

## IMPORTANCIA DE LA SEGUNDA SILLA LATERAL EN LA CARACTERIZACION DE LA AMONITA PERISPHINCTIDAE *IDOCERAS* DEL KIMERIDGIANO INFERIOR.

"... Il est possible que je ne sois pas d'accord avec ce que vous dites, mais je défendrais toujours le droit que vous avez à le dire..."

Voltaire

A. CANTU-CHAPA

Departamento de Geología  
Sección de Graduados, ESIA  
Instituto Politécnico Nacional  
07330 México, D.F.

### RESUMEN

La amonita perisphinctida *Idoceras* Burckhardt (1906) es abundante en la cima del Kimeridgiano Inferior de México. La individualización de la segunda silla lateral ( $S_2$ ), de su línea de sutura, es fundamental para separarla del grupo de especies, conocidas bajo ese mismo nombre, del Oxfordiano Superior del Sur de Europa. Ese elemento sutural permite diferenciar dos grupos de especies homomorfas, incluidas indebidamente en el mismo género y además, separadas entre sí por un extraño hiato estratigráfico inexplicado hasta ahora.

El proceso evolutivo de diferenciación de esos dos grupos de especies reside en el lóbulo accesorio de  $S_2$ : primero, bifurca  $S_2$ , en perisphinctidos del Caloviano-Oxfordiano, y posteriormente, la escinde y da origen así al segundo lóbulo lateral ( $L_2$ ) y a la individualización de  $S_2$  y la tercera silla lateral ( $S_3$ ), en formas de la base del Kimeridgiano. Se trata de una genuina innovación genética, que ocurre en esos fósiles y representa un elemento bioestratigráfico más, para establecer el límite Oxfordiano-Kimeridgiano.

El género *Subnebrodites* Spath (1925), se restablece por sus marcadas diferencias morfológicas y estratigráficas, dentro de la subfamilia Passendorferinae Meléndez (1989), del Oxfordiano Superior. El género *Idoceras*, perteneciente a la subfamilia *Idoceratinae* Spath (1924), es subdividido en dos subgéneros nuevos (*Idoceras* y *Paraidoceras*), y es exclusivo de la parte superior del Kimeridgiano Inferior, de acuerdo a la asociación con *Nebrodités* y *Aspidoceras*.

Entre ambos géneros, *Subnebrodites* e *Idoceras*, no existe discontinuidad estratigráfica, por pertenecer a unidades supragenéricas diferentes.

Recibido: 23 de agosto de 1992.  
Aceptado: 14 de noviembre de 1992.

## RESUME

L'ammonite *Perisphinctidae Idoceras* Burckhardt (1906) est abondante au Mexique, au sommet du Kimméridgien Inférieur. L'individualisation de la seconde selle latérale ( $S_2$ ) de sa ligne de suture est fondamentale pour la séparer des différentes espèces connues sous le même nom, de l'Oxfordien Supérieur de l'Europe du Sud. Cet élément de suture permet de différencier deux groupes d'espèces homomorphes, réunies par erreur dans le même genre et, de plus, séparées entre elles par un curieux hiatus stratigraphique inexplicable jusqu'ici.

L'évolution de la différenciation de ces deux groupes d'espèces est visible sur le lobe accessoire: d'abord il se sépare en deux  $S_2$  dans les *perisphinctidés* du Callovien-Oxfordien, ensuite il donne naissance, ainsi, au 2ème lobe latéral et à l'individualisation de  $S_2$  et  $S_3$  dans les formes de la base du Kimméridgien. Il s'agit d'une innovation génétique unique, visible sur ces fossiles et qui représente un élément biostratigraphique, en plus, pour placer la limite Oxfordien-Kimméridgien.

Le genre *Subnebrodites* Spath (1925) reprend sa place dans la sous-famille *Parasendorferidae* Meléndez (1989) de l'Oxfordien supérieur, grâce à ses différences morphologiques et stratigraphiques nettement marquées. Le genre *Idoceras*, appartenant à la sous-famille *Idoceratinae* Spath (1924) est divisé en 2 sous-genres nouveaux (*Idoceras* et *Paraidoceras*) et est exclusif de la partie supérieure du Kimméridgien Inférieur, d'après son association avec *Nebrodités* et *Aspidoceras*.

Entre les deux genres (*Subnebrodites* et *Idoceras*) n'existe aucune discontinuité stratigraphique, puisqu'ils appartiennent à des unités supragenériques différentes.

## OBJETIVO DEL ESTUDIO

En estudios recientes sobre los idocerátidos se nota que su posición sistemática y estratigráfica es incierta, dentro del grupo de los perisphinctidos, al cual pertenecen. Con el mismo nombre de *Idoceras* se han denominado dos grupos de especies de edades diferentes: del Oxfordiano Superior, del Sur de Europa, y de la cima del Kimeridgiano Inferior de México y también de Europa.

Además, los dos grupos de *Idoceras* están separados por un hiato estratigráfico, que comprende varias zonas de amonitas, hasta ahora sin explicar.

Las edades no contiguas de los dos grupos de especies de "*Idoceras*" han provocado comentarios, sobre la posición estratigráfica del segundo grupo, cuando se refieren a los ejemplares conocidos del Kimeridgiano Inferior en México, por lo que se ha sugerido desplazarlos al Oxfordiano Superior. Asimismo, las relaciones filogenéticas y estratigráficas, la nomenclatura, el origen y las vías de emigración de las especies de *Idoceras* han sido discutidas por varios autores (Brochwicz-Lewiński, 1973; Brochwicz-Lewiński y Rózak, 1976; Oloriz, 1987 y 1988; y Oloriz et al., 1990).

El estudio de los idocerátidos provocó interés entre los especialistas, desde que Arkell (1956) propuso a México, como centro de dispersión del género *Idoceras*, debido a su particular abundancia en rocas de edad Kimeridgiano Inferior (Fig. 1). Sin embargo, esa propuesta no permite explicar el lugar de origen de los idoceratoides, por no poder relacionarlo con formas del Oxfordiano Superior, toda vez que aún no se conocen en nuestro país, representantes de esa edad, como sucede en el Sur de Europa.

También ha habido confusión al considerar a los representantes de esas dos edades, como pertenecientes a la misma familia. Eso ha creado controversias entre los especialistas antes señalados, quienes han tratado de precisar, con dudosos resultados, el centro de dispersión y la distribución estratigráfica exacta de las especies de *Idoceras* de México.

El origen del género *Idoceras* se ha buscado en ciertos perisphinctidos del Oxfordiano Superior, cuando se ha visto en ellos algunos caracteres morfológicos similares a los de aquel género, de edad, tanto Oxfordiano Superior como Kimeridgiano Inferior, como son el tipo de enrollamiento y, sobre todo, la forma de cruzar las costillas en la región ventral: dirigidas hacia adelante, donde a veces desaparecen produciendo

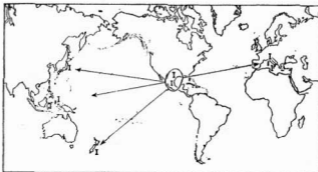


Fig. 1.- México representa el centro de dispersión del grupo de *Idoceras durangense* (I), del Kimeridgiano Inferior, según Arkell (1956); las flechas indican las vías de emigración de ese grupo importante de amonitas.

do una banda lisa (Brochwicw-Lewiński, 1973 y Meléndez, 1989).

Este mismo carácter morfológico, representado por las costillas ventrales en forma de "chevron", se presenta también en géneros contemporáneos a "*Idoceras*" del Oxfordiano *Gyssantia* o en formas más recientes de los géneros *Kossmatia*, *Richterella* y *Pronicerar*, del Titoniano Superior, y *Spiticerar* del Berriasiano.

En cuanto a las vías de dispersión de *Idoceras*, se han invocado diversas teorías paleobiogeográficas, al relacionarlas con barreras oceánicas u otros factores paleogeográficos o tectónicos. Todas esas hipótesis han repercutido en el cuestionamiento de la posición estratigráfica de ese género en México (Brochwicw-Lewiński y Rózak, 1976; Oloriz, 1987 y 1988; y Oloriz *et al.*, 1990).

En esas consideraciones se ha pasado por alto estudiar la posición sistemática de *Idoceras*, mediante el reconocimiento de caracteres morfológicos fundamentales, que explican la posible o nula relación filogenética entre ambos grupos de especies, conocidas bajo el mismo nombre, aparente o realmente separadas por un hiato estratigráfico.

