

## EVOLUCION Y CLASIFICACION DE LOS AMONITES DEL CRETACICO (\*)

JOST WIEDMANN, Tübingen.

*La noticia de la muerte del doctor HANS BÜRGL ha tenido profunda repercusión en los medios científicos y conmovido especialmente a todos nosotros, sus amigos, no solo por el afecto que supo sembrar a su lado, sino por haber ocurrido de modo tan inesperado y en plena efervescencia de su actividad creadora. A lo largo de su laboriosa vida contribuyó de modo decisivo a nuestros conocimientos de estratigrafía y sobre todo en el campo de los amonites del sistema cretácico. Por eso nos alegramos de modo especial al contribuir con un trabajo sobre este tema en el tomo de homenaje al ilustre desaparecido.*

### RESUMEN

Discutimos el aumento de nuestro conocimiento en el campo de los amonites cretácicos durante el decenio pasado. Quisimos mostrar que una sistemática morfográfica —como aquella de amplias partes del tomo Ammonoidea publicado en 1957 en el *Treatise on Invertebrate Paleontology*— no nos proporciona más que un sistema artificial. Solamente métodos morfogenéticos, es decir el estudio del desarrollo ontogénico de la concha como de la línea sutural —como recién aplicados a los amonites jurásicos y cretácicos por O. H. SCHINDEWOLF y el autor— nos sirven como base fundamental del sistema natural deseado. Hemos tratado las consecuencias de estas investigaciones para el sistema y la filogenia de los amonites cretácicos.

### ZUSAMMENFASSUNG

Vorliegende Note soll mit dem Kenntniszuwachs eines Jahrzehnts auf dem Gebiet des Stammesgeschichte und Systematik der Kreideammoniten bekannt machen. Es soll gezeigt werden, dass eine morphographische Systematik, wie sie für weite Teile des 1957 erschiene-

\* Deseo expresar la más sincera manifestación de agradecimiento al señor doctor NELSON CARTAGENA por la valiosa ayuda que me ha prestado en la corrección lingüística de este trabajo.

Manuscrito recibido para su publicación, julio 19 de 1967.

nen Ammonoideen-Bandes des *Treatise on Invertebrate Paleontology* bezeichnend ist, nur zu einem künstlichen System verhelfen kann. Allein verfeinerte morphogenetische Methoden, wie sie jüngst von O. H. SCHINDEWOLF und dem Verf. an den Ammoniten des Juras und der Kreide angewandt wurden und sich auf ein Studium der Loben und Gehäuseontogenie stützten, können zu einem natürlichen System dieser Formen führen. Die sich aus diesen Untersuchungen ergebenden Folgerungen für Systematik und Stammesgeschichte der Kreideammoniten werden ausführlich erörtert.

#### SUMMARY

This paper deals with increase of knowledge of taxonomy and evolution of Cretaceous ammonites which has taken place during the last decade. It attempts to demonstrate that a "morphographical" taxonomy of the type that characterizes many parts of ammonite volume of the *Treatise on Invertebrate Paleontology*, which was published in 1957, can only result in artificial systematics. A natural system of these forms could only be achieved using detailed morphogenetic methods recently used by O. H. SCHINDEWOLF and the author in studies of Jurassic and Cretaceous ammonites. These methods are based on a study of the ontogeny of suture and shell.

#### A) INTRODUCCION

El año 1967 nos invita a un recuento y reseña histórica del progreso en el conocimiento de este grupo de fósiles de gran importancia estratigráfica, justamente porque ha pasado ya un decenio desde la publicación de la obra fundamental sobre el problema: el volumen Ammonoidea aparecido en el tratado norteamericano *Treatise on Invertebrate Paleontology*, donde C. W. WRIGHT (1957) trató los amonites cretácicos.

Ahora bien, ¿cuáles son los rasgos principales del sistema de WRIGHT?

Si nos concretamos a las subdivisiones principales (los subórdenes), notamos la misma tripartición en *Phylloceratina*, *Lytoceratina* y *Ammonitina*, que caracteriza igualmente al sistema de los amonites jurásicos de W. J. ARKELL (1957), y que por otra parte se encuentra ya en el primer ensayo de subdivisión del viejo género *Ammonites* por E. SUESS cien años antes (1865), quien ha propuesto al lado de *Ammonites* los demás géneros *Phylloceras* y *Lytoceras*. La única diferencia notable con respecto a SUESS, expresión del progreso de 100 años (!), parece ser la distinta valorización de sus géneros, según la cual ellos constituirían más bien subórdenes diferentes en el sistema actual. Así, los rasgos del sistema de los neoamonites parecen bien establecidos durante el siglo pasado, por lo menos, en un análisis superficial. Pero mucho más difícil o a veces imposible resulta el ensayo de atribuir algún amonites concreto a alguno de los subórdenes mencionados según el diagnóstico del *Treatise* (dejando aparte

totalmente desde luego a las unidades inferiores). Esto resulta más claro aún, al revisar rápidamente los diagnósticos bastante generales de este tratado.

Empezando con el suborden *Phylloceratina*, caracterizado en p. L185 del modo siguiente: "Smooth or feebly ornamented derivatives of Meekocerataceae, characteristically with phylloid saddle endings. An exceptionally persistent, conservative stock, which gave rise to all post-Triassic ammonoids as offshoots, but itself remained relatively very little changed ... Test thin. Ornament typically confined to fine lineation or liration and some foldlike ribs, with or without constrictions. Suture typically has several auxiliary elements, with lobes trifid and saddles normally diphyllic or tetraphyllic ..." Ya a simple vista se nota que ninguna de las "características" mencionadas es exclusivamente atribuible al suborden considerado: la ornamentación delgada caracteriza igualmente a los litocerátidos; lóbulos tripartitos encontramos en cualquier grupo neoamonítico y la propia configuración "filoidea" de las sillas de la línea sutural se encuentra también en algunos miembros avanzados de los litocerátidos competidores, los tetragonítidos.

Con respecto al suborden *Lytoceratina* los autores del *Treatise* proponen (op. cit., p. L192) la caracterización siguiente: "Evolute, loosely coiled, usually roundwhorled shells, ornamented with growth lines and commonly flares, rarely ribbed. Sutures with few but very complex elements, with mosslike endings, usually not phylloid; septal lobe present in some ..."

Considerando, que los tetragonítidos ya mencionados representan verdaderos litocerátidos de involución extrema (en su aspecto general, a veces inseparable de los desmocerátidos del suborden *Ammonitina*), que los desmocerátidos o psilocerátidos, como *Ammonitina*, presentan como rasgo típico una ornamentación más fina que la mayoría de los litocerátidos, y que —en el mismo tratado— formas de línea sutural cuadrilobada<sup>1</sup> (p. e. *Trochleiceras*, *Chelonicerases*, *Douvilleiceras*) se incluyen dentro de las *Ammonitina*, mientras que en los litocerátidos la *Primärsutur*<sup>2</sup> siempre muestra una configuración quinquelobada<sup>3</sup>, no queda mucho concreto de la característica propuesta.

En todo caso hay que hacer notar que el complejo multiforme de los "heteromorfos", como llamamos a los amonites de concha irregular desarrollada, ha sido incluido por primera vez en bloque en los litocerátidos por los autores del *Treatise*.

Con menor decisión aún los autores del tratado dan su parecer sobre el último suborden *Ammonitina*: "Normally coiled derivatives of *Phylloceratina* and *Lytoceratina* [!], in which thick test and strong ornament are characteristic, though by no means universal. Sutures only very rarely with bifid lobes and phylloid saddle endings" (op. cit., p. L232).

<sup>1</sup> Línea sutural reducida a 4 elementos: E (lóbulo ventral), L (lóbulo lateral), U (lóbulo umbilical) e I (lóbulo dorsal).

<sup>2</sup> Con este nombre designamos a la segunda línea sutural o primera línea verdadera, en tanto que la primera o *Prosutur* no necesita consideración.

<sup>3</sup> *Primärsutur* típica de los amonites jurásico-cretácicos con los elementos E L U, U, I.

De este modo, una característica restringe la otra y para los *Ammonitina* queda como típico nada más que la ornamentación fuerte, que, sin embargo, encontramos con la misma intensidad tanto en los litocerátidos (*Costidiscus*, *Cicatriles*) como en los filocerátidos (*Tragophylloceras*, *Haplophylloceras*). Surge entonces el problema de la clasificación de los importantes grupos de los psilocerátidos, haplocerátidos, desmocerátidos, sin ornamentación notable.

Creemos no obstante que el aspecto menos satisfactorio de la clasificación de ARKELL y WRIGHT es el carácter *di- o polifilético* que atribuyen al suborden *Ammonitina* (figura 1): neocomitidos y haplocerátidos del Cretácico inferior tendrían su origen —como *Perisphinctaceae* y *Oppeliaceae*— en alguna raíz litocerátida, mientras que

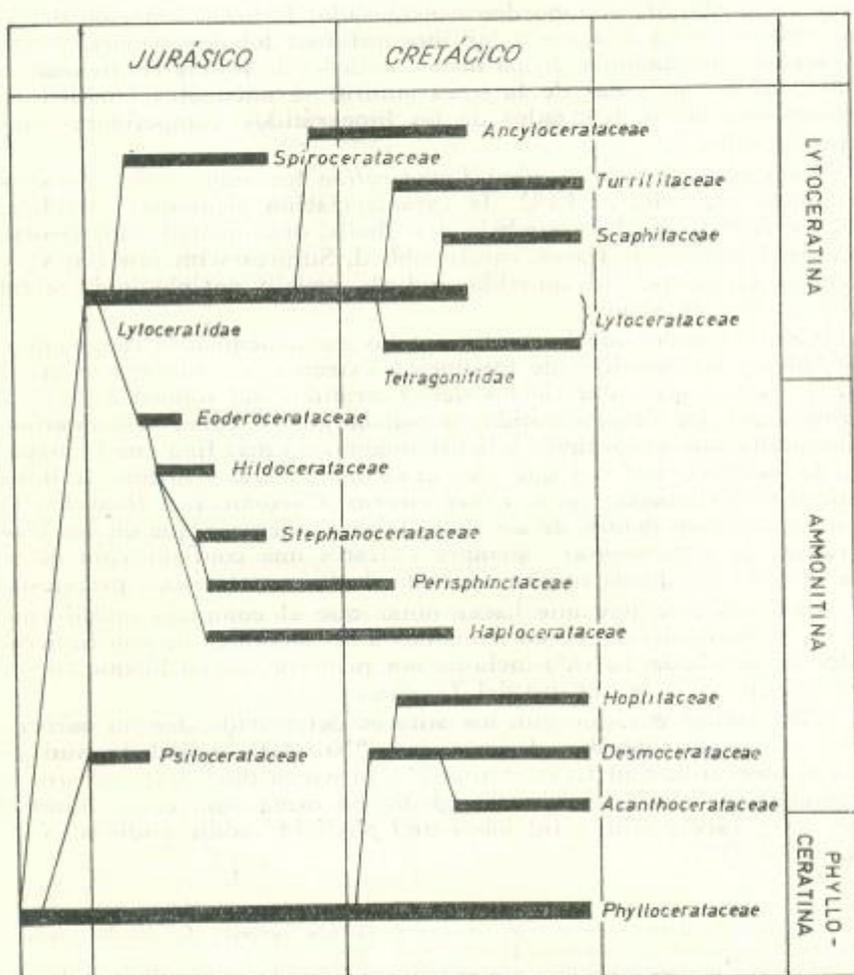


Figura 1. La evolución de los neoammonoidea según J. W. ARKELL & C. W. WRIGHT (1957). Reprod. de WIEDMANN 1962a.

