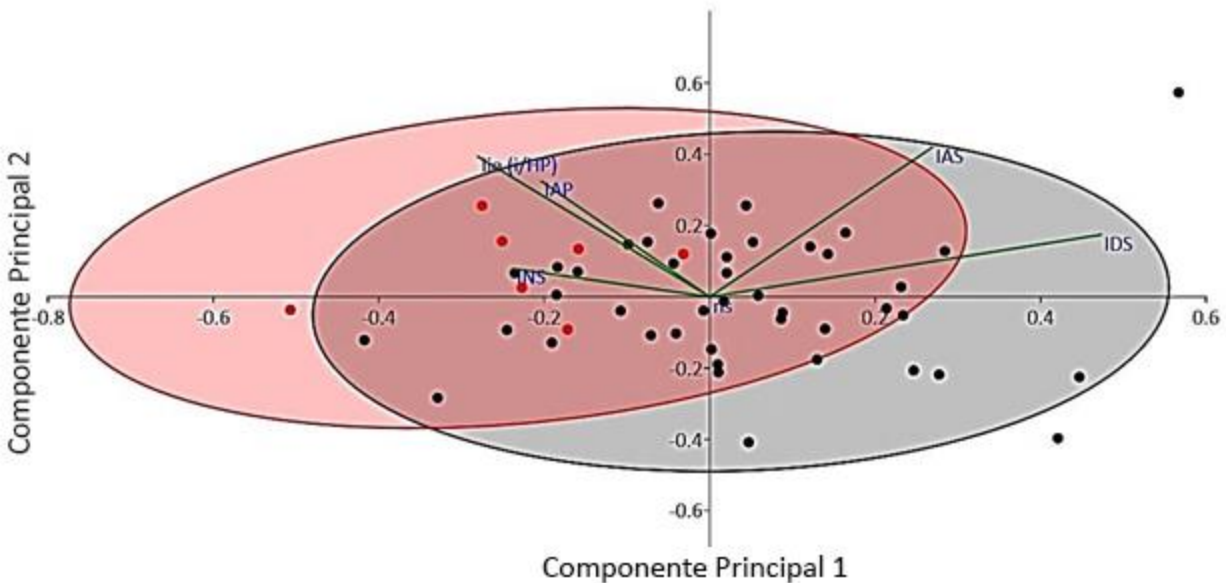
También se compararon las morfologías conjuntas de *Dufrenoyia justinae* y *Dufrenoyia* sp. El PCA mostró que parte de la variación observada en *Dufrenoyia* sp. está contenida en la variación de *Dufrenoyia justinae*, como se muestra en la Figura 46. Sin embargo, el MANOVA arrojó resultados atractivos, indicando que existen diferencias significativas en la ornamentación de ambos grupos

**Figura 45. Análisis de Componentes Principales con elipses de 95% de confianza, efectuado en *Burckhardtites nazasensis* [en azul] y *Dufrenoyia scotti* [en púrpura].**

Los vectores del peso en la varianza dado por cada variable se muestran en verde y nombrados con las iniciales respectivas a cada índice. Las ecuaciones del peso de las variables en cada componente son:

$$\text{PC1: } x = 0.57 \cdot \text{IAP} + 0.57 \cdot \text{IAS} + 0.040 \cdot \text{INS} + 0.25 \cdot \text{IDS} + 0.48 \cdot \text{lie} + 2.32 \cdot 10^{-1} \cdot \text{ns}$$

$$\text{PC2: } y = -0.039 \cdot \text{IAP} + 0.040 \cdot \text{IAS} - 0.063 \cdot \text{INS} + 0.84 \cdot \text{IDS} - 0.51 \cdot \text{lie} + 0.16 \cdot \text{ns}$$



[ $p < 0.0005$ , y lambda de Wilkins de 0.58], por lo que podemos afirmar que hay una diferencia estadística que justifica la asignación de estos morfotipos a una nueva especie del género *Dufrenoyia*, tal como fue planteado por Moreno-Bedmar *et al.* (2015). Además, en el presente trabajo, se plantea que la evolución de esta especie se dio a través de un proceso heterocrónico, idea que será discutida a detalle en el capítulo IV.

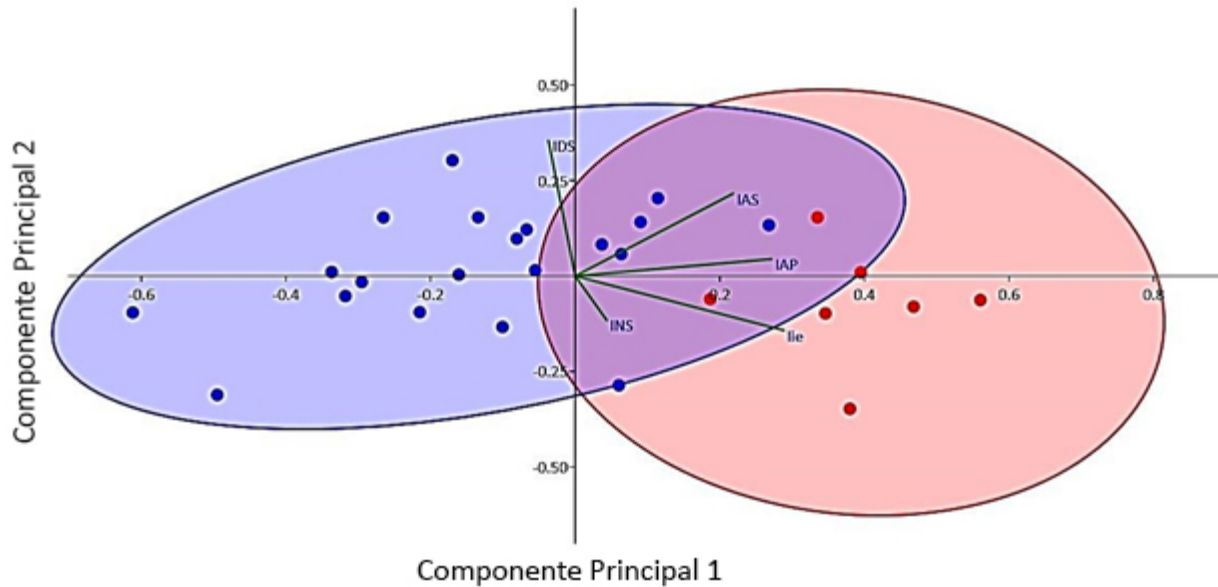
Con respecto a las diferencias morfológicas detectadas por el análisis exploratorio [el PCA], se observa que los dos primeros componentes explican 80% de la variación, siendo bastante equitativa la distribución de esta variación. El PC1 [47.087%] tiene una relación negativa con IAP, INS e lie, mientras que el PC2 [32.914%] interactúa positivamente con todas las variables; la separación más satisfactoria de los grupos se logra al combinar ambos componentes. Es importante notar que, en este caso, el ns explica un porcentaje nulo de la variación total observada, la cual está concentrada mayormente en IAP e IAS en el PC1 y PC2 [ecuaciones presentadas en pie de Figura 46], esto se debe al patrón de costulación peculiar de *Dufrenoyia* sp.

De manera general se observa que el IAP de *Dufrenoyia* sp., presenta un mayor valor en comparación con *Dufrenoyia justinae*, lo que concuerda con la correlación presentada en la Figura 44, y que también indica un mayor grado de involución. De la misma manera, los valores de lie son mayores, sugiriendo mayor espacio entre costillas, dado que estas son menos anchas y ocupan un área menor en el flanco [menor densidad, 0 IDS].

Se incluyó la comparación de *Dufrenoyia* sp. con *Burckhardtites nazasensis* y con *Dufrenoyia scotti* (Figura 47). Su comparación es de importancia, al señalar cambios

Figura 46. Análisis de Componentes Principales con elipses de 95% de confianza, efectuado en *Dufrenoyia justinae* [en negro] y *Dufrenoyia scotti* [en rojo].

Los vectores del peso en la varianza dado por cada variable se muestran en verde y nombrados con las iniciales respectivas a cada índice. Las ecuaciones del peso de las variables en cada componente son:  
 PC1:  $x = -0.30 \cdot IAP + 0.40 \cdot IAS - 0.344 \cdot INS + 0.68 \cdot IDS - 0.41 \cdot lie + 0 \cdot ns$   
 PC2:  $y = 0.47 \cdot IAP + 0.61 \cdot IAS + 0.115 \cdot INS + 0.25 \cdot IDS + 0.57 \cdot lie + 0 \cdot ns$



morfológicos claves que podrían estar relacionados con adaptaciones específicas al medio ambiente en el que se desarrollaron estas especies.

En el primero, los individuos de *Dufrenoyia* sp. quedaron más distanciados de los individuos de *Burckhardtites nazasensis*. Aunque las elipses de 95% de confianza muestran un ligero solapamiento, como se muestra en la Figura 47, el MANOVA indicó que este solapamiento no es significativo [ $p < 0.0005$ , y lambda de Wilkins de 0.32].

En términos de los valores arrojados por el PCA, se tiene que los dos primeros componentes explican 85.83% de la variación total. El PC1 separa muy bien a ambos grupos [67.4%], y tiene una relación positiva con casi todos los índices, exceptuando al IDS, mientras que el PC2 [18.43%] interactúa negativamente con INS e lie, y positivamente con todos los demás.

Es evidente que la mayor parte de la variación está concentrada en IAP en el PC1 y en el IDS en el PC2, lo que señala el mayor grosor de las costillas en *Dufrenoyia* sp. Sin embargo, también se aprecia que la costulación más fina de *Burckhardtites nazasensis* ocupa una mayor área del flanco, evidenciado por una mayor densidad de costulación [IDS] y que en esta especie las costillas secundarias nacen más arriba en el flanco en comparación con *Dufrenoyia* sp. [INS]. En adición, *Dufrenoyia* sp. presenta un mayor espacio intercostal y un mayor grado de involución [lie]. Lo anterior es consistente con la información que ha sido obtenida hasta el momento.

Por último, con respecto a la parte de morfometría tradicional, se presenta la comparación de la morfología conjunta de *Dufrenoyia scotti* y *Dufrenoyia* sp. El PCA

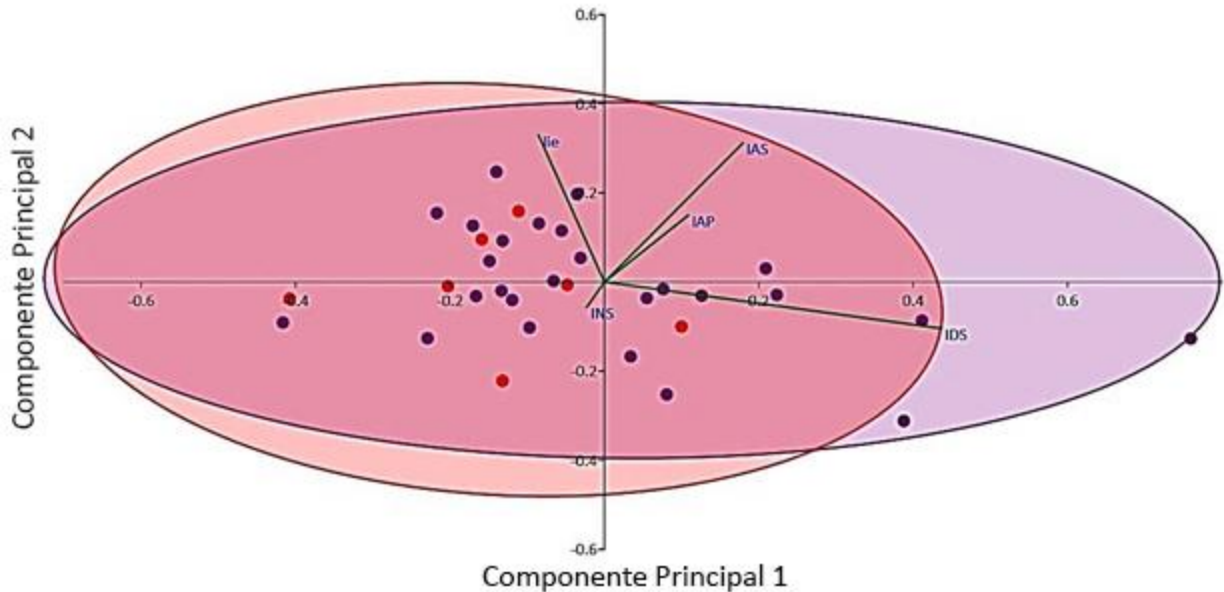
**Figura 47. Análisis de Componentes Principales con elipses de 95% de confianza, efectuado en *Burckhardtites nazasensis* [en azul] y *Dufrenoyia* sp. [en rojo].**

Los vectores del peso en la varianza dado por cada variable se muestran en verde y nombrados con las iniciales respectivas a cada índice. Las ecuaciones del peso de las variables en cada componente son:

$$\text{PC1: } x = 0.59 \cdot \text{IAP} + 0.47 \cdot \text{IAS} + 0.095 \cdot \text{INS} - 0.08 \cdot \text{IDS} + 0.63 \cdot \text{lie}$$

$$\text{PC2: } y = 0.097 \cdot \text{IAP} + 0.47 \cdot \text{IAS} - 0.25 \cdot \text{INS} + 0.77 \cdot \text{IDS} - 0.31 \cdot \text{lie}$$

señaló que gran parte de la variación observada en *Dufrenoyia* sp. está contenida en la variación de *Dufrenoyia scotti*, como se muestra en la Figura 48. No obstante, el MANOVA indicó que existen diferencias significativas en la ornamentación de ambos grupos [ $p < 0.048$ , y lambda de Wilkins de 0.88]. La similitud morfométrica de ambas especies es un hecho interesante puesto que, como se mencionó en la discusión de *Dufrenoyia* sp. en el apartado anterior [3.1 Paleontología sistemática], la morfología de *Dufrenoyia* sp. da pautas sobre el posible recorrido morfológico de este género.



Por parte de las diferencias morfológicas detectadas por el PCA, se obtuvo que los dos primeros componentes explican 91.14% de la variación, siendo el PC1 un buen separador de los grupos, explicando un 71.18% de la variación total. El PC1 tiene una relación negativa solamente con INS e lie, mientras que el PC2 [19.95%] interactúa de manera negativa tanto con INS como con IDS e lie. El peso de los índices en cada componente se presenta un poco más equitativo que en los casos anteriores, aunque sí hay índices que dominan de manera clara. El peso está concentrado en IDS e IAS en el PC1 y en lie e IAS en el PC2.

La interpretación sugiere que la costulación en *Dufrenoyia scotti* es más robusta y ocupa un área mayor del flanco [IAP, IAS, IDS], mientras que *Dufrenoyia* sp. cuenta con un mayor espacio intercostal y mayor grado de involución [lie], y las costillas nacen más abajo en el flanco [INS] aunque esta diferencia tiene poco peso en ambos componentes, por lo que explica un porcentaje muy bajo de la variación total de la muestra.

La base de datos, con la numeración de cada individuo y sus respectivos valores de los índices utilizados para estos análisis, se presenta en el Anexo 4.

**Figura 48. Análisis de Componentes Principales con elipses de 95% de confianza, efectuado en *Dufrenoyia scotti* [en morado] y *Dufrenoyia* sp. [en rojo].**

Los vectores del peso en la varianza dado por cada variable se muestran en verde y nombrados con las iniciales respectivas a cada índice. Las ecuaciones del peso de las variables en cada componente son:  
 PC1:  $x = 0.22 \cdot IAP + 0.36 \cdot IAS - 0.046 \cdot INS + 0.886 \cdot IDS - 0.17 \cdot lie$   
 PC2:  $y = 0.30 \cdot IAP + 0.63 \cdot IAS - 0.12 \cdot INS - 0.212 \cdot IDS - 0.668 \cdot lie$

### 3.2.2. Morfometría geométrica

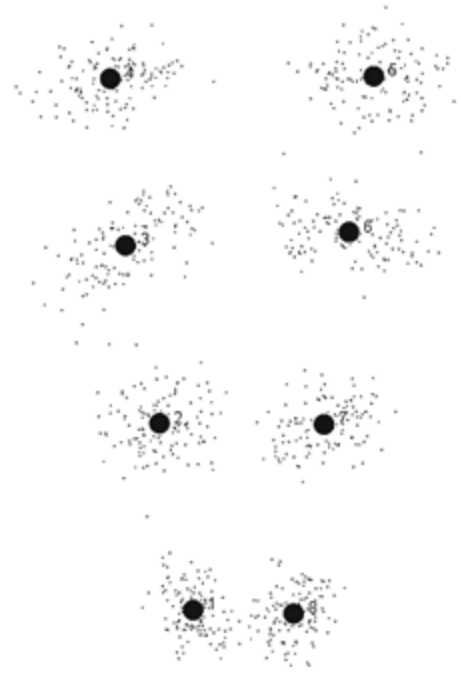
La otra parte de los resultados estadísticos corresponden al uso de morfometría geométrica. En la figura 49 se puede apreciar la configuración de los *landmarks*, y la forma consenso, mientras que en la figura 50 se muestra gráficamente, mediante una gradilla de deformación, los puntos que presentan mayor variación.

La forma consenso no presenta sorpresa. Debido a la naturaleza de la variación en los puntos de máxima inflexión, el promedio los ubica en la recta. Lo que sí es destacable, es la disposición de los puntos con mayor y menor variación. Los puntos que indican el inicio del trazo de las costillas [R1 y R8], muestran muy poca variación. La mayor variación está presente en los puntos R3 y R6, lo que se puede apreciar de manera cualitativa directamente en los fósiles, y que podría tener algún significado biológico. Por otro lado, la variación de los puntos R4 y R5 está influenciada en gran medida por la presencia o ausencia de tubérculos.

