

2ej. 57

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

BIOLOGIA

"HOMEOMORFIA EN ALGUNAS FAMILIAS DE AMONITAS DEL
CRETACICO DE MEXICO"

T E S I S

Que para obtener el título

de:

B I O L O G O

presenta:

SONIA PATRICIA FRANCO NAVARRETE

México, D.F.

1984



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 está 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.

I N D I C E

	Página
Resumen	1
Introducción	1
Objetivo	9
Procedencia del material	10
Análisis y Discusión del material	16
Conclusiones	27
Bibliografía citada.	29

ILUSTRACIONES

Figura 1.- Mapa de localización de las áreas de estudio...	11
Figura 2.- Mapa que muestra la localización fosilífera de <u>Manuaniceras</u> , <u>Adkinsites</u> , <u>Prohysterocheras</u> y <u>Mortonicer</u> <u>toniceras</u>	13
Figura 3.- Mapa que muestra la localidad fosilífera de <u>Engonoceras</u> , <u>Manuaniceras</u> , <u>Texanites</u> , <u>Stantonoceras</u> , <u>Heterotissotia</u> , <u>Mortonicer</u> <u>toniceras</u> y <u>Venezolice</u> <u>ras</u>	14
Figura Texto 1.- Sección de la vuelta, venter y sutura de algunos géneros de la familia Bracoceratidae.	31
Figura Texto 2.- Sección de la vuelta, venter y sutura de algunos géneros de las familias Engonoceratidae, Tissotiidae, Placenticeratidae y Collignoniceratidae.	33
Tabla 1.- Relación de los fósiles determinados y las Formaciones de donde procede, con su edad respectiva.	15
Tabla 2.- Elementos morfológicos del material fósil.	17
Lámina 1.- Amonitas del Cretácico.	35
Lámina 2.- Amonitas del Cretácico.	37
Lámina 3.- Amonitas del Cretácico.	39

AGRADECIMIENTOS

La autora expresa su agradecimiento al Instituto de Geología por apoyar esta investigación y proporcionar toda clase de facilidades para su realización. Al Dr. Hubert Lecanu, investigador visitante del Instituto de Geología, que cedió el material de Sierra de San Ignacio, ubicada al Norte de Chihuahua y a la Dra. Gloria Alencáster por proporcionar el material del Valle de Ojinaga, localizado al Noreste de Chihuahua. A la M. en C. Celestina González Arreola por sugerir el tema y asesorar el desarrollo de esta investigación. A la Bióloga Ana Bertha Villaseñor Martínez por su apoyo moral y académico durante la elaboración de este trabajo. También cabe agregar el agradecimiento al Ing. Geólogo Odranoel Quintero Legorreta por proporcionar parte del material fotográfico y el mapa geológico.

RESUMEN

La presente investigación da a conocer gran parte de la información existente sobre el tema homeomórfico. En todo el material bibliográfico revisado, cada investigador aporta sus puntos de vista, que, la autora de esta tesis ha considerado, algunos de ellos, para trabajar el material fósil ilustrado, dando sus propias conclusiones al respecto. Parte de la información se transcribió textualmente.

La morfología de los géneros determinados causó confusión, lo que dio lugar al objetivo del análisis de la fauna y siendo el grupo de los cefalopodos y en especial las amonitas, en donde mejor se ejemplifica la homeomorffia. Los géneros en que se basó el estudio para dar esta aportación son: Manuaniceras, Adkinsites, Mortoniceras, Venezoliceras, Engonoceras, Texanites, Stantonoceras y Heterotissotia.

El material proviene de dos áreas fosilíferas que afloran al Norte y Noreste del Estado de Chihuahua, comprendidas en la Provincia fisiográfica de Sierras y Cuencas.

En base a los géneros determinados, los yacimientos fosilíferos son ubicados para el Albiano medio (Cretácico medio) y Campaniano (Cretácico superior).

INTRODUCCION

El fenómeno biológico de homeomorffia, ha sido considerado por mucho tiempo como uno de los impedimentos más serios, para aclarar las relaciones genéticas en cualquier grupo de organismos.

Respecto al tema homeomórfico, varios autores han hecho aportaciones en base a organismos vivos como fósiles. Entre los pioneros en introducirlo en el campo de la Biología, se encuentra Buckman (1895), el cual lo establece como el "fenómeno de semejanza superficial general con diferencia en particular, en detalles estructurales significantes".

Por ejemplo, considerando lo anterior, se comenta que para los no profesionales, las similitudes entre una marsopa y un tiburón, ó entre tipos ordinarios de pelecípodos y braquiópodos, pudieran desde luego parecerles homeomórfos. Pero Haas y Simpson (1946, p. 340) para el término homeomorffia han dado un significado más preciso, especificando que la identidad entre los organismos mencionados pueden alcanzar "tal grado de similitud, que un naturalista entrenado puede llegar a equivocarse en la interpretación".

Asimismo, Buckman (1901) considera que la homeomorffia "es la tendencia de diferentes troncos genéticos que pasan muy independientemente, a través de fases de desarrollo similares".

Por otro lado Schindewolf (1940) hace un llamado al uso "neutral" del término homeomorffia para designar "semejanzas en forma, resultado de los cursos de evolución paralela o divergente". En este mismo año Moret (1940, p. 27), después de mencionar la posibilidad de convergencia entre algunos y el mismo grupo, da el ejemplo siguiente: "Así dos amonitas, de origen claramente diferente, pueden tener una concha realmente semejante" y concluye: diciendo entonces que ellas son dos especies homeomórficas".

Cabe agregar que Schindewolf (1940, p. 446) considera a la evolución convergente como el proceso por el cual formas y estructuras sin relación dan origen a formas semejantes superficialmente, pero no a productos homólogos. El término evolución paralela es usado para la formación de apariencias similares en dos o más tendencias evolutivas que descienden desde una

mutua raíz y con la misma herencia.

Cloud (1941) y Moret (1940) opinan que la homeomorffia es el resultado de una convergencia, que se acaba cuando se produce una similitud que afecta totalmente la apariencia externa de los homeomórfos a tal grado que, uno puede ser interpretado por el otro a menos que se requiera de la observación de ciertas características internas o de otras características para su estudio. De esta manera se concibe que la homeomorffia representa un caracter engañoso de todas las modificaciones homoplásticas antes mencionadas, esto permitió a Buckman (1925, p. 9) hablar de las "decepciones homeomórficas" y a Cloud (1941, p. 901) de las "trampas de la homeomorffia". Todos los caracteres examinados hacen la posible distinción de los homeomórfos, por ejemplo en las vueltas tempranas o en la línea de sutura de una manera engañosa en las amonitas similares (Dacqué, 1921; p. 250 y Haas, 1942; p. 645).

La concepción de la homeomorffia propuesta por Cloud (op. cit.) y Moret (op. cit.) causa límites indeterminados entre ésta y la convergencia, sin embargo la forma del fenómeno es considerado como un caso especial de la última. Asimismo, el criterio "intercambiabilidad" propuesto por estos autores, requiere de una interpretación elástica, de acuerdo a la distancia taxonómica de los grupos convergentes; así de este modo se mencionan los casos famosos de Calceola- Richthofenia- Hippurites, esto podría ser justamente juzgado que un pelecípodo o un braquiópodo pueden ser interpretados como un coral, puesto que en el caso de convergencia intragenérica como se presenta en los

Proplanulites Würtenberger o en los Crioceras, estas formas sólo pueden ser distinguibles por ciertas características internas, que no son accesibles y son justamente llamados homeomórfos. Así estos tres ejemplos mencionados anteriormente pueden ser citados como ejemplos de homeomorffia, pero desde luego esto no es aplicado a todos los casos de convergencia.

Para Haas y Simpson (1946) las interpretaciones de las opiniones de Cloud y Moret sobre el fenómeno de homeomorffia son de gran importancia; ya que basándose en éstas, ellos llegan a dar su definición de homeomorffia, considerándola "como la similitud de dos o más organismos o estructuras que afectan totalmente su apariencia externa y alcanzan tal grado que, a menos que se examinen ciertas características internas ocultas, por un analista entrenado, puede ser interpretado uno por otro" y a los organismos o estructuras similares los nombran homeomórfos en relación mutua.