## ANTECEDENTES

### a) El Problema Sistemático

El género *Idoceras* fue propuesto por Burckhardt (1906), a partir de un abundante material colectado

en Mazapil, Zacatecas; más tarde, su posición sistemática y estratigráfica fue confirmada en material de San Pedro del Gallo, Durango (Burckhardt, 1912). Desde el inicio de esos estudios se estableció su posición estratigráfica, como género que caracteriza el Kimeridgiano Inferior de esa región del centro de México, al ser comparado con material similar del Sur de Europa y, sobre todo, por haber sido encontrado asociado con *Nebroditas* y *Aspidoceras*.

Al mismo tiempo, Burckhardt (1906) incluyó en ese género a la especie europea *planula* (Hehl); por su parte, Spath (1925) separó a esta última forma del Oxfordiano Superior y propuso para ella el género *Subnebroditas*, el cual no fue aceptado en estudios posteriores por considerarlo sinónimo de *Idoceras* (cf. Arkell *et al.*, in Moore, 1957; Brochwicw-Lewiński, 1973; Brochwicw-Lewiński y Rózak, 1976; Cariou, *et al.*, 1985; Enay, *et al.*, 1971; Enay, 1976; Imlay y Herman, 1984; Oloriz, 1978 y 1987; Sapunow y Ziegler, 1976; Wierzbowski, 1987; Zciss, 1981 y Ziegler, 1959). Este último autor no quiso pronunciarse sobre la separación de estos dos géneros, por no haber observado en ellos, diferencias morfológicas sustanciales (Ziegler, 1959, p. 24).

Los representantes oxfordianos de *Idoceras* han sido considerados como sinónimos de *Orthosphinctes* (Atrops, 1982, p. 50 y 1984, p. 634, in Cariou *et al.*, 1985, p. 690). Algunos autores incluyen indistintamente las especies oxfordianas y kimeridgianas, en los géneros *Idoceras* o *Subnebroditas* (Hantzpergue, 1989);

también se da el caso de referirse sólo a *Idoceras*, para designar formas del Oxfordiano y Kimeridgiano (Enay, 1976; Enay *et al.*, 1988; Imlay y Herman, 1984; Oloriz, 1978, 1987; y Oloriz *et al.*, 1990; Wierzbowski, 1987, y Zeiss, 1981).

Sólo Meléndez (1989), en diferentes partes de su estudio, separa las formas del Oxfordiano Superior (= *Subnebrodites*), de las del Kimeridgiano Inferior (= *Idoceras*).

Paralelamente al estudio sistemático de este fósil, está el problema de su posición supragenérica, por haber dado origen a la familia Idoceratidae Spath, 1924, la cual ha sufrido los abatares de diferentes clasificaciones. En algunos casos, esa entidad taxonómica ha sido puesta en sinonimia con la subfamilia Ataxioceratinae Buckmann, 1921 (Arkell *et al.*, in Moore, 1957), o ha quedado como subfamilia Idoceratinae, de la familia Perisphinctidae Steinmann, 1890, que a su vez forma parte de la superfamilia Perisphinctaceae (Brochwiczy-Lewiński, 1973; Donovan *et al.*, 1980; y Meléndez, 1989).

Varios autores incluyen a los representantes de *Idoceras* (= *Subnebrodites*), del Oxfordiano Superior, en la subfamilia Idoceratinae (Brochwiczy-Lewiński, 1973; Donovan *et al.*, 1980; y Oloriz, 1978); o consideran al género *Idoceras* como perteneciente a la subfamilia Ataxioceratinae, cuando se refieren a las formas del Oxfordiano Superior (Atrops, 1982, p. 27).

Con respecto a este problema de sistemática, una vez más, Meléndez (1989) diferencia claramente las especies de *Idoceras* oxfordianas de las kimeridgianas, al incluirlas en entidades supragenéricas diferentes.

Como puede observarse por lo antes dicho, se trata de un problema de la sistemática supragenérica, de dos grupos independientes de edades diferentes y sin relación continua, que en alguna forma ha sido sugerido por Callomon in Donovan *et al.* (1980) y retomado por Meléndez (1989, p. 127).

## b) El Problema Estratigráfico

El problema de la sistemática de *Idoceras* se inserta directamente en el de su distribución estratigráfica, por el hecho de incluir en un mismo género, a especies de edades diferentes no contiguas, como se concibe en el Sur de Europa. La extraña distribución estratigráfica de dos grupos de especies, separadas por varias zonas de amonitas, crean falsamente la idea de

un "hiato estratigráfico", aún no explicado (Enay, 1976; Geyer, 1961; Oloriz, 1981; y Sapunow y Ziegler, 1976).

La línea filogenética interrumpida de dos grupos de especies, del supuesto mismo género *Idoceras*, distribuidas en el Oxfordiano Superior y en la cima del Kimeridgiano Inferior, fue ilustrada por Geyer (1961) y por Sapunow y Ziegler (1976); aquí retomamos sus ilustraciones porque representan un caso extraño de métodos bioestratigráficos (Figs. 2 y 3).

Cuando se analiza la distribución estratigráfica de este género en el Sureste de Francia, Sur de Alemania, Turquía, los Balcanes y Sur de España, no hay explicación sobre su presencia en dos unidades bioestratigráficas separadas entre sí, por varias zonas de amonitas. Las dos zonas de *Idoceras* están localizadas al final del Oxfordiano (zona con *planula*) y en el límite superior del Kimeridgiano Inferior (zona u horizonte con *balderum*) (Atrops, 1982; Enay, 1976; Geyer, 1961; y Sapunow y Ziegler, 1976).

La zona con *planula* define el límite superior del Oxfordiano e incluso, en ciertos casos, se ha señalado que está a su vez cubierta por la subzona con *galar*, donde no hay *Idoceras* (Atrops *op cit.*, p. 265 y 322); pero por tradición se continúa haciendo extensiva aquella especie, hasta la cima del Oxfordiano (Cariou *et al.*, 1991, p. 132).

La distribución estratigráfica tan restringida de una parte del género *Idoceras*, en el Oxfordiano Superior, se vuelve inexplicable cuando reaparece más tarde, en la parte superior de la zona con *divisum*, o sea, al final del Kimeridgiano Inferior, ahí está presente como horizonte o zona con *balderum* (*cf.* Geyer, 1961, p. 154).

Se trata del caso insólito de un fósil, distribuido ampliamente en el Sur de Europa, que no presenta continuidad en su distribución estratigráfica (*cf.* Enay, 1976, Fig. 1). La presencia de un hiato estratigráfico en el seno de un género de amonita sólo muestra, que su estudio sistemático ha sido incompleto.

Esta propuesta estratigráfica confusa repercute en las opiniones de algunos especialistas (Brochwiczy-Lewiński y Rózak, 1976; Oloriz, 1987 y 1988; y Oloriz *et al.*, 1990), cuando tratan de explicar dentro del contexto mundial de los idocerátidos, el problema particular de la edad de las "capas con *Idoceras*", del Kimeridgiano Inferior de México, descritas por Burckhardt (1906 y 1912).

En efecto, Brochwiczy-Lewiński y Rózak (1976) proponen desplazar la edad de las "capas con *Idoceras*"



de México (Kimeridgiano Inferior), al Oxfordiano Superior, al correlacionarlas con capas similares del Sur de Europa, que contienen *Idoceras planula*; en lugar de paralelizar el material mexicano, con las especies de ese género de la cima del Kimeridgiano Inferior, también presentes en aquel continente.

En otros casos, y en repetidas ocasiones, se insiste en cuestionar la posición estratigráfica de las "capas con *Idoceras*" de México (Oloriz, *op. cit.*), mediante la comparación de unidades litoestratigráficas del Sur de USA (Imlay, 1945 y 1961, e Imlay y Herman, 1984), que contienen fragmentos de ese género, y donde no se incluyeron registros geofísicos de pozos para verificación de dichas unidades formacionales. También se apela a aquellas determinaciones de *Idoceras*, mencionadas en Sonora, Norte de México (Beauvais y Stump, 1976).

Las razones de las propuestas de los autores antes citados se debe a que:

- Incluyen todas las especies, oxfordianas y kimeridgianas, en el mismo género *Idoceras*.
- Consideran correctas ciertas determinaciones dudosas, de fragmentos de amonitas procedentes de California (Imlay, 1961) y de un pozo petrolero de Louisiana (EUA) (in Imlay, 1945, pp. 271-273; 1961, pp. 25-26; e Imlay y Herman, 1984), y otras determinaciones sin ilustrar ni describir de *Idoceras*, colectadas en Pozo Serna, Sonora, en el Noroeste de México (según Imlay, in Beauvais y Stump, 1976).