Debido a la naturaleza de los datos [*landmarks*] el PCA se puede interpretar de una forma más directa, ya que a cada punto corresponde una morfología particular. En la Figura 51, se presenta el PCA, y un trazado de la morfología extrema de cada eje. Contrario a lo esperado, el PCA aplicado a datos de morfometría geométrica, no separa a los especímenes por especie, sino por morfotipos.

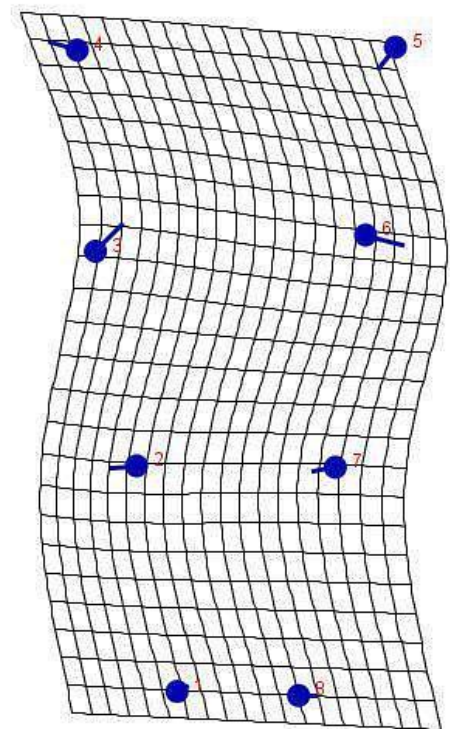
Hacia el lado derecho de la gráfica se agrupan los especímenes con mayor densidad de costulación [*i.e.* menor espacio intercostal]. Esta región de la gráfica está ocupada en su mayoría por individuos de *Burckhardtites nazasensis*. Los individuos de *Dufrenoyia scotti*, por su parte, están concentrados en la región izquierda de la gráfica. En estos se observa una mayor distancia entre costillas primarias, lo que coincide con el análisis cualitativo de los especímenes: costulación más robusta, y patrón irregular de costillas secundarias. Por otro lado, tanto *Dufrenoyia* sp. como *Dufrenoyia justinae* se encuentran esparcidas en la gráfica, aunque mostrando una ligera tendencia al centro [*Dufrenoyia* sp.] y la región superior izquierda [*Dufrenoyia justinae*].

Otro punto importante a considerar, es la distribución de los holotipos de las especies de Humphrey (1949), Cantú Chapa (1963) y Young (1974). *Dufrenoyia mulatoensis*, y *Dufrenoyia bösei* aparecen cercanas, en la parte superior derecha de la gráfica. A pesar de que el morfotipo representado en esta región de la gráfica se asemeja a la morfología de *Burckhardtites nazasensis*, sus morfologías son similares a otros especímenes de



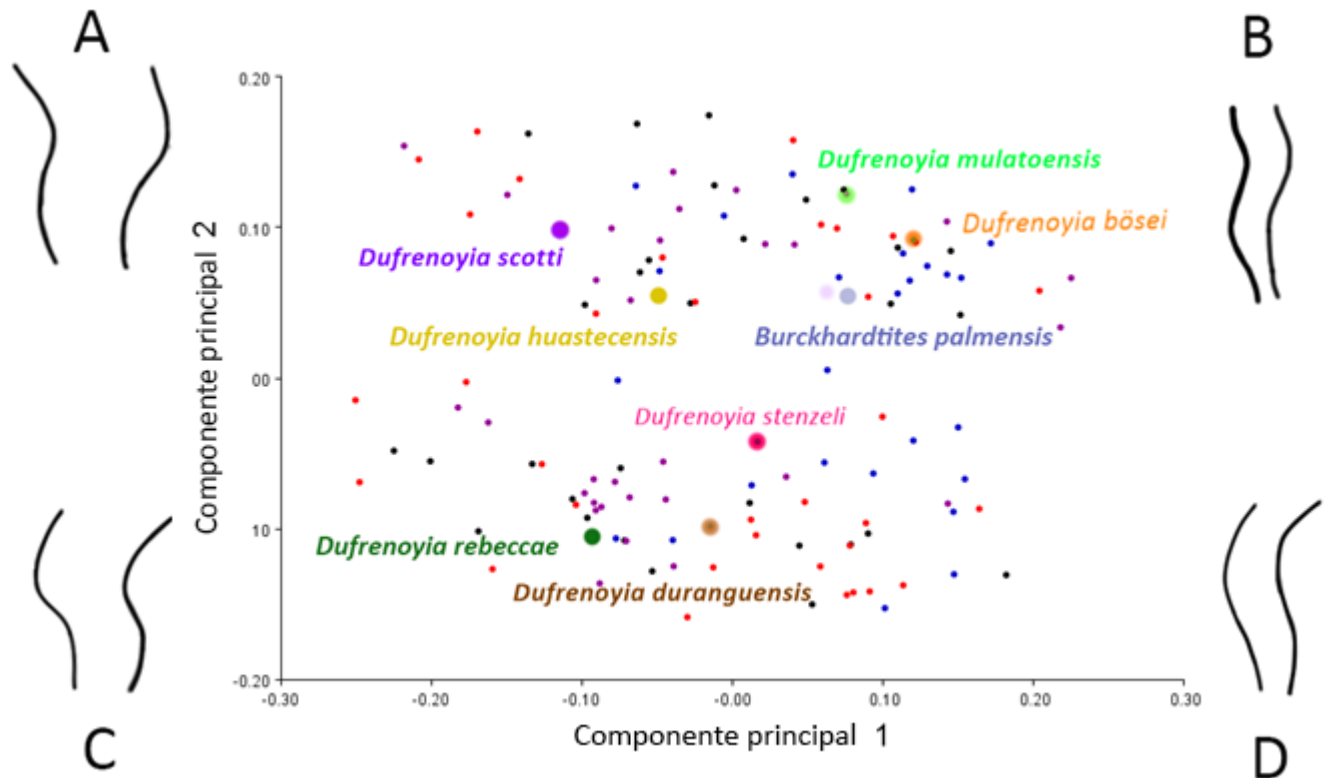
**Figura 49. Configuración de landmarks.**

Los puntos de mayor tamaño indican la forma consenso, y la nube de puntos indica la variación presente en cada uno de ellos.



**Figura 50. Gradilla de deformación.**

Presenta de manera gráfica los landmarks que presentan mayor variación.



*Dufrenoyia justinae*. En una situación semejante se encuentran los holotipos de *Dufrenoyia duranguensis* y *Dufrenoyia stenzeli*, los cuales se encuentran en la parte central inferior de la gráfica, cercanos a otros ejemplares de *Dufrenoyia scotti*. Por su parte, el holotipo de *Dufrenoyia scotti* se posiciona en la región de la gráfica esperada para la morfología de esta especie. *Dufrenoyia huastecensis* se ubica cercana a la región de *Dufrenoyia scotti*; *Dufrenoyia rebecca*, en la región central semeja mucho la morfología de *Dufrenoyia justinae*. *Burckhardtites palmensis*, permanece indistinguible de la morfología de *Burckhardtites nazasensis*, aunque presenta un tamaño mayor.

#### Figura 51. Análisis de Componentes Principales.

Los dos primeros componentes explican 70% del total de la varianza. Se muestra *Dufrenoyia justinae* [en negro], *Dufrenoyia scotti* [en morado], *Dufrenoyia* sp. [en rojo] y *Burckhardtites nazasensis* [en azul]. Se incluyen ejemplares de las especies de Burckhardt (1949), Cantú-Chapa (1963) y Young (1974), los cuales están indicados con sus nombres en la gráfica.

Las letras A-D indican los morfotipos extremos de cada región de la gráfica.

### 3.3. BIOESTRATIGRAFÍA

La biozona *Dufrenoyia justinae* (*sensu* Scott, 1940) se define por la primera aparición de *Dufrenoyia justinae*, coincidiendo esta con la base de la Formación La Peña (Cantú Chapa, 1976; Barragán, 2001, Barragán y Maurrasse, 2008; Moreno-Bedmar *et al.*, 2012, 2013, 2015). El límite superior de la biozona *Dufrenoyia justinae* está dado por la biozona *Caseyella aguilerae*. En la parte superior de la biozona *Dufrenoyia justinae* se encuentra la sub-biozona *Dufrenoyia scottii/Burckhardtites nazasensis*, definida por la primera y última aparición de ambas especies; estas comparten el límite superior de la biozona *Dufrenoyia justinae* (Figura 52).

En cuanto a las particularidades de las secciones estudiadas tenemos que, en el estrato 13 de El Mulato [ML13], el límite superior de la biozona *Dufrenoyia justinae* se encuentra bien delimitado por la súperzona *Kazanskyella minima*, la zona *Caseyella aguilerae* y la subzona *Gargacicerus? adkinsi*. Por su parte Bella Unión es interesante por ser la primera sección conocida en la Formación La Peña que presenta un intervalo de mezcla de las biozonas *Dufrenoyia justinae* y *Kazanskyella minima* [límite Aptiano inferior/Aptiano superior] (Figura 53). Esta condensación es observada en el estrato C de esta sección, y fue propiciada por un lapso de baja sedimentación (Zunun, 2016).



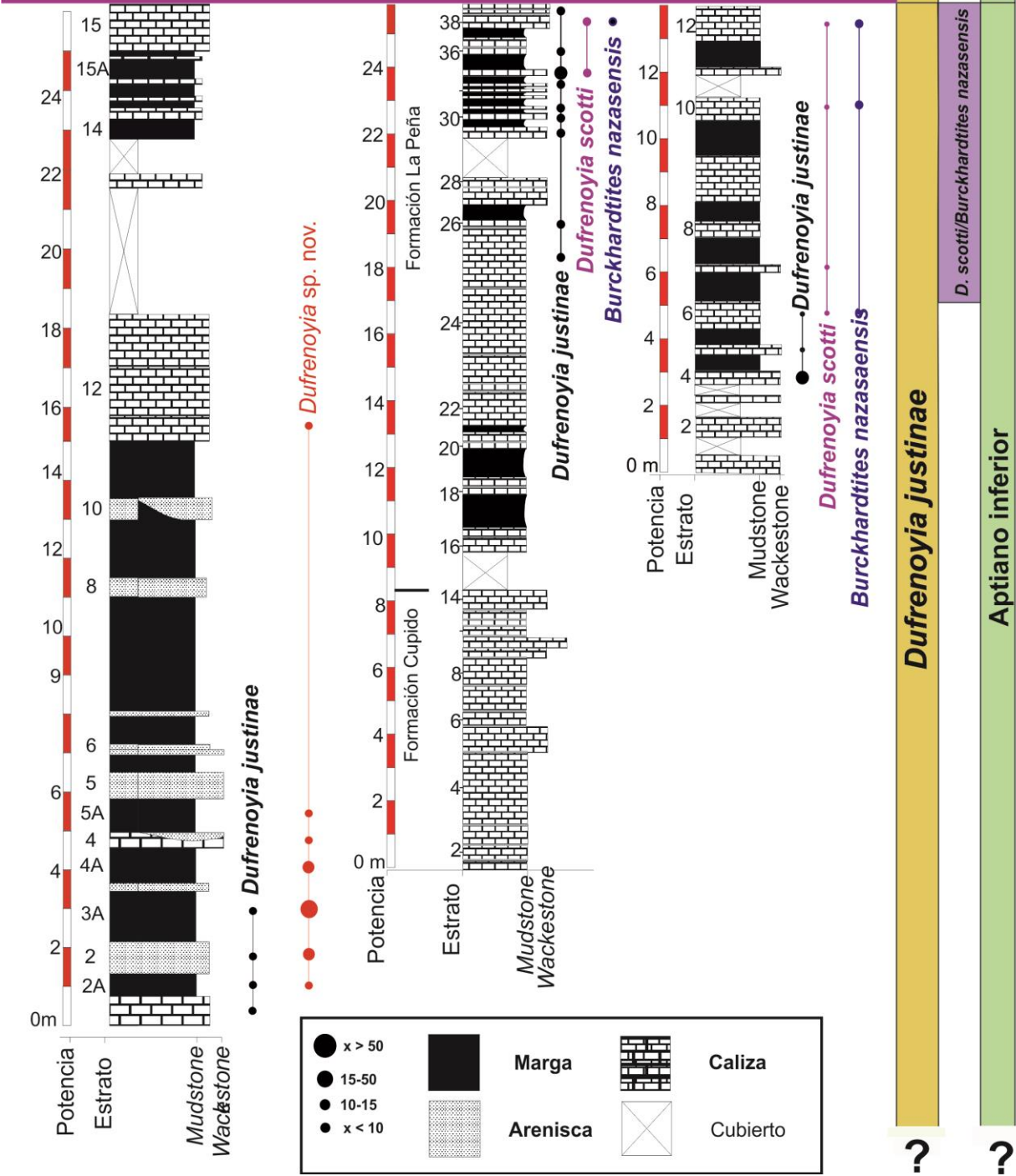


Figura 52. Comparación de secciones bioestratigráficas. El tamaño de los círculos indica la abundancia de cada especie por estrato.

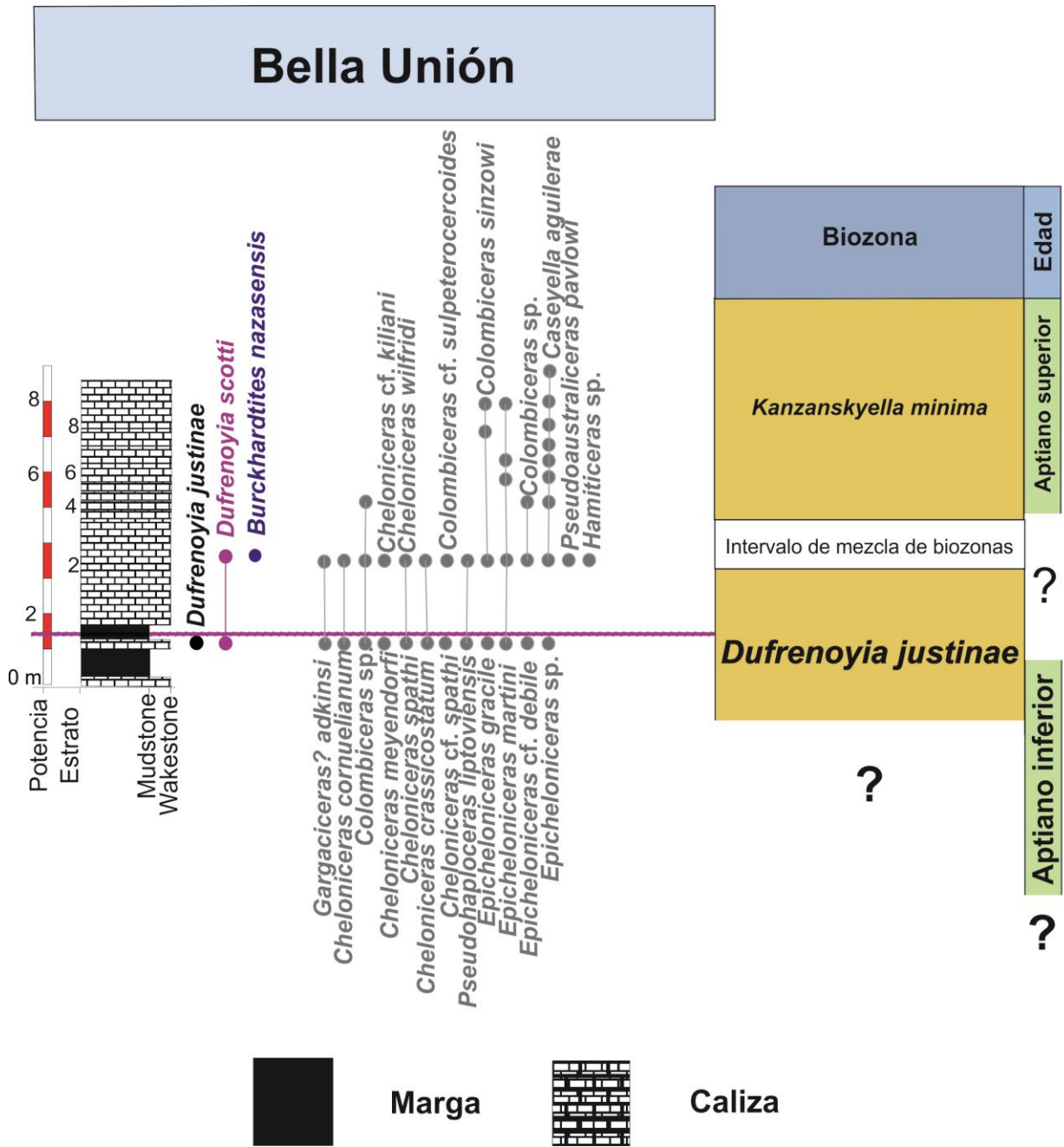


Figura 53. Sección estratigráfica de la localidad de Bella Unión, en el estado de Coahuila.