Por otro lado Haas y Simpson (op. cit.) describen en su investigación, las modificaciones y diferencias que se establecen entre los homeomórfos heterócronos e isócronos propuestos por Mojsisovics (1893) que fueron adoptados por Buckman (1901) distinguiendo así a los homeomorfos no contemporáneos como heterócronos y a los homeomórfos contemporáneos como isócronos. Estos dos términos pueden ser aplicados a todas las especies de modificaciones filéticas estudiadas.

Haas y Simpson (1946) consideran a la convergencia isocrona o homeomorffia como lo describe Scott (1891) en donde establece que si varias especies de un género ancestral pueden

adquirir el nuevo caracter independientemente uno de otro o si las especies de géneros totalmente diferentes gradualmente asumen un linaje común en un plano tal, que un género tiene una semejanza artificial de formas de origen polifilético. Esto puede ser observado en algunos casos de convergencia en amonitas guiada por géneros y especies de origen polifilético Württenberger (1880) y Hyatt (1884).

Para el término "repetición" Haas y Simpson (op. cit.) explican que puede ser aplicado a muchos fenómenos diferentes, por ejemplo se utiliza en el campo de la geología y la paleontología para denominar el regreso en cierto tiempo de "cierta fase litológica" (Mc Kee, 1943), de "facies continentales" o de "ciertas faunas" (Williams, 1913) en la misma área. Hyatt (1889) aplica este término de una manera más técnica filogenéticamente donde él percibe que en "las diferentes series genéticas de un tipo derivado de una raíz ancestral... una eterna presencia de formas similares en sucesiones similares, que son usualmente llamadas representativas y después son falsamente clasificadas como sucesivas, aunque ellas realmente siguen la divergencia de series genéticas". Dollo (1922, p. 216) en este trabajo que la "repetición" no ocurre en las series paleontológicas.

Mojsisovics (1893, p. 5) sugiere el término "convergencia heterócrona" que él observa entre las amonitas no contemporáneas. Buckman sin embargo prefiere llamar a este fenómeno "homeomorfía heterócrona".

Haas (1942) aplica este término a la "repetición" que apa

rece en los tipos morfológicos y ciclos evolutivos de las amonitas del Mesozoico de un período geológico temprano en uno tardío.

En los dos párrafos referidos anteriormente y en ciertas filogenias similares, el significado de este término es confuso por la semejanza de los tipos de amonitas heterócronos. Estos pueden ser considerados como ejemplos típicos de homeomorfía. Como regla se ha establecido que solo la diferencia de la línea sutural garantiza su distinción. Tales casos pueden ser por lo tanto denominados "repetición homeomórfica".

A través del tiempo, por lo menos teóricamente, a diferentes fenómenos se les ha llamado iterativos (formación iterativa de especies) y es descrita por Koken (1897) como "un cierto tipo que persiste a través de largos períodos de tiempo sin ningún cambio, pero queda repetido desde el origen de la formación de las especies abundantes que divergen en todas direcciones. La multitud de variedades y especies están situadas una arriba de la otra desde su origen, aparentemente con alguna conexión genética directa".

En 1902 Koken da una breve descripción de este fenómeno estableciendo que algunas "especies persisten perpetuándose de tiempo en tiempo, apareciendo como variedades en multitud, como por decirlo así, entre más o menos largas pausas". El ejemplo original de este fenómeno fue estudiado por Koken en gasterópodos triásicos y otros casos han sido estudiados en pelecípodos y braquiópodos del Silúrico.

Beurlen (1929, p. 52) propone el término "iterativo" para

el fenómeno que describe a "la formación repetida periódicamente de tipos similares con la misma raíz, no homogéneos, pero indirectamente relacionados".

Cloud (1948) una vez más confirma que la homeomorfía únicamente la emplea para designar similaridad entre las formas externas de todos los organismos, más bien que de una estructura en particular y de acuerdo a este concepto lo aplica a la semejanza tan marcada entre géneros de la misma subfamilia. Pero en especies o subgéneros del mismo género no están propiamente descritos como homeomórfos en cualquier circunstancia.

Schindewolf (1950) hace una rectificación a sus definiciones establecidas en 1940 y considera que la "evolución paralela" se presenta en numerosas líneas filéticas relacionadas, esto puede ocurrir en géneros, familias y en grandes categorías taxonómicas. Este tipo de evolución se puede observar en la secuencia ornamental del tipo de costillas que puede ir desde una forma simple hasta una cada vez más compleja como se presenta en las amonitas del Triásico, Jurásico y Cretácico. Este fenómeno es después referido como apariencia iterativa de formas, o frecuentemente es considerado como homeomorfía. Pero Schindewolf propone para este tipo de evolución, el nombre de "evolución paralela heterócrona" y que el producto puede ser denominado bajo un término neutral de "homeomorfía".

Reyment (1955) en su investigación retoma la aportación hecha por todos los autores que han trabajado sobre el fenómeno de homeomorfía y basándose en estos conceptos ejemplifica este fenómeno en cinco familias de Amonitas del Cretácico de

Nigeria, tomando en cuenta la semejanza externa de los ejemplares en cuanto a la forma de la concha, ornamentación, enrollamiento, línea de sutura, etc. Además establece que existe una conexión directa entre las formas de la concha de las amonitas y las condiciones ambientales, ya que esta forma estructural refleja un cambio en la condición adaptativa por la naturaleza de su desplazamiento. Esta aseveración la retoma de Scott (1940). Reyment (op. cit.) también establece en este trabajo que la concha de las amonitas son indicadores de ambiente.

Raup y Stanley (1978) establecen que durante la evolución de dos grupos que no guardan ninguna relación puede suceder que aparezca una gran semejanza morfológica en el momento en que poseen nichos parecidos, a este fenómeno lo llaman "convergencia adaptativa" y a los taxones parecidos los denominan homeomórfos.

Los biólogos reservan este término para designar un par de especies cuyos miembros son indistinguibles por un observador muy especializado. Sin embargo, la mayoría de los paleontólogos lo aplican de modo general a un par de especies cuyos miembros presentan gran semejanza.

Raup y Stanley consideran que la homeomorfía puede ser el resultado de lo que se llama "evolución paralela o paralelismo", en el que dos grupos íntimamente relacionados y que poseen diferencias morfológicas menores, dan lugar con el transcurso del tiempo a una serie de cambios evolutivos parecidos. El paralelismo y la convergencia se distinguen por el grado de rela-

ción filética entre los grupos ancestrales que están en el origen de las líneas a las cuales ambas especies pertenecen.

Estos mismos autores (op. cit.) observan en este trabajo que el paralelismo y la evolución iterativa tienen un parecido, exceptuando el hecho de que el paralelismo tiene lugar en líneas contemporáneas más que en líneas sucesivas.

También establecen en esta investigación que las líneas convergentes pueden dar lugar a los mismos cambios simultáneamente o en distintos tiempos, dando así como resultado de esta evolución dos tipos de convergencia adaptativa que Cloud (1948) los nombra como convergencia isócrona, en la cual se lleva a cabo el cambio morfológico en el mismo tiempo y la convergencia heterócrona que se lleva a cabo en diferentes tiempos, pero el resultado es una semejanza morfológica.

El grupo de los cefalópodos en especial los amonoideos es en donde mejor ha sido observada la homeomorfía, que en cualquier otro grupo de invertebrados, sin eliminar a los braquiópodos.

OBJETIVO

El objetivo principal de esta investigación ha sido el de dar a conocer la importancia que tiene el fenómeno de homeomorfía tanto en la Biología como en la Paleontología; ya que al realizar trabajos en la determinación taxonómica de un grupo de organismos y establecer sus relaciones filogenéticas, este fenómeno crea confusión por la gran semejanza filética que pre

sentan los taxones a tal grado que se pueden cometer errores al dar nombres y edades geológicas. El fenómeno de homeomorfía ha sido poco investigado en la paleontología y los trabajos son muy escasos.

En la investigación aquí ilustrada se trata de analizar la problemática que se puede encontrar al realizar la determinación de amonitas. En este caso en especial se ha trabajado con algunos géneros representantes de algunas familias de amonitas registradas para el Cretácico medio y tardío de México.