En el caso de esos fragmentos de amonitas se considera que pertenecen al grupo *planula*, según lo señaló, originalmente, Imlay (*op. cit.*), y por lo tanto, son del Oxfordiano Superior (cf. Brochwicz-Lewiński y Rózak, 1976; Oloriz, 1987 y 1988); por lo que, por extensión, el grupo de *Idoceras* de México merece ser reubicado estratigráficamente.

En esos cuestionamientos no se analiza el contexto total de las descripciones de los fragmentos del Sur de Estados Unidos de América y del Noroeste de México, al no tomar en cuenta las comparaciones morfológicas que en su momento señalaron los autores que las describieron, cuando las confrontaron con especies del género *Idoceras*, del Kimeridgiano Inferior de México.

En las descripciones de los fragmentos de amonitas de California, Imlay (1961) señaló claramente la semejanza que tienen con especies del Kimeridgiano

Inferior de México. En cambio, Brochwicz-Lewiński y Rózak (*op. cit.*), y Oloriz (1987), sólo toman en consideración las referencias sistemáticas inciertas de Imlay (*op. cit.*), cuando las relacionó con la especie *planula* del Oxfordiano Superior, de donde, y por extrapolación, proponen modificaciones estratigráficas al grupo de *Idoceras* de México.

Por otra parte, no puede establecerse una discusión del ejemplar de Sonora (in Beauvais y Stump, 1976), sobre su posición sistemática y estratigráfica, puesto que no existe una ilustración o descripción del mismo. La ilustración de *Idoceras* del grupo *planula*, proveniente del pozo de Louisiana (in Imlay, 1945), no permite afirmar que efectivamente pertenece a esa especie, por corresponder a un fragmento de ejemplar, extraído por la barrena de perforación.

De lo anterior se observa que, cuando se ha analizado el género *Idoceras* en México, se han propuesto varias hipótesis, referentes a su edad y origen, entre otras:

1. Las especies de *Idoceras* de México no son kimeridgianas, son oxfordianas (Brochwicz-Lewiński y Rózak, *op. cit.*),
2. Se trata de un género polifilético (Oloriz, 1980).

### c) Los Caracteres Morfológicos

Frecuentemente se invoca el carácter morfológico, distintivo de *Idoceras* señalado originalmente por Burckhardt (1906), referente a la inflexión adoral de las costillas, cuando cruzan la región ventral, donde a veces pueden debilitarse hasta formar una banda lisa. Esto ha propiciado que se pretenda incluir en ese género, formas del Oxfordiano Superior, con objeto de explicar el origen de *Idoceras* (Brochwicz-Lewiński, 1973).

Sin embargo, el tipo de enrollamiento, la forma y dirección lateral de las costillas y, sobre todo, la línea de sutura son elementos morfológicos pasados lamentablemente por alto, por los autores antes mencionados, cuando estudian el género *Idoceras*. Por nuestra parte, consideramos fundamental el análisis de los caracteres antes señalados, para explicar su posible filogenia y la posición estratigráfica del importante grupo de *Idoceras* de México.

Meléndez (1989) precisa las características de las especies de "*Idoceras*" oxfordianas (= *Subnebrodites*), según el costillaje ventral idoceratoide, la sección ele-

vada y comprimida, región ventral "apuntada" y estrecha, y una típica banda lisa en la parte media ventral; dicho autor hace hincapié en el tipo de región ventral angosta, para caracterizar y diferenciar a ese género de otras formas oxfordianas, como *Idoceras* (*Præidoceras*) *madagascariense* Collignon (1959).

Además, Meléndez (1989) reconoce que *Subnebrodites* e *Idoceras* representan dos taxa diferentes e infiere que deben ser separados en otras tantas unidades supragenéricas; del segundo género no menciona las características.

#### **Confrontación de tipos de enrollamiento y de costillas laterales de los dos grupos de especies de "Idoceras":**

Al confrontar el tipo de enrollamiento y la dirección lateral de las costillas de las especies oxfordianas y kimeridgianas, incluidas indistintamente en el género *Idoceras*, observamos que dichos caracteres pueden ser resumidos como sigue:

1. Las formas del Oxfordiano Superior son evolutas, tipo nebrodítico, tienen costillas radiales simples en los flancos y bifurcadas en la parte lateroventral; en las vueltas internas, la bifurcación de las costillas es cubierta por la última vuelta; el representante es el género *Subnebrodites* Spath, con la especie tipo *Ammonites planula* Hehl, por designación de Spath (1925) (Fig. 3).

Este grupo incluye a las especies *laxevolutum* (Fontannes) (no Burckhardt, 1906), *tonnerense* (Loriot) y *proteron* Nitzopoulos; la especie *shroederi* Wegele no tiene el enrollamiento evoluta, tipo nebrodítico, las costillas no son radiales, tiene además protuberancias tuberculiformes umbilicales, por lo que debe ser separado del grupo *planula*. Lo mismo sucede con la especie *minutum* Dieterich, cuyo tipo de enrollamiento no corresponde al de *planula*, su lugar está con los *Discocephinctes*.

2. Las formas semievolutas, de la cima del Kimeridgiano Inferior, tienen las costillas prorsiradales bi o polifurcadas en la parte lateroventral; en algunas especies se observa la bifurcación de las costillas en las vueltas internas. El representante es el género *Idoceras* Burckhardt, con la especie tipo *I. balderni* (Oppel) in Spath (1925) (Fig. 3).

En la figura 3 se confronta el tipo de costillaje lateral, de dos grupos de especies de *Subnebrodites* e *Idoceras*; la flecha indica la dirección de las costillas y el vértice de los radios de la concha subraya que las costillas son radiales, en las especies del primer género (a y b) y prorsiradales en las del segundo (c y d).

La figura 4 contiene varias especies de *Idoceras* del Kimeridgiano Inferior de México, que muestran la dirección prorsiradial de las costillas laterales; la referencia también es el centro de la concha, marcada por el vértice de los radios; los dibujos corresponden a ejemplares estudiados por Burckhardt (1906 y 1912).

#### **La Línea de Sutura**

Se trata de una estructura que no es comúnmente estudiada con fines sistemáticos, algunos especialistas la describen e ilustran, otros prefieren tomar en cuenta caracteres morfológicos externos de la concha o de otro tipo, como elementos básicos para sus propuestas de clasificación.

En efecto, Donovan *et al.* (1980) consideran de relevancia ciertos factores paleogeográficos y aspectos ornamentales de la concha, para subdividir a la superfamilia Perisphinctaceae, como serían sucesiones latitudinales, restringida distribución geográfica de ciertos grupos, presencia de apósis peristomales, asociados a dimorfismo y tipos de costillaje.

Sin embargo, para ciertos autores, algunos caracteres morfológicos de la línea de sutura se consideran necesarios para diferenciar a los perisfíntidos, como son la dirección y forma de la línea de sutura (oblicua, incurvada o recta, con relación al radio de la concha), y la posición de esta estructura sobre los rebordes umbilical y lateroventral (Schindewolf, 1954 y Westermann, 1956). El *Treatise* (in Arkell *et al.*, 1957) sólo toma en consideración los lóbulos suspensivos, para diferenciar a los géneros de perisfíntidos.

Es de recordar que Arkell (1957) discutió la validez de "disecar" las conchas de amonitas, y por lo tanto destruirlas, con el fin de observar las partes dorsales de las mismas, para encontrar la clave de la filogenia de los perisfíntidos; el mismo autor señala deformaciones de la línea de sutura, producto de la presencia de costillas contiguas a la localización de aquélla, en ese grupo de amonitas.

Otro tipo de observaciones en la línea de sutura de los perisfíntidos se centra en la primera silla lateral, generalmente rectangular y muy ligera y asimétricamente bifurcada en la cima (Burckhardt *op. cit.*).