#### IV.- DISCUSIÓN

---

Los esfuerzos de esta tesis se centraron en la caracterización morfométrica y taxonómica de un conjunto particular de cuatro especies de Deshayesítidos. También, se incluyeron especies de *Dufrenoyia* y *Burckhardtites* descritas en los trabajos de Humphrey (1949), Cantú-Chapa (1963) y Young (1974), las cuales se consideran aquí como formas sinónimas de *Dufrenoyia justinae* [= *Dufrenoyia bösei*, *Dufrenoyia mulatoensis* y *Dufrenoyia rebecca*], *Dufrenoyia scotti* [= *Dufrenoyia stenzeli*, *Dufrenoyia duranguensis* y *Dufrenoyia huastecensis*] y *Burckhardtites nazasensis* [= *Burckhardtites palmensis*]. Lo que resume el número de especies de estudio a solo cuatro: *Dufrenoyia justinae*, *Dufrenoyia scotti*, *Burckhardtites nazasensis* y *Dufrenoyia* sp.

Se obtuvo como resultado, que estas especies comparten rasgos similares, pero se diferencian como poblaciones estadísticas distintas, al presentar combinaciones de caracteres que las agrupa en *taxa* cercanos, pero diferentes. Lo anterior nos permite decir que las hipótesis de especie se sostuvieron tanto en el análisis taxonómico como en el estadístico. En la comparación de las especies, el resultado obvio esperado es que presenten características morfométricas distintas. Sin embargo, esta comparación es importante, ya que ayuda a establecer la magnitud de las diferencias. Precisamente, esta es una ventaja que ofrece el PCA. Su gran poder de visualización, permite detectar fácilmente algunos patrones morfológicos poco evidentes, al reducir una morfología compleja, como la de los ammonites, a Componentes Principales de fácil interpretación. También, al implementar la herramienta de la morfometría geométrica, se aumenta en mucho la capacidad de discernir patrones entre las morfologías, ya que los puntos graficados corresponden directamente con estas; finalmente, estas tendencias cobran sentido al analizarse bajo la luz de la bioestratigrafía, ya que esta provee una dirección temporal a la muestra, además de permitir inferencias paleobiológicas, con ayuda del análisis de facies sedimentarias provisto en la literatura (Barragán 2001; Barragán y Maurrasse, 2008; Moreno Bedmar *et al.*, 2015

A partir del análisis cualitativo de todos los ejemplares disponibles, se pudieron detectar patrones de cambio en la ornamentación de las cuatro especies estudiadas. De

manera general, las flexiones en las costillas sobre los flancos se tornan más complejas: En *Dufrenoyia justinae* las costillas son ligeramente biconvexas y las costillas secundarias solo presentan una flexión; *Dufrenoyia scotti* presenta una costulación de morfología intermedia; las costillas primarias de *Burckhardtites nazasensis* son notablemente biconvexas, e incluso se llegan a presentar costillas secundarias con este carácter (Lám. 7, fig. H1). El cruce de las costillas sobre la región ventral, es también un carácter importante que delimita bien a las especies. Este carácter parece que va siendo desplazado en la filogenia de este grupo; desde *Dufrenoyia justinae* donde el cruce es rectilíneo y muy evidente, pasando por *Dufrenoyia scotti*, donde el cruce es arqueado y ocurre en etapas posteriores del desarrollo, hasta *Dufrenoyia* sp. y *Burckhardtites nazasensis* donde el carácter no se observa en absoluto. También hay que resaltar, que la totalidad de las conchas de las cuatro especies son evolutas y comprimidas, pero varían en el grado en que lo son, tendiendo un poco hacia la involución y depresión.

Aunado a lo anterior, el análisis morfométrico permite entender a detalle las diferencias entre las especies, siendo los parámetros más importantes el índice de anchura de las costillas primarias [IAP], el índice de densidad de las costillas secundarias [IDS], y el índice de espacio intercostal [lie]. *Burckhardtites nazasensis*, por ejemplo, presenta una costulación mucho más estilizada y densa, con una concha menos comprimida, evoluta y costillas primarias más delgadas [IAP], mayor número de costillas secundarias que nacen más abajo en el flanco [IDS e INS] y menor espacio intercostal [lie]. *Dufrenoyia scotti* muestra gran variabilidad, tendiendo a presentar valores intermedios entre *Burckhardtites nazasensis* y *Dufrenoyia justinae*. Es destacable que a pesar de tener un mayor valor de patrón de costulación, [i.e. un menor número de costillas secundarias en relación a las primarias, algo más cercano a 1:1] que *Burckhardtites nazasensis*, muestra también mayores valores de IDS, esto debido a que el mayor grosor de las costillas secundarias ocupan una mayor superficie del espacio intercostal. *Dufrenoyia justinae*, por su parte, se encuentra en el otro extremo, con una concha relativamente más involuta y una costulación más robusta y densa. De la misma manera, *Dufrenoyia* sp., comparte varias características con *Dufrenoyia justinae*, como el grosor de las costillas y una concha ligeramente involuta, pero la densidad de la costulación es ciertamente menor, así como su correspondiente espacio intercostal. Estas diferencias morfológicas parecen corresponderse con el medio

ambiente en el que se desarrolla cada especie, siendo preferidas las costulaciones más gráciles en ambientes más profundos, permitiendo una natación más versátil, y el acceso a diferentes niveles batimétricos, y por tanto tróficos, lo que puede desembocar una subsecuente especiación por diferenciación de nicho (Ingram, 2011).

Muchas especies son resilientes a los cambios ambientales, tendiendo a la migración en lugar de la diferenciación de nicho (Gould, 1985), pero estas fluctuaciones se vuelven relevantes en organismos que, como los ammonites, son plásticos al cambio ambiental, y donde el eustatismo puede proveer el camino para la especiación en muchos grupos (Jacobs *et al.*, 1994; Vrba, 1995; Lehmann *et al.*, 2015b). Los Deshayesítidos, por ejemplo los géneros *Dufrenoyia* y *Burckhardtites*, dominan la base de la Formación La Peña, que ha sido caracterizada como un ambiente marino de plataforma epicontinental externa proximal (Landra *et al.*, 2000). En esta formación, los cambios de facies se correlacionan con ciclos transgresivos-regresivos, y se correlacionan también con cambios en la compresión de las conchas en ammonites.

Representando a la Formación La Peña, en esta tesis, están las secciones de Bella Unión, El Mulato, y Agua del Toro, así como algunos niveles de Graceros. De la sección de Graceros, el nivel GR20 es de mucha importancia, al contar con una gran cantidad de *Burckhardtites nazasensis*, lo que permitió observar la alta variabilidad de sus caracteres. Lo común en *Burckhardtites nazasensis* es tener un menor espacio intercostal y una costulación más fina, en comparación con *Dufrenoyia scotti*. Sin embargo, estos caracteres llegan a presentarse de manera similar a los de *Dufrenoyia scotti*. Hay, no obstante, una diferencia importante, referida a la mayor compresión de la concha de *Burckhardtites nazasensis*. Cabe resaltar que, de las cuatro especies caracterizadas en esta tesis, *Dufrenoyia justinae* es la que cuenta con una variación más grande en la mayoría de sus caracteres. Tanto las características de la costulación [*i.e.* ornamentación], como la forma de la concha [involución y compresión] representan caracteres de amplio espectro en esta especie, siendo el cruce de las costillas por la región ventral, el único carácter que permanece, virtualmente, en todos los ejemplares conocidos de la especie. Y, exceptuando a la población de la sección de Mina Texali, el patrón 1:1 también se conserva bien en la especie. Lo anterior se muestra evidente en ambos análisis de morfometría, donde *Dufrenoyia justinae* se distribuye ampliamente en el

morfoespacio de este grupo, y *Burckhardtites nazasensis* tiene una distribución un poco más discreta.

Por otra parte, la localidad de Mina Texali, se corresponde en edad con la Formación San Juan Raya. El análisis de microfacies efectuado en Mina Texali por Moreno-Bedmar *et al.* (2015) corresponde con el esquema de Flügel de microfacies estándar [SMF] tipo 9, sugiriendo esto un ambiente de aguas neríticas someras [*i.e.* hasta 200 metros de profundidad]. Las litofacies y estructuras sedimentarias preservadas en la sección MT consisten mayoritariamente de estratos finos depositados como resultado de flujos turbidíticos, probablemente en la zona exterior de un abanico submarino, correspondiente a la facies más profunda y distal de San Juan Raya.

En la sección de Mina Texali se encuentran especímenes de *Dufrenoyia justinae* en los estratos MT1-MT3A; mientras que los especímenes de *Dufrenoyia* sp. se distribuyen en los estratos MT2A-MT11. La población de *Dufrenoyia justinae* de esta sección es interesante debido a las diferencias que presenta con respecto a las poblaciones de esta especie en las secciones de La Peña. Estas diferencias se centran en la forma y grosor de las costillas; además, la población de la sección MT presenta un patrón de costulación irregular, algo que no es típico de la especie. Estas morfologías atípicas podrían corresponder a un micro efecto fundador, posterior a un cuello de botella propiciado por el aislamiento de poblaciones (Vrba, 1995; Lehmann *et al.*, 2015a).

Por otro lado, *Dufrenoyia* sp. presenta, ya desde estadios juveniles, los caracteres que son propios de especímenes longevos de *Dufrenoyia justinae*, *i.e.* la ausencia general de costulación secundaria, tubérculos pronunciados y cambio en la morfología de las costillas, siendo estas menos convexas, más anchas y poco prominentes. Dentro de estos cambios, y acorde con la interpretación paleoambiental, también sucede que la concha se vuelve más compresada y más evoluta. Lo inusual de esta especie, es que estas características son logradas en las primeras vueltas de la concha, a partir de los 20 mm de diámetro; es decir, la morfología del adulto de la especie parental se recupera ya desde los estadios juveniles, y el desarrollo continúa a partir de ahí, produciendo una ornamentación similar a la senil de la especie precedente. Debido a la rapidez con que ocurren estos cambios en la ontogenia de los especímenes, se propone que el mecanismo heterocrónico involucrado es una aceleración peramórfica (Neige, 1999).

Muchos de los rasgos iterativos en ammonites son respuestas hidrodinámicas al cambio del nivel del mar, por lo que la evolución de los ammonites se ve favorecida en ambientes de mar epeíricos, donde las transgresiones y regresiones periódicas aíslan poblaciones de ammonites (Bayer y McGhee, 1985). También pueden crearse tendencias por el reemplazo ecológico de especies cercanas que invaden el nicho de otra, en una de estas cuencas aisladas. Esto es algo que parece estar ocurriendo en Mina Texali, donde las poblaciones de *Dufrenoyia* muestran tendencias propias, con respuestas fenotípicas aparentemente independientes de lo que ocurre de manera general con las demás poblaciones de este género en el Atlántico Central, donde se han registrado facies transgresivas.

Aquí es importante mencionar algunos aspectos de la hidrostática de las conchas de los ammonoideos. Tenemos que, en los cefalópodos, la flotabilidad, estabilidad y orientación en el agua, son productos predecibles tanto de la geometría y grosor de la concha, como del tamaño de la cámara habitación (Saunders y Shapiro, 1985). También el coeficiente de arrastre determina en mucho las propiedades hidrodinámicas, y este coeficiente cambia respecto a la forma de la concha y las propiedades físicas del medio (Kummel y Lloyd, 1955; Chamberlain, 1976, 1981). Los ammonites con conchas más comprimidas tienden a ser nadadores más lentos, al tener una mayor superficie y coeficiente de arrastre (Jacobs *et al.*, 1994). El coeficiente de arrastre [Cd] está en función del volumen de la concha, densidad del agua [que depende de la profundidad] y velocidad de la concha. La fricción de arrastre es importante a números de Reynolds bajos [que están en función de la velocidad, dirección del flujo, y viscosidad cinemática]. Por ende, las conchas más comprimidas se desempeñarán mejor en ambientes neríticos de corrientes rápidas, cerca de la costa, donde la compresión confiere estabilidad. Por su parte, las conchas menos comprimidas, pueden resultar favorecidas en ambientes donde se requiera nadar libremente en la columna de agua. Es sabido que los cefalópodos conchudos nadan más eficientemente a velocidades bajas (Jacobs *et al.*, 1994); por lo tanto, a menor velocidad, una natación más energéticamente económica será preferida en ambientes quiescentes lejos de la costa; no obstante, las especies tienen cierta libertad para responder de manera distinta al mismo estímulo (Saunders y Shapiro, 1985; Jacobs *et al.*, 1994). Esto evidentemente es relevante para especies puramente bentónicas, empero,

esta diferencia también puede ser muy importante para especies nectónicas en ambientes fluctuantes, como en las cuencas que se forman en los mares epicontinentales, en donde la influencia del cambio en el nivel del mar [eustatismo] es muy notoria. Con el eustatismo cambian las propiedades físicas de cada estrato batimétrico, por lo que habrá una fuerte presión de selección sobre la forma de la concha de los ammonites (Chamberlain, 1976, 1981; Jacobs *et al.*, 1994). Las conchas más anchas y compresas, como es el caso de *Dufrenoyia* sp., permiten un movimiento lento más eficiente, por lo que se encuentran favorecidas en ambientes de mayor energía (Saunders y Shapiro, 1985).

Los patrones observados en los organismos se apegan de alguna manera a las interpretaciones de los análisis de facies. *Dufrenoyia* sp. tiene un valor de compresión más grande que *Dufrenoyia justinae*, por lo que se espera un comportamiento más bentónico en un ambiente quiescente. Por su parte, *Dufrenoyia scotti* y *Burckhardtites nazasensis* tienen una mayor ocurrencia en rocas con facies transgresivas, y muestran una morfología acorde, adaptada a un hábito más nectónico. Esta transgresión es indicada por Moreno-Bedmar *et al.* (2012) desde el inicio de la zona *Dufrenoyia justinae*. Es probable que tanto la morfología de *Dufrenoyia scotti* como la de *Burckhardtites nazasensis* hayan surgido como una respuesta plástica al cambio ambiental, pero no queda excluida la posibilidad de que también se trate de desplazamiento de nicho, ya que estas especies tienden a ser más gráciles, con una mayor capacidad para desplazarse por la columna de agua y una mayor independencia del bentos.

Con respecto a la distribución bioestratigráfica de las especies estudiadas, esta se presenta con un patrón notable en la columna estratigráfica (figura 45). Tanto en El Mulato como en Agua del Toro, los primeros registros corresponden a *Dufrenoyia justinae*. Posteriormente, aparecen simultáneos [El Mulato] *Dufrenoyia scotti* y *Burckhardtites nazasensis*, pero con relativa dominancia de *Burckhardtites nazasensis*. Algo similar ocurre en Mina Texali, en donde ambas especies de *Dufrenoyia* aparecen juntas en varios estratos, y posteriormente domina la presencia de *Dufrenoyia* sp. Este patrón sugiere un reemplazo ecológico de *Dufrenoyia justinae* por parte de estas especies con conchas que responden mejor a las nuevas condiciones ambientales.



## V.- CONCLUSIONES

---

Combinar los análisis de morfometría geométrica y tradicional con el análisis taxonómico y bioestratigráfico, permitió demarcar a detalle las diferencias entre las cuatro especies estudiadas. Estas diferencias se centran en la estilización de la ornamentación y la compresión e involución de la concha, factores que determinan en gran medida el desempeño hidrodinámico. *Dufrenoyia scotti* y *Burckhardtites nazasensis* aparecen, en estratos posteriores a *Dufrenoyia justinae*, con morfologías potencialmente neotónicas que permiten una natación más ágil, y por tanto más aptas para habitar mares de mayor profundidad. De manera interesante, estos cambios coinciden con la transgresión marina ocurrida en el límite Aptiano inferior/Aptiano superior. Por otro lado, en la sección de Mina Texali, en el estado de Puebla, se observaron tendencias morfológicas que no concuerdan con lo que ocurre de manera general en la Provincia del Atlántico Central. Por ejemplo, en la población de *Dufrenoyia justinae* presente en esta localidad, se observan diferencias en la forma y grosor de las costillas, así como en la regularidad del patrón de costulación. Es interesante el hecho de que la morfología de esta población de *Dufrenoyia justinae* tiene grandes similitudes con *Dufrenoyia* sp., especie que a su vez parece haberse derivado de *Dufrenoyia justinae* a través de un proceso heterocrónico denominado como aceleración peramórfica. Adicionalmente, se incluyeron en el análisis a varias especies de *Dufrenoyia* y *Burckhardtites* descritas en los trabajos de Humphrey (1949), Cantú Chapa (1963) y Young (1974), las cuales no muestran diferencias que justifiquen su asignación a especies diferentes, por lo que son consideradas como sinonimias de *Dufrenoyia justinae* [*Dufrenoyia bösei*, *Dufrenoyia mulatoensis* y *Dufrenoyia rebeccaë*], *Dufrenoyia scotti* [*Dufrenoyia stenzeli*, *Dufrenoyia duranguensis* y *Dufrenoyia huastecensis*] y *Burckhardtites nazasensis* [*Burckhardtites palmensis*].