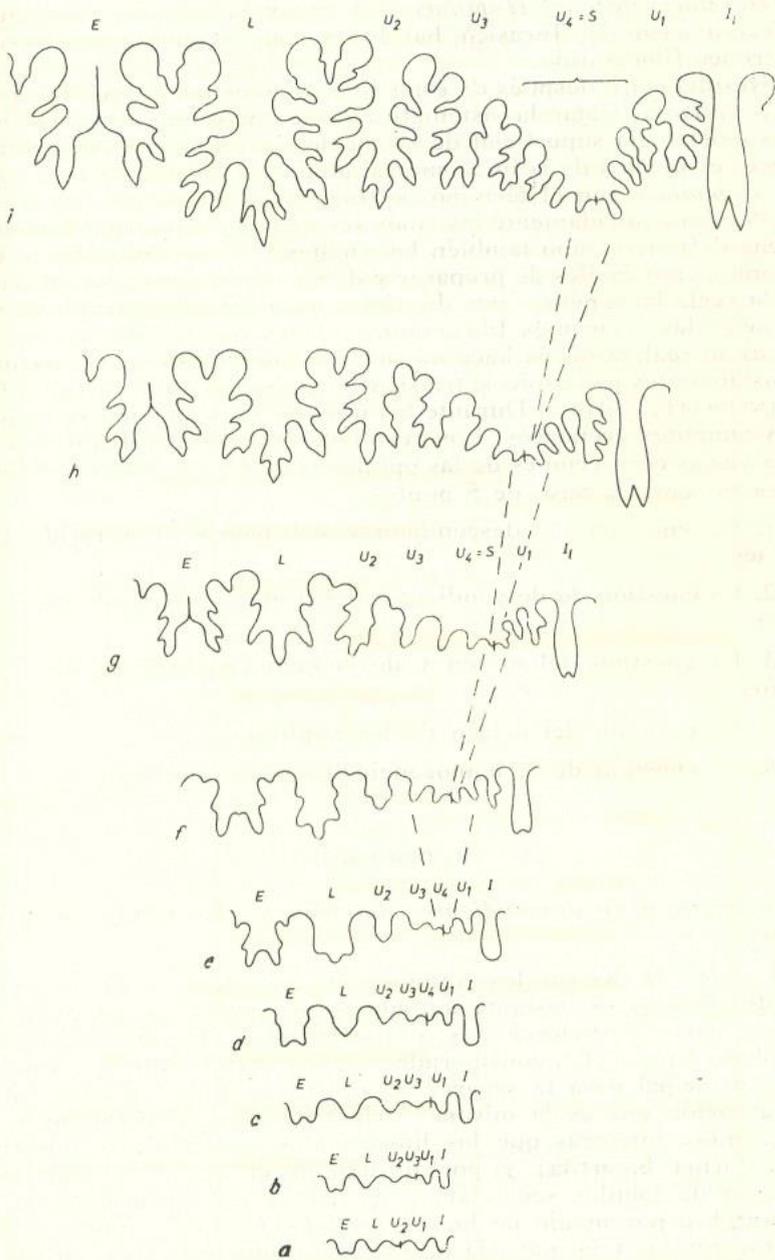


Figura 2. Desarrollo ontogénico de la línea sutural filocerátida ("Suturallobenbildung" del U<sub>4</sub>): *Sowerbyceras (Holcophylloceras) calypso* (D'ORB.), GPIT Ce 1336/1, del Valanginiense de Sisteron (Francia), Altura de la vuelta (Av) en  $i = 3$  mm.

las *Desmocerataceae*, *Hoplitaceae* y *Acanthocerataceae* —como las *Psilocerataceae* del Jurásico basal— serían descendientes *iterativos* del tronco filocerátido.

Resulta claro después de estos breves comentarios que los autores del *Treatise* al tratar la sistemática de los neoamonítidos se basaron en la morfología superficial de la concha (involución, ornamentación, a veces elementos de la línea sutural adulta). Designamos esta *manera de sistematizar* con el término *morfográfica*.

Pero afortunadamente los amonites no nos presentan solamente su concha definitiva, sino también las vueltas y líneas suturales iniciales que son menos fáciles de preparar y de observar, pero que, de acuerdo con la regla biogenética, nos dan informaciones suplementarias valiosas sobre las relaciones filogenéticas. Tales *investigaciones morfogenéticas* se realizaron ya hace mucho con buen éxito en la sistemática de los amonites paleozoicos, triásicos y jurásicos (R. WEDEKIND, O. H. SCHINDEWOLF, y otros). Durante los últimos años también se aplicaron a los amonites cretácicos. Los resultados de estos trabajos nos obligan a varias correcciones de las opiniones de C. W. WRIGHT. Podemos aclararlo sobre la base de 5 puntos:

1. La cuestión de descendientes del tronco filocerátido en el Cretácico.
2. La cuestión de descendientes del tronco litocerátido en el Cretácico.
3. La cuestión del origen y de la homogeneidad de los heteromorfos.
4. La cuestión del origen de los hoplítidos.
5. La cuestión de la homogeneidad de los hoplítidos.

#### B) DISCUSSION

##### 1. *La cuestión de descendientes del tronco filocerátido en el Cretácico.*

La idea de derivar los Ammonitina cretácicos en su mayoría de los filocerátidos es bastante antigua y se apoya en la semejanza general entre desmocerátidos y filocerátidos; en la configuración del lóbulo lateral (L), considerada —según varios autores— como carácter principal para la separación de filocerátidos y litocerátidos, configuración que es la misma —tripartita— en filocerátidos y desmocerátidos, mientras que los litocerátidos generalmente poseen un L en forma bipartita; y por último en el hecho de que la insertación de lóbulos secundarios se realiza en filocerátidos y desmocerátidos, por medio de la "*Suturallobenbildung*" (figura 2)<sup>4</sup>. En los litocerátidos y la mayoría de los amonítidos jurásicos, en cambio, los lóbulos secundarios se desarrollan *por división de la silla umbilical*;

<sup>4</sup>R. WEDEKIND y O. H. SCHINDEWOLF han designado con este nombre un desarrollo ontogenético especial de la línea sutural: la *división* más o menos simétrica del tercero (U<sub>3</sub>) o cuarto (U<sub>4</sub>) *lóbulo umbilical*, situado exactamente sobre la sutura.

solamente estos últimos se consideran, por definición, lóbulos verdaderos (figura 3). Como sabemos hoy, ninguno de estos criterios permite una separación definitiva entre filocerátidos y litocerátidos y sus descendientes, respectivamente.

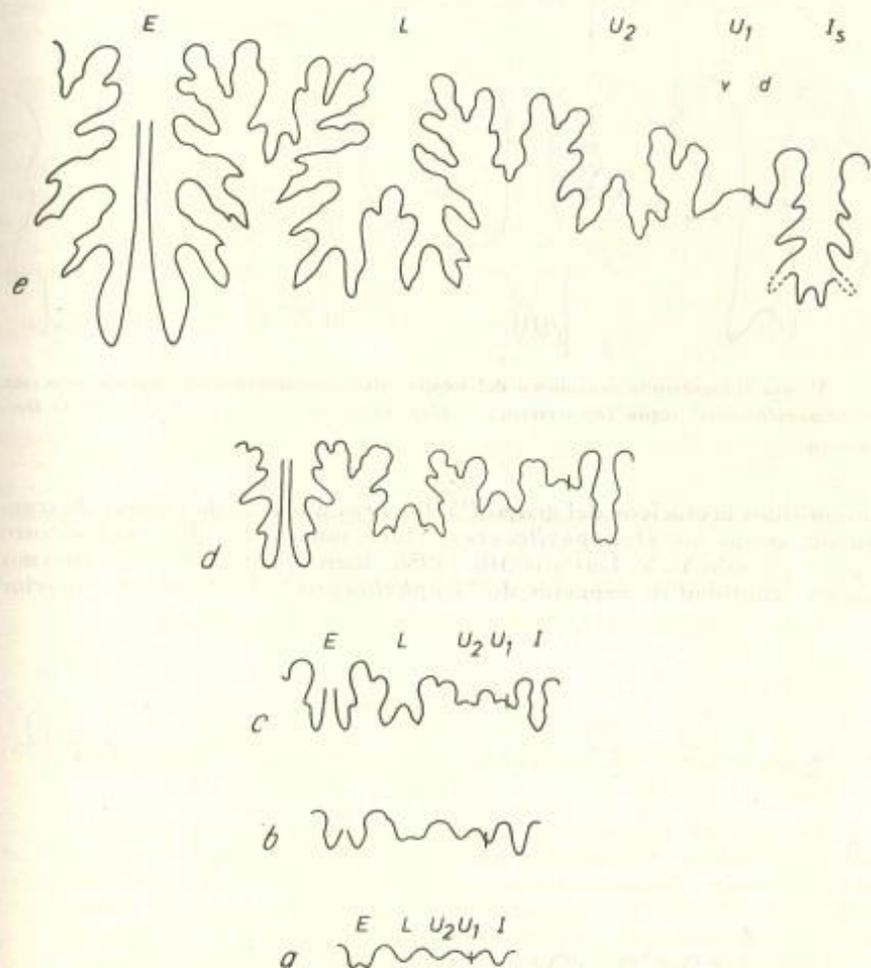


Figura 3. Desarrollo ontogénico de la línea sutural litocerátida: *Litoceras juilleti* (D'ORB.), GPIT Ce 1336/2, del Valanginiano de Sisteron (Francia). Av en e = 2 mm.