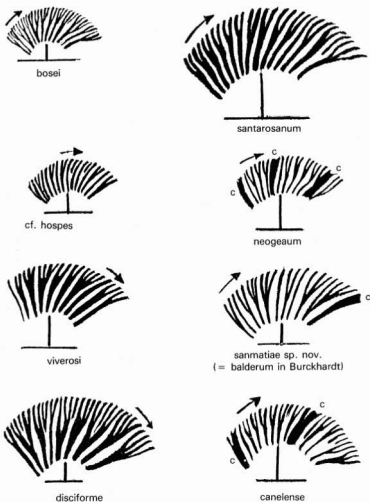


Fig. 4.- Varias especies de *Idoceras* del Kimeridgiano Inferior de México muestran, por medio de una flecha, la dirección prosiradial de las costillas bi o polifurcadas; referencia: centro de la concha marcada por el vértice de radios; c = constricciones (cf. Burckhardt, 1906 y 1912) (x 1).

## DIFERENCIAS Y ANALOGÍAS DEL GÉNERO "IDOCERAS" CON OTROS PERISFINCTIDOS

Recientemente se toma como carácter importante en la diferenciación de géneros de perisfinctidos, la presencia del primer lóbulo lateral, que por lo general es trifido y por lo mismo no muestra una gran variedad de formas.

No obstante, consideramos que es en la segunda silla lateral, donde aparece una gran variabilidad de formas, producto de la inserción progresiva de su lóbulo accesorio apical, que se transforma en el segundo lóbulo lateral, en una etapa de la evolución de ese grupo, justo en el límite Oxfordiano-Kimeridgiano.

En vista de las diferentes apelaciones utilizadas para designar los elementos que conforman la línea de sutura, transcribimos las denominaciones utilizadas por Burckhardt (1906, 1912), cuando describió las especies del género *Idoceras*. En particular, dicho autor observó la individualización del segundo lóbulo lateral, que, por nuestra parte, consideramos decisivo para separar los dos grupos de *Idoceras* de edades diferentes; al mismo tiempo, aquí confrontamos esa nomenclatura de la línea de sutura, con la proporcionada por el *Treatise*.

Para Burckhardt (*op. cit.*), los dos elementos fundamentales de la línea de sutura de las especies de *Idoceras*, traducidos del francés, son:

- ... lóbulos: externo, primero y segundo lóbulos laterales, y primero y segundo lóbulos auxiliares, estos últimos, generalmente oblicuos, y
- ... sillas: externa, primera y segunda laterales, y auxiliares. Estas denominaciones, confrontadas con la terminología del *Treatise* (in Arkell *et al.*, 1957), serían como se observa en el cuadro 1:

**CUADRO 1**  
**NOMENCLATURA DE LA LÍNEA DE SUTURA**  
**(según los autores que se indican)**

| Burckhardt<br>(1906 y 1912) | Treatise<br>(Arkell <i>et al.</i> , 1957) |
|-----------------------------|---|
| Lóbulo externo              | Lóbulo ventral                            |
| Primer lóbulo lateral       |   |
| Segundo lóbulo lateral      |   |
| Lóbulos auxiliares          | Lóbulos suspensivos                       |
| Silla externa               | Primera silla lateral                     |
| Primera silla lateral       | Segunda silla lateral                     |
| Segunda silla lateral       | —   |
| Sillas auxiliares           | —   |

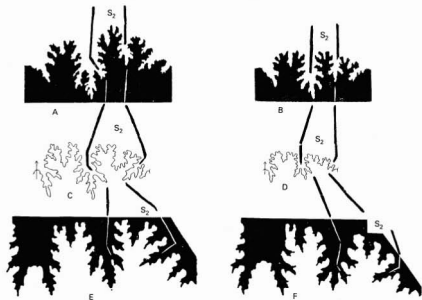
El género "*Idoceras*", Oxfordiano y Kimeridgiano, ha sido comparado por algunos autores, con perisfinctidos de edades similares, por lo que se han hecho algunas propuestas, de posibles analogías morfológicas o estratigráficas; en general, el carácter que más se ha invocado en esas comparaciones ha sido el tipo de costillaje que poseen en la región ventral; por lo que consideramos que deben hacerse otro tipo de señalamientos, con el fin de descartar las posibles similitudes que presentan esos géneros:

### a) La línea de sutura de *Subnebrodites*, Spath (1925), difiere de *Orthosphinctes*, Schindewolf (1925), y de *Idoceras* Burckhardt (1906).

Con objeto de descartar la propuesta de Atrops (*op. cit.*) y Cariou *et al.* (1985), de incluir a ciertas especies de "*Idoceras*" del Oxfordiano Superior, en el género *Orthosphinctes*, se ha elaborado el cuadro comparativo de la figura 5, donde se incluyen líneas de sutura de este último género, según fue ilustrado por Geyer (1961); así como de *Subnebrodites*, según Ziegler (1959) y de *Idoceras* s. st., según Burckhardt (*op. cit.*).

En la figura 5 se enfatiza la segunda silla lateral ( $S_2$ ), por considerar que representa el elemento más característico y distintivo, que permite diferenciar entre sí, a esos tres géneros. En efecto, esa estructura no puede ser confundida por lo siguiente:

- En *Orthosphinctes*, del Oxfordiano, con las especies *polygratus* y *colubrinus* (*cf.*, Geyer, *op. cit.*) de Europa, tienen  $S_2$  trifurcada; la tercera silla ( $S_3$ ) es diagonal y simple (Fig. 5).
- En *Subnebrodites*, también del Oxfordiano, con las especies *planula* y *laxevolutum* de Europa (in Ziegler, *op. cit.*),  $S_2$  es voluminosa y bifurcada, su base es angosta;  $S_3$  es minúscula y oblicua (Fig. 5).
- *Idoceras* del Kimeridgiano Inferior de México, con las especies *viverosi* y *subdudalum* (*cf.* Burckhardt *op. cit.*), posee  $S_2$  individualizada y rectangular, la base es tan ancha como la cima;  $S_3$  es importante y ligeramente diagonal (Fig. 5). La separación de  $S_2$  y  $S_3$ , mediante  $L_2$ , se observa en todas las especies de *Idoceras* del Kimeridgiano Inferior de México, descritas por Burckhardt (*op. cit.*) e Imray (1939).



**ORTHOSPHINCTES**

- e POLYGYRATUS  
 f COLUBRINUS  
 (Geyer, 1961)

**SUBNEBRODITES**

- c PLANULA  
 d LAXEVOLUTUM  
 (Ziegler, 1969)

**IDOCERAS**

- a VIVEROSI  
 b SUBDEDALUM  
 (Burckhardt, 1906)

Fig. 5.- Tres tipos de segunda silla lateral ( $S_2$ ), en perisphinctidos: ligeramente bifurcada (*Idoceras viverosi* y *subdedalum*; a y b); muy bifurcada (*Subnebrodites planula* y *laxevolutum*; c y d); y trifurcada (*Orthosphinctes polygyratus* y *colubrinus*; e y f); (x 2). (según Burckhardt, 1906 y 1912; Geyer, 1961 y Ziegler, 1969).

La clara diferenciación de los caracteres de la línea de sutura antes señalados, descarta toda posibilidad de incluir especies de *Subnebrodites* e *Idoceras*, oxfordianas y kimeridgianas, respectivamente, en la misma entidad sistemática que *Orthosphinctes*.

En la figura 6 se comparan líneas de sutura de especies de *Subnebrodites* e *Idoceras*, con objeto de hacer resaltar la diferencia notable que presentan esos dos géneros, en la segunda silla lateral ( $S_2$ ). La línea de sutura de *S. planula* y *S. laxevolutum* posee pocos elementos,  $S_2$  es ancha en la cima y fuertemente bifurcada (según Ziegler, 1959).

En cambio, las especies de *Idoceras striatum*, *durangense* y *complanatum* se caracterizan por  $S_2$  rectangular y de base ancha;  $S_3$  y otros elementos son oblicuos a la tendencia general de la línea de sutura (Fig. 6) (según Burckhardt, 1912 e Imlay, 1939).

Es de recordar que Arkell (1939) tomó en cuenta la relación del ancho del cuello de la segunda silla lateral, en el caso de ciertos perisfinctidos; nosotros aquí consideramos importantes esas observaciones, porque representan elementos que ayudan a diferenciar grupos de amonitas homomorfas, de edades diferentes.