- Alberch P., Gould S.J., Oster G.F., Wake D.B., 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. **Paleobiology**. 5(3): 296-317.
- Anónimo, 1670. Review of Historia Generalis Insectorum. **Philosophical Transaction of the Royal Society**. 5: 2078-2080.
- 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. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. 68 pp.
- Barnosky A.D., 2001. Distinguishing the effects of The Red Queen and Court Jester on Miocene mammal evolution in the northern Rocky Mountains. **Journal of Vertebrate Paleontology**. 21(1):172-185.
- Barragán R., 2000. **Ammonite biostratigraphy, lithofacies variations, and paleoceanographic implications for Barremian-Aptian sequences of northeastern Mexico**. Ph.D. dissertation, Florida International University, Department of Geology. Miami. 296 pp.
- Barragán R., 2001. Sedimentological and paleoecological aspects of the Aptian transgressive event of Sierra del Rosario, Durango, northeast Mexico. **Journal of South American Earth Sciences**, Amsterdam. 14(2): 189-202.
- 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**, México. 25(1): 145-157.
- 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**. México. 22(1): 38-47.
- 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.
- Barroso-Barcenilla F., 2008. Revisión de la terminología aplicada a los nautiloideos y ammonoideos postríasicos en español. **Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural**. Sección Geológica. 102(1-4): 121-145.
- Bayer U., McGhee G.R., 1985. Evolution in marginal epicontinental basins: the role of phylogenetic and ecological factors. In: Bayer U., Seilacher A. (eds.). Sedimentary and evolutionary cycles. **Lecture Notes in Earth Sciences**. 1:164-220.
- Bell, G. 1982. **The Masterpiece Of Nature: The Evolution and Genetics of Sexuality**. University of California Press, Berkeley, 635 pp.
- Bennett K.D., 1990. Milankovitch cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time. **Paleobiology**. 16:11-21.
- Bennett K.D., 1997. **Ecology and Evolution, The Pace of Life**. Cambridge University Press, Cambridge, England. 241 pp.
- Bersac S., Bert D., 2012. Ontogenesis, variability and evolution of the Lower Greensand Deshayesitidae (Ammonoidea, Lower Cretaceous, Southern England): reinterpretation of literature data; taxonomic and biostratigraphic implications. **Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice**. 27: 197-270.
- Bogdanova T.N., Mikhailova I.A., 1999. Origin and evolution of the family Deshayesitidae Ammonoidea. **Paleontological Journal**. 33(5): 522-529.
- 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.
- Bogdanova T.N., Hoedemaker Ph.J., 2004. Barremian-Early Albian Deshayesitidae, Oppeliidae, Desmoceratidae and Silesitidae of Colombia. **Scripta Geologica**. 128: 183-312.
- Bogdanova T.N., Prozorovsky V.A., 1999. Substantiation of the Barremian/Aptian boundary. **Scripta Geologica**, Spec. Issue. 3: 45-81
- Bookstein F. L., 1980. When one form is between two others: An application of biorthogonal analysis. **Integrative and Comparative Biology**. 20(4): 627-641.

- Bookstein F.L., 1991. **Morphometric tools for landmark data: geometry and biology**. Cambridge University Press. 456 pp.
- Böse E., Cavins O. A., 1928. The Cretaceous and Tertiary of southern Texas and northern Mexico. **University of Texas Bulletin**. 2748: 7-142
- Bover-Arnal T., Moreno-Bedmar J.A., Salas R., Skelton P.W., Bitzer K., Gili E., 2010. Sedimentary evolution of an Aptian syn-rift carbonate system (Maestrat Basin, E Spain): effects of accommodation and environmental change. **Geologica Acta**. 8(3): 249-280.
- Brett C. E., Baird G.C., 1995. Coordinated stasis and evolutionary ecology of Silurian to Middle Devonian faunas in the Appalachian Basin. En: Erwin D.H., Anstey R.L. (eds.), **New Approaches to Speciation in the Fossil Record**. Columbia University Press, New York. 285-315.
- Brusca R., Brusca G., 2003. Capítulo 20: *Phylum Mollusca*. En: **Invertebrates**. 2ª ed. Sinauer Associates INC. 701-769.
- Buckman S.S., 1887. A monograph of the ammonites of the Inferior Oolite Series. **Palaeontographical Society**, London. 456 pp.
- Burckhardt C., 1906. La faune Jurassique de Mazapil avec un appendice sur les fossiles du Crétacique Inférieur. **Boletín del Instituto de Geología de México**. 23: 1-217.
- Burckhardt C., 1925. Faunas del Aptiano de Nazas (Durango). **Boletín del Instituto de Geología de México**, México D. F. 45: 1-71.
- Bürgl H., 1956. La variabilidad de la amonita *Dufrenoya texana* Burckhardt (con tres planchas). **Geológico**. 4(2-3): 1-22.
- Cain A. J., 1954. **Animal species and their evolution**. Hutchinson, Londres. 48-129.
- 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**. 99:4-109.
- 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 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.
- Casados Monroy A., en preparación. **Taxonomía y Bioestratigrafía de los ammonites del Aptiano de la sección El Mulato, Formación La Peña, NE del estado de Durango**. Tesis de licenciatura. Instituto Politécnico Nacional.
- Chamberlain J.A., 1976. Flow patterns and drag coefficients of cephalopod shells. **Palaeontology**. 19:539-563.
- Chamberlain J.A., 1981. Hydromechanical design of fossil cephalopods. En: House M.R. y Senior J.R. (eds.). **The Ammonoidea**. Syst. Assoc. Spec. Academic Press, London. 18:289-336.
- Charleston S., 1966. **Some Aptian cephalopods from the La Peña Formation of Serrania del Burro, Coahuila, and the Nazas Valley, Durango, Mexico**. Tesis de maestría. University of Michigan, Ann Arbor. 1-51.
- Checa A., Company M., Sandoval J., Weitschat W., 1996. Covariation of morphological characters in the Triassic ammonoid *Czekanowskites rieberi*. **Lethaia**. 29: 225-235.
- Contreras Montero B., 1977. Bioestratigrafía de las formaciones Taraises y La Peña (Cretácico Inferior) de la Goleta, Coahuila, Minillas, N.L. **Revista del Instituto Mexicano del Petróleo**. 9(1): 8-29.
- Contreras 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. **Instituto Mexicano del Petróleo**, subdirección de Tecnología de Exploración.
- Cragin F.W., 1893. A contribution to the invertebrate paleontology of the Texas Cretaceous. **Geological Survey of Texas**. 139-295
- Croizat L., 1958. **Panbiogeography**. Publicado por el autor. Caracas: 1731 pp.
- Dabrio-González C.J., Hernánde-Costa S., 2003. **Estratigrafía**. Facultad de Ciencias Geológicas, Colección Geociencias. Madrid. 382 pp.
- Darwin C.R., 1859. **On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life**. Murray, London. 692 pp.

- Delanoy G., Moreno-Bedmar J.A., Ruiz J.J., Tolós Lládser D., 2013. *Xerticeras* gen. nov., a new genus of micromorphic heteromorph ammonite (Ancyloceratina, Ancyloceratidae) from the lower Aptian of Spain. **Carnets de Géologie** [Notebooks on Geology]: 89-103.
- Dzik J., 1987. The concept of chronospecies in ammonites. **Fossili, evoluzione, ambiente**: 273-289.
- Eldredge N. y Gould S.J., 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En: T. J. M. Schopf T.J.M. (ed.), **Models in Paleobiology**. W. H. Freeman, San Francisco. 82-115.
- Etayo-Serna F., 1979. Zonation of the Cretaceous of Central Colombia by Ammonites. **Publicaciones Geológicas Especiales del Ingeominas**. 2: 1-186.
- Fernández-López S.R., 2014. Dimorphism and evolution of *Albarracinites* (Ammonoidea, Lower Bajocian) from the Iberian Range (Spain). **Journal of Systematic Palaeontology**. 12(6): 669-685.
- Futuyma D.J., 1998. **Evolutionary biology**. 3ª ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. 763 pp.
- Gass I.G., Smith P.J., Wilson R.C.L., 1980. **Introducción a las Ciencias de la Tierra**. 2ª ed. Reverté. Barcelona, España. 216 pp.
- Gingerich P.D., 1976. Paleontology and phylogeny: patterns of evolution at the species level. **American Journal of Science**. 276: 1-28.
- González-Arreola C., Moreno-Bedmar J.A., Barragán R., 2014. Amonitas, fósiles llamativos y curiosos. Parte I. **Nuestra Tierra**. 20: 3-6.
- Gould S.J., 1970. Evolutionary paleontology and the science of form. **Earth-Sciences Reviews**. 6: 77-119
- Gould S.J., 1985. The paradox of the 1st tier: an agenda for paleobiology. **Paleobiology**. 11: 2-12.
- Gould S.J., 1992. Heterochrony. En: Fox Keller E., Lloyd A.E. (eds.) **Keywords in evolutionary biology**. Harvard University Press. 158-165.
- Gould S.J., 2001. The interrelationship of speciation and punctuated equilibrium. En: Jackson J, Lidgard S. y McKinney F. (eds.) **Evolutionary Patterns**. Growth, form and tempo in the fossil record. The University of Chicago Press. 196-217.
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Kranendonk M., 2008. **On the geologic time scale 2008**. University of Arizona [En línea]. Consultado el 22 de Abril, 2016. Disponible en: <http://www.geo.arizona.edu/geo3xx/geo302/readings/TimeScale-gradstein.pdf>
- Graham R.W., Lundelius E.L. Jr., 1984. Coevolutionary disequilibrium and Pleistocene extinctions. En: Martin P.S. y Klein R.G. (eds.), **Quaternary Extinctions, a Prehistoric Revolution**. University of Arizona Press, Tucson. 223-249.
- Gregory T.R., 2008. Evolution as Fact, Theory, and Path. **Evolution Educational Outreach**. 1: 46-52.
- Hammer Ø., Bucher H., 2005. Buckman's first law of covariation – a case of proportionality. **Lethaia**. 38: 67-72
- Hammer Ø., Harper D., 2005. Paleontological data analysis Oxford, Blackwell Publishing. 351 pp.
- Hammer Ø., Harper D., Ryan P.D., 2001. PAST, Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. **Palaeontologia Electronic**. 4:1D.
- Herdberg H. (ed.), 1980. **Guía estratigráfica internacional**. Reverté, S.A. Barcelona. 13-52.
- 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. Geographic and geologic features of Mexico. **The Engineering and Mining Journal**. 72: 501-564.
- Humphrey W.E., 1949. Geology of Sierra de los Muertos area, Mexico (with descriptions of Aptian cephalopods from the La Peña Formation). **Geological Society of America Bulletin**. 60: 89-176.
- Hunt G., 2004. Phenotypic variation in fossil samples: modeling the consequences of time-averaging. **Paleobiology**. 30: 426-443.
- Hunt G., 2006. Fitting and Comparing Models of Phyletic Evolution: Random Walks and beyond. **Paleobiology**. 32(4): 578-601.

- Hyatt A., 1900. Cephalopoda. In: von Zittel, K.A. (Ed.), 1896-1900, **Textbook of Palaeontology** (transl. Eastman, C.R.). Macmillan, London and New York. 502-604.
- 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.
- Ingram T., 2011. **Evolution of the trophic niche and food web structure**. PhD Thesis. University of British Columbia, Vancouver. 94 pp.
- Jackson J.E., 1991. **A user's guide to principal components**. John Wiley, New York. 60 pp.
- Jackson J., Cheetham A., 1990. Evolutionary significance of morphospecies: A test with Cheilostome Bryozoa. **Science**. 248: 578-583.
- Jacobs D.K., Landman N.H., Chamberlain J.A., 1994. Ammonite shell shape covaries with facies and hydrodynamics: iterative evolution as a response to changes in basinal environment. **Geology**. 22:905-908.
- Kennedy W.J., 1989. Thoughts on the evolution and extinction of Cretaceous ammonites. **Proceedings of the Geologists Association** 100(3): 351-279.
- Kilian W., Reboul P., 1915. Contribution à l'étude des faunes paléocrétacées 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.
- Korn D., 1992. Heterochrony in the evolution of Late Devonian Ammonoids. **Acta Palaeontologica Polonica**. 37(1): 21-36.
- Korn D., 2010. A key for the description of Palaeozoic ammonoids. **Fossil Record** 13(1): 5–12.
- Klingenberg C.P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. **Molecular Ecology Resources**. 11: 353-357.
- Klug C., Kröger B., Vinther J., Fuchs D., De Baets K., 2015. Ancestry, origin and early evolution of ammonoids. En: Klug C., Korn D., De Baets K., Kruta I., Mapes R. H. **Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography**. Ed. Springer. 3-24.
- Klug C., Lehmann J. 2015. Soft-Part Anatomy of the Siphuncle in Ammonoids. En: Klug C., Korn D., De Baets K., Kruta I., Mapes R. H. **Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology**. Ed. Springer. 539-552.
- Kröger B., Vinther J., Fuchs D., 2011. Cephalopod origin and evolution: A congruent picture emerging from fossils, development and molecules. **Bioessays**. 33: 1-12.
- Kummel B., Lloyd R.M., 1955. Experiments on relative streamlining of coiled cephalopod shells. **Journal of Paleontology**. 29:159-170
- Landman N.H, Geyssant J.R., 1993. Heterochrony and ecology in Jurassic and Cretaceous Ammonites. **Geobios, M.S.**15: 247-255
- Landman N.H., Tanabe K., Davis R.A. (Eds.), 1996. **Ammonoid Palaeobiology**. Plenum Press, New York. 448-539.
- Landra G., Cecca F., Vasicek Z., 2000. Early Aptian ammonites from the top of the Maiolica and the anoxic "Selli level" (Lombardy, Southern Alps). **Bollettino della Società Paleontologica Italiana**. 39(1): 29-45.
- Lasswitz R., 1904. Die Kreide-Ammoniten von Texas (Collectio F. Roemer). **Geologische und Palaeontologische Abhandlungen**. 6: 222-259.
- Lehmann J., Ifrim C., Bulot L., Camille Frau C., 2015a. Paleobiogeography of Early Cretaceous Ammonoids. En: Klug C., Korn D., De Baets K., Kruta I., Mapes R. H. **Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography**. Ed. Springer. 229-259.
- Lehmann J., Von Bargen D., Engelke J., Claßen J., 2015b. Morphological variability in response to palaeoenvironmental change – a case study on Cretaceous ammonites. **Lethaia**. DOI: 10.1111/let.12133.

- Lehmann U., 1972. Aptychen als Kieferelemente der Ammoniten. **Paläontologische Zeitschrift**. 46: 34-48.
- López Araiza H., Lira I.E., 2001. Heterocronía y Evolución. **ContactoS**. 42: 47-50.
- MacLeod N., 2001. Landmarks, localization and the use of morphometrics in phylogenetic analysis. En: Adrain J.M., Edgecombe G.D., Lieberman B.S. **Fossils, Phylogeny and Form. An analytical approach**. Kluwer academic/Plenum publishers. Topics in Geobiology. 19: 197-233.
- Martínez R., Grauges A., Salas R., 1994. Distribución de los ammonite del Cretácico inferior de la Cordillera Costera Catalana e Ibérica 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**. Barcelona, España. Universitat de Barcelona, facultat de biologia. Tesis de licenciatura. 41 pp.
- Maynard-Smith J., Burian R., Kauffman S., Alberch P., Campbell J., Goodwin B., Lande R., Raup D., Wolpert L., 1985. Developmental constraints and evolution: A perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution. Chicago. **Quartely Review of Biology**. 60: 265-287.
- Mayr E., 1969. **Principles of Systematic Zoology**. McGraw-Hill Book Co., New York. 428 pp.
- Mayr E., 1982. **The growth of biological thought: Diversity, evolution and inheritance**. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 992 pp.
- Mayr E., 1996. What is a species, and what is not? **Philosophy of Science**. The University of Chicago Press. Chicago. 63: 262-277.
- McNamara K.J., 1986. A guide to the nomenclature of heterochrony. **Journal of Paleontology**. 60(1): 4-13.
- Méndez-Franco A.L., 2003. **Bioestratigrafía de ammonites y variaciones de litofacies en una secuencia estratigráfica del Barremiano-Aptiano (Cretácico Inferior) del área del Cañón de La Huasteca, Estado de Nuevo León**. México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de Licenciatura. 179 pp.
- Michaux B., 1989. Morphological variation of species through time. **Biological Journal of the Linnean Society**. 38: 239-255.
- Mille Pagaza S., 2008. *Phylum Mollusca*. En: Mille Pagaza S., **Invertebrados**. 1ª ed. Instituto Politécnico Nacional. 447-563.
- Monks N., Palmer P., 2002. **Ammonites. The Living Past Series**. Smithsonian Institution Press and the Natural History Museum. USA & London. 33-88.
- Monnet C., De Baets K., Klug C., 2011. Parallel evolution controlled by adaptation and covariation in ammonoid cephalopods. **BMC Evolutionary Biology**. 11: 115-136.
- Monod J. 1981. **El Azar y la Necesidad: ensayo sobre la filosofía natural de la biología moderna**. Tusquets, Barcelona. 20 pp.
- 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. Conferencia: XXXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, España. **Cuadernos del Museo Geominero**. 20: 457-463.
- Moreno-Bedmar J.A., Bover-Arnal T., Barragán R., Salas R., 2012. Uppermost Lower Aptian transgressive records in Mexico and Spain: chronostratigraphic implications for the Tethyan sequences. **Terra Nova**. 24: 333-338.
- 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**, London. 54: 203-211.
- Morrone J.J., 2013. Especies: conceptos, reconocimiento y descripción. En: Morrone J.J., **Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones**. 1ra ed. Facultad de Ciencias, UNAM. 203-216.