El concepto sistemático de WRIGHT, en cambio, se apoya en la presencia de filocerátidos de poca involución en el Cretácico inferior (p. e. *Gyrophyllites*), en la existencia de constricciones en desmocerátidos y filocerátidos, y tal vez también en la configuración de la parte interna de la línea sutural. H. SALFELD (1920-1924) pudo demostrar que

el lóbulo dorsal o interno (I) permite una distinción entre los filocerátidos con I "lituido" —con lados enteros (figura 4a)— y los litocerátidos/amonítidos con I diferenciado (figura 4d). Engañado por una línea sutural con I diferenciado de *Hypophylloceras onoense* (figuras 4c, 5a) —del Cretácico inferior norteamericano, señalado por J. P. SMITH 1898— H. SALFELD creyó en una separación de carácter iterativo de los

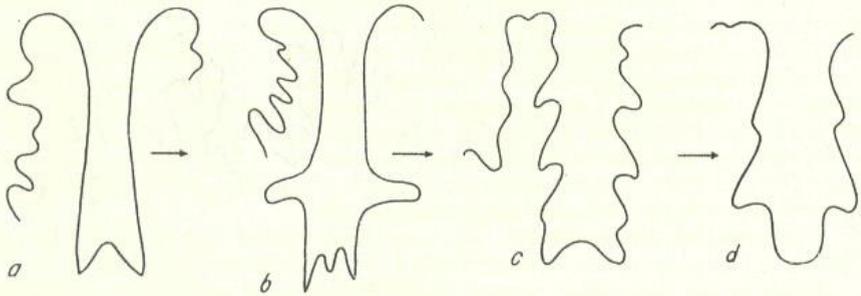


Figura 4. Desarrollo presuntivo del lóbulo interno amonitado: a: *Phylloceras* s. str. b: "*Euphylloceras*" según DRUSHTCHIC, c: *Hypophylloceras* según J. P. SMITH, d: *Desmoceras*.

amonítidos cretácicos del grupo *Phylloceras* a través de formas de transición, como los *Hypophylloceras*. Hace poco esta idea recibió otro apoyo, cuando V. V. DRUSHTCHIC (1956) logró mostrar lóbulos internos en una cantidad de especies de "*Euphylloceras*" del Cretáceo inferior

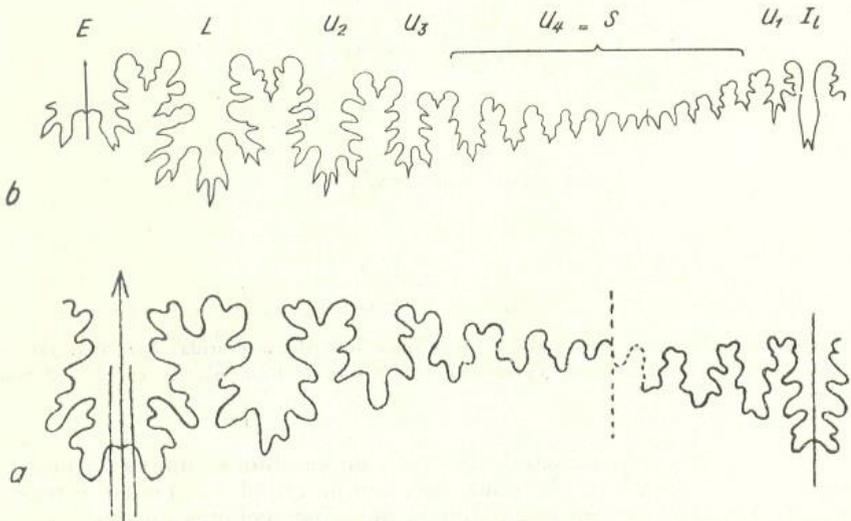


Figura 5. Línea sutural de *Hypophylloceras onoense* (STANTON): a: según J. P. SMITH 1898, b: según J. WIEDMANN 1962b.

de Rusia meridional. Estos lóbulos presentan solamente una incisión a cada lado (figura 4b) y así parecen ser formas de transición entre el I filocerátido y el I amonítido.

Como pudimos documentar (1962b), el *Hypophylloceras onoense* posee un I de configuración lituida (figura 5b); el dibujo de J. P. SMITH (figura 5a) no correspondía por tanto a la realidad, como tampoco las incisiones del I de "*Euphylloceras*", que tuvimos que interpretar (WIEDMANN 1966a, figura 4) como equivocación óptica.

Tampoco se puede confirmar la opinión de L. F. SPATH (1923-1925), de tratar los filocerátidos de poca involución (p. e. *Gyrophyl-lites lateumbilicatus*) como formas de transición a *Desmoceras*: estas formas no aparecen antes del Aptiense/Albiense —igual como *Hypophylloceras onoense*—, mientras que el desarrollo de los desmocerátidos empieza con *Eodesmoceres* en el Valanginiano. Y, por fin, todos los *Gyrophyl-lites* estudiados se caracterizan por un I verdaderamente lituido (figura 10d). En los *Eodesmoceras*, en cambio, el lóbulos I tiene sus dos lados bien diferenciados (figura 10b).

Podemos resumir nuestro conocimiento actual sobre los filocerátidos y sus supuestos descendientes de la manera siguiente:

Formas de transición entre filocerátidos y amonítidos no conocemos, ni del Cretácico, ni del Jurásico (O. H. SCHINDEWOLF 1962). Como tronco conservativo y estéril los filocerátidos persistieron inalterados del Triásico superior hasta el fin del Cretácico. Para la característica del suborden *Phylloceratina* no sirve ni el aspecto general (involución, falta de ornamentación), ni la forma tripartita del lóbulos lateral, ni la constitución de las sillitas o la *Suturallobenbildung*

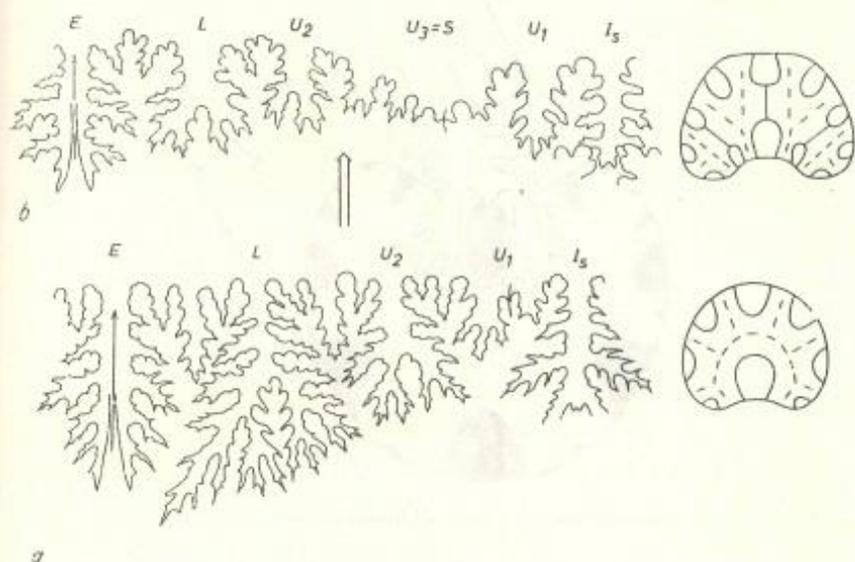


Figura 6. La diferenciación de la línea sutural de los litocerátidos. a: *Lytocera-taceae*: *Protetragonites* sp. b: *Tetragonitaceae*: *Tetragonites* sp.

exclusivamente, pero sí en cambio la *configuración lituida del lóbulo interno*, sobre todo. El desarrollo ontogenético de la línea sutural se entiende según la fórmula

$$E L U_2 U_3 (U_4) = S U_1 I_1$$

2. *La cuestión de descendientes del tronco litocerátido en el Cretáceo.*

Según C. W. WRIGHT los litocerátidos del Cretáceo no han producido descendientes incluidos en el suborden polifilético de los *Amonitina*, pero sí en cambio las 3 familias de los heteromorfos del Cretáceo. Según el mismo autor eso sucedió en varias (por lo menos tres) etapas, es decir iterativamente. Dejando aparte a los heteromorfos, hay que aceptar esta tesis, porque en realidad no conocemos ningún litocerátido —en contrario a las opiniones de R. CASEY (1961)— del Cretáceo basal que pudiese ser considerado morfológicamente como origen de los desmocerátidos.

Pero sin embargo no nos parece admisible la idea de que los litocerátidos, que han producido en el Jurásico basal el complejo de los *Amonitina* (O. H. SCHINDEWOLF 1962), constituyan un grupo conservador e inalterado durante todo el Cretáceo. Creemos que es típico para la mayoría de los *Lytoceratina* una línea sutural de pocos elementos y de la fórmula

$$E L U_2 U_1 (U_{1v} : U_{1d})^5 I_1 \text{ (figura 6a),}$$

pues encontramos con los tetragonítidos del Cretáceo superior un grupo de formas avanzadas que se acercan no solo por su aspecto

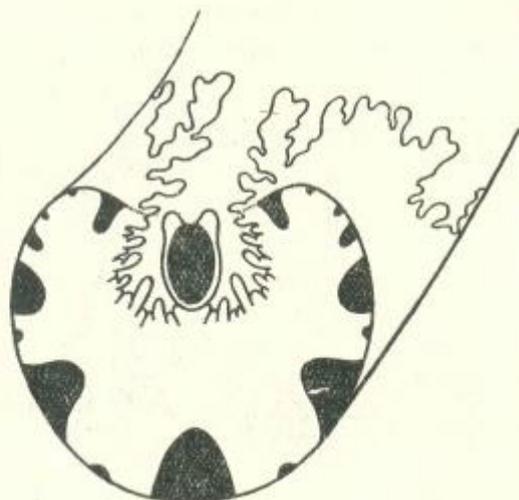


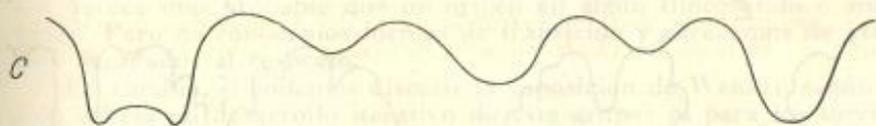
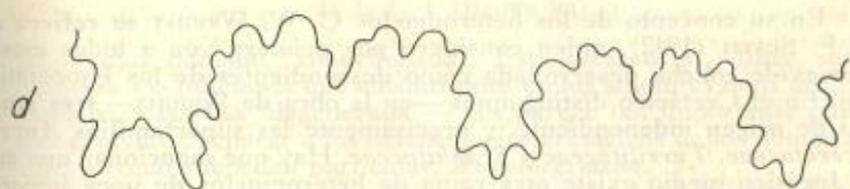
Figura 7. El "Septallobus" ( $I_1$ ) de los litocerátidos.