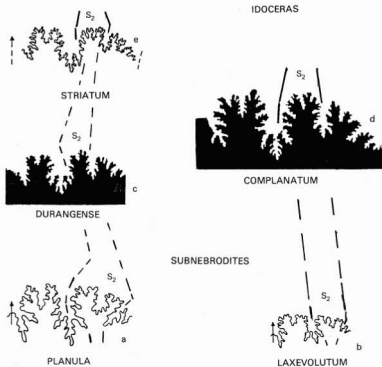


Fig. 6.- Dos tipos de segunda silla lateral ( $S_2$ ) en "idoceratoides": muy bifurcada por un lóbulo accesorio axial, de base angosta y cima ancha (*Subnebrodites*, a y b) y poco bifurcada, de base tan ancha como su cima (*Idoceras*, c, d y e) (x 2); se indican las especies (según Burckhardt, 1912; Imlay, 1937 y Ziegler, 1959).

La figura 7 ilustra las suturas de algunas especies mexicanas, donde se hace resaltar la individualización de  $S_2$ ; se trata de un elemento de la línea de sutura que comúnmente no es tomado en consideración; aquí se enfatiza por considerar que representa un carácter morfológico de referencia muy valioso y constante, en el conjunto de especies de ese género en México.

#### b) Variaciones de $S_2$ en *Idoceras* Burckhardt

El tipo de estructura de  $S_2$ , en las especies de

*Idoceras* del Kimeridgiano Inferior de México, no coincide con el de algunos representantes del mismo género y de edad similar, del Sur de Europa y África.

En efecto, algunas formas mexicanas muestran una cierta similitud en  $S_2$  y  $S_3$ , con *I. balderum*, según lo ilustró Ziegler (1959, Fig. 1a), *I. behanense* Scott (in Scott, 1943, p. 76, Fig. 11) e *I. havarinum* Venzo (in Venzo, 1959, Lám. VII, fig. 3c), de Alemania y Etiopía (Fig. 8).

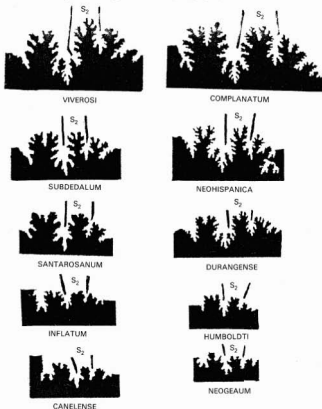


Fig. 7.- Diversas líneas de sutura de especies de *Idoceras* (*Idoceras* subgen. nov., del Kimeridgiano Inferior de México; obsérvese la segunda silla lateral ( $S_2$ ) individualizada, rectangular, de base tan ancha como alta, ligeramente bifurcada; [cf Burckhardt, 1906 y 1912] (x 1.5).

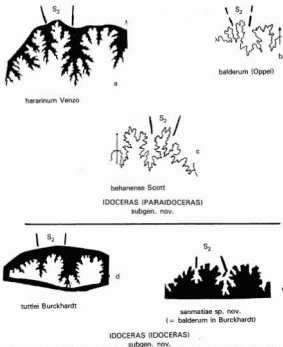


Fig. 8.- La línea de sutura del género *Idoxeris* tiene dos tipos de  $S_2$ : alargada (subgénero *Paraidoxeris* nov.; a, b y c), y rectangular (subgénero *Idoxeris* nov.; d y e); se indican las especies. Ilustraciones de Burckhardt (op. cit.), Scott (1943), Venzó (1959) y Ziegler (1959) (x 1.2, excepto a, x .6).

Los ejemplares europeos y africanos (*balderum*, *behanense* y *hararinum*) tienen  $S_2$  y  $S_3$  muy delgadas, sólo algunos representantes de ese género de México, descritos por Burckhardt (1906 y 1912), muestran el mismo tipo de sillitas delgadas y alargadas (*viverosi*, *subdedalum*, *neohispanica* y *bosei*).

El resto de especies de *Idoxeris*, descritas por Burckhardt (op. cit.), poseen  $S_2$  rectangular, más alta que ancha, como *complanatum*, *santarosanum*, *durangense*, *inflatum*, *canelese*, *humboldtii*, *neogaenum*, *balderum* (= *sanmatiae* sp. nov.), *aguilerae*, *johnseni*, *tuttlei*, *sotoloi*, *mexicanum*, *submantelli* y *sautieri*. Aquí debe incluirse a *striatum* Imlay, 1939.

Esa diferencia en la línea de sutura es importante y suficiente para separar dos grupos de especies, por lo que proponemos denominar *Paraidoxeris* subgen.

nov., a las especies que tienen  $S_2$  y  $S_3$  delgadas y alargadas; la especie tipo es *I. (Paraidoxeris) balderum* (Oppel) in Ziegler (1959, Lám. 1, figs. 4 y 1a).

Esos caracteres lo diferencian del subgénero *Idoxeris* nov., que aquí también proponemos para las especies que poseen sillitas laterales rectangulares, más altas que anchas, y cuya especie tipo es *I. (Idoxeris) complanatum* (Burckhardt, 1912, p. 115, Lám. XXVIII, figs. 4, 6-8).

También aquí comparamos las líneas de suturas de *I. balderum* (Oppel), in Burckhardt (1906, p. 55, Lám. XIII, fig. 8) de México, e *I. (Paraidoxeris) balderum* (Oppel), in Ziegler (1959, fig. 1a) de Alemania; ambas muestran diferencias sustanciales que merecen ser separadas en otras tantas entidades subgenéricas y específicas (Fig. 8).

La forma mexicana tiene  $S_1$  y  $S_2$  rectangulares y masivas, la línea de sutura posee más elementos que la forma de Alemania del Sur, descrita por Ziegler (*op. cit.*). Las sillas delgadas y alargadas de esta última localidad, contrastan con las de la especie descrita bajo el mismo nombre por Burckhardt (1906); por lo cual proponemos denominar a la forma de México, como *Idoceras* (*Idoceras*) *tanmatiae* sp. nov., de acuerdo a la localidad donde fue encontrada (Burckhardt *op. cit.*) (Fig. 8).

Un elemento a señalar, en la línea de sutura del género *Idoceras*, es la posición oblicua de los lóbulos auxiliares, que permiten reconocer el tamaño y distribución de  $S_2$  e incluso de  $S_3$ .

### c) *Subnebrodites* y *Ataxioceras* poseen líneas de sutura diferentes

Otro argumento, de carácter morfológico, invocado en estudios donde se hace referencia a las especies de "*Idoceras*" (= *Subnebrodites*) del Oxfordiano, es incluirlas en los ataxiocerátidos, a través de los ortosfnctidos, según Atrops (*op. cit.*); quien, por otra parte, sólo menciona las especies de "*Idoceras*" del Oxfordiano Superior e ignora las de la cima del Kimeridgiano Inferior. *Subnebrodites* y *Ataxioceras* muestran una gran diferencia en la línea de sutura, como puede comprobarse al compararlas entre sí (Fig. 9).

Geyer (1961, Fig. 63) proporcionó ilustraciones de líneas de sutura de algunas especies de *Ataxioceras*, cuya particularidad está en  $S_2$ , delgada, alargada, de base muy estrecha y trifurcada en la cima. En cambio, la segunda silla lateral de *Subnebrodites* es rectangular, con tendencia a ser masiva y bifurcada en la cima (Fig. 9).

Por lo tanto, las especies de *Subnebrodites*, vía *Orthosfnctes*, no pueden pertenecer a la misma unidad sistemática que *Ataxioceras*; más bien hay que buscar la similitud sutural de este último género, con el subgénero de edad más reciente, *Paraidoceras*. Ambos tienen sillas laterales esbeltas, pero son de edades diferentes; *Ataxioceras* tiene  $S_2$  trifurcada (Fig. 9). Por supuesto, la morfología de las conchas los ubica en subfamilias diferentes.

### d) *Subnebrodites* e *Idoceras* pertenecen a unidades supragénicas diferentes

Aunque el tema aquí tratado es establecer las diferencias morfológicas y estratigráficas, de los géneros *Subnebrodites* e *Idoceras*, no está por demás hacer algu-

nas observaciones relativas a las posibles similitudes o divergencias que presentan las formas oxfordianas, pertenecientes a *Subnebrodites*, con otros géneros como *Passendorferia* Brochwiczy-Lewinski, 1973, y *Sequiriasia* (*Gemmellarites*) Meléndez, 1989. Esta comparación ubica a los géneros *Subnebrodites* e *Idoceras* en unidades sistemáticas diferentes.

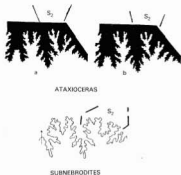


Fig. 9. — Dos tipos de  $S_2$  de perisfnctidos: alargada con cima trifurcada levemente (*Ataxioceras*, Kimeridgiano Inferior), y masiva, con cima ancha y bifurcada por un lóbulo accesorio (*Subnebrodites*, Oxfordiano Superior). Ilustraciones tomadas de Geyer (1961) y Ziegler (1959).