- NACSN [North American Commission on Stratigraphic Nomenclature], 2005. North American Stratigraphic Code. **American Association of Petroleum Geologists Bulletin**. 89:1547-1591.
- Neige P., Marchand D., Laurin B., 1997. Heterochronic differentiation of sexual dimorphs among Jurassic ammonite species. **Lethaia** 30: 145-155.
- Neige P., 1999. The use of landmarks to describe ammonite shape. Examples from the Harpoceratinae. En: Olóriz, Rodríguez-Tovar (eds.). **Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods**. Plenum Publishers: 263-262.
- Núñez Useche F., Barragán R., Canet C., López-Martínez R., 2016. Record of upper Aptian-lower Albian environmental perturbation in northeastern Mexico. **Journal of South American Earth Sciences**. 70: 298-307.
- Orbigny, A. d'. 1840-1842. Paléontologie française: Terrains crétacés. 1. Céphalopodes, 1-120 (1840); 121-430 (1841); 431-662 (1842), Masson; Paris.
- 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], Madrid. 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, Noreste de México**. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. México. 1-98.
- Raup D.M., 1967. Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids. **Journal of Paleontology**. 41(1): 43-65.
- Raup, D. M. 1977. Stochastic models in evolutionary paleobiology. En: Hallam A., (ed.), **Patterns of evolution as illustrated by the fossil record**. Elsevier, Amsterdam. 59-78.
- Reguant S., Ortiz R., 2001. Guía estratigráfica internacional. **Revista de la Sociedad Geológica de España**. 14(3-4): 270-293.
- Renz O., 1982. **The Cretaceous ammonites of Venezuela**. Birkhäuser Verlag Editions Maraven, Caracas. 132 pp.
- Richards J.R., 1992. Evolution. En: Fox Keller E., Lloyd A.E. (eds.) **Keywords in evolutionary biology**. Harvard University Press. 95-105.
- Ridley M., 2004. Rates of Evolution. En: **Evolution**. 3ra edición. Blackwell publishing. 590-613.
- 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.
- Rohlf J.F., 2015. The tps series of software. **Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy**. 26(1): 9-12.
- Román F., 1938. **Les ammonites Jurassiques et Crétacées. Essai de genera**. Masson, Paris: 554 pp.
- Roopnarine P.D., 2001. The description and classification of evolutionary mode: a computational approach. **Paleobiology**. 27: 446-465.
- Saunders B.W., Shapiro E.A., 1985. Calculation and simulation of ammonoid hydrostatics. **Paleobiology**. 12(1): 64-79.
- Schindewolf O.H., 1958. Über Aptychen (Ammonoidea). **Palaeontographica**. 111: 1-46.
- Schindewolf O.H., 1993. **Basic questions in paleontology**. The University of Chicago Press. 467 pp.
- Scott, G. 1940. Cephalopods from the Cretaceous Trinity Group of the south-central United States. **The University of Texas Publication**. 3945: 969-1107.
- Seilacher A., 1988. Why are nautiloid and ammonoid sutures so different? **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**. 177:41-69.
- Sheldon P.R., 1996. Plus ça change. A model for stasis and evolution in different environments. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. 127: 209-227.
- Sigwart J.D., Sutton M.D. 2007. Deep molluscan phylogeny: synthesis of palaeontological and neontological data. **Proceedings of the Royal Society**. 274(1624): 2413-2419.

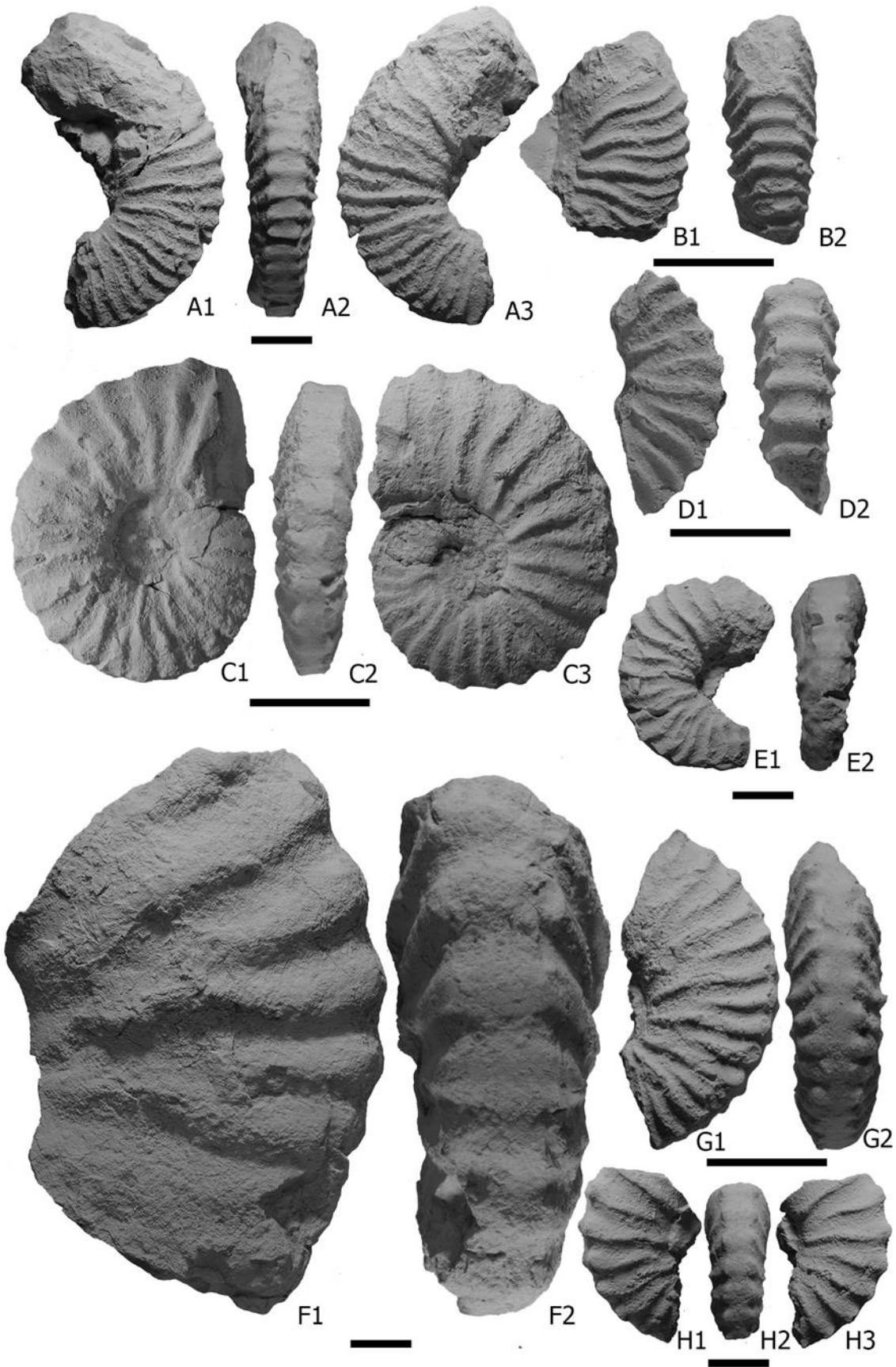
- Sowerby J. de C., 1836. Appendix A: Descriptive notes respecting the shells figured in pl. 11 to 23, (pp. 335-348) in: Fitton, W.H., Observations on some of the strata between the Chalk and the Oxford Oolite in the south-east of England. **Transactions of the Geological Society of London**. 4(2): 103-390.
- Stoyanow A., 1949. Lower Cretaceous stratigraphy in southeastern Arizona. **Geological Society of America, Memoir**. 38: 1-169.
- Tanabe K., Kruta I., Landman N.H., 2015. Ammonoid buccal mass and jaw apparatus. En: Klug C., Korn D., De Baets K., Kruta I., Mapes R. H. (eds.). **Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology**. Ed. Springer. 429-484.
- Van Valen L., 1973. A new evolutionary law. **Evolutionary Theory** 1:1-30.
- Vera-Torres J. A., 1994. **Estratigrafía: Principios y métodos**. Editorial Rueda. Madrid. 806 pp.
- Vinther J., Sperling E.A., Briggs D.E.G., Peterson K.J., 2012. A molecular palaeobiological hypothesis for the origin of aplacophoran molluscs and their derivation from chiton-like ancestors. **Proceedings of the Royal Society**. 279: 1259-1268.
- Vrba E.S., 1995. On the connections between paleoclimate and evolution. En: Vrba E.S, Denton G.H., Partridge T.C., Burckle L.H. (eds.), **Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins**. Yale University Press, New Haven. 24-45.
- Waitzman S., 1960. **Contribution à l'étude des Ammonites du Crétacée inférieur d'Espagne**. Master Tesis. Faculté de Sciences. Université de Paris. 109 pp.
- Weller J.M., 1960. Stratigraphic principles and practice. New York: Harper and Brothers. 725 pp.
- Wiedmann J., 1966. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick (2. teil). **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen**. 127: 13-81.
- Wiley E. O., 1978. The Evolutionary Species Concept Reconsidered. **Systematic Zoology**. 27(1): 17-26.
- 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.
- Westermann G.E.G., 1966. Covariation and taxonomy of the Jurassic ammonite *Sonninia adicra* (Waagen). **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Abhandlungen. 124: 289-312.
- Woods H. 1958. Mollusca. In: **Paleontology Invertebrate**. 8ª ed. Cambridge University Press: 315-317.
- Yacobucci M.M., 2004. Buckman's Paradox: variability and constrains on ammonoid ornament and shell shape. **Lethaia**. 37: 57-69.
- Young, K., 1974. Lower Albian and Aptian (Cretaceous) ammonites of Texas. **Geoscience and Man**. 8: 175-228.
- Zittel H., 1884. Cephalopoda. En: K. A. Zittel. **Handbuch der Palaeontologie**. Band 1. Abt. 2. Lief. 3. Oldenbourg. Munich y Leipzig. 329-522.
- Zunun O.N., 2016. **Ammonites del Aptiano (Cretácico Inferior) de la sección de Bella Unión del estado de Coahuila, México**. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. México. 168 pp.
- Zunun O.N., Moreno-Bedmar J.A., Quiroz-Barragán J., Matamales Andreu R., 2015. Un amonite 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

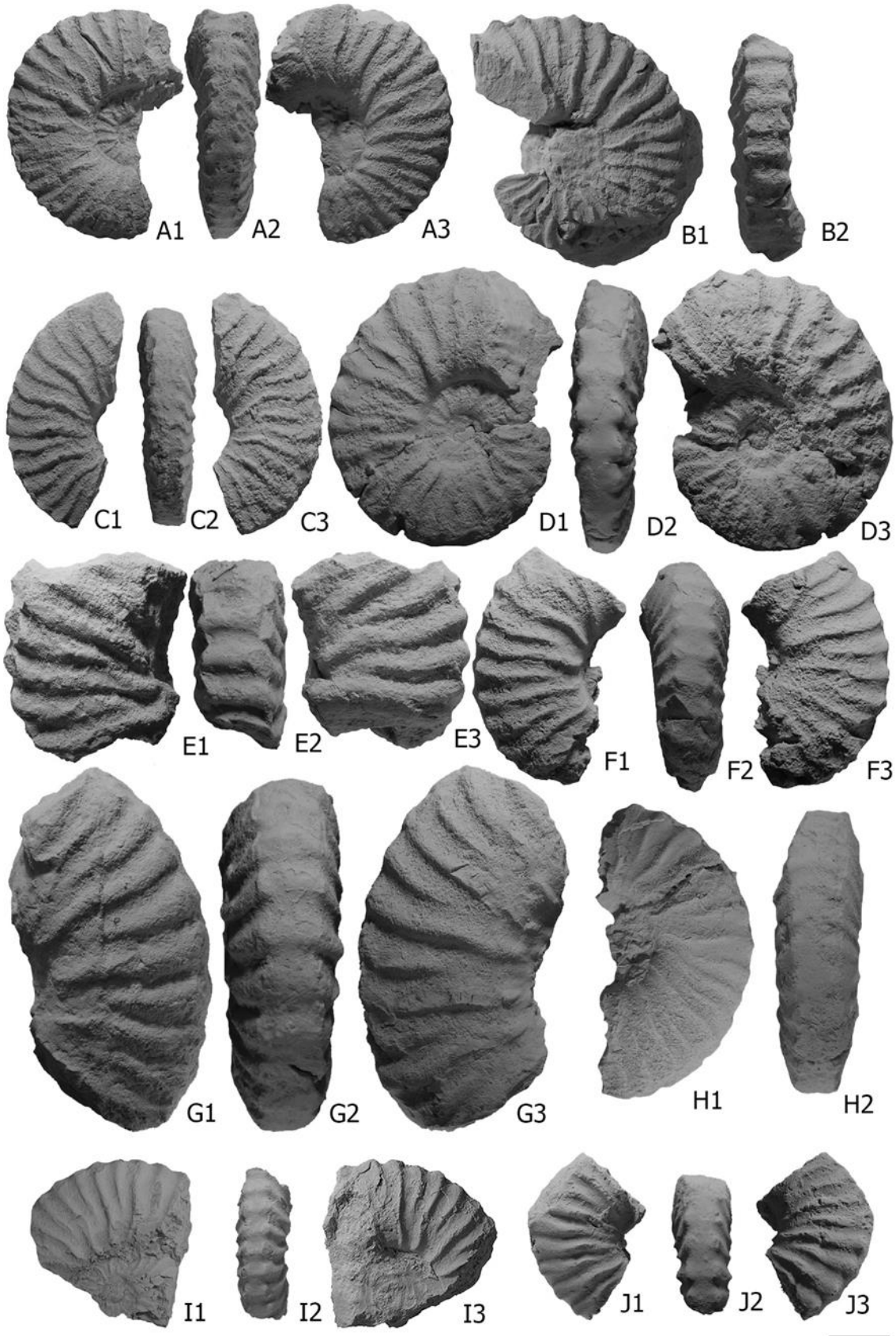
- A1-3: *Dufrenoyia justinae*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-B-37.  
B1-2: *Dufrenoyia justinae*, vistas lateral y ventral del ejemplar BLL-B-52.  
C1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-B-42.  
D1-2: *Dufrenoyia justinae*, vistas lateral y ventral del ejemplar BLL-B-53.  
E1-2: *Dufrenoyia scotti*, vista lateral y ventral del ejemplar BLL-B-57.  
F1-2: *Dufrenoyia* sp., vistas lateral y ventral del ejemplar BLL-B-29.  
G1-2: *Dufrenoyia scotti*, vista lateral y ventral del ejemplar BLL-B-59.  
H1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-B-60.

Escala gráfica 1cm.



- A1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-1-9.  
B1-2: *Dufrenoyia scotti*, vista lateral y ventral del ejemplar BLL-1-28.  
C1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-1-26.  
D1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-B-25.  
E1-3: *Dufrenoyia justinae*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-1-33.  
F1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-B-45.  
G1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-2-2.  
H1-2: *Dufrenoyia scotti*, vistas lateral y ventral del ejemplar BLL-2-7.  
I1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-B-23.  
J1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-B-67.

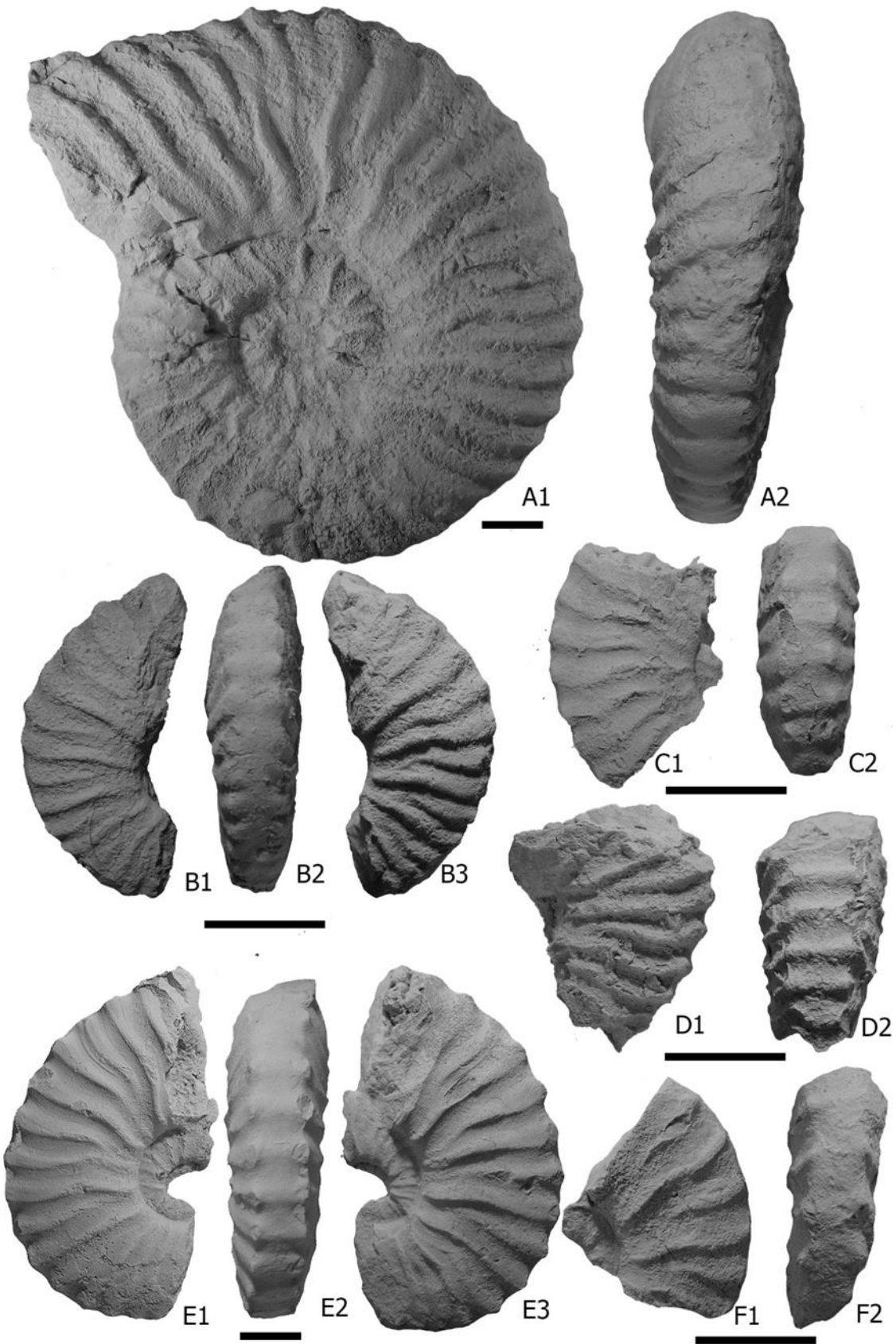
Escala gráfica 1cm.