PROCEDENCIA DEL MATERIAL

El material de estudio proviene de dos áreas que afloran en el estado de Chihuahua (Figura 1). La primera se localiza al Norte del Estado, aproximadamente a 65 km de Ciudad Juárez. Está limitada por los paralelos $30^{\circ}30'$ y $30^{\circ}50'$ latitud Norte y por los meridianos $105^{\circ}15'$ y $105^{\circ}35'$ latitud Oeste.

La segunda se localiza al Noreste del Estado de Chihuahua y está limitada por los paralelos $29^{\circ}32'$ y $29^{\circ}43'$ latitud norte y por los meridianos $104^{\circ}30'$ y $104^{\circ}45'$ latitud Oeste; comprendiendo un área de aproximadamente 41 km^2 cercana a la Ciudad de Ojinaga.

Las localidades que se encuentran en el área del Norte de Chihuahua son: Sierra Las Vacas 1701, Cerro Colorado 1702 y Sierra El Pino 1703; todas ellas dentro de la Sierra San Ignacio. Entre las principales formaciones de donde fue colectado el material por el Dr. Humbert Lecanu investigador visitante



Figura 1.- Mapa de localización de las areas de estudio

del Instituto de Geología, se encuentran: Benevides, Lagrima, Loma Plata y Finlay (Figura 2).

El Ingeniero Jaime López de la compañía de GEOCA colectó el material de las localidades Sierra Piguis 1704, Cerro Grande 1705 y Ancón 1706. Las formaciones de donde proceden los ejemplares estudiados son: San Carlos, Ojinaga y Benevides (Figura 3).

De acuerdo con las subdivisiones fisiográficas propuestas por Raisz (1959), las áreas de estudio se encuentran ubicadas en la provincia de Cuencas y Sierras. En esta provincia fisiográfica las Sierras son altas y de forma alargada, las cuales preponderantemente siguen una dirección NW-SE y tienen una altura promedio de 150 m sobre el nivel del mar.

Los fósiles provenientes de las localidades y formaciones antes mencionadas, han sido determinados para algunas familias y ciertos géneros del Cretácico, entre estas tenemos a: Brancoceratidae (Manuaniceras, Adkinsites, Venezoliceras, Mortonoceras y Prohysteroceras); Engonoceratidae (Engonoceras); Tissotidae (Heterotissotia); Placenticeratidae (Stantonoceras) y Collignoniceratidae (Texanites), Tabla 1.

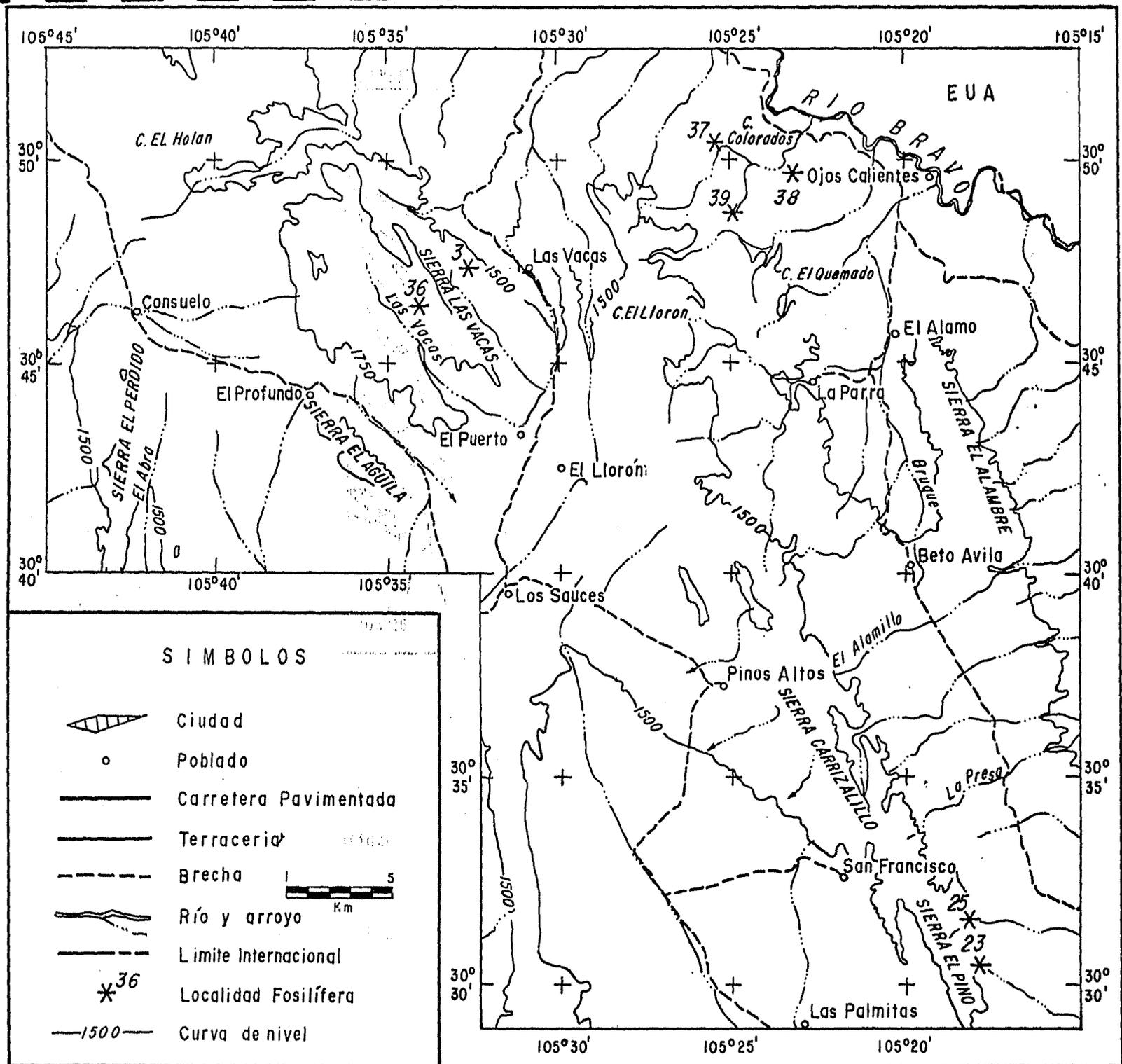


Figura 2.- Mapa que muestra la localidad fosilífera de *Manuaniceras*, *Adkinsites*, *Prohysteroceras* y *Mortonicerias*.