*Subnebrodites*, *Passendorferia* y otros géneros más fueron incluidos por Meléndez (1989), en su subfamilia *Passendorferiinae*, al tomar en consideración dimorfismos, relaciones paleogeográficas, morfología y ornamentación de la concha. La línea de sutura no fue analizada por ese autor, sólo se limitó a señalarla incidentalmente como de tipo "passendorferioide" (p. 184 y 205).

En párrafos anteriores se señaló que *Subnebrodites* tiene una línea de sutura particular, en cuanto a que posee pocos elementos;  $S_2$  es de base relativamente angosta y baja, que contrasta con su cima ancha, dividida por un lóbulo accesorio; la rama externa es la más prominente de las dos.

La línea de sutura de algunas de las especies referidas al género *Passendorferia* por Meléndez (*op. cit.*),

e ilustradas por otros autores, tienen mucha similitud con *Subnebrodites*, pero no con *Idoceras*.

En efecto, las especies incluidas por Meléndez (*op. cit.*) en *Passendorferiinae*, donde es posible comparar la línea de sutura, ésta muestra casi siempre los mismos caracteres: pocos elementos,  $L_1$  siempre trifurcada y  $S_2$  voluminosa en su cima, bi o trifurcada, la rama externa sobresale por su prominencia, su base es estrecha a muy delgada, o roma, alargada y/o endeble como en:

- *Passendorferia (Passendorferia) ex. gr. torcalense* (Kilian) in Sequero (1977, Lám. 1).
- *P. (P.) uptoiooides* Enay (1966, Lám. 22, fig. 1; Lám. 23, figs. 1a y 2a).
- *P. (P.) teresiformis* Brochwicz-Lewinski, 1973 (in Enay, *op. cit.*, Lám. 24, fig. 1a).
- *P. (P.) tenuis* Enay (*op. cit.*, Lám. 19, fig. 3a).
- *Sequeirosia (Gemmellarites) trichoplocus* (Gemmellaro) (in Enay, *op. cit.*, Lám. 27, fig. 7).

En párrafos anteriores se confrontaron las líneas de sutura de *Subnebrodites* e *Idoceras*, por lo que es innecesario insistir en esas diferencias que pueden observarse en la figura 6; sin embargo, al hacer las observaciones morfológicas suturales de las especies arriba mencionadas, de *Passendorferia* y *Sequeirosia*, coincidimos con Meléndez, 1989 en ubicarlas, junto con las de *Subnebrodites*, en la subfamilia *Passendorferiinae* Meléndez (*op. cit.*).

Meléndez (*op. cit.*) no señaló propiamente las características de esa subfamilia; sin embargo, se trata de formas evolutas, con costillas radiales, bifurcadas en la parte ventrolateral;  $S_2$  voluminosa en su cima, bi o trifurcada fuertemente, base delgada; muy pocos elementos suturales lateroombilicales diagonales. Oxfordiano.

En cambio, *Idoceras* forma parte de la subfamilia *Idoceratinae*, Spath 1924, que comprende formas semievolutas, costillas prorsiradales, bi o polifurcadas, con constricciones;  $S_1$  a  $S_3$  individualizadas, varios elementos suturales lateroombilicales diagonales. Kimmeridgiano Inferior.

Ambas subfamilias, de edades diferentes, tienen las costillas proyectadas ventralmente hacia adelante, como otros géneros homomorfos del Jurásico Superior, que poseen el mismo carácter morfológico; lo cual no significa que tengan una relación filogenética continua.

## IMPLANTACION DE LOBULOS LATERALES EN LA SEGUNDA Y TERCERA SILLAS LATERALES DE PERISFINCTIDOS DEL JURASICO SUPERIOR

En todos los estudios sistemáticos sobre los idoceratoides no se ha tratado de explicar la relación filogenética, que podría haber entre el grupo *planula* del Oxfordiano y el grupo *halderoni*, de la cima del Kimmeridgiano Inferior, no obstante ser incluidos frecuentemente en el mismo género *Idoceras*.

Los argumentos invocados por algunos de estos autores, para incluir dos grupos de especies de edades diferentes en la misma unidad sistemática, sólo se basan en el tipo de costillaje ventral, como fue señalado líneas arriba; se trata de una estructura morfológica externa que originó, inclusive, el nombre del género *Idoceras* (Burckhardt, 1906, p. 38).

Se han propuesto varias teorías para insertar a los "idoceratoides" neoxfordianos en los perisfinctidos, a través de los subgéneros *Perisfinctes* (*Dichotomosphinctes*) y *P. (Arisphinctes)*, según el tipo de enrollamiento evolutivo y un costillaje predominantemente simple, en las vueltas externas (Brochwicz-Lewiński, 1973 y Brochwicz-Lewiński y Rózak, 1976; cf. Donovan *et al.*, 1980). En esas propuestas filogenéticas sólo se hace alusión al género *Subnebrodites*, del Oxfordiano Superior, no así a *Idoceras* del Kimmeridgiano Inferior.

Por nuestra parte, consideramos como elemento fundamental para diferenciar a los perisfinctidos, de las capas limítrofes del Oxfordiano-Kimmeridgiano, la evolución de  $S_2$ , porque permite establecer líneas filogenéticas. Sus mutaciones corresponden a la implantación del segundo lóbulo lateral ( $L_2$ ) en  $S_2$ , y sitúan a los idoceratoides eokimmeridgianos de México, en el contexto de la evolución de los perisfinctidos.

Asimismo, el reconocer las etapas de la evolución de  $L_2$ , e incluso del tercer lóbulo lateral ( $L_3$ ), permite diferenciar a los perisfinctidos, con fines sistemáticos y cronoestratigráficos. La implantación de estas dos estructuras representa una genuina innovación genética, que resulta básica para caracterizar a ese grupo de amonitas.

De esta manera, en el caso de los idoceratoides preferimos la determinación de las etapas evolutivas de esas estructuras suturales, a otros caracteres morfológicos ornamentales sobre la región ventral, porque estos últimos no explican la posible o nula relación filogenética de ese grupo del Jurásico Superior.

En una etapa avanzada de la evolución de los perisfinctidos se efectúa la implantación de  $L_2$ , el pro-

ceso se inicia con un lóbulo accesorio que divide fuertemente  $S_2$ , en los reineckeados del Caloviano hasta los perisfinctidos del Oxfordiano. Más tarde el lóbulo accesorio se transforma en  $L_2$ , por lo que divide  $S_2$  y la transforma en dos estructuras individualizadas  $S_2$  y  $S_3$ , en ejemplares de la base del Kimeridgiano (Fig. 10); su instalación progresiva reviste las etapas siguientes:

1. En el Oxfordiano Medio se diferencian dos grupos de perisfinctidos, de acuerdo a la forma de  $S_2$ , de base estrangulada y cima ancha (Fig. 10).
  - a) **bifurcada débilmente en la cima**, por un lóbulo accesorio, el representante del grupo es *Perisphinctes helena*, otro ejemplar que ilustra este caso se observa en *P. (P.) n. sp. C* (in Enay, 1966, Lám. 14, fig. 3, p. 396); también están los representantes de *Passendorferia* antes señalados. El tipo de  $S_2$  proveniente de formas del Caloviano, como los reineckeados y sobrevive, posiblemente, hasta la base del Kimeridgiano, con ortosfinctidos (Fig. 11), y
  - b) **trifurcada en la cima**, donde  $S_2$  está caracterizada por varios representantes, que constituyen el grupo de *Perisphinctes plicatilis-bocconii-polygratus*; el grupo cubre el Oxfordiano Medio y Superior, y quizás el Kimeridgiano Inferior (Fig. 10).

Es muy posible que este grupo haya originado al género *Ataxioceras*, del Kimeridgiano Inferior, que también tiene  $S_2$  trifurcada, muy individualizada y alargada (Geyer, 1961, Fig. 63) (cf. Figs. 9 y 10).

En el Oxfordiano Medio, los representantes de los dos grupos, con  $S_2$  bi y trifurcada, son incluidos indistintamente en el subgénero *Perisphinctes (Arisphinctes)* (Enay, 1966); eso merece ser estudiado bajo bases rigurosas, que no invoquen sólo al supuesto dimorfismo. Algunas de estas especies han sido incluidas por Meléndez (1989) en el género *Passendorferia*.