### Lámina 3

- A1-2: *Dufrenoyia scotti*, vista lateral y ventral del ejemplar BLL-2-5.  
B1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-B- 1.  
C1-2: *Dufrenoyia scotti*, vista lateral y ventral del ejemplar BLL-B-7.  
D1-2: *Dufrenoyia justinae*, vista lateral y ventral del ejemplar BLL-B-30.  
E1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-B-31.  
F1-2: *Dufrenoyia scotti*, vista lateral y ventral del ejemplar BLL-B-27.

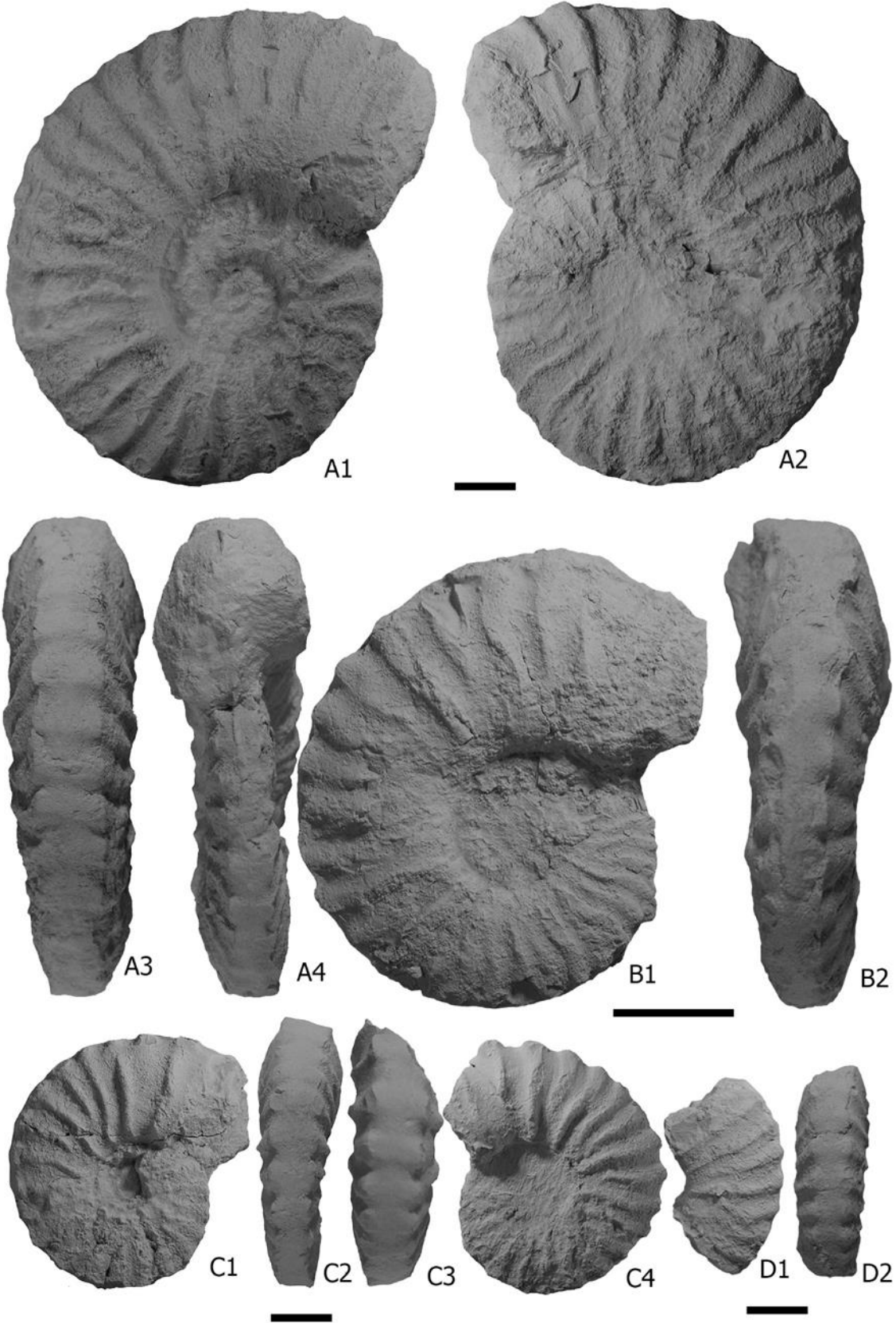
Escala gráfica 1cm.



## Lámina 4

- A1-4: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventrales del ejemplar BLL-2-4.  
B1-2: *Dufrenoyia scotti*, vista lateral y ventral del ejemplar BLL-2-6.  
C1-4: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventrales del ejemplar BLL-2-3.  
D1-2: *Dufrenoyia scotti*, vistas lateral y ventral del ejemplar BLL-2-8.

Escala gráfica 1cm.

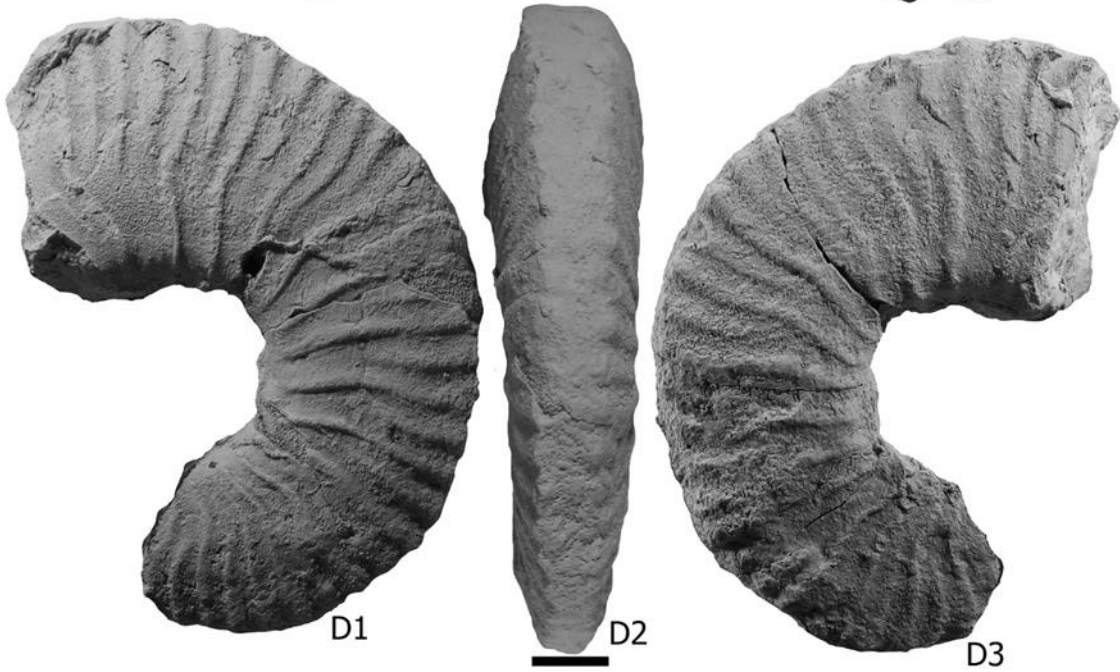
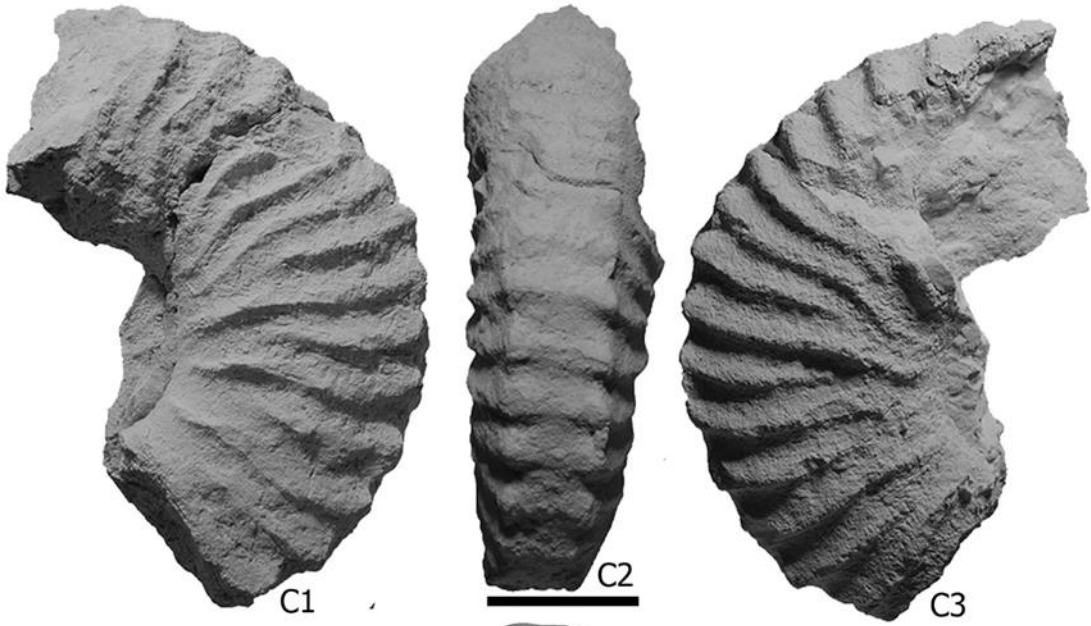




## Lámina 5

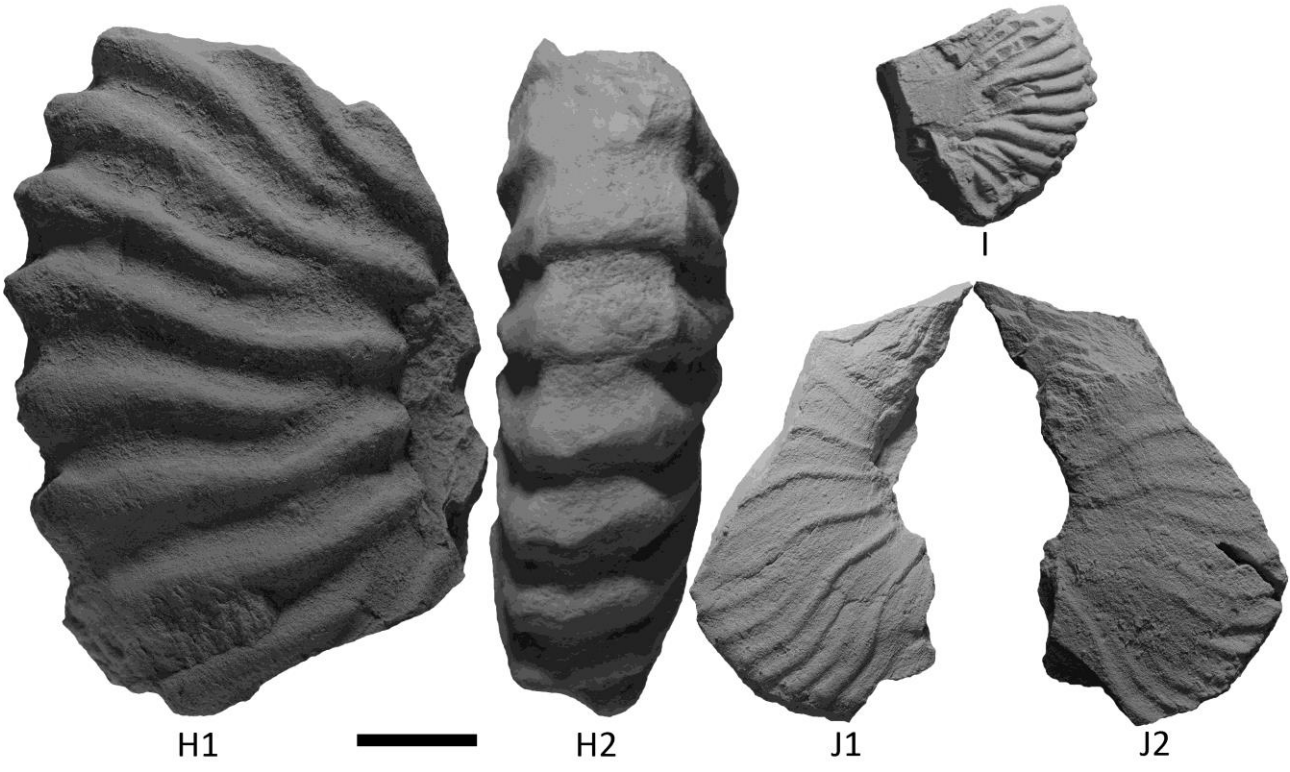
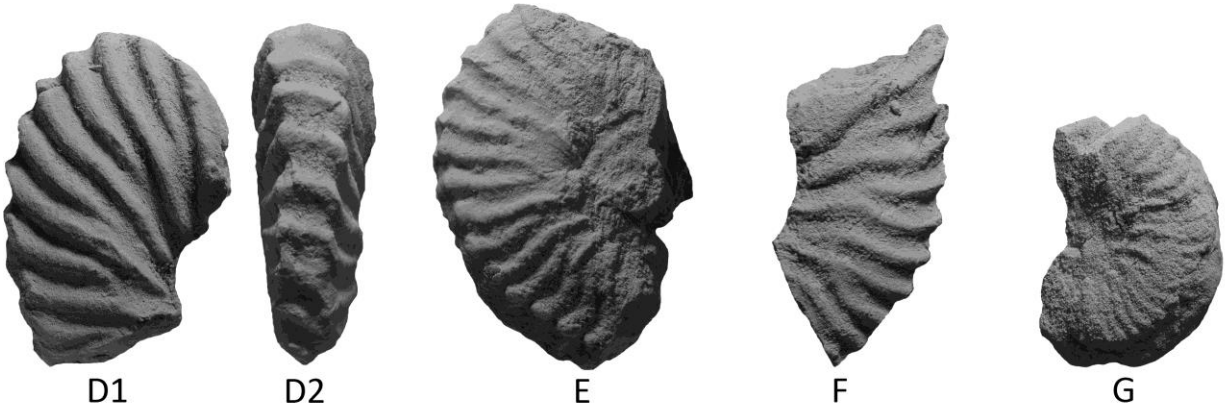
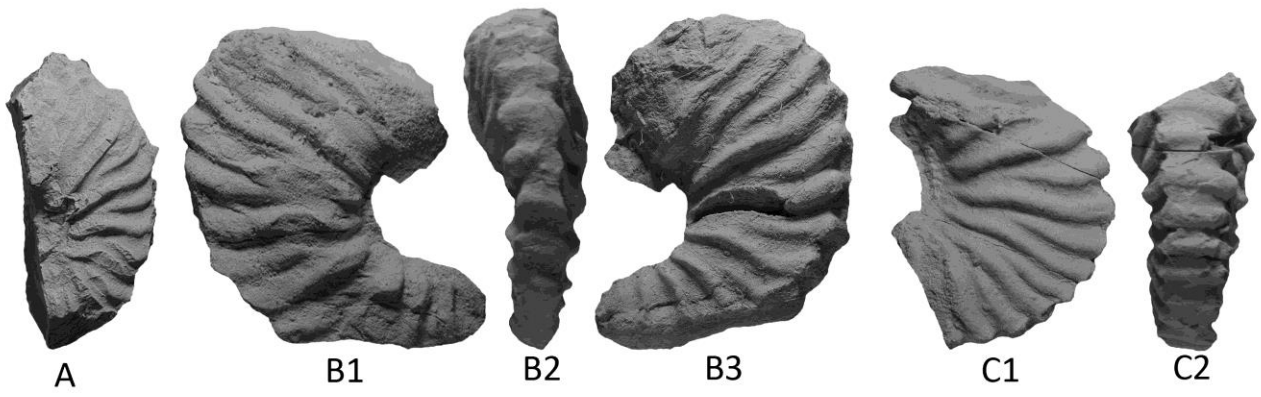
- A1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-C-45.  
B1-2: *Burckhardtites nazasensis*, vista lateral y ventral del ejemplar BLL-2- 43.  
C1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-B-54.  
D1-3: *Burckhardtites nazasensis*, vistas laterales y ventral del ejemplar BLL-2-23.

Escala gráfica 2cm.



- A: *Dufrenoyia justinae*, vista lateral del ejemplar ML-4-7.  
B1-3: *Dufrenoyia justinae*, vistas laterales y ventral del ejemplar ML-4-10.  
C1-3: *Dufrenoyia justinae*, vistas lateral y ventral del ejemplar ML-4-17.  
D1-2: *Dufrenoyia justinae*, vistas lateral y ventral del ejemplar ML-4-26.  
E: *Dufrenoyia justinae*, vista lateral del ejemplar ML-4-32.  
F: *Dufrenoyia justinae*, vista lateral del ejemplar ML-4-44.  
G: *Dufrenoyia justinae*, vista lateral del ejemplar ML-4-31.  
H1-2: *Dufrenoyia justinae*, vistas lateral y ventral del ejemplar ML-4-27.  
I: *Dufrenoyia justinae*, vista lateral del ejemplar ML-4-38.  
J1-2: *Burckhardtites nazasensis*, vistas laterales del ejemplar ML-6-1.