<sup>5</sup> El  $U_1$  muchas veces está dividido por la sutura en una parte ventral ( $U_{1v}$ ) y otra dorsal ( $U_{1d}$ ).

general a los desmocerátidos/filocerátidos, sino también por el desarrollo de una *Suturallobenbildung* en el  $U_3$  según la fórmula

$$E L U_2 U_3 = S U_1 I, \text{ (figura 6b).}$$

*E*                      *L*                       $U_2$                        $U_1$                       *I*



*E*                      *L*                       $U_2$                        $U_1$                       *I*



Figura 8. Desarrollo ontogénético de la línea sutural de los heteromorfos jurásicos: *Spiroceras bifurcati* (QU.), del Bajociense de Eningen (Alemania), con "Primärsutur" quinquelobata. Según O. H. SCHINDEWOLF 1951.

Sin duda podríamos considerar a los tetragonítidos, por el desarrollo de la línea sutural, como equivalentes a los *Ammonitina* del Jurásico. Pero no llegaron a tener una importancia similar, ni se alejaron de modo suficiente de los *Lytoceras*: litocerátidos s. str. y tetragonítidos poseen en el llamado "*Septallobus*" (*I<sub>a</sub>*) (figura 7) no solo una característica común, sino también un criterio valioso para la caracterización del suborden *Lytoceras* y la distinción de los demás subórdenes. En nuestra opinión, los tetragonítidos deben incluirse como superfamilia independiente en el suborden *Lytoceras*.

### 3. La cuestión del origen y de la homogeneidad de los heteromorfos.

En su concepto de los heteromorfos C. W. WRIGHT se refiere a L. F. SPATH (1942), quien consideró por primera vez a todas estas formas de concha desarrollada como descendientes de los lytocerátidos. En el Cretácico distinguimos —en la obra de WRIGHT— tres grupos de origen independiente, y precisamente las superfamilias *Ancylocerataceae*, *Turrilitaceae* y *Scaphitaceae*. Hay que mencionar que en el Jurásico medio existe otra rama de heteromorfos de poca importancia, la cuarta superfamilia *Spirocerataceae*. En varias publicacio-

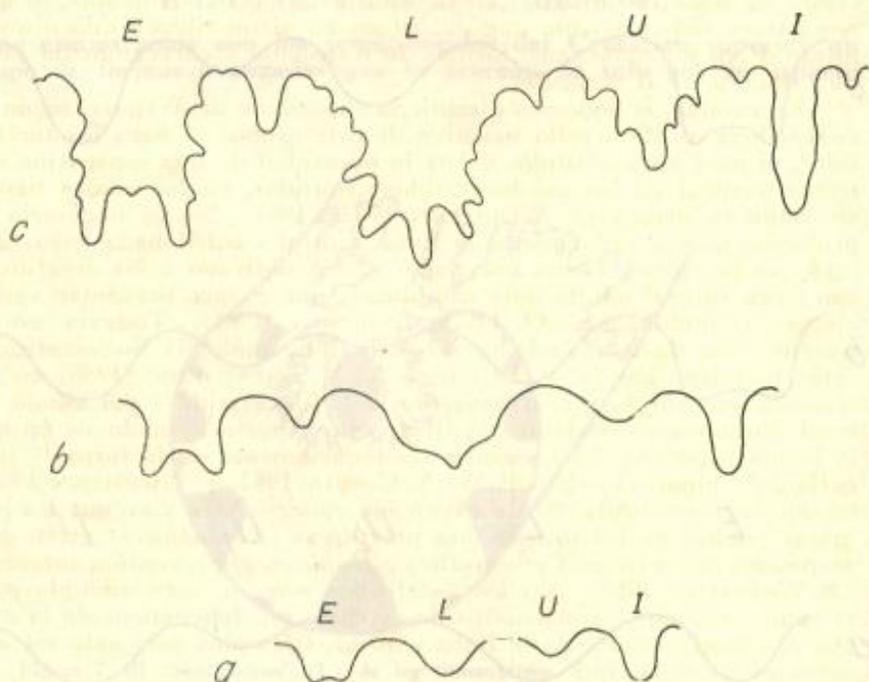


Figura 9. Desarrollo ontogenético de la línea sutural de los heteromorfos cretácicos: *Leptoceras studeri* (OOSTER), GPIT Ce 1310/49, del Valanginiano (?) del Thuner See (Suiza). Av. en  $c = 4$  mm. "Primärsutur" cuadrilobada.

nes O. H. SCHINDEWOLF (1951, 1961, 1963, 1965) pudo demostrar que estas últimas poseen una *Primärsutur quinquelobada* (figura 8), como todos los amonítidos del Jurásico y Cretácico. Tanto en detalles de la línea sutural como en la ornamentación la semejanza con el género *Strenoceras* (Ammonitina) es tan evidente, que seguimos la interpretación de SCHINDEWOLF, quien considera las "*Spirocerataceae*" como familia de las *Stephanocerataceae* (figura 9).

Hemos demostrado en varias publicaciones (1963, 1965, 1966a, 1966b) que los heteromorfos cretácicos se distinguen en principio de los espirocerátidos como de los neoamonítidos de espira normal por su *Primärsutur* de 4 elementos

#### E L U I (figura 9a),

que hemos llamado "cuadrilobada". Esta diferencia —línea sutural reducida a condiciones que encontramos en los amonites del Permiano/Triásico, y concha "degenerada"— nos parece tan importante que hemos propuesto separar a los heteromorfos cretácicos de los demás amonítidos como suborden particular, *Ancyloceratina*.

Una razón más para esta separación es que los heteromorfos cretácicos aparecen (con los *Protancyloceras*) en el Titoniense de modo tan repentino, que hasta el momento no sabemos nada preciso sobre su origen. Suponemos que nacieron dentro de los litocerátidos con espira de poca involución y línea sutural de pocos elementos, lo que nos parece más probable que un origen en algún filocerátido o amonítido. Pero no conocemos formas de transición y carecemos de estudios detallados al respecto.

En cambio, sí podemos discutir la suposición de WRIGHT, según la cual habría un desarrollo iterativo de este grupo: ni para los turrilítidos, ni para los escafítidos existe la necesidad de una separación del tronco central de los ancilocerátidos-hamítidos, en los cuales tienen sin duda su origen (J. WIEDMANN 1962c, 1965). No es necesario ni probable, que la reducción a la línea sutural cuadrilobada haya ocurrido varias veces. Como excepción se ha mostrado a los escafítidos con línea sutural adulta muy complicada que parece presentar varios elementos umbilicales (O. H. SCHINDEWOLF 1961). Todavía en el tratado ruso de paleontología (*Osnovy Paleontologii*) los escafítidos están incluidos por N. P. LUPPOV & V. V. DRUSHTCHIC (1958) en los *Ammonitina* por la forma tripartita (= "filocerátida") del lóbulo lateral. Pudimos no obstante rectificar este criterio basándonos en que la forma tripartita del L resulta secundariamente de la forma ("litocerátida") bipartita original (W. A. COBBAN 1952, J. WIEDMANN 1965), en que la línea sutural es sin excepción *cuadrilobada* y en que las primeras vueltas de las formas más primitivas (*Eoscaphtes*) están desarrolladas como en los *Crioceratites* o *Hamites*, el presuntivo antecesor (J. WIEDMANN 1965). Así los escafítidos son un buen ejemplo para el valor sistemático-filogenético de estudios morfogenéticos de la concha y, especialmente, de la línea sutural. Ejemplos más valiosos aún veremos en el capítulo próximo.

Hay que intercalar algunas palabras sobre el peligro que representan las *convergencias* en el desarrollo de la línea sutural. Para el observador superficial las líneas suturales definitivas de los espirocerátidos o de los ancilocerátidos (figuras 8, 9) parecen completamente

iguales. Solamente el estudio de las primeras líneas suturales (figuras 8a, 9a) nos permite distinguir dos modos de desarrollo muy dife-

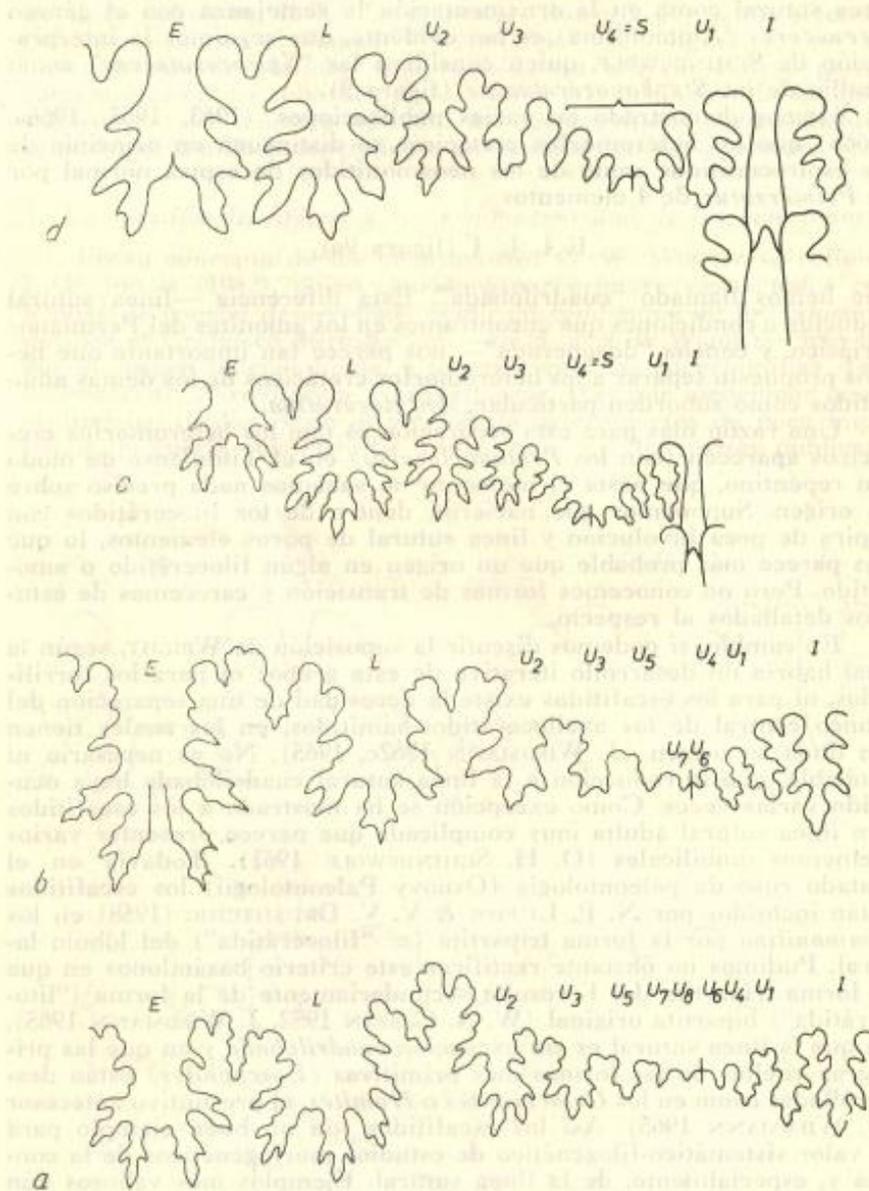


Figura 10. Líneas suturales definitivas de a: *Haploceras* (*Neolissoceras*) *grasianum* (D'ORB.), b: *Eodesmoceras* *celestini* (PICT. & CAMP.), c: *Phylloceras* (*Hypophylloceras*) *thetys* (D'ORB.), d: *Sowerbyceras* (*Gyrophyllites*) *lateumbilicatum* (PERV.). Según J. WIEDMANN 1966a.

rentes: un modo de reducción ontogenético de una *Primärsutur* quinquelobada a una línea sutural definitiva de cuatro elementos (en el caso del amonítido *Spiroceras*), y en cambio un "desarrollo" persistente de la "Primärsutur" cuadrilobada (en el caso del ancilocerátido *Crioceratites*). Remontar en la historia ontogenética es cosa indispensable para dilucidar las relaciones filogenéticas!