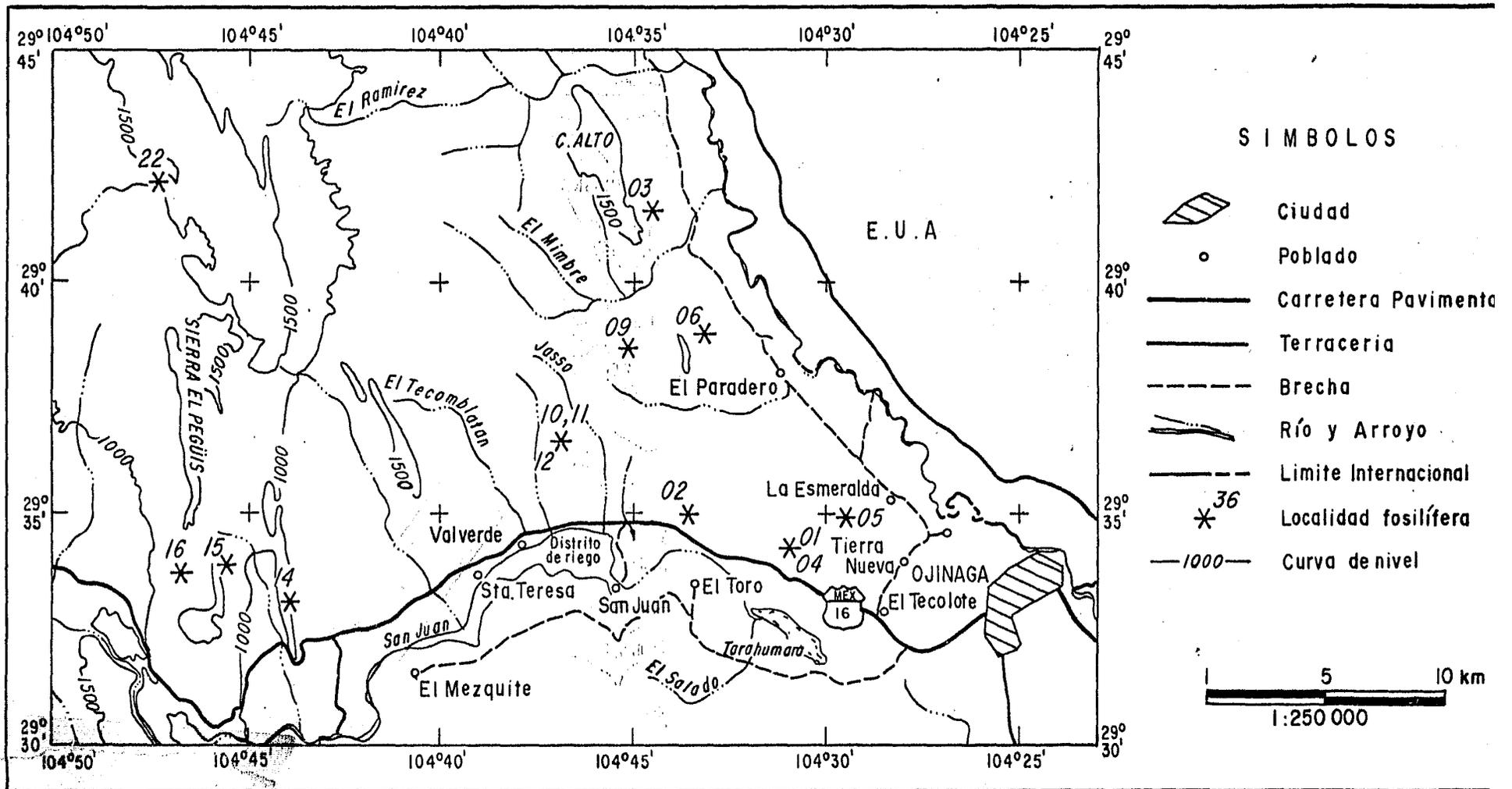


Figura 3.- Mapa que muestra la localidad fosilífera de *Engonoceras*, *Manuaniceras*, *Texanites*, *Stantonoceras*, *Heterotissoti*, *Mortonicerias* y *Venezoliceras*.

FOSILES	FORMACION	EDAD
<u>Texanites</u>	SAN CARLOS	Campaniano
<u>Stantonoceras</u>		Santoniano
<u>Heterotissotia</u>	OJINAGA	Coniaciano
		Turoniano
<u>Mortoniceras</u>	LOMA PLATA	Cenomaniano
<u>Prohysterocheras</u>	LAGRIMA	
<u>Engonoceras</u>	BENEVIDES	Albiano superior
<u>Adkinsites</u>		
<u>Venezoliceras</u>	FINLAY	Albiano medio
<u>Manuaniceras</u>		

Tabla 1.- Relación de los fósiles determinados y las Formaciones de donde procede, con su edad respectiva.

ANALISIS Y DISCUSION DE LA FAUNA

La autora de esta investigación considera que todos los trabajos realizados hasta ahora sobre la homeomorfía son de importancia para el conocimiento de este fenómeno tanto en la Biología como en la Paleontología. La mayoría de los especialistas mencionados en el texto, han manejado a la homeomorfía como el resultado o la consecuencia de los patrones evolutivos, ya sea de convergencia o paralelismo que se puede dar en cualquier grupo de organismos.

En este trabajo se llevó a cabo el análisis homeomórfico de cinco familias y ciertos géneros de ellas del Cretácico de México, basándose en las definiciones de Schindewolf (1940) de la evolución convergente, paralela y retrogresiva. Así como en el concepto de evolución iterativa de Koken (1902) y en el concepto de homeomorfía de Haas y Simpson (1946).

Entre las familias analizadas para este estudio tenemos a: 1) Brancoceratidae, 2) Engonoceratidae, 3) Tissotiidae, 4) Placenticeratidae y 5) Collignoniceratidae. Las características morfológicas observadas en los géneros determinados son: enrollamientos, involutos y evolutos; forma de la concha, comprimida o discoidal; con secciones de la vuelta, lenticular, sagital, rectangular y trapezoidal con vientres quillados o con clavav. La ornamentación está representada en estas amonitas; por burllas, tubérculos y costillas. La sutura se presenta sencilla o compleja (Tabla 2).

El material analizado en esta investigación, se encuen-

Género	Sutura	Enrollamiento	Sección de la vuelta	Ornamentación	
				Costillas	Varios
<u>Manuaniceras</u>	Amonítica	Involuto	Lenticular	Prosirradiadas densas	Bulla umbilical quilla ventral
<u>Venezoliceras</u>	Mal conservada	Involuto	Sagital	Rectirradiadas poco densas robustas	Bulla umbilical y un tubérculo lateral quilla ventral
<u>Adkinsites</u>	Amonítica	Involuto	Lanceolada	Rectirradiadas densas robustas	Bulla umbilical y un tubérculo lateral quilla ventral
<u>Mortoniceras</u>	Amonítica	De involuto a evolutivo	Trapezoidal	Rectirradiadas poco densas	Tubérculo umbilical, lateral y ventral quilla ventral
<u>Prohysteroceras</u>	Mal conservada	De involuto a evolutivo	Rectangular	Rectirradiadas poco densas	Tubérculo umbilical y lateral
<u>Engonoceras</u>	Ceratítica	Involuto	Sagital cóncava con venter sulcado	Flexuosas poco densas	Clava umbilical
<u>Heterotissotia</u>	Ceratítica	Involuto	Rectangular, cóncava, bicarinada	Anchas y espaciadas	2 quillas ventrales
<u>Stantonoceras</u>	Amonítica	Involuto	Ovalada	Prosirradiadas poco densas	Tubérculo umbilical y lateral
<u>Texanites</u>	Amonítica	De involuto a evolutivo	Trapezoidal	Rectirradiadas poco densas	Tubérculo umbilical, lateral y ventral quilla ventral y dos hileras de clavaventrales.

Tabla 2.- Elementos morfológicos del material fósil

tra depositado en el Museo de Paleontología del Instituto de Geología, Ciudad Universitaria, con los números 3379 y del 3811 al 3830.

Superfamilia Acanthoceratacea Hyatt, 1900

Familia Brancoceratidae Spath, 1933

ANALISIS: El registro de la familia Brancoceratidae se tiene a partir del Albiano temprano al Cenomaniano. En el Albiano medio en su parte superior encontramos al género Venezoliceras y Manuaniceras, los cuales se originan del género Oxytropidoceras; en estos dos géneros se ha observado dentro de su línea evolutiva un marcado paralelismo por presentar la siguiente morfología similar: concha discoidal comprimida, costillas análogas en forma, ornamentación y distribución, la última vuelta es más alta que ancha.

Aunque existe confusión entre el género Venezoliceras y Manuaniceras se enmarcan las siguientes diferencias en ellos: La sección de la vuelta en Manuaniceras es lenticular; (Figura Texto 1; a; Lámina 1, figs. 1b y 3a) y en Venezoliceras es sagital (Figura Texto 1; l). Las costillas en Venezoliceras son rec tiradiadas, espaciadas y robustas a diferencia de Manuaniceras que son prosiradiadas y muy cercanas en su nacimiento (Figura Texto 1; b, m y Lámina 1, figs. 1a, 1b y 2). En el género Venezoliceras se presenta una bulla tenue en el borde externo de la región umbilical y un tubérculo en la región lateroventral y en Manuaniceras las costillas son planas y presentan una bulla muy tenue en la región lateroventral (Lámina 1, figs. 1a y 2).

Por otro lado en la misma familia Brancoceratidae se ha determinado al género Adkinsites reportado para el Albiano tardío el cual se origina del género Dipoloceras; el género Adkinsites presenta paralelismo con el género Venezoliceras por la morfología en relación a la forma de la concha que es discoidal comprimida, las costillas son robustas y espaciadas y tan gruesas como los espacios que hay entre ellas, así como su ornamentación y distribución. La última vuelta es lanceolada, la cual sostiene una tenue quilla.