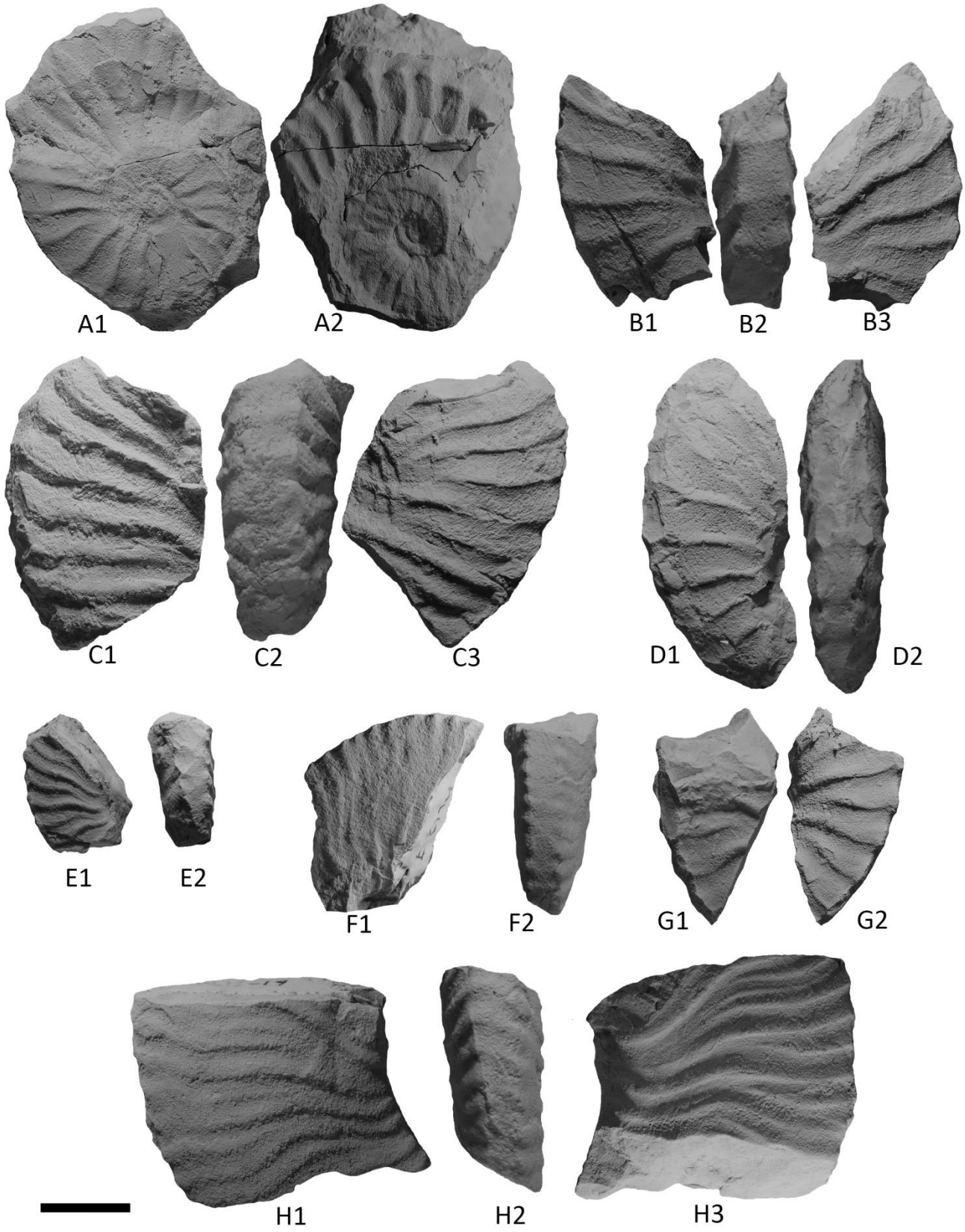
Escala gráfica 1cm.



## Lámina 7

- A1-2: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales del ejemplar ML-7-7.  
B1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar ML-10-3.  
C1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar ML-10-7.  
D1-2: *Dufrenoyia scotti*, vistas lateral y ventral del ejemplar ML-10-13.  
E1-2: *Burckhardtites nazasensis*, vistas lateral y ventral del ejemplar ML-10-11.  
F1-2: *Burckhardtites nazasensis*, vistas lateral y ventral del ejemplar ML-12-7.  
G1-2: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales del ejemplar ML-10-14.  
H1-3: *Burckhardtites nazasensis*, vistas laterales y ventral del ejemplar ML-12-14.

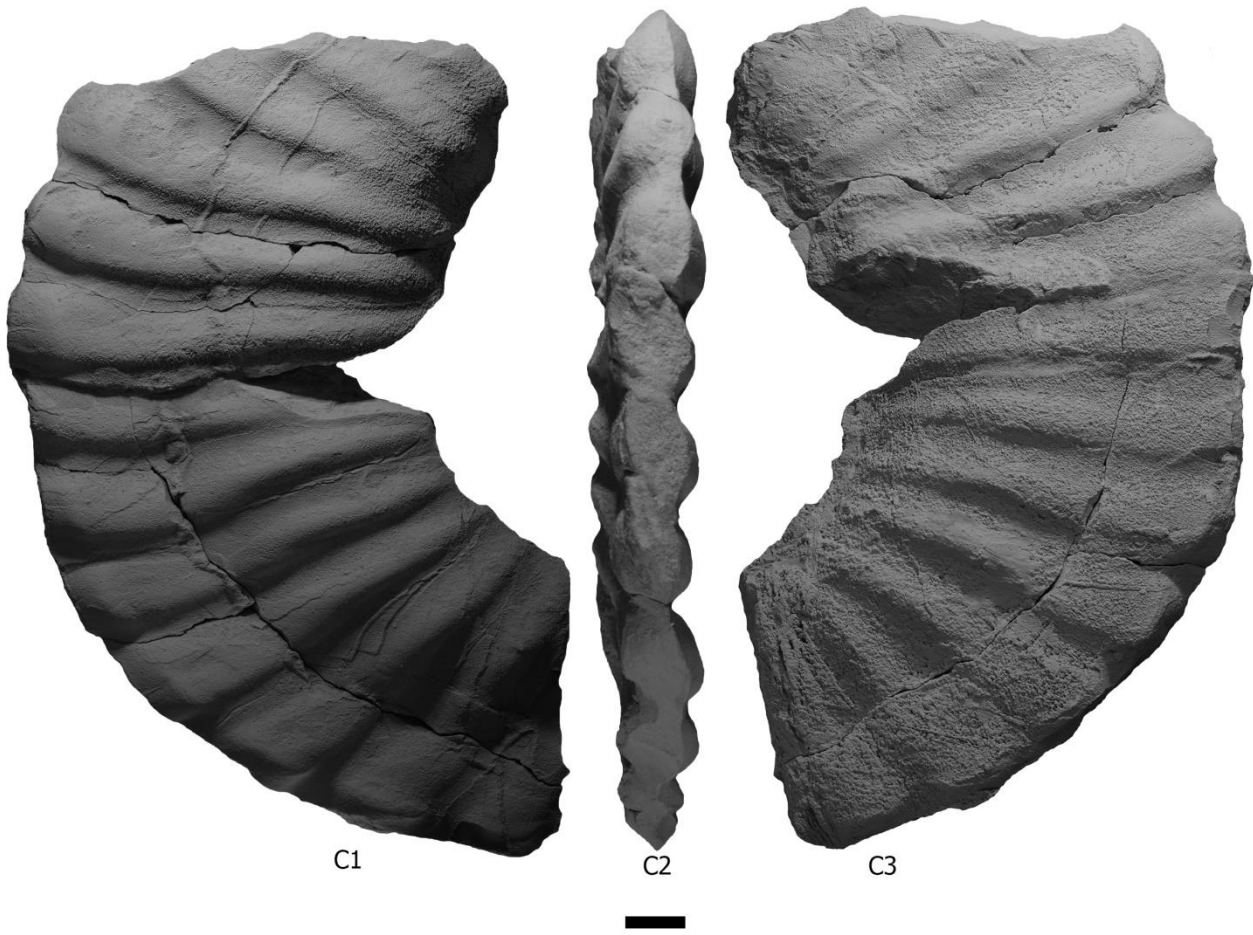
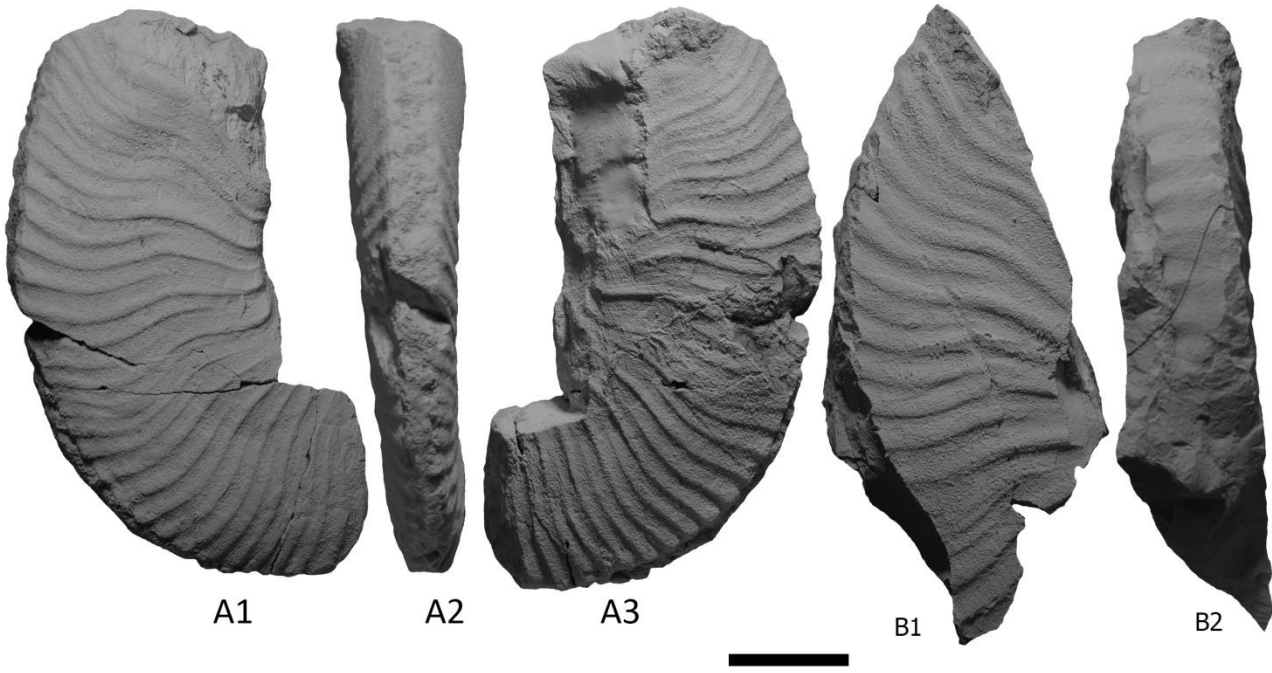
Escala gráfica 1cm.



## Lámina 8

- A1-3: *Burckhardtites nazasensis*, vistas laterales y ventral del ejemplar ML-12-8.  
B1-2: *Burckhardtites nazasensis*, vistas lateral y ventral del ejemplar ML-10-6.  
C1-3: *Dufrenoyia scotti*, vistas laterales y ventral del ejemplar ML-7-11.

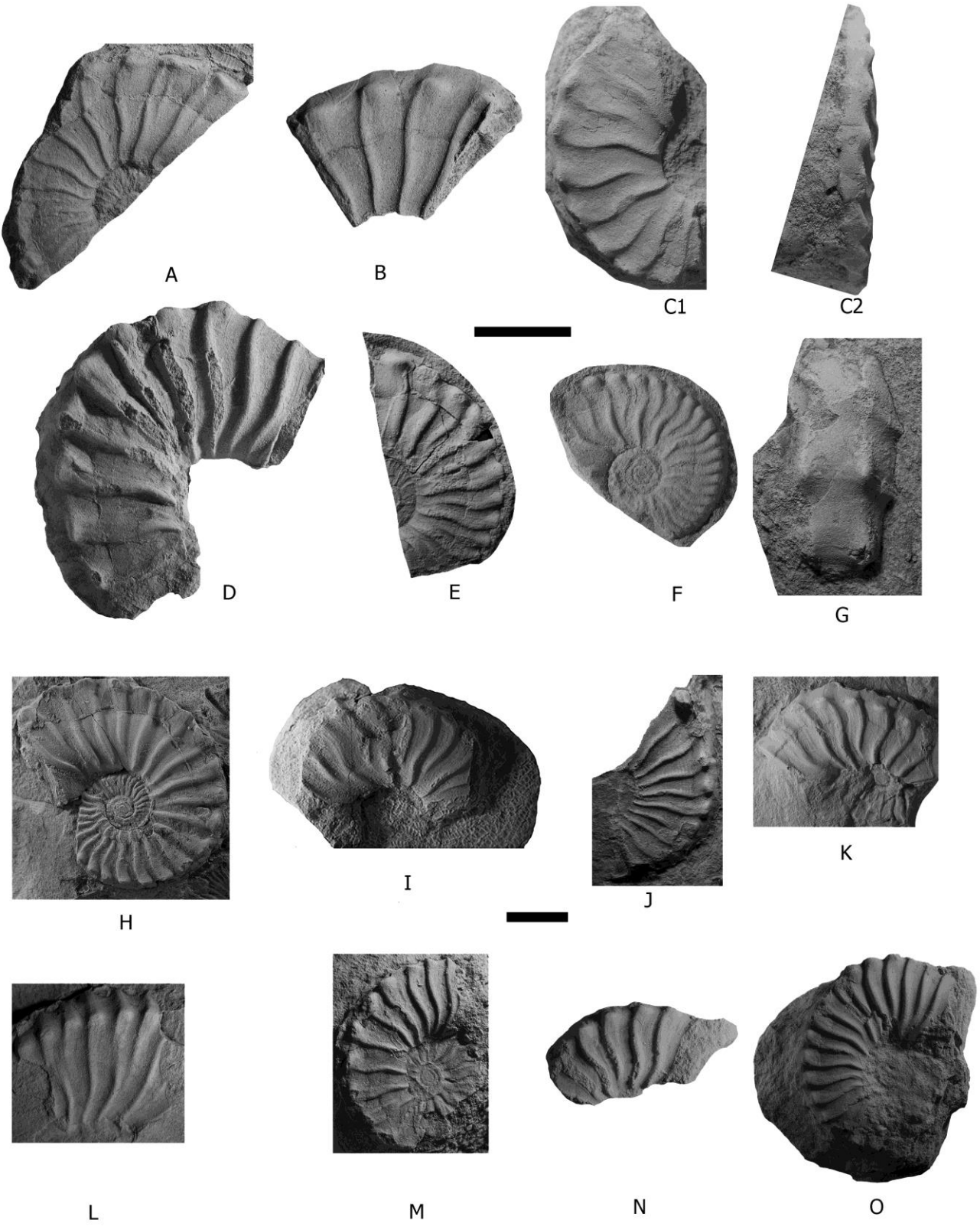
Escala gráfica 1cm.





- A: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9951
- B: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9953
- C1-2: *Dufrenoyia* sp., vista lateral y ventral del ejemplar IGM 9958
- D: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 10040
- E: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9921
- F: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9934
- G: *Dufrenoyia* sp., vista ventral del ejemplar IGM 9935
- H: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9954
- I: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9938
- J: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9931
- K: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 10036
- L: *Dufrenoyia justinae*, vista lateral del ejemplar IGM 9846
- M: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 10042
- N: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9904
- O: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9902

Escala gráfica 1cm.