#### 4. La cuestión del origen de los hoplítidos.

Seguir la historia de los hoplítidos desde sus comienzos es naturalmente también indispensable para dilucidar la cuestión del origen de la gran mayoría de los amonítidos cretácicos (en el sistema de WRIGHT tres superfamilias: *Desmocerataceae*, *Hoplitaceae* y *Acanthocerataceae*, = "hoplítidos" *nobis*). Aunque parezca increíble, el último

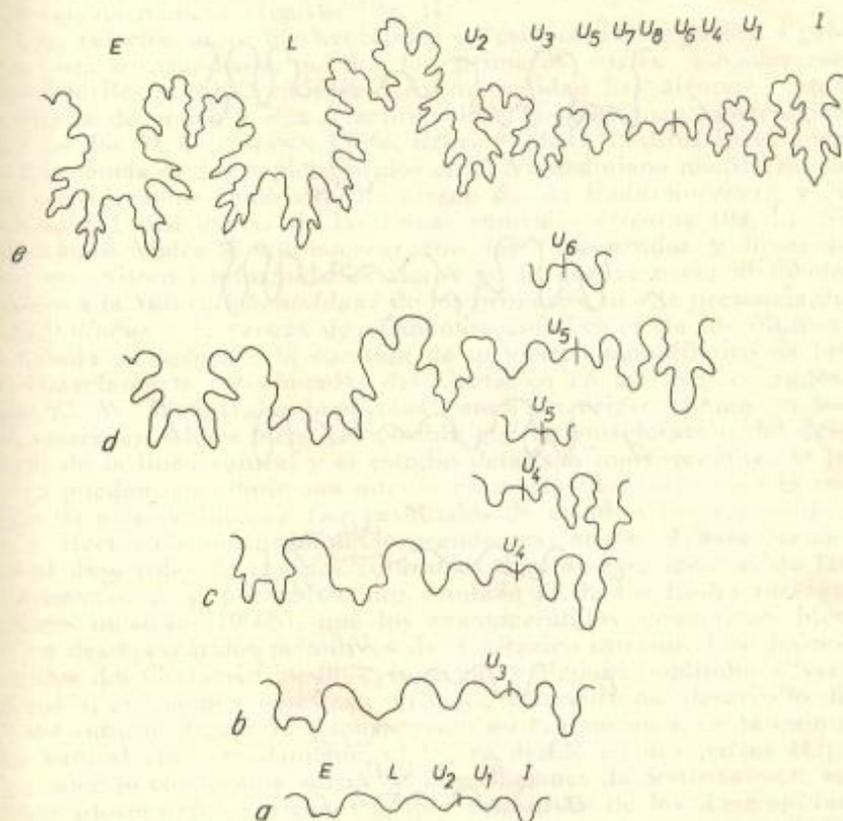


Figura 11. Desarrollo ontogenético de la línea sutural de *Haploceras* (*Neolissoceras*) *grasianum* (D'ORB.), del Valanginiano de Trezanne (Francia), Av. en e = 5 mm. Según J. WIEDMANN 1966a.

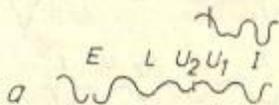
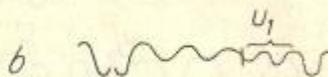
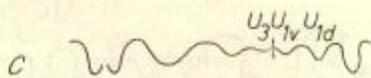
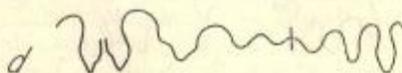
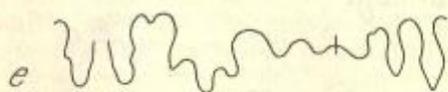
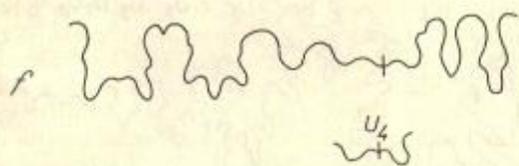
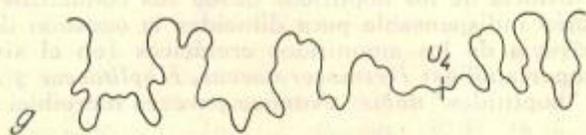
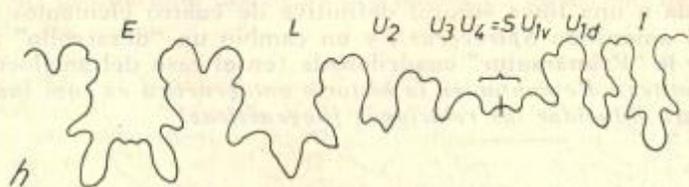


Figura 12. Desarrollo ontogénico de la línea sutural de *Desmoceras latidorsatum* (MICH.), del Albiense de la Sra. de Ricote (España). Av en h = 1 mm. Según J. WIEDMANN 1966b.

estudio dedicado a los miembros del género primitivo *Eodesmoceras* del Valanginiano se remonta a más de un siglo. Estudiando el material de PICTET & CAMPICHE (1860) pudimos señalar que no hay ningún criterio que indique relaciones con los filocerátidos, ni constricciones, ni sillas "filoideas", ni un lóbulo interno "lituido" (J. WIEDMANN 1966a). Por desgracia no nos fue posible observar en los tipos de PICTET & CAMPICHE el desarrollo de la línea sutural, ya que solamente su forma definitiva era visible (figura 10b). Si la interpretamos bien, la fórmula de los elementos suturales en *Eodesmoceras* sería la siguiente

$$E L U_2 U_3 U_5 U_7 : U_8 U_6 U_4 U_1 I.$$

El lóbulo interno tiene una configuración normal, el  $U_1$  no está dividido en dos partes —como en muchos miembros primitivos del suborden Ammonitina—, y en la parte umbilical se puede distinguir una cantidad de lóbulos verdaderos alternantes. Esta fórmula no es desconocida: como O. H. SCHINDEWOLF (1964) pudo documentar, la línea sutural de las *Haplocerataceae* suele desarrollarse exactamente de la misma manera (figuras 10a, 11).

Una relación entre haplocerátidos y desmocerátidos parece a primera vista sorprendente, porque los primeros suelen considerarse como estériles y conservativos, pero en realidad hay algunos rasgos que sirven de apoyo a esta interpretación: la semejanza morfológica entre los dos (J. WIEDMANN 1966a, figura 9, pl. 1), la difusión extensa y la frecuencia de los haplocerátidos en el Valanginiano mediterráneo (que consideramos como sitio de origen de los *Eodesmoceras*), y la conformidad casi exacta de las líneas suturales (figuras 10a, b). Si comparamos ahora *Eodesmoceras* con los filocerátidos y litocerátidos, no existen conformidades claras en lo que respecta al lóbulo lituido o a la *Suturallobenbildung* de los primeros, ni a la presencia de un *Septallobus* o la rareza de elementos umbilicales de los últimos.

Queda en suspenso la cuestión de un origen monofilético de las tres superfamilias mencionadas del Cretácico en los haplocerátidos. Según C. W. WRIGHT los hoplítidos tienen un origen común en los *Eodesmoceras*. Ahora bien, ¿es posible que la consideración del desarrollo de la línea sutural y el estudio detallado morfogénético de la concha puedan contribuir con nuevos elementos de juicio para la solución de este problema? Los resultados de estudios morfogénéticos recién efectuados son bastante sorprendentes: en las *Acanthocerataceae* el desarrollo de la línea sutural es exactamente igual al de las *Haplocerataceae* y, probablemente, también al de los *Eodesmoceras*. Pudimos mostrar (1966b), que los acantocerátidos comunican bien con los desmocerátidos primitivos del Cretácico inferior. Los desmocerátidos del Cretácico medio y superior, y algunos hoplítidos ("verdaderos"), en cambio, muestran un modo diferente del desarrollo de la línea sutural (figura 12): muy pronto en la ontogenia, en la quinta línea sutural aproximadamente, el  $U_1$  se divide en dos partes ( $U_{1v}$ ,  $U_{1d}$ ), como lo conocemos, según las descripciones de SCHINDEWOLF, en muchos litocerátidos y algunos grupos primitivos de los *Ammonitina* (*Psilocerataceae*, *Hammatocerataceae*, *Perisphinctaceae p. p.*, etc.). El  $U_2$  se desarrolla normal, mientras que el  $U_4$  se diferencia a la manera del *Suturallobus* (por subdivisión del lóbulo mismo), como lo conocemos en los filocerátidos y en los tetragonítidos.

Si consideramos, sin embargo, el desarrollo de la concha de un *Desmoceras* del Cretácico medio, o los datos estratigráficos, entonces no quedan dudas acerca de una relación directa entre los *Eodesmoceras* por un lado y los *Desmoceras* u *Hoplites* por el otro. Ponderando estos factores un poco contradictorios llegamos a la conclusión de que criterios tales como *Suturallobenbildung* o división del  $U_1$  no tienen el valor sistemático supuesto por WEDEKIND o SCHINDEWOLF. Resulta evidente que estos caracteres se desarrollaron durante la historia de los neoamonitidos independientemente varias veces y en diversos sitios. Morfológicamente considerado, eodesmocerátidos, desmocerátidos y verdaderos hoplítidos están unidos por tantas formas de transición, que hemos propuesto reunirles en una sola superfamilia *Hoplitaceae* (WIEDMANN 1966b).