Entre los géneros Adkinsites y Venezoliceras existe una confusión, sin embargo se presentan diferencias entre uno y otro, en Adkinsites las costillas tienen una bulla tenue en la región umbilical y en Venezoliceras se presenta en el borde externo de la región umbilical y un tubérculo en el flanco lateroventral. Además el género Adkinsites presenta también semejanza con el género Oxytropidoceras, en cuanto a la forma de la concha, distribución de costillas y presencia de la quilla ventral (Figura Texto 1; e, f, l y m; Lámina 1, figs. 2 y 4; y Lámina 2, fig. 4).

DISCUSION: Como se puede observar en esta familia los géneros Manuaniceras, Venezoliceras y Adkinsites presentan una morfología externa similar, la cual causa cierta confusión al realizar su determinación taxonómica. Esto se presentó en los géneros Venezoliceras y Manuaniceras, ambos géneros se derivaron de Oxytropidoceras. El género Venezoliceras se separa de este último porque durante su desarrollo ontogenético desarrolla un tubérculo en el flanco. Por otro lado ciertas especies de Venezoliceras conservan probablemente los genes homólogos de los cuales la se-

lección expresó las costillas planas que también se presentan en Manuaniceras y provocan confusión al intentar clasificar los géneros mencionados, es decir Venezoliceras y Manuaniceras.

En esta misma familia se presenta nuevamente este problema con los géneros Adkinsites y Venezoliceras, que a pesar de derivarse de diferentes géneros, Adkinsites de Dipoloceras y Venezoliceras como ya se mencionó de Oxytropidoceras, presentan gran semejanza morfológica, debido a la diversificación que sufre esta familia en el Albiano medio, a esto se debe probablemente que en la mayoría de estos géneros se expresen caracteres morfológicos similares, proporcionados por el acervo genético de la familia que los origina.

Subfamilia Mortoniceratinae Sparth, 1923

El registro de esta subfamilia se presenta desde la parte superior del Albiano medio al Cenomaniano temprano. En la parte superior del Albiano medio se encuentra el género Mortonicerases en el cual se ha observado dentro de su línea evolutiva un paralelismo heterócrono con el género Texanites del Campaniano tardío de la familia Collignoniceratidae; este fenómeno se desarrolla en estos dos géneros porque en su desarrollo ontogenético presentan características semejantes como el tipo de enrollamiento que es de involuto a evolutivo, la sección de la vuelta es trapezoidal. Las costillas son rectirradiadas, robustas y están ornamentadas con tubérculos desde la región umbilical a la región lateroventral. Además presenta una quilla robusta en el venter (Figura Texto 1, h, i; Figura Texto 2, h, i y Lámina 2, figs. 1, 2a, 2b y 5).

A pesar de la gran semejanza que presentan estos dos géneros (homeomórfos heterócronos) existen características peculiares en cada uno de ellos que los distinguen. En el género Mortoniceras las costillas están ornamentadas con tres tubérculos y en el género Texanites son cuatro tubérculos los que presenta cada costilla, además tiene dos hileras de clavav ventrales distribuidas lateralmente a la quilla. Otra diferencia es en cuanto a la sutura, en el género Texanites las sillas son esbeltas y altas debido a la presencia de lóbulos profundos a diferencia del género Mortoniceras en el cual las sillas son anchas y los lóbulos son menos profundos que en Texanites (Figura Texto 1; j y k; Figura Texto 2, j y Lámina 2, figs. 1, 2a, 2b y 5).

DISCUSION: A pesar de que el género Mortoniceras y el género Texanites son dos taxa que están muy separados desde su origen presentan una gran semejanza morfológica. Esto se debe a que en el Santoniano tardío se vuelve a repetir el mismo tipo morfológico que se presenta en el Albiano medio. La semejanza morfológica de éstos taxa se debe a que en el desarrollo ontogenético del género Texanites se expresan nuevamente los caracteres morfológicos de Mortoniceras.

También dentro de la subfamilia Mortoniceratinae se determinó al género Prohysteroceras que se registra desde la parte inferior del Albiano tardío; en un principio se pensó que presentaba paralelismo con el género Mortoniceras; pero debido a que su estado de conservación del primer género no es muy bueno, faltaron características morfológicas de observar para establecer sus verdaderas relaciones filogenéticas.

Familia Tissotiidae Hyatt, 1900

La familia Tissotiidae se presenta en el registro desde el Turoniano temprano al Santoniano temprano, se deriva de la familia Vascoceratidae.

En el material estudiado se determinó al género Heterotissotia presentando concha involuta, los flancos son ligeramente aplanados, venter cóncavo rodeado por dos quillas. Las costillas son anchas y espaciadas y el ombligo es estrecho (Figura Texto 2; e y Lámina 3, figs. 1a y 1b).

El género Heterotissotia está muy cercano filéticamente a Pseudotissotia encontrándose ciertas semejanzas y diferencias. Las semejanzas morfológicas de estos dos géneros son: 1) el tipo de enrollamiento que es involuto. 2) La distribución de las costillas y 3) un ombligo estrecho. Las diferencias entre estos dos géneros son: 1) En el género Heterotissotia se observan dos quillas ventrales y en el género Pseudotissotia tres. 2) La diferencia más marcada es en cuanto a la línea de sutura, en el género Heterotissotia la primera silla lateral es bífida y las tres restantes son enteras. En el género Pseudotissotia se presentan cuatro sillas en su línea de sutura, las cuales generalmente están poco dentadas; (Figura Texto 1; g y j).

Analizando la semejanza de Heterotissotia y Pseudotissotia se ha observado en base a su morfología, que el género Heterotissotia es considerado dentro de su línea evolutiva como un género transicional entre Neolobites y Tissotia, por presentar características de cada uno de estos géneros.

La semejanza de Heterotissotia con Neolobites está en el tipo de enrollamiento (involuta). El venter es plano por la presencia de dos quillas ventrales y la sutura presenta sillas y lóbulos enteros (Figura Texto 2; d y e).

En cuanto a sus diferencias se tiene que el género Neolobites presenta un mayor número de elementos suturales y los flancos son poco convexos. Las sillas son más densas en Neolobites que en Heterotissotia.

Ahora bien, las semejanzas de Heterotissotia con Tissotia son en cuanto a la densidad de las costillas, venter quillado; la línea de sutura tiene sillas enteras y lóbulos poco dentados.

Entre las diferencias que presentan los géneros Heterotissotia y Tissotia, se tiene que en Heterotissotia el enrollamiento es más involuta que en Tissotia y los flancos son más convexos, además presenta tubérculos en la región umbilical.

DISCUSION: En este caso la relación evolutiva está dada enlazando diferentes taxa con sus respectivos patrones evolutivos, por eso se ha analizado a los géneros Heterotissotia y Pseudotissotia desde la familia que les dio origen.

La familia Tissotiidae por diversificación da lugar a la subfamilia Pseudotissotinae en el Turoniano temprano y en el Turoniano tardío, se origina a partir de ella la subfamilia Tissotiinae. Estas dos subfamilias presentan una relación filética muy estrecha desde el Turoniano tardío pasando todo el Coniaciano hasta el Santoniano temprano, deduciéndose que al final de este tiempo, se presenta entre estas dos categorías una convergencia isocrona.

En cuanto al nivel genérico, se presenta una evolución iterativa por la marcada semejanza que se presenta en la serie Pseudotissotia en el Turoniano temprano repitiéndose en el tardío con la presencia de Heterotissotia.

Por otro lado, el género Heterotissotia es considerado como un género transicional entre Neolobites y Tissotia: por la semejanza morfológica que tienen. Además el género Heterotissotia presenta una gran similitud estructural con Pseudotissotia; probablemente esto se presenta en el curso evolutivo de estos taxones porque se conservan y se expresan los mismos genes por selección en el tiempo y por lo tanto persisten las mismas características morfológicas.

Superfamilia Hoplitacea Douville, 1890

Familia Engonoceratidae Hyatt, 1900

La familia Engonoceratidae está registrada desde el Albiano temprano al Turoniano temprano, esta familia se deriva de la familia Desayesitidae.

En el Albiano medio se encuentra el género Engonoceras el cual presenta paralelismo con los géneros Protengonoceras del Albiano medio y Neolobites del Cenomaniano por presentar una gran semejanza en el tipo de enrollamiento que es involuto, en la forma de la concha que es discoidal comprimida con venter sulcado. Las costillas son flexuosas y presentan clavav poco prominentes en el borde externo de la región umbilical.