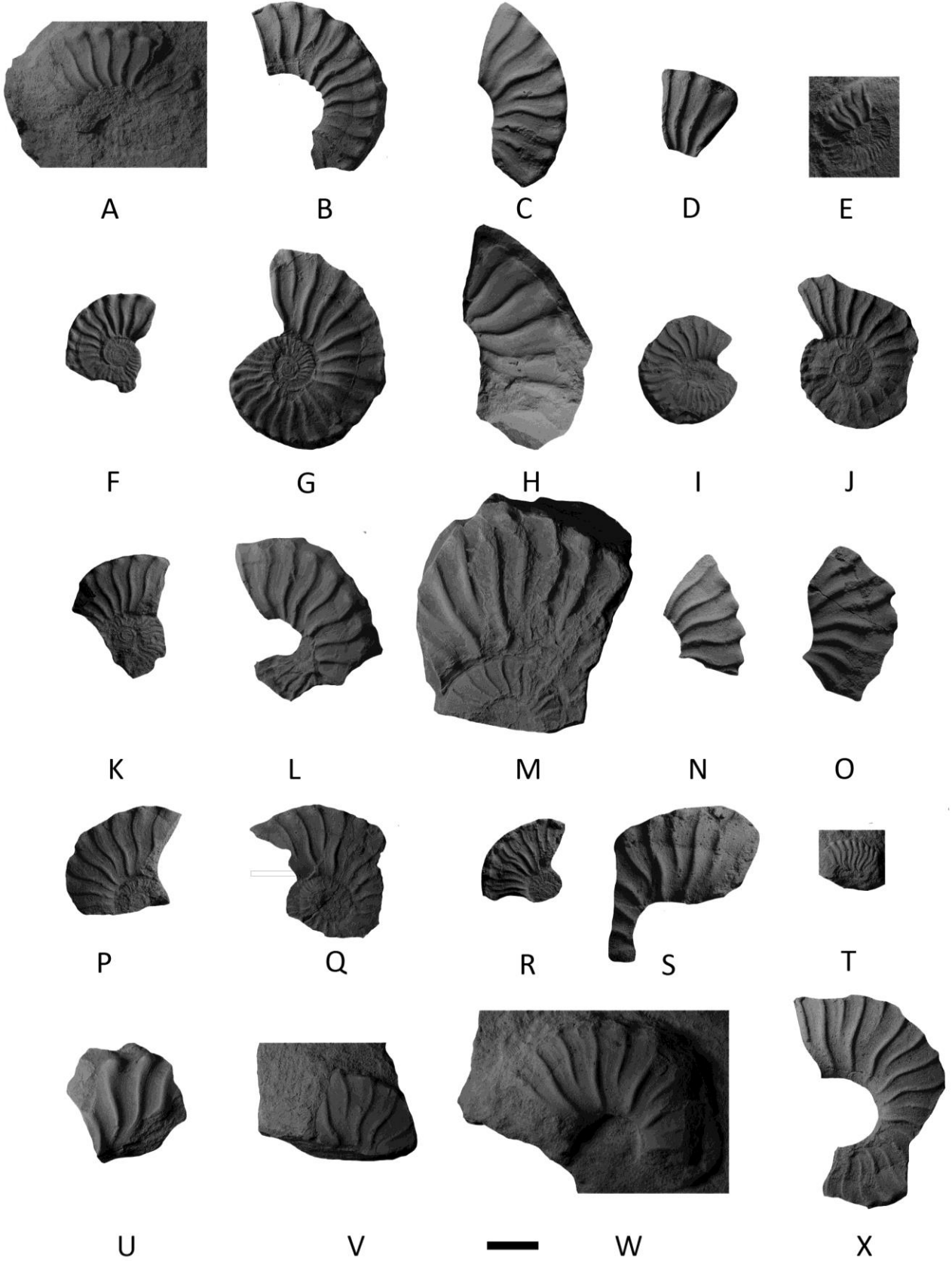


## Lámina 10

- A: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 10042  
B: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9889  
C: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9894  
D: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9911  
E: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9979  
F: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9939  
G: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9948  
H: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9937  
I: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9995  
J: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 10009  
K: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 10013  
L: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 10036  
M: *ufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9984  
N: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 10043  
O: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9875  
P: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9892  
Q: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9893  
R: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9899  
S: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9903  
T: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 10010  
U: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9998  
V: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 10001  
W: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9913  
X: *Dufrenoyia* sp., vista lateral del ejemplar IGM 9912

Escala gráfica 1cm.

Lámina 10



**Anexo 1**

Los principales parámetros morfométricos usados en ammonoideos.

Modificado de Korn, 2010 y Klug *et al.*, 2015

Parámetro	Ecuación	Término descriptivo	Valor
Diámetro máximo	Dm	Muy pequeño	<25 mm
		Pequeño	25 – 50 mm
		Moderado	50 – 100 mm
		Grande	100 – 200 mm
		Muy grande	>200 mm
Forma de la concha Índice de anchura de la concha (IAC)	E/dm <sub>1</sub>	Muy discoidal	<0.35
		Discoidal	0.35 – 0.60
		Paucicónico	0.60 – 0.85
		Globular	0.85 – 1.10
		Forma de huso	>1.10
Índice de anchura de la vuelta (IAE)	E/H	Compresión fuerte	<0.50
		Compresión ligera	0.50 – 1.00
		Depresión ligera	1.00 – 1.50
		Depresión moderada	1.50 – 2.00
		Depresión fuerte	2.00 – 2.50
		Depresión muy fuerte	2.50 – 3.00
		Depresión extrema	>3.00
Índice de anchura umbilical (IAO)	O/H	Muy angosto [involuta]	<0.15
		Angosto [subinvoluta]	0.15 – 0.30
		Moderado [subevoluta]	0.30 – 0.45
		Ancho [evoluta]	>0.45
Tasa de expansión de la vuelta (X)	[dm <sub>1</sub> /dm <sub>1</sub> -H <sub>1</sub> ] <sup>2</sup>	Muy baja	<1.50
		Baja	1.50 – 1.75
		Moderada	1.75 – 2.00
		Alta	2.00 – 2.25
		Muy alta	2.25 – 2.50
Tasa de Solapamiento (Ts)	H <sub>1</sub> – T <sub>1</sub> /H <sub>1</sub>	Extremadamente alta	>2.50
		Baja	<0.15
		Moderada	0.15 – 0.30
		Alta	0.30 – 0.45
		Muy alta	>0.45

**Anexo 2**

Resumen de las hipótesis y modelos evolutivos expuestos.

<b>Modelos e hipótesis</b>	<b>Expositores</b>	<b>Supuestos</b>	<b>Patrón evolutivo</b>	<b>Escala (Tier of time)</b>
<b>Red Queen</b>	Van Valen, 1973; Bell, 1982	Los factores bióticos tienen mayor peso en la evolución. El ritmo del cambio es constante.	Gradualismo	Ecológica
<b>Court jester</b>	Barnosky, 2001	Cambios ambientales tienen mayor efecto. Puede haber evolución estacionaria.	Estasis	Geológica
<b>Traffic light</b>	Vrba, 1995	Cambio más dramático cuando hay apertura de nichos.	Gradualismo	Geológica
<b>Plus ça change</b>	Sheldon, 1996	La estasis morfológica es la respuesta más común en ambientes muy cambiantes.	Estasis	Geológica
<b>Estasis coordinada</b>	Brett y Baird, 1995	Ecosistemas resilientes por largos periodos de tiempo.	Estasis	Geológica
<b>Desequilibrio evolutivo</b>	Graham y Lundelius (1984)	Extinciones masivas tienen un impacto superlativo en la evolución de los grupos.	Estasis	Catástrofes infrecuentes
<b>Equilibrio puntuado</b>	Eldredge y Gould, 1972)	Evolución estacionaria, patrón dominante en la evolución de la biota.	Saltacional	Catástrofes infrecuentes
<b>Random walk</b>	Raup, 1977; Hunt, 2004	Introducido como modelo nulo.	Cualquier patrón es posible	Aplicable a cualquier escala dentro de un mismo linaje
<b>Random Walks and beyond</b>	Gingerich, 1993; Roopnarine, 2001; Hunt, 2004, 2006	<i>Random walk</i> se incluye como modelo y no como hipótesis nula.	Todos los que se puedan expresar a través de una función de densidad de probabilidad	Indistinta
<b>Tiers of time</b>	Gould, 1985; Bennett, 1990, 1997	Diferentes modelos son aplicables en diferentes escalas temporales	Saltacional	Todas

	<i>D. stenzeli</i>	<i>D. scotti</i>	<i>D. duranguensis</i>
Forma de la concha	Bastante evoluta Discoidal Muy comprimida	Evoluta Discoidal Comprimida	Evoluta Discoidal Muy comprimida
Sección de la vuelta	Alongada- Elipsoidal Mucho más alta que ancha [ <i>Sic</i> ].	Sub-elipsoidal Más de dos veces más alta que ancha [ <i>Sic</i> ].	Estrechamente elipsoidal, casi rectangular. Cerca de tres veces más alta que ancha [ <i>Sic</i> ].
Zona ventral	Truncada Angulo ventro- lateral prominente delimitado por clavi. El cruce de las costillas no es evidente, presentándose sólo un ligero abultamiento entre pares de clavi apenas visible.	Truncada Angulo ventro-lateral prominente delimitado por clavi. Sin cruce de costillas, o si lo hay, el cruce es muy tenue, tendiendo a ser progresivamente más marcado a medida que los ejemplares crecen [diámetro].	Truncada, estrecha y ligeramente convexa. Angulo ventro-lateral delimitado por clavi Las costillas parecen cruzar la zona ventral entre pares de clavi solo como pequeñas protuberancias apenas perceptibles.
Ornamentación	Primarias flexuosas ampliamente espaciadas y secundarias más delgadas naciendo a alturas variables en el flanco y alternadas de manera irregular, en un patrón bastante variable [1:1 – 1:2; 1:1 – 3:1]	Primarias flexuosas ampliamente espaciadas y secundarias más delgadas naciendo a alturas variables en el flanco y alternadas de manera irregular [1:1 – 1:3]	Primarias y secundarias falciformes [ <i>Sic</i> ]. Con las secundarias naciendo a alturas variables en el flanco y alternadas regularmente [1:1]

#### Anexo 4

Base de datos con los valores de los índices empleados para el análisis de morfometría tradicional. Índice de Anchura de las costillas Primarias [IAP], Índice de Anchura de las costillas Secundarias [IAS], Índice de Nacimiento de las costillas Secundarias [INS], Índice de Densidad de las costillas Secundarias [IDS], Índice de inter-espacio o intercostal [lie], y número de costillas secundarias por cada primaria [ns].

Especie	Número de ejemplar	IAP	IAS	INS	IDS	lie	ns
<i>Dufrenoyia justinae</i>	ML-4-27	0.1202	0.48128	0.273146	0.60937	0.347191	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	AT-26-1	0.0993	0.23588	0.448057	0.38423	0.380758	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	BLL-B-54	0.1101	0.26635	0.480898	0.48101	0.394382	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	AT-34-5	0.0805	0.23239	0.415812	0.67692	0.239385	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	BLL-B-37	0.0887	0.32258	0.366869	0.61538	0.310650	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	AT-38-22	0.1001	0.23877	0.415959	0.33913	0.392190	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	BLL-B-53	0.1783	0.37921	0.481081	0.6	0.486486	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	GR-9-7	0.1289	0.30681	0.415094	0.76056	0.294811	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	AT-34-24	0.1214	0.27	0.474383	0.54216	0.364326	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	AT-34-37	0.1163	0.25	0.48	0.57894	0.327272	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	BLL-B-52	0.0886	0.19852	0.463633	0.42857	0.306818	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	BLL-B-39	0.1023	0.22641	0.346405	0.35820	0.297385	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	BLL-B-30	0.1264	0.23076	0.493670	0.60431	0.302441	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	BLL-B-58	0.0836	0.29166	0.261818	0.77777	0.174545	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	AT-34-25	0.1552	0.25609	0.506172	0.36567	0.484126	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	GR-4-18	0.1608	0.32374	0.513863	0.55045	0.468576	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	AT-35-19	0.1002	0.20588	0.432203	0.80769	0.199152	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	BLL-1-33	0.1458	0.26396	0.544072	0.58333	0.389817	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	BLL-C-99	0.0968	0.22173	0.445736	0.41975	0.334302	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	AT-34-43	0.0645	0.14378	0.530219	0.46835	0.239010	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	ML-4-51	0.0537	0.22950	0.298045	0.7	0.166123	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	AT-34-20	0.1557	0.34868	0.394463	0.37062	0.508650	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	ML-4-11	0.1336	0.12456	0.529304	0.24242	0.337910	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	GR-5-9	0.1396	0.28225	0.412416	0.25547	0.572062	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	S/N 1	0.1226	0.19565	0.459343	0.62686	0.233238	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	BLL-1-31	0.1679	0.25257	0.575098	0.54444	0.412055	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	AT-35-1	0.1143	0.22321	0.519319	0.6944	0.282843	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	S/N 2	0.1751	0.37951	0.382488	0.66666	0.362903	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	AT-34-32	0.1561	0.324	0.438596	0.38028	0.515789	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	S/N 3	0.1585	0.30708	0.536997	0.64197	0.42177	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	S/N 4	0.1113	0.97058	0.400422	1.72857	0.613490	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	ML-4-47	0.1470	0.33593	0.434389	0.66153	0.366515	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	ML-4-33	0.0983	0.20663	0.535519	0.27272	0.516393	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	ML-4-3	0.1344	0.34210	0.408602	0.45614	0.446236	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	ML-4-2	0.0849	0.34090	0.363207	0.57377	0.339622	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	ML-4-17	0.1396	0.23684	0.426433	0.35064	0.389027	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	ML-4-16	0.1021	0.21428	0.431918	0.26605	0.440425	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	ML-4-44	0.1523	0.15789	0.526315	0.20618	0.486149	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	ML-4-54	0.1536	0.21875	0.534521	0.35714	0.444320	1



<i>Dufrenoyia justinae</i>	ML-4-12	0.1609	0.40151	0.448979	0.42741	0.602040	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	ML-4-30	0.1690	0.32887	0.438967	0.66129	0.362676	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	IGM 9957	0.1288	0.18515	0.783921	0.69755	0.353219	1
<i>Dufrenoyia justinae</i>	IGM 9887	0.1744	0.1976	0.818069	0.51623	0.474871	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-2-5	0.1225	0.21600	0.658407	0.46696	0.446779	0.5
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-2-4	0.1778	0.24260	0.549891	0.35964	0.504338	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-C-58	0.1576	0.20505	0.779562	0.43975	0.523357	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-C-30	0.1460	0.27272	0.639248	0.325	0.710773	0.5
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-C-30	0.1252	0.16723	0.833965	0.37984	0.506641	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-C34	0.1450	0.22088	0.576388	0.37162	0.469907	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-C-53	0.1378	0.23264	0.617612	0.40722	0.496523	0.5
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-2-22	0.1995	0.31578	0.693430	0.45454	0.700729	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-B-25	0.1989	0.29856	0.754068	0.36888	0.835443	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-C-50	0.1545	0.14052	0.695454	0.23626	0.511363	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-2-15	0.1946	0.23674	0.751327	0.39411	0.629203	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-2-42	0.1700	0.26623	0.86355	0.45555	0.734579	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-1-28	0.1479	0.27319	0.642384	0.36054	0.662251	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-2-3	0.2168	0.35714	0.752688	2.94117	0.360215	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-C-32	0.2091	0.29591	0.75	1.31818	0.390306	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-B-23	0.1956	0.32046	0.629089	0.78436	0.458566	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-B-31	0.2087	0.20540	0.693217	1.31662	0.250533	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-B-45	0.1855	0.2351	0.786137	0.61860	0.483691	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-B-7	0.2157	0.26549	0.810005	0.87100	0.461950	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLLB-27	0.1701	0.29514	0.611616	0.44310	0.587893	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-B-15	0.1528	0.3	0.505181	0.45882	0.481865	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-B-22	0.1658	0.24550	0.610975	0.45054	0.482926	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-B-9	0.1923	0.26315	0.676959	0.68493	0.438242	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-B-22	0.1180	0.2287	0.628062	0.62318	0.374164	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-B-15	0.1282	0.21090	0.556680	0.67441	0.291497	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-2-25	0.2006	0.2483	0.721337	0.61983	0.468152	1
<i>Dufrenoyia scotti</i>	BLL-B-38	0.3393	0.93902	0.441651	2.33333	0.592459	1
<i>Dufrenoyia sp.</i>	IGM 9934	0.1879	0.2704	0.770535	0.40816	0.719043	1
<i>Dufrenoyia sp.</i>	IGM 9938	0.1907	0.14123	0.754829	0.23409	0.562008	1
<i>Dufrenoyia sp.</i>	IGM 9984	0.1669	0.23104	0.763792	0.70085	0.428263	1
<i>Dufrenoyia sp.</i>	IGM 9913	0.1634	0.25237	0.668113	0.37083	0.623309	1
<i>Dufrenoyia sp.</i>	IGM 9912	0.1454	0.21776	0.593187	0.34506	0.50353	1
<i>Dufrenoyia sp.</i>	IGM 9903	0.1505	0.23653	0.786899	0.51015	0.550978	1
<i>Dufrenoyia sp.</i>	IGM 9902	0.1296	0.16038	0.785341	0.46818	0.394994	1
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	GR-20-103	0.0821	0.15785	0.524587	0.6437	0.211443	1
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	ML-12-8	0.0738	0.2133	0.333579	0.67757	0.176239	1
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	GR-20-84	0.046216	0.06538	0.566675	0.45872	0.117831	0.3
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	GR-20-101	0.0708	0.11607	0.506855	0.37729	0.214769	0.5
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	GR-20-105	0.1091	0.15178	0.777569	0.66942	0.294317	1
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	GR-20-44	0.0864	0.15705	0.641666	0.66845	0.251530	1

<i>Burckhardtites nazasensis</i>	BLL-2-43	0.0452	0.0609	0.720835	0.32458	0.17918	0.5
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	GR-20-79	0.0691	0.10166	0.61475	0.51759	0.18325	1
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	GR-20-15	0.0850	0.16019	0.503106	0.45106	0.25927	0.5
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	ML-10-7	0.0956	0.13660	0.705336	0.67605	0.238875	1
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	GR-20-92	0.0561	0.10973	0.585130	0.53955	0.183215	1
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	GR-20-42	0.0789	0.12751	0.582638	0.49946	0.223042	0.5
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	GR-20-72	0.0546	0.10191	0.695402	0.52191	0.206672	0.5
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	GR-20-43	0.1008	0.09090	0.970036	0.50121	0.264129	1
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	BLL-2-7	0.0985	0.23305	0.301624	0.34573	0.273618	1
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	BLL-1-26	0.1150	0.19391	0.575475	0.61648	0.292603	1
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	BII-C-45	0.1458	0.17078	0.747538	0.83333	0.280865	1
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	BLL-2-23	0.0701	0.12663	0.598684	0.73333	0.179197	1
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	AT-38-35	0.175	0.21111	0.613636	0.59375	0.347727	1
<i>Burckhardtites nazasensis</i>	GR-20-31	0.0817	0.135	0.669144	0.27457	0.419330	0.3