O. H. SCHINDEWOLF (1966) da mayor importancia a la diferenciación de la línea sutural que a los indicios morfológicos de la concha. Según él, un  $U_1$  subdividido no puede desarrollarse de un  $U_1$  entero, porque la forma dividida se entiende como la original, en tanto que la entera ha de considerarse como secundaria. Según esto, una reversión de este desarrollo normal sería imposible. Por eso SCHINDEWOLF busca el origen de los hoplítidos cretácicos en los *Perisphinctaceae* con  $U_1$  dividido. Es verdad que algunos miembros de las *Desmocerataceae* (sensu WRIGHT), como las *Holcodiscidae*, estén mejor reunidos con aquellos (WIEDMANN 1966b), pero hasta ahora no tenemos indicios convincentes para una descendencia del conjunto de las *Hoplitaceae*, en el sentido ya definido, en los perisfíntidos. Estudios más detallados sobre este tema nos parecen deseables.

En todo caso, cualquiera que sea la explicación (origen de los hoplítidos en los haplocerátidos o en los perisfíntidos), los estudios morfogenéticos recién efectuados han arrojado bastante claridad sobre el sistema de los neoamonitidos. Este sistema refleja ahora las líneas de evolución y los principios del desarrollo resultan visibles. Al lado de los subórdenes *Phylloceratina* y *Lytoceratina* reconocemos ahora un tercer suborden bien uniforme y monofilético, el de los *Ammonitina*. Este empieza su desarrollo con las *Psilocerataceae* del Jurásico basal, continúa con las *Hammatocerataceae*, *Hildocerataceae*, *Stephanocerataceae*, *Perisphinctaceae* y *Haplocerataceae* durante el Jurásico, y termina con las *Hoplitaceae* y *Acanthocerataceae* que persisten hasta el fin del Cretácico.

La plancha I nos proporciona una idea de las diferencias —a veces notables— de las vueltas iniciales de los tres subórdenes *Phylloceratina*, *Lytoceratina* y *Ammonitina*. Si comparamos la espira inicial de algún filocerátido del Cretácico inferior (plancha I, figura 1) con aquella de un litocerátido (plancha I, figura 2) o haplocerátido (plancha I, figura 3) del Valanginiano, hay que notar la involución notable —mayor que la del *Phylloceras*— del último, y la presencia de constricciones fuertes en la espira inicial del *Lytoceras* —ausentes en la concha adulta. Los filocerátidos y haplocerátidos (incl. desmocerátidos) en cambio carecen de toda ornamentación de la concha inicial. Por eso la suposición de una conexión genética entre filo— y desmocerátidos a base de la existencia de constricciones en los dos (C. W. WRIGHT 1955), parece poco fundada.

Lo que ahora caracteriza mejor a los *Ammonitina* que su "orna-

mentación fuerte" (véase pág. 25) es 1. la forma "amonitida" del lóbulo interno con incisiones fuertes a los dos lados, pero sin *Septallobus* como en los litocerátidos, y 2. una *Primärsutur quinquelobada*. Los modos del desarrollo ontogenético de la línea sutural, en cambio, presentan una variedad enorme —comparándoles con los *Phylloceratina* o *Lytoceratina*—, como igualmente la ornamentación, y nos permiten la distinción de varias superfamilias.

Esta caracterización bastante breve nos permite no solo la fácil distinción de los *Phylloceratina* y de los *Lytoceratina*, sino además la de la cuarta línea de evolución que hemos separado en el Cretácico: los heteromorfos cretácicos o *Ancyloceratina*, que tienen su origen —como los *Ammonitina*— muy probablemente en los *Lytoceratina*. Su lóbulo interno tiene la misma configuración como en los *Ammonitina*, pero la línea sutural o más precisamente la *Primärsutur cuadrilobada*

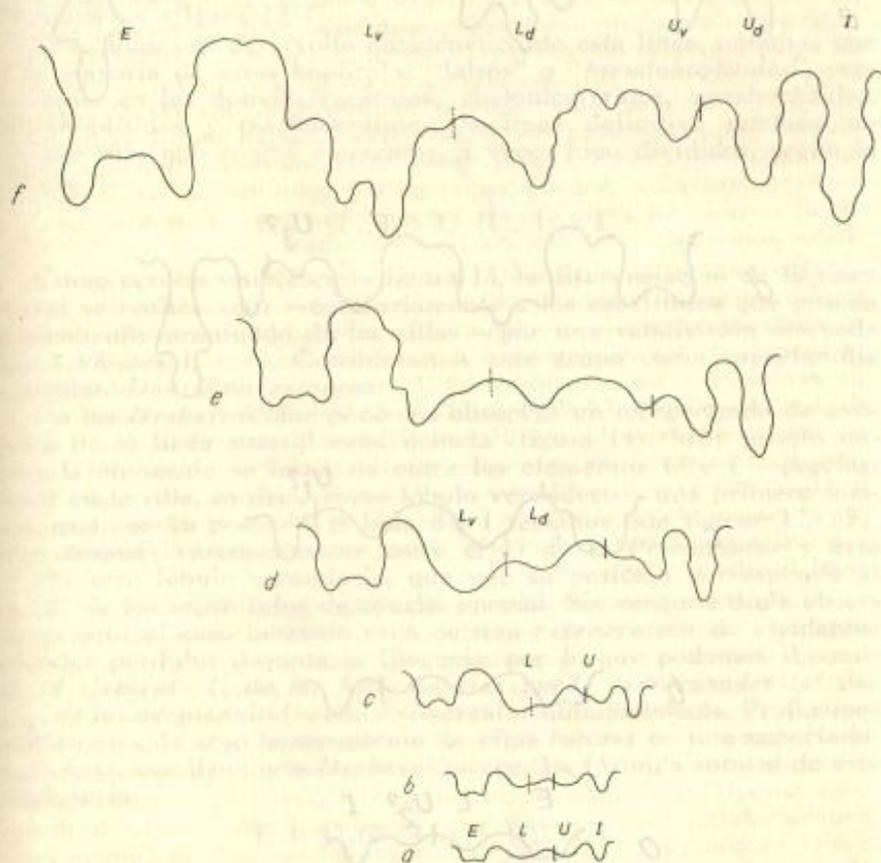


Figura 13. Desarrollo ontogenético de la línea sutural de *Douvilleiceras mammillatum* (SCHLOTH.), del Albiense de Eseragnolles (Francia). Av en  $f = 2$  mm. Según J. WIEDMANN 1966b.

les aleja con claridad no solo de los *Ammonitina*, sino también de los *Phylloceratina* y *Lytoceratina*.

Así, filogenia y sistema de los neoamonítidos parecen bien establecidos y en plena concordancia. Pero todavía no hemos discutido la última cuestión sobre la homogeneidad de los hoplítidos, que nos puede servir al mismo tiempo como *prueba para la aplicación del sistema propuesto*.

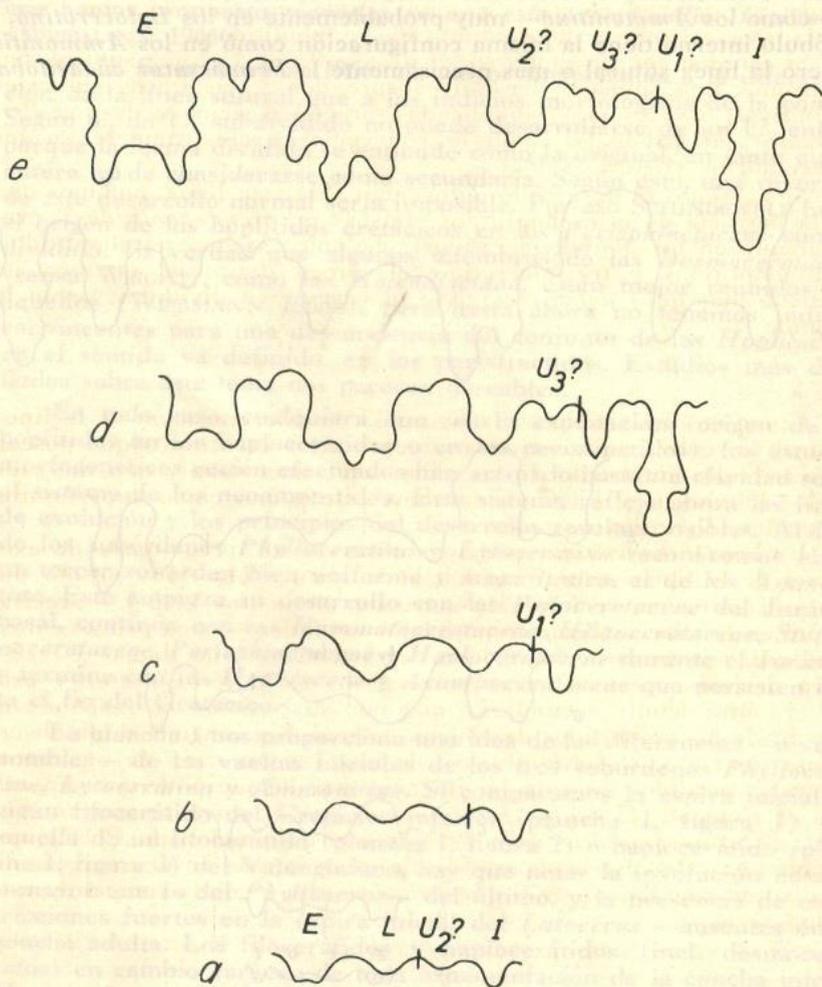


Figura 14. Desarrollo ontogenético de la línea sutural de *Deshayesites deshayesi* (LEYM. *in* D'ORB.), Aptiense de Morella (España). Av en e = 3 mm. Según J. WIEDMANN 1966b.

### 5. La cuestión de la homogeneidad de los hoplítidos.

Con toda intención hemos incluido en la superfamilia *Hoplitaceae* al lado de los desmocerátidos solamente a los hoplítidos "verdaderos", esto es las *Hoplitidae*, *Leymeriellidae*, *Schloenbachiidae* y tal vez las *Forbesiceratidae*. Queda entonces un grupo bastante grande, constituido por las *Douvilleiceratidae*, *Cheloniceratidae*, *Parahoplitidae*, *Acantohoplitidae*, *Astiericeratidae*, *Deshayesitidae*, *Trochleiceratidae* y algunas familias menos conocidas, que tiene en común con las anteriores la involución —a veces considerable— de la concha, una ornamentación muy fuerte y una línea sutural definitiva bastante especializada, por lo cual no había ninguna duda en considerarlas como verdaderos miembros del conjunto de los hoplítidos.

Si estudiamos, sin embargo, el desarrollo de la línea sutural, encontramos una situación bastante sorprendente: las líneas suturales definitivas, a veces muy complicadas, proceden siempre de una *Primärsutur* cuadrilobada, como lo conocemos exclusivamente en los heteromorfos (figura 13)!