Las diferencias que presentan estos tres géneros son: el género Protengonoceras carece de clavav en el borde externo de la región umbilical, el género Engonoceras presenta clavav en el

borde externo de la región umbilical y en la región ventrolateral. El género Neolobites tiene un enrollamiento menos involuto que Engonoceras y la línea sutural del primer género tiene un menor número de lóbulos y sillas, aunque las sillas son enteras - como en Engonoceras (Figura Texto 2; a, b y c y Lámina 3, figs. 3a y 3b).

El género Engonoceras presenta homeomorfía con los géneros Tissotia, Sphenodiscus, Heterotissotia, Libycoceras y Flickia del Cretácico tardío por la semejanza morfológica en cuanto al enrollamiento, forma de la concha, ornamentación y principalmente por la línea de sutura. Se observa en la sutura de estos géneros sillas enteras y lóbulos poco dentados como en la familia Engonoceratidae y particularmente en el género Engonoceras. Se ha establecido que en el Cretácico tardío se observa un desarrollo de suturas retrogresivas en los géneros antes mencionados; esto es considerado como un ejemplo de decadencia (Epistrofogenesis), ya que se vuelve a repetir la naturaleza de la línea de sutura ceratítica en los taxones genéricos y caen en un nivel de evolución temprana, pero no llegan a tener convergencia entre ellos. (Schindewolf, 1940).

DISCUSION: La gran semejanza morfológica que se presenta entre los géneros Engonoceras, Neolobites y Protengonoceras se debe a que en el transcurso de su evolución se expresan los mismos caracteres morfológicos en cada uno de ellos; ocasionando así un desarrollo ontogenético paralelo entre ellos.

Familia Placenticeratidae Hyatt, 1900

Esta familia se registra del Albiano tardío al Maestrich-

tiano. Se origina de la familia Engonoceratidae que recurre del Albiano temprano al Turoniano temprano.

A esta familia pertenece el género Stantonoceras que también fue determinado en el material estudiado. Ha sido comparado con el género Placenticeras, con el cual tiene gran semejanza morfológica en los siguientes elementos. Los dos géneros presentan dos hileras de clavav ventrales. El enrollamiento es involuto. Presentan tubérculos en la región umbilical y lateral. El ombligo es muy estrecho y la sutura es amplia y tiene varios elementos auxiliares de sillav y lóbulos en los dos géneros (Figura Texto 2; k, l y m y Lámina 3, figs. 2a y 2b).

Las diferencias entre estos dos géneros son: Los flancos en el género Placenticeras son menos convexos que en Stantonoceras. La sección de la vuelta en Stantonoceras es más amplia, en Placenticeras es sagital. La ornamentación difiere, Stantonoceras tiene tubérculos cónicos prominentes en la región laterodorsal. La sutura del género Stantonoceras presenta sillav alargadas y en Placenticeras son más cortas, los lóbulos son más profundos y más estrechos.

El tiempo en que se encuentran estos dos géneros es el Santoniano tardío, por la gran semejanza morfológica que presentan en su línea evolutiva se observa un paralelismo entre ellos.

DISCUSION: El paralelismo que se presenta entre los géneros Stantonoceras y Placenticeras se debe a la extremada semejanza externa que se observa en ellos. Esto se presenta probablemente porque en el Santoniano tardío la familia Placenticeratidae se diversifica y da origen a estos dos géneros, los cuales expresan

elementos morfológicos semejantes de la herencia genética que les proporciona la familia que les da origen.

CONCLUSIONES

A las conclusiones que se ha llegado en base al material determinado que ha servido para esta investigación, se puede comentar que con frecuencia se cometen errores en la taxonomía de las amonitas, debido a que en la evolución del grupo, sobre todo en el Cretácico se presenta una gran semejanza morfológica entre los taxones.

En esta investigación se pudo trabajar el fenómeno de homeomorfía eliminando la confusión morfológica que existía en el material de estudio al considerar la jerarquía internacional de rasgos morfológicos, para resolver los problemas ontogenéticos que se presentaron entre las familias, subfamilias y géneros; siendo de primer orden la línea sutural, siguiendo en orden el tipo de enrollamiento, la sección de la vuelta y por último todos los elementos de la ornamentación.

El análisis homeomórfico de la fauna realizado en este trabajo, confirma sin lugar a duda que la homeomorfía es el resultado de la evolución paralela, convergente e iterativa. Estos procesos evolutivos se presentaron en las líneas filéticas de los géneros; Manuaniceras, Adkinsites, Venezoliceras, Mortoniceras, Engonoceras, Stantonoceras, Texanites y Heterotissotia.

La autora de esta pequeña investigación considera que la repetición morfológica de los géneros determinados en este estudio,

se debe a que en las diferentes líneas filéticas relacionadas en la evolución de este grupo; los ancestros se diversifican en varias direcciones y los descendientes de cada línea son independientes, y tienen en su acervo genético la información para poder expresar por selección las mismas características morfológicas a través del tiempo. Esto indica que la homeomorfía se da a partir de la especiación que origina discontinuidad entre las poblaciones y genera en cada población una línea de descendientes independiente con potencialidad para realizar cambios filéticos posteriores en los cuales la divergencia y la selección natural van unidas.

En base a los géneros determinados, los yacimientos fosilíferos se ubicaron en el Albiano medio (Cretácico medio) y Campaniano (Cretácico superior).

Esta investigación ha contribuido al conocimiento del fenómeno de homeomorfía que ha sido poco trabajado en el campo de la Paleontología.

Este inicio de tratar de entender el fenómeno homeomórfico, será aplicado en el futuro, a las colecciones de amonitas depositadas en el Museo del Instituto de Geología.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Beurlen, K. (1929) Parallelenentwicklung und Iterationen bei Decapoden. Palaeont. Ztschr. 11, p. 50-52.
- Buckman, S.S. (1895) The bajocian of the Mid-Cotteswold. Quart. Jour. Geol. Soc. 41, p. 388-462.
- - - - (1901) Homeomorphy among Jurassic Brachiopoda. Cotteswold Natur. Field Club 13, p. 231-290.
- Cloud, P. E. (1941) Homeomorphy, and a remarkable illustration. American Jour. Sci. 239, p. 899-904.
- - - -, (1948) Some problems and patterns of evolution exemplified by fossil invertebrates. Evolution No. 2, p. 322-350.
- Dacqué, E. (1921) Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin, Borntraeger.
- Dollo, L. (1922) Les céphalopodes dérculés et l'irréversibilité de l'évolution. Bijdr. Dierk (Natura Artis Magistra), Amsterdam 22, p. 215-226.
- Hass, O. (1942) Recurrence of morphologic types and evolutionary cycles in Mesozoic ammonites. Jour. Paleont. 16, p. 643-650.
- Hass, O. and Simpson G.G. (1946) Analysis of some phylogenetic terms, with attempts at redefinition. Proc. American Phil. Soc. 90, No. 5, p. 319-349.
- Hyatt, A. (1884) Fossil cephalopods in the Museum of Comparative Zoology. Proc. Amer. Assn. Adv. Sci. 32^d meeting, p. 323-361.
- Hyatt, A. (1889) Genesis of Arietidae. Mem. Mus. Comp. Zool. 16(3).
- Koken, E. (1897) Die Gastropoden der Trias um Hallstatt. Jahrb. K. K. Geol. Reichsanst. 46 (1896), p. 37-126.
- - - -, (1902) Palaeontologie und Descendenzlehre. Jens, Fischer.
- Mojsisovics, M. E. (1893) Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke, II. Abhandl. K. K. Geol. Reichsanst. 6, 2d half.
- Moret, L. (1940) Manuel de paléontologie animale. Paris, Masson, 350 p.
- Mc Kee, E. (1943) Some stratigraphic principles illustrated by Paleozoic deposits of northern Arizona. Amer. Jour. Sci. 241, p. 101-108.