2. En el Oxfordiano Superior,  $S_2$  muestra una fuerte división en la cima, producida por un profundo lóbulo accesorio, el representante más notable es *planula*. Ahí confluyen formas con líneas de sutura casi similar a esa especie, como *pseudopolyplacoides* y *polygratus*; estas dos últimas especies persisten, posiblemente, en la base del Kimeridgiano Inferior.

Las tres especies mencionadas pertenecen a dos géneros diferentes y esbozan una fuerte subdivisión de  $S_2$ , causada por uno (*planula* y *pseudopolyplacoides*) o dos lóbulos accesorios (*polygratus*) (Fig. 10).

Atrops (1982) asigna *pseudopolyplacoides* y *polygratus* al género *Orthosphinctes* y las pone en sinonimia; según este autor, *pseudopolyplacoides* sería un sinónimo morfotipo de *polygratus*, al tomar en cuenta la tendencia ascendente o descendente de la curva de costillaje, el dimorfismo determinado a partir de la presencia de apófisis peristomales y la relación porcentual de la división de las costillas. En ninguno de esos casos analizados por Atrops (*op. cit.*), él hace referencia a la forma de la línea de sutura, como las ilustró Geyer (1961); esas diferencias suturales son tan evidentes, que no pueden pasarse por alto, como para asimilar una de esas especies a la otra.

Por otra parte, la caracterización fundamental de la línea de sutura, evidenciada en  $S_2$ , descarta el posible nexa de *Subnebrodites* con *Ataxioceras*, y por lo tanto, con los *Orthosphinctes*, como lo propuso Atrops (*op. cit.*). Más bien, la similitud de  $S_2$ , tipo *Subnebrodites*, con formas contemporáneas como *Passendorferia*, explicaría la evolución de la línea de sutura de los perisfinctidos, a partir de la adquisición de nuevos elementos en esa estructura.

3. En el Oxfordiano Superior, zona con *planula*, hay formas que muestran una pronunciada o relativa bifurcación de  $S_2$ , como los perisfinctidos que Hantzpergue (1989) describió e ilustró: *Lithosphinctes gigantoplex* (Quenstedt), (in Hantzpergue, *op. cit.*, p. 122, Fig. 22c), *L. janus* (Chofat) (in Hantzpergue *op. cit.*, p. 130, Fig. 25d) y *Subdiscoaphinctes grandiplex* (Quenstedt) (in Hantzpergue, *op. cit.*, p. 89, Fig. b).
4. En la base del Kimeridgiano se efectúa propiamente la individualización de  $S_2$ , en *Orthosphinctes freybergi* Geyer; se trata de una estructura que recobra una base casi tan ancha como su cima, apenas ligeramente bifurcada, por lo que representa una innovación genética notable, en la evolución de los perisfinctidos del Jurásico Superior (Fig. 10).

Este nuevo tipo de  $S_2$ , que aparece en el Kimeridgiano Inferior, proviene de una forma del Oxfordiano Superior, con  $S_2$  voluminosa en su cima y bifur-

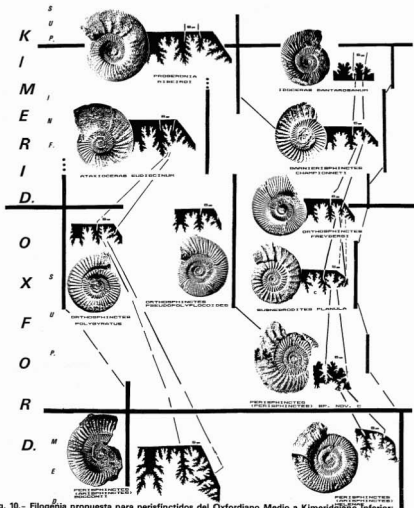


Fig. 10.- Filogenia propuesta para perisfinctoides del Oxfordiano Medio a Kimeridgiense Inferior:

- Línea de sutura con segunda silla lateral ( $S_2$ ) trifurcada (*plicatilis-bocconii-polygyratus-Ataxioceras*) y bifurcada (*heleneae-planula-pseudopolyplocoides*), Oxfordiano Medio a base del Kimeridgiense.
- Individualización de  $S_2$  por implantación del segundo lóbulo lateral ( $L_2$ ) (*freybergi-championneti-Idoceras-Progeronia*), Kimeridgiense Inferior.

Las rayas verticales indican la distribución estratigráfica de las especies, con sus posibles conexiones. Escala arbitraria. Ilustraciones según Burckhardt (1906), Dorn (1930), Enay (1966) y Geyer (1962).

cada por un fuerte lóbulo accesorio apical y una base angosta (*Subnebrodites planula*) (Fig. 10).

La separación de estas dos especies (*freybergi* y *planula*), viene a reforzar el concepto bioestratigráfico del límite Oxfordiano-Kimeridgiano, al establecerse una etapa evolutiva en los perisfinctidos del Kimeridgiano Inferior, por efecto de la implantación de  $L_2$ , que origina  $S_2$  y  $S_3$  individualizadas;  $L_2$  deriva del lóbulo accesorio, presente en  $S_2$  bifurcada, en formas del Oxfordiano.

La implantación de  $L_2$  en  $S_2$  separa dos grupos importantes de perisfinctidos en ese límite, donde, a su vez, se modifica la forma de  $S_2$ , a partir del Kimeridgiano Inferior.

Sin embargo, es de reconocer que en el planteamiento anterior, queda pendiente el problema de *pseudopolypliocoides* y *polygyratus*, como formas del Oxfordiano Superior que llegarían a la base del Kimeridgiano, quienes poseen una forma de  $S_2$  bi o trifurcada (cf. Geyer, 1961 y Schairer, 1974) (Fig. 10).

5. La línea evolutiva iniciada con *freybergi*, en el Kimeridgiano, se continúa con *Garnierisphinctes championneti* (Fontannes), también del Kimeridgiano Inferior (Geyer, 1961); se trata de formas evolutas, similares en cuanto a la presencia del carácter adquirido en la línea de sutura: instalación de  $S_2$  rectangular y tercera silla lateral ( $S_3$ ) inclinada (Fig. 10).

Aquí sólo hacemos notar que en el Kimeridgiano Inferior de Francia se han ilustrado líneas de sutura de *Lithosphinctes achilles* (d'Orbigny), una de ellas muestra un tipo particular de  $L_1$ , superficial y por lo mismo diferente de lo conocido en los perisfinctidos del Jurásico Superior (in Hantzpergue *op. cit.*, p. 141, Fig. 24c), incluso de otro ejemplar de la misma especie, ilustrada por el mismo autor (cf., Fig. 24f).

6. Hacia la cima del Kimeridgiano Inferior dos grupos parecen originarse a partir de *championneti*: *Progeronia ribeiroi* (Choffat) (cf. Geyer, 1961) e *Idoceras* de México (Burckhardt, 1906 y 1912, e Imray, 1939); ambos están caracterizados por una línea de sutura con  $S_2$  individualizada, alargada y paralela al eje de enrollamiento;  $S_3$  es inclinada.

7. Otra etapa de la diferenciación de la sutura, a partir de la implantación de un tercer lóbulo la-

teral ( $L_3$ ), se presenta en *Progeronia ribeiroi*, del límite Kimeridgiano Inferior-Superior, que puede haber dado origen al género *Aulacostephanus*; el cual ya tiene establecida  $S_3$  originada de  $S_2$ , por implantación del tercer lóbulo lateral ( $L_3$ ) en  $S_2$  (Fig. 11). La adquisición de este carácter evolutivo debe servir para separar el Kimeridgiano Inferior del Superior.

A título de resumen, en la figura 11 se muestra la evolución de la línea de sutura, en los perisfinctidos, a partir del Caloviano hasta el Kimeridgiano; donde se observa la individualización de  $S_2$ , fuertemente bifurcada por un lóbulo accesorio, y estrangulada en la base, en los reincekidos *Collota*, *Reineckia*, etc. (cf. Cariou, 1984), quienes además tienen pocos elementos umbilicales inclinados. Este tipo de línea de sutura persiste, con sus variantes, en todo el Oxfordiano (cf. Fig. 10).

En la figura 11 se representa el caso típico de los perisfinctidos, que posee el modelo de línea de sutura antes indicada; ésta evoluciona a formas donde el lóbulo accesorio de  $S_2$  se transformó en  $L_2$  y originó a  $S_3$ , en *Orthosphinctes freybergi*, de la base del Kimeridgiano.