Si seguimos el desarrollo ontogenético de esta línea, notamos que en la mayoría de estos hoplítidos "falsos" o "*pseudohoplítidos*", precisamente en los douvilleicerátidos, chelonicerátidos, parahoplítidos, acantohoplítidos y trochleicerátidos, la línea definitiva también no contiene más que *cuatro elementos*, a veces bien divididos, según la fórmula

$$E L (L_v L_d) U (U_v U_d) I$$

Como resulta visible en la figura 13, la diferenciación de la línea sutural se realiza aquí —contrariamente a los escafítidos que poseen un desarrollo acentuado de las sillas— por una subdivisión marcada de los lóbulos L y U. Consideramos este grupo como superfamilia particular, *Douvilleicerataceae*.

En las *Deshayesitidae* podemos observar un tercer modo de evolución de la línea sutural cuadrilobada (figura 14). Muy pronto durante la ontogenia se intercala entre los elementos U e I —precisamente en la silla, es decir como lóbulo verdadero— una primera incisión, que por su posición al lado del I tenemos que llamar  $U_1$  (?). Poco después veremos nacer entre el U de la *Primärsutur* y este  $U_1$  (?) otro lóbulo secundario, que por su posición corresponde al  $U_2$  (?) de los amonítidos de concha normal. Sin ninguna duda observamos aquí el caso bastante raro de una *regeneración* de elementos suturales perdidos durante la filogenia, por lo que podemos suponer que *el elemento U de los heteromorfos puede corresponder tal vez al  $U_2$  de los neoamonítidos con Primärsutur quinquelobada*. Preferimos también en este caso la separación de estas formas en una superfamilia distinta, que llamamos *Deshayesitaceae*. La fórmula sutural de este grupo sería

$$E L U_2(?) U_1(?) U_3(?) I.$$

Naturalmente no podemos usar estos fenómenos de un desarrollo "anómalo" de la línea sutural como única prueba para la inclusión de estos pseudohoplítidos en los heteromorfos, pero por lo menos la consideración del hecho señalado lo sugiere.

Para comprobar la idea hay que remontarse —también aquí— en la historia del grupo hasta su base. Así llegamos al género *Paraspiticer* del Barremiense, muy mal conocido hasta ahora. Como indica el nombre mismo, las primeras relaciones filogenéticas, establecidas por W. KILIAN (1910), fueron entre *Paraspiticer* y el perisfíntido *Spiticer* del Titoniense/Berriasiense, lo que no se aceptó por razones estratigráficas. Según L. F. SPATH (1923) y C. W. WRIGHT (1957) los *Paraspiticer* y los douvilleicerátidos serían descendientes del desmocerátido *Barremites* (*Raspailicer*), mientras que L. F. SPATH más tarde (1927) ha pensado en relaciones con el litocerátido *Cicatr*, y R. CASEY (1961) con el "*Lytoceras* (?)" n. sp. aff. *aggassizianum*" de V. UHLIG (1883). Pero este último pertenece seguramente al género desmocerátido *Silesites*.

Para resolver estos problemas hemos estudiado las vueltas internas de *Paraspiticer* hasta ahora desconocidas. Con mucha suerte encontramos en el Barremiense de la provincia de Alicante (España) unos ejemplares completos (en la mayoría de las especies las vueltas iniciales faltaron), en los cuales pudimos preparar —como esperado— una vuelta inicial abierta (lámina 2), desarrollada a la manera de un *Crioceratites*!

Así la evolución de los douvilleicerátidos se realizó, similar a aquella de los escafítidos por *Eoscaphtes*, con primera vuelta abierta. Por la conformidad de los indicios ganados sobre la base del desarrollo ontogenético de la línea sutural y de la concha misma, nos parece seguro que también las *Douvilleicerataceae* representan descendientes de los heteromorfos cretácicos, muy probablemente del género enano *Leptoceras* (véase WIEDMAN 1966b). En un desarrollo paralelo se diferenciaron las *Deshayesitaceae*, según S. Z. TOVBINA (1965) fuera del heterocerátido *Colchidites*, según la opinión nuestra (1966b) naciendo en el heteromorfo *Hemihoplites*.

Así hemos encontrado realmente los amonítidos cretácicos "polifiléticos", pero en un sentido muy diferente del supuesto por H. SALFELD, L. F. SPATH o C. W. WRIGHT. Para los hoplítidos propiamente tales, *Hoplitaceae* y *Acanthocerataceae*, pudimos probar un origen en los *Ammonitina* del Jurásico, para los pseudohoplítidos una descendencia en los *Ancyloceratina*. A pesar de nuestra inclusión de los pseudohoplítidos en los *Ancyloceratina* de concha anómala, la caracterización morfogenética del suborden no necesita alteración, porque no resulta del criterio superficial de la concha desarrollada, sino del criterio genético de la *Primärsutur* E L U I.

### C) CONCLUSIONES

Volviendo ahora al punto inicial de nuestro trabajo, esto es, a la cuestión sobre el valor de los métodos morfográficos anteriores en comparación con los métodos morfogenéticos, llegamos a las conclusiones siguientes:

1. Los métodos morfográficos que p. e. caracterizan la clasificación del *Treatise* (véase figura 1), nos ofrecieron un sistema artificial muy problemático de los neoamonítidos (origen polifilético de algunos

grupos, desarrollo iterativo de otros). Los estudios morfogenéticos esmerados, que se basan en el desarrollo de la concha inicial tanto como en la línea sutural, nos condujeron en cambio a una clasificación que por su claridad parece corresponder al *sistema natural*. Solo con ayuda de estudios morfogenéticos pudimos rectificar y reconocer en muchos casos los linajes genéticos (pseudohoplítidos, eodesmocerátidos, escafitidos, etc.).

Las líneas de evolución de los amonites cretácicos resultan actualmente mucho más claras que antes y coinciden bien con las de los amonites jurásicos, elaboradas recientemente por SCHINDEWOLF (1961, 1962, 1964, 1965, 1966).

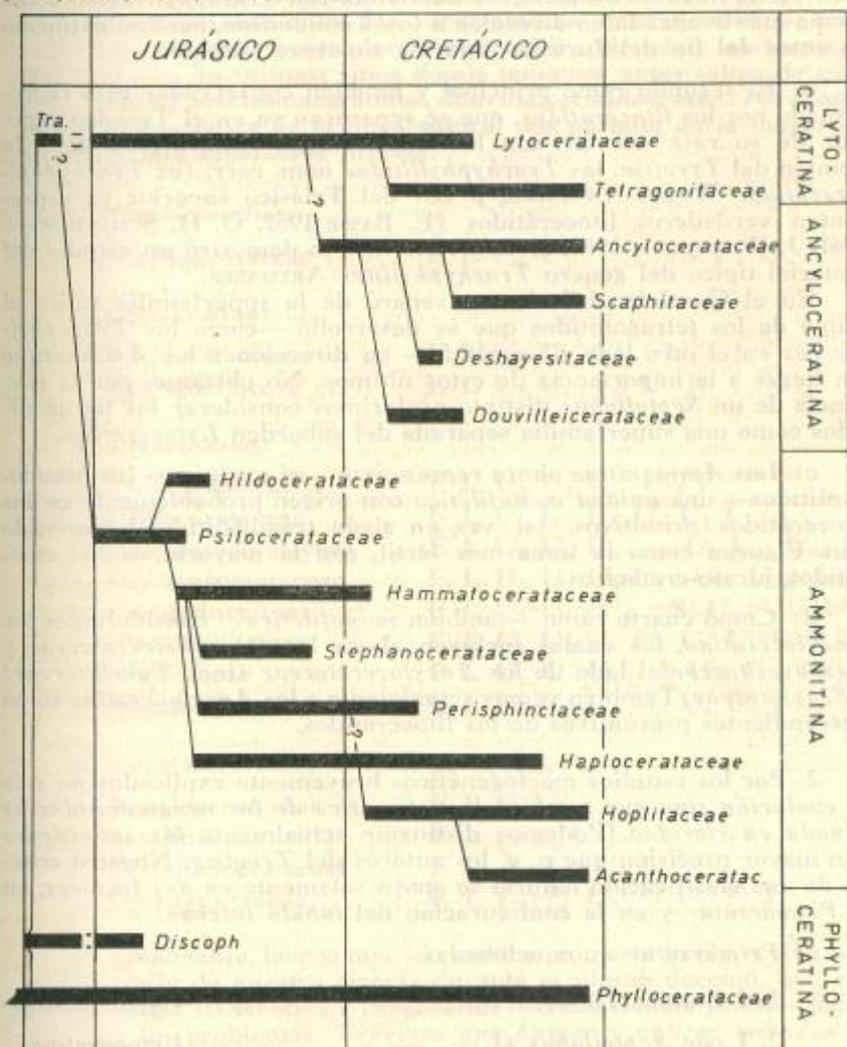


Figura 15. La evolución de los neoamonoidea según J. WIEDMANN 1966b.  
Abrev.: Discoph. = Discophyllitidae. Tra. = Trachyphyllitidae emend.

Como se puede ver en el esquema de evolución que reproducimos en la figura 15, reconocemos ahora *cuatro líneas de evolución diferentes*:

a) Los *filocerátidos* de un desarrollo continuo e inalterable del Triásico hasta el fin del Cretácico. Las opiniones anteriores que les harían descender las *Psilocerataceae*, *Oppeliaceae* o *Periphinctaceae* en el Jurásico, o las *Desmocerataceae* en el Cretácico, no se han verificado. Solamente en el Triásico superior se separó con las *Discophyllitidae* un pequeño grupo especial que probablemente tuvo continuación en las "*Juraphyllitidae*" del Jurásico inferior (WIEDMANN 1964). Esta línea de evolución se desarrolló con *Tragophylloceras* como forma más avanzada en dirección a los *Ammonitina*, pero se extinguió ya antes del fin del Jurásico inferior sin tener sucesión.

b) El segundo ramo principal y también conservador está representado por los *litocerátidos*, que se separaron ya en el Triásico superior de su raíz común con los filocerátidos. Contrariamente a la opinión del *Treatise*, las *Trachyphyllitidae* nom. corr. (ex *Trachyphylloceratidae* WIEDMANN 1966a, p. 66) del Triásico superior ya representan verdaderos litocerátidos (E. BASSE 1952, O. H. SCHINDEWOLF 1961, J. WIEDMANN 1964, 1966a), como nos lo demostró un estudio del material típico del género *Trachyphyllites* ARTHABER.