- Raup, D. M. and Stanley, S. M. (1978) Principios de Paleontologia. Freeman y Compañía, San Francisco. 588 p.
- Reyment, R. A. (1955) Some of homeomorphy in Nigerian Cretaceous ammonites. Geol. Fören. Förhandl. Bd. 77 H. 5, p. 567-594.
- Schindewolf, O. H. (1940) Konvergenz bei Korallen und bei Ammoniten. Fortschr. Geol. Palaeont. 12, fasc. 41, p. 388-492, 1 pl.
- - - -, (1950) Grundfragen der Paläontologie. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 506 p., 32 Pls.
- Scott, G. (1940) Paleocological Factors Controlling the Distribution and mode of life of Cretaceous ammonites in the Texas area. Jour. Paleont. 14, No. 4, p. 299-323.
- Raisz, E. (1959) Map of Mexico: Cambridge Mass.
- Williams, H. S. (1913) Recurrent Tropidoleptus zones of the Upper Devonian in New York. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper. 79.
- Wurtenberger, L. (1880) Studien über die Stammesgeschichte der Ammoniten. Ein geologischer Beweis für die Darwin'sche Theorie. Leipzig, Gunther.

Figura Texto 1.- Sección de la vuelta, venter y sutura de algunos géneros de la familia Brancoceratidae.

Manuaniceras Hipotipo 3379 IGM

- a) Sección de la vuelta lenticular
- b) Venter con una quilla
- c) Sutura de un ejemplar adulto
- d) Sutura de la primera vuelta

Adkinsites Hipotipo 3816 IGM

- a) Sección de la vuelta lanceolada
- b) Venter con una quilla
- g) Sutura de la última vuelta

Mortoniceras Hipotipo 3817 IGM

- a) Sección de la vuelta trapezoidal
- i) Venter con una quilla robusta
- j) Primer lóbulo lateral de la línea de sutura de un adulto
- k) Sutura de un ejemplar joven

Prohysterocheras Hipotipo 3815 IGM

- l) Venter con una quilla
- m) Sección de la vuelta rectangular

Venezoliceras Hipotipo 3810 IGM

- n) Sección de la vuelta sagital
- o) Venter con una quilla

Adkinsites Hipotipo 3812 IGM

- p) Venter con una quilla
- q) Sección de la vuelta lanceolada

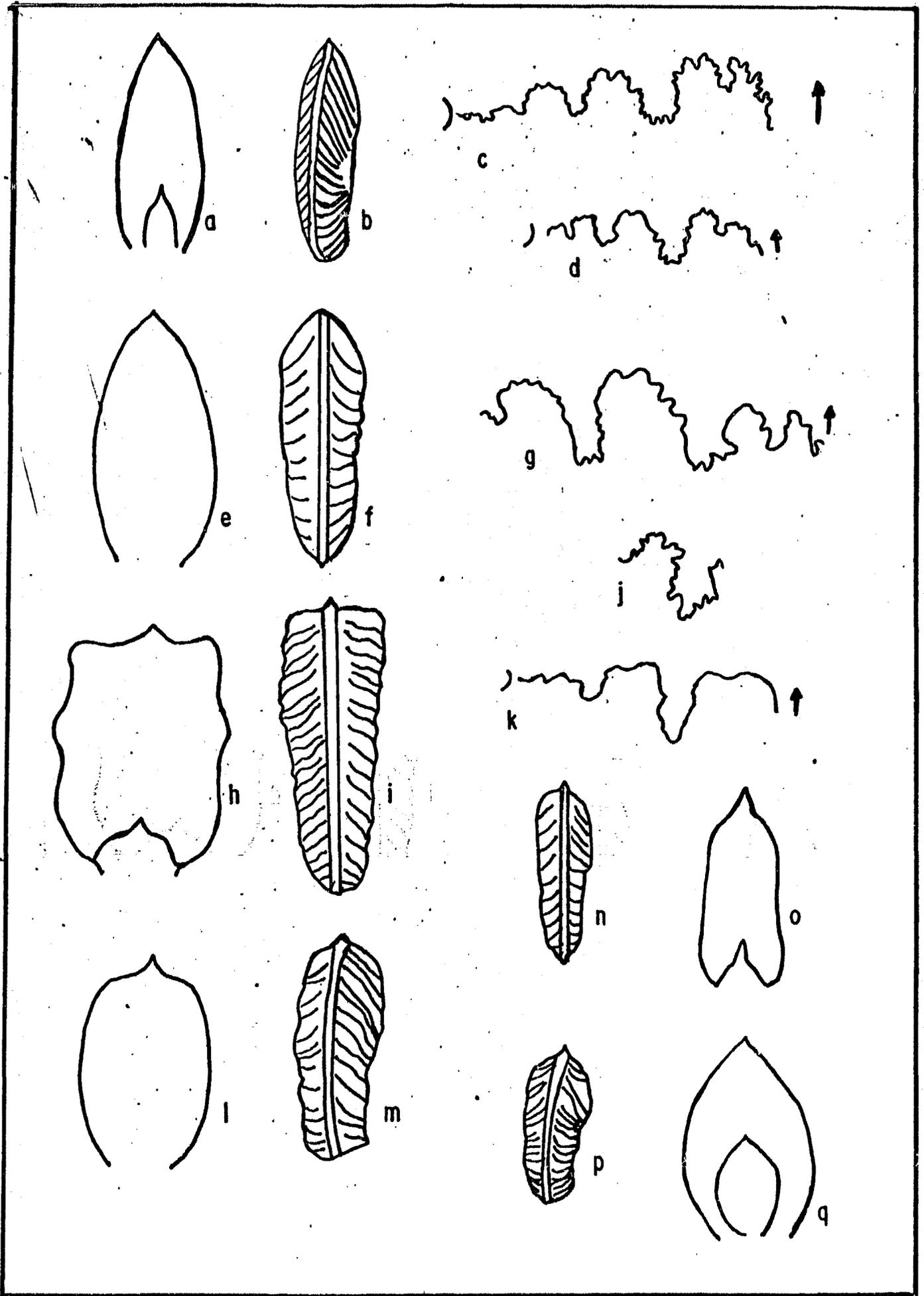


Figura Texto I

Figura 2.- Sección de la vuelta, venter y sutura de algunos géneros de las familias; Engonoceratidae, Tissotiidae, Placenticeratidae y Collignoniceratidae.

Engonoceras Hipotipo 3820 IGM

- a) Sección de la vuelta sagital
- b) Venter sulcado
- c) Sutura de la última vuelta

Heterotissotia Hipotipo 3818 IGM

- d) Sección de la vuelta rectangular
- e) Venter cóncavo con dos quillas
- f) Sutura de la última vuelta
- g) Sutura de la primera vuelta

Texanites Hipotipo 3814 IGM

- h) Sección de la vuelta trapezoidal
- i) Venter con quilla y dos hileras de clavav
- j) Sutura incompleta de un ejemplar adulto

Stantonoceras Hipotipo 3819 IGM

- k) Sección de la vuelta ovalada
- l) Venter redondo
- m) Sutura completa de un ejemplar adulto