Una etapa avanzada de la evolución de los perisfinctidos se observa cuando  $S_3$  es subdividida por un fuerte lóbulo accesorio en los *Aulacostephanus* de la base del Kimeridgiano Superior (cf. Ziegler, 1962) (Fig. 11).

Los casos más notables de esta tendencia evolutiva, por adquisición de nuevos elementos en la línea de sutura, se observan en el límite Oxfordiano Superior/Kimeridgiano Inferior y Kimeridgiano Inferior/Superior.

En la figura 11 se representa, simultáneamente, el caso de especies de *Ringsteadia*, que están en el límite Oxfordiano-Kimeridgiano, cuyas líneas de sutura ilustró Geyer (1961). En ella también se observa la evolución de  $S_3$ , bifurcada en *R. anglica* Salfeld, que da origen a *R. tenuiplexa* (Quenstedt), donde el lóbulo accesorio de  $S_3$  se implanta fuertemente y origina dos sillas; la externa continúa siendo  $S_3$ , pero individualizada;  $S_4$  forma parte de las estructuras umbilicales, por estar inclinada al resto de la línea de sutura.

Wierzbowski (1978, p. 313) cuestionó las identificaciones de las formas descritas por Geyer (*op. cit.*), con el nombre de *Ringsteadia*; independientemente de la subsecuente designación genérica, está la evidente posición estratigráfica y evolución sutural de las especies mencionadas bajo aquel género, cuyas líneas de sutura ilustró Geyer (*op. cit.*).

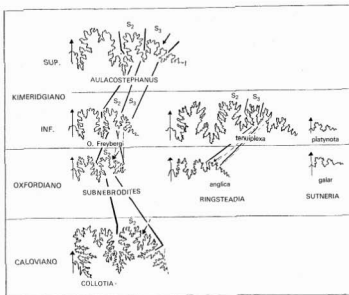


Fig. 11.- Eventos de la evolución de la línea de sutura a nivel de:

Familias de perisfinctidos:

- $S_2$  bifurcada por un lóbulo accesorio (flecha inclinada), reineckeoides (*Colletia*) del Caloviano a perisfinctidos (*Subnebrodites*) del Oxfordiano Superior.
- $S_2$  separada de  $S_3$  por implantación de  $L_2$  (*O. freybergi*, Kimeridgiano Inferior).
- $S_3$  bifurcada por un lóbulo accesorio (*Aulacostephanus*, Kimeridgiano Superior).

Especies de *Ringsteadia*:

- La división de  $S_3$  bifurcada (*anglica*, Oxfordiano Superior), origina  $S_3$  individualizada, por implantación de  $L_3$  (*tenuiplexa*, Kimeridgiano Inferior).

Las dos especies de *Suteria* que dividen el Oxfordiano del Kimeridgiano en Europa no manifiestan, en su línea de sutura, cambios suficientes para servir de referencia bioestratigráfica, a nivel de dos pisos del Jurásico Superior.

Escala arbitraria; ilustraciones de Cariou, 1964; Geyer, 1961; y Ziegler, 1959 y 1962.

Como comparación, en el cuadro evolutivo de los perisfinctidos, en la figura 11 se han incluido las líneas de sutura de especies del género *Suteria*, que han servido para delimitar el Oxfordiano del Kimeridgiano, en Europa (Geyer, 1961); esas estructuras no muestran diferencias suficientes, producto de una innovación genética sutural, como para establecer con rigor el límite cronoestratigráfico antes seña-

lado, entre las especies *galar* y *platynota*, respectivamente.

**CONCLUSIONES**

El presente estudio representa un aporte del autor a la explicación, a menudo polémica en otras latitudes, sobre la posición sistemática y estratigráfica del



- \_\_\_\_\_. 1961. Late Jurassic ammonites from the western Sierra Nevada, California: U.S. Geol. Survey Prof. Paper 374-D, 30 p.
- \_\_\_\_\_, y HERMAN, G., 1964. Upper Jurassic ammonites from the subsurface of Texas, Louisiana, and Mississippi: GSSSEP Found. Third Annual Research Conference, Proceedings, pp. 149-170.
- MELENDEZ HEVIA, G., 1989. El Oxfordiense en el sector central de la Cordillera Ibérica (provincias de Zaragoza y Teruel): Institución Fernando El Católico-Instituto de Estudios Turofenses, Zaragoza-Teruel, 418 p., 62 láms.
- OLORIZ, F., 1978. Kimmeridgiense-Tithonico Inferior en el sector central de las Cordilleras Béticas (Zona Subbética) paleontología, bioestratigrafía: Univ. Granada, 758 p., 57 láms., Tesis.
- \_\_\_\_\_. 1981. Introduction to the knowledge of the Kimmeridgian and Lower Tithonian in the central part of the Subbetic Cordilleras (Betic Mountains), Southern Spain: Geol. Balcánica, vol. 11, núm. 1, pp. 27-50.
- \_\_\_\_\_. 1987. El significado biogeográfico de las plataformas mexicanas en el Jurásico Superior. Consideraciones sobre un modelo eco-evolutivo: Rev. Soc. Mex. Paleont., vol. 1, núm. 1, pp. 219-247.
- \_\_\_\_\_. 1988. Ammonites and dispersal biogeography. Is that all? 2nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy, Lisboa, pp. 563-580.
- \_\_\_\_\_, VILLASEÑOR, A. B.; GONZALEZ, C. y WESTERMANN, G. E. G., 1990. Problems of litho-correlation in the Mexico-Caribbean area and the significance of Upper Oxfordian "Disconformities": 1st. Oxfordian meeting, Zaragoza, 1988. Publ. Sepaa, 2, pp. 191-204.
- SAPUNOW, G. von I. y ZIEGLER, B., 1976. Stratigraphische problem im Oberjura des Westlichen Balkangebirgen: Stuttgart. Beitr. Naturk., Ser. B., núm. 18, 47 p.
- SCHAIRER, G., 1974. Quantitative Untersuchungen an Periphonitidae (Ammonoidea) des Unteren Unterkimmeridgium der Frankischen Alb (Bayern): Zittelia 3, pp. 37-124.
- SCHINDEWOLF, O. H., 1954. VIII. On development, evolution, and terminology of ammonoid suture line: Bull. Museum Comparative Zoology at Harvard College, vol. 112, núm. 3, pp. 217-237.
- SCOTT, G., 1943. Palaeontology of Haarrar Province, Ethiopia. Part 4. Jurassic Cephalopoda and a Cretaceous Nautilus: Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 82, núm. 3, pp. 61-93, láms. 10-25.
- SEQUEIROS, L., 1977. Oxfordian ammonite genus *Paradesferia* Broch-wicz-Lewiński, 1973, from Malaga (Subbetic Zone Spain): Act. Geol. Polónica, vol. 27, núm. 3, pp. 357-368, 4 láms., 6 figs., 4 cuadros.
- SPATH, L. F., 1925. Ammonites and Aptychi: Is Wyllie & Smellie. The collection of fossils and rocks from Somaliland: Monogr. Geol. Dep. Hunterian Mus. Glasgow Univ., vol. 1, pp. 111-164.
- VENZO, S., 1959. Cefalopodi neojurassici degli Altipiani Harazini: Acad. Nazionale dei Lincei, 97 p., XIII láms.
- WESTERMANN, G., 1956. Phylogenie der Stephanocerataceae und Perirhynchitaceae des Dogger: Neues Jb. Geol. u. Palaeont., vol. 103, núms. 1 y 2, pp. 233-279.
- WIERZBOWSKI, A., 1987. Ammonites and stratigraphy of the Upper Oxfordian of the Wielun Upland, Central Poland: Act. Geol. Polónica, vol. 29, pp. 299-333, 10 láms.
- ZEISS, A., 1901. Zwei bemerkenswerte Ammoniten aus dem Frankennob: Geol. 81. núm. Bayern, vol. 31, pp. 429-439.
- ZIEGLER, B., 1959. Idocerata und verwandte Ammoniten-Gattungen im Oberjura Schwabens. Eclig. Geol. Helvetica, vol. 52, núm. 1, pp. 19-56, 1 lám.
- \_\_\_\_\_. 1962. Die Ammoniten-Gattung *Aulacostylax* im Oberjura (Taxonomie, Seratigraphie, Biologie): Palaeontographica, tomo 119, A, 172 p., 22 láms.