En el Cretácico inferior se separó de la superfamilia típica el grupo de los tetragonítidos que se desarrolló —como los *Tragophylloceras* en el otro lado filocerátido— en dirección a los *Ammonitina* sin llegar a la importancia de estos últimos. No obstante, por la presencia de un *Septallobus* distinto preferimos considerar los tetragonítidos como una superfamilia separada del suborden *Lytoceratina*.

c) Los *Ammonitina* ahora representan —si excluimos los pseudohoplítidos— una *unidad monofilética* con origen probablemente en los litocerátidos primitivos, tal vez en algún traquifilitido desconocido aún. Figuran como la línea más fértil, con la mayoría de los amonítidos juraso-cretácicos.

d) Como cuarto ramo —también *monofilético*— consideramos los *Ancyloceratina*, los cuales incluyen ahora las *Douvilleicerataceae* y *Deshayesitaceae* al lado de los *Ancylocerataceae* (incl. *Turrilitaceae*) y *Scaphitaceae*. También vemos actualmente a los *Ancyloceratina* como descendientes presuntivos de los litocerátidos.

2. Por los estudios morfogenéticos brevemente explicados *no solo la evolución sino que también la sistemática de los neoamonítidos ha ganado en claridad*. Podemos distinguir actualmente *los subórdenes con mayor precisión que p. e. los autores del Treatise*. Nuestro ensayo de una clasificación natural se apoya solamente *en dos factores*, en la *Primärsutur* y en la configuración del *lóbulo interno*:

a) *Primärsutur* quinquelobada:

1. I lituido (I <sub>1</sub> ) . . . . .	Phylloceratina
2. I con <i>Septallobus</i> (I <sub>2</sub> ) . . . . .	Lytoceratina
3. I normal (I) . . . . .	Ammonitina

b) *Primärsutur* cuadrilobada:

4. I normal (I) . . . . . Ancyloceratina

Así los 4 subórdenes se distinguen por características cualitativas, sus límites son rigurosos, en ningún caso conocemos formas de transición entre ellos.

La distinción de las *superfamilias* en cambio ha perdido mucho en su rigidez anterior. Por una parte pudimos suprimir las *Turrilitaceae* y *Desmocerataceae* y acercar por otra las *Hoplitaceae* a las *Haplocerataceae*, las *Acanthocerataceae* a las *Hoplitaceae*, las *Douvilleicerataceae* y *Deshayesitaceae* a las *Ancylocerataceae*.

Las distinciones entre las superfamilias quedan más o menos cuantitativas, poco acentuadas, porque ahora abundan las formas de transición en los mismos sitios donde teníamos antes saltos de evolución (base de los desmocerátidos, douvilleicerátidos, etc.). No obstante la fórmula genética de la línea sutural nos permite en la mayoría de los casos una separación precisa:

1. *Phylloceratina*:

Phyllocerataceae . . . . . E L U<sub>2</sub> U<sub>3</sub> (U<sub>4</sub>) = S U<sub>1</sub> I<sub>1</sub>

2. *Lytoceratina*:

Lytocerataceae . . . . . E L U<sub>2</sub> U<sub>1</sub> (U<sub>1v</sub>; U<sub>1d</sub>) I<sub>1</sub>

Tetragonitaceae . . . . . E L U<sub>2</sub> U<sub>3</sub> = S U<sub>1</sub> I<sub>1</sub>

3. *Ammonitina*:

Psilocerataceae . . . . . E L U<sub>2</sub> U<sub>3</sub> U<sub>1v</sub> U<sub>1d</sub> I

Hildocerataceae . . . . . E L U<sub>2</sub> U<sub>3</sub> U<sub>5</sub> U<sub>4</sub> U<sub>1</sub> I

Hammatocerataceae . . . . . E L U<sub>2</sub> U<sub>3</sub> U<sub>5</sub> . . . . . U<sub>4</sub> U<sub>1v</sub> U<sub>1d</sub> I

Stephanocerataceae . . . . . E L U<sub>2</sub> U<sub>3</sub> U<sub>4</sub> U<sub>1</sub> (U<sub>1v</sub> U<sub>1d</sub>) U<sub>n</sub> I

Perisphinctaceae . . . . . E L U<sub>2</sub> U<sub>3</sub> (U<sub>4</sub> = S) U<sub>1v</sub> U<sub>1d</sub> (U<sub>1</sub>) I

Haplocerataceae . . . . . E L U<sub>2</sub> U<sub>3</sub> U<sub>5</sub> U<sub>7</sub> U<sub>8</sub> U<sub>6</sub> U<sub>4</sub> U<sub>1</sub> I

Hoplitaceae . . . . . E L U<sub>2</sub> U<sub>3</sub> U<sub>4</sub> = S U<sub>1v</sub> U<sub>1d</sub> (U<sub>1</sub>) I

Acanthocerataceae . . . . . E L U<sub>2</sub> U<sub>3</sub> U<sub>5</sub> U<sub>6</sub> U<sub>4</sub> U<sub>1</sub> I

4. *Ancyloceratina*:

Ancylocerataceae . . . . . E L U I

Scaphitaceae . . . . . E L p<sub>1</sub> p<sub>2</sub> U I

Douvilleicerataceae . . . . . E L<sub>v</sub> L<sub>d</sub> U<sub>v</sub> U<sub>d</sub> I

Deshayesitaceae . . . . . E L U<sub>2</sub>(?) U<sub>3</sub>(?) U<sub>1</sub>(?) I

3. Finalmente, hemos querido mostrar con esta breve reseña sobre el desarrollo de nuestra ciencia durante el último decenio, que en la paleontología sistemática y filogenética —como ciencia joven— todavía abundan los problemas. *Tenemos que buscar y aplicar métodos más finos aún para reconocer mejor la historia de la vida orgánica y las reglas todavía bastante oscuras de su evolución.*

## D) OBRAS CITADAS

- ARKELL, W. J., KUMMEL, B. & WRIGHT, C. W.: Mesozoic Ammonoidea. *Treatise on Invertebrate Paleontology, L, Cephalopoda, Ammonoidea*, L80-L490, figs. 124-558, New York 1957.
- BASSE, E.: Classe des Céphalopodes. Sous-Classe des Ammonoidea. *Traité de Paléontologie*, 2, 522-688, 60 figs., 24 pls., Paris 1952.
- CASEY, R.: The Ammonoidea of the Lower Greensand. Part. III. *Mon. Palaeontogr. Soc.*, 115 (1961), 119-216, figs. 39-68, pls. 26-35, London 1961.
- COBBAN, W. A.: Scaphitoid cephalopods of the Colorado group. *Geol. Surv. Prof. Paper*, 239, 42 pp., 4 figs., 21 pls., Washington 1952.
- DRUSHTCHIC, V. V.: (*Unterkreide-Ammoniten der Krim und des nördlichen Kaukasus*). 147 pp., 63 figs., 13 pls., Moskva 1956. (En ruso).
- LUPPOV, N. P. & DRUSHTCHIC, V. V.: [Ammonoidea (Ceratitida, Ammonitida) Endocochlia. Beilage: Coniconchchia]. *Osnovy Paleontologii, Molluski-Golovonogye* 2, 359 pp., 168 figs., 77 pls., Moskva 1958. (En ruso).
- PICTET, F. J. & CAMPICHE G.: Description des fossiles du terrain Crétacé des environs de Sainte-Croix. I. *Mat. p. Paléontologie suisse*, (2) 2, 380 pp., 43 pls., Genève 1858-1860.
- SALFELD, H.: Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei Jura- und Kreide-Ammonoideen. *Nachr. k. Ges. Wiss. Göttingen, Math. phys. Kl.*, 1919, Heft 3, 449-467, 7 figs., 3 pls., Berlin 1920.
- SALFELD, H.: *Die Bedeutung der Konservativstämme für die Stammesentwicklung der Ammonitiden*. 16 pp., 16 pls., Leipzig, 1924.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Zur Morphogenie und Terminologie der Ammoniten Lobenlinie. *Paläont. Z.*, 25, 11-34, 19 figs., 1 pl., Stuttgart 1951.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lfrg. 1. *Abh. Akad. Wiss. u. Lit., Math.-naturw. Kl.*, 1960, Nr. 10, 1-109, figs. 1-58, pls. 1, 2, Mainz 1961.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lfrg. 2. *ibid.*, 1962, Nr. 8, 111-257, figs. 59-149, pl. 3, Mainz 1962.
- SCHINDEWOLF, O. H.: *Acuariceras* und andere heteromorphe Ammoniten aus dem Oberen Dogger. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 116, 119-148, 14 figs., pls. 6-8, Stuttgart 1963.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lfrg. 3. *Abh. Akad. Wiss. u. Lit., Math.-naturw. Kl.*, 1963, Nr. 6, 259-406, figs. 150-243, Mainz 1964.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lfrg. 4. *Ibid.*, 1965, Nr. 2, 407-508, figs. 244-301, Mainz 1965.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lfrg. 5. *Ibid.*, 1966, Nr. 3, 511-640, figs. 302-396, Mainz 1966.
- SMITH, J. P.: The development of *Lytoceras* and *Phylloceras*. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, (3) 1 (4), 129-150, pls. 16-20, San Francisco 1898.
- SPATH, L. F.: A monograph of the Ammonoidea of the Gault. Part. 1. *Mon. Palaeontogr. Soc.*, 75 (1921), 1-72, figs. 1-14, pls. 1-4, London 1923.
- SPATH, L. F.: Revision of the Jurassic cephalopod fauna of Kachh (Cutch). *Mem. Geol. Surv. India, Palaeont. Indica*, 9, Mem. 2, 944 pp., 130 pls., Calcutta 1927-1933.
- SPATH, L. F.: A monograph of the Ammonoidea of the Gault. Part. 15. *Mon. Palaeontogr. Soc.*, 96 (1942), 669-720, figs. 245-248, London 1942.
- SUËSS, E.: Über Ammoniten. (1. Abt.). *Sitzungsber. k. k. Akad. Wiss.*, 52, 71-90, Wien 1865.
- TOVBINA, S. Z.: (Über die Ontogenie der Ammoniten-Gattung *Colchidites*). *Palaeont. Zhurn.*, 1965 (3), 40-48, 5 figs., Moskva 1965. (E.1 ruso).

- UHLIG, V.: Die Cephalopoden der Wernsdorfer Schichten. *Denkschr. k. k. Akad. Wiss.*, 46, 127-290, 32 pls., Wien 1883.
- WIEDMANN, J.: Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). I. Phylloceratina, Lytoceratina. *Palaeontographica*, (A) 118, 119-237, 58 figs., pls. 8-14 Stuttgart 1962. - (1962a).
- WIEDMANN, J.: Die systematische Stellung von *Hypophylloceras* SALFELD. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 115, 243-262, 5 figs., pl. 16, Stuttgart 1962. - (1962b).
- WIEDMANN, J.: Unterkreide-Ammoniten von Mallorca. 1. Lfrg.: Lytoceratina, Aptychi. *Abh. Akad. Wiss. u. Lit., Math.-naturw. Kl.*