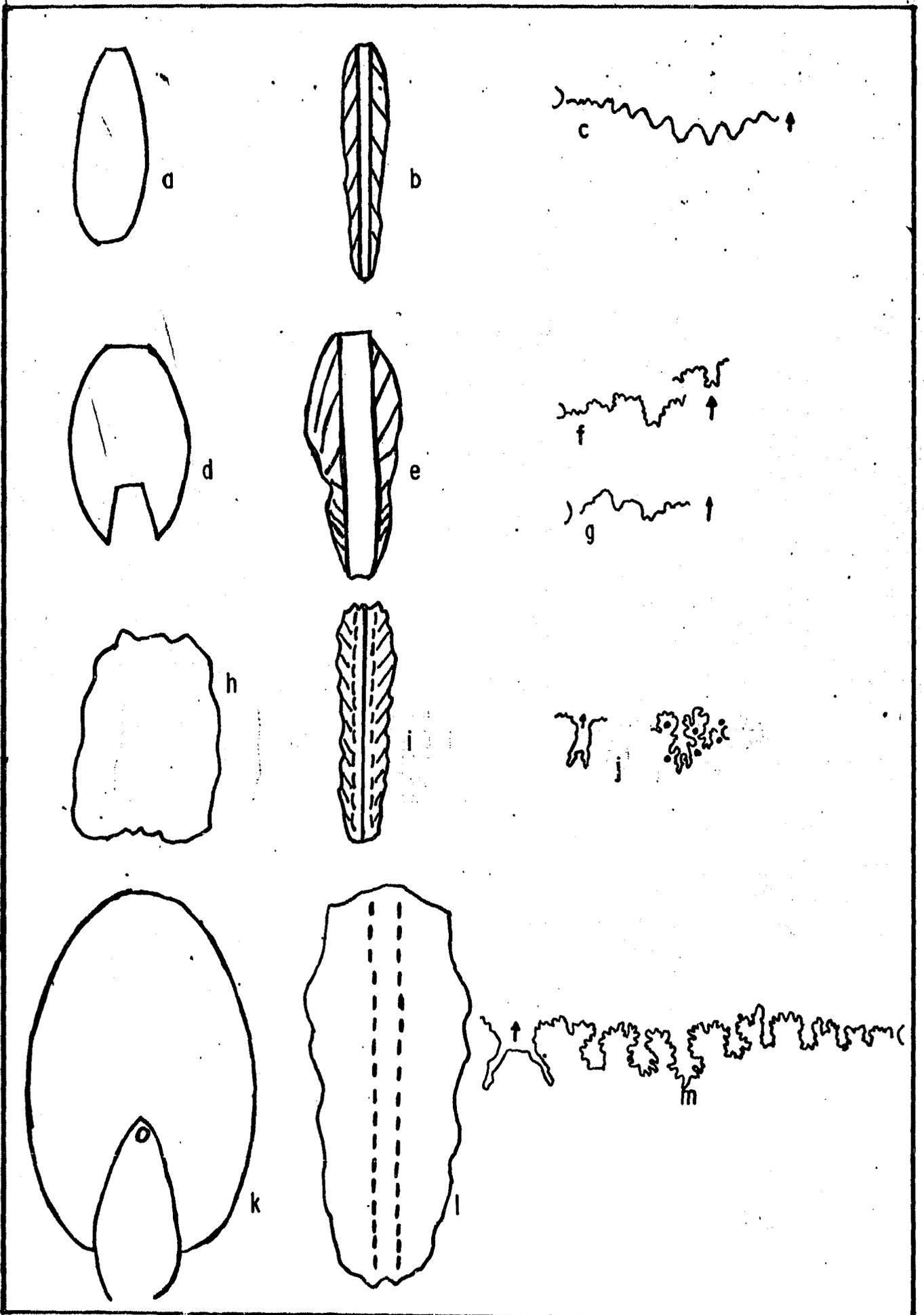


Figura Texto 2

LAMINA 1

AMONITAS DEL CRETACICO

Figuras 1a, 1b, 3a y 3 b Manuaniceras

- 1a) Hipotipo 3379 IGM (1X) vista dorsal
- 1b) Hipotipo 3379 IGM (IX) vista lateral
- 3a) Hipotipo 3811 IGM (0.7X) vista lateral
- 3b) Hipotipo 3811 IGM (0.7X) vista dorsal

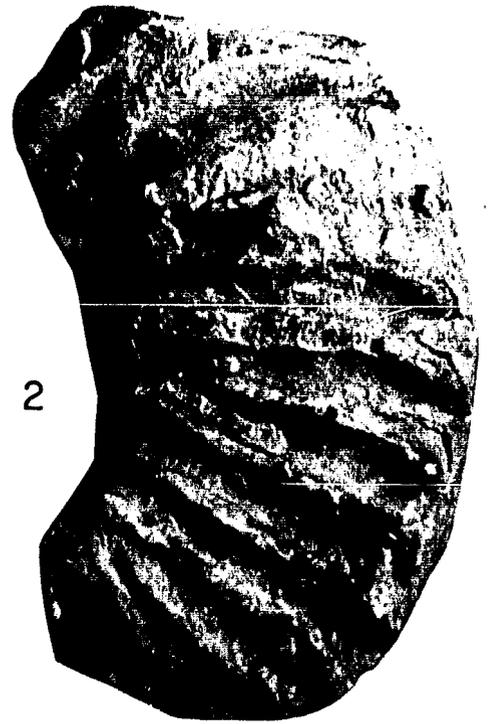
Figura 2 Venezoliceras

- 2) Hipotipo 3810 IGM (1X) vista dorsal

Figura 4 Adkinsites

- 4) Hipotipo 3812 IGM (1.9X) vista dorsal

Lámina I



LAMINA 2

AMONITAS DEL CRETACICO

Figura 1 Mortoniceras

1) Hipotipo 3813 IGM (0.6X) vista dorsal

Figuras 2a y 2 b Texanites

2a) Hipotipo 3814 IGM (1X) vista lateral

2b) Hipotipo 3814 IGM (1X) vista dorsal

Figura 3 Prohysteroceras

3) Hipotipo 3815 IGM (0.5X) vista dorsal

Figura 4 Adkinsites

4) Hipotipo 3816 IGM (0.5X) vista dorsal

Figura 5 Mortoniceras

5) Hipotipo 3817 IGM (0.5X) vista dorsal

Lámina 2



LAMINA 3

AMONITAS DEL CRETACICO

Figuras 1a y 1b Heterotissotia

1a) Hipotipo 3818 IGM (1X) vista dorsal

1b) Hipotipo 3818 IGM (1X) vista lateral

Figuras 2a y 2b Stantonoceras

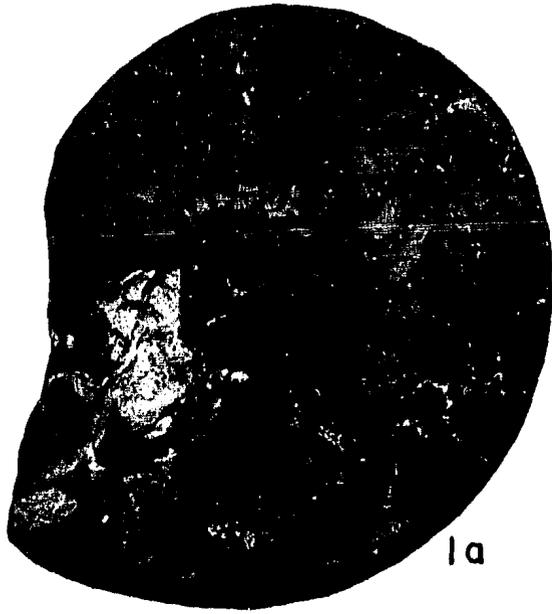
2a) Hipotipo 3819 IGM (1.3X) vista lateral

2b) Hipotipo 3819 IGM (1.3X) vista dorsal

Figuras 3a y 3b Engonoceras

3a) Hipotipo 3820 IGM (0.6X) vista lateral

3b) Hipotipo 3820 IGM (0.6X) vista dorsal



1a



1b



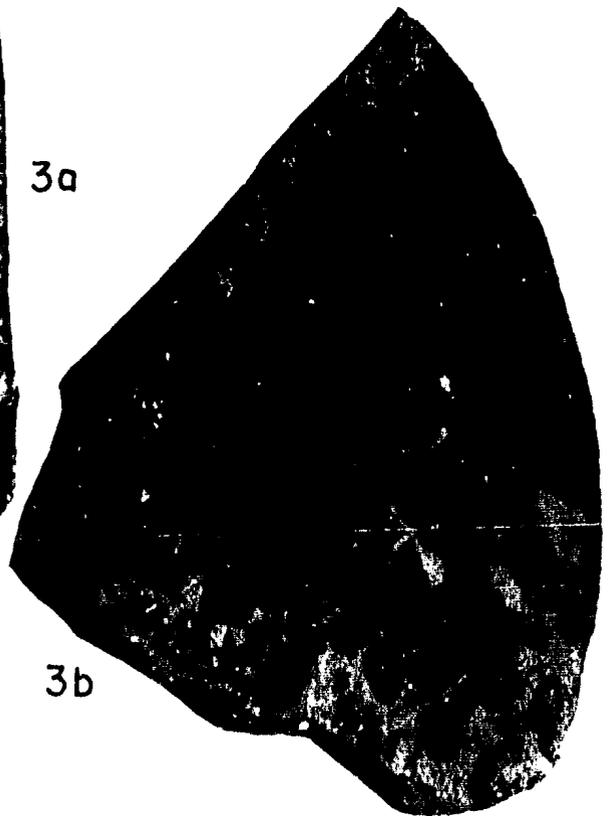
2a



2b



3a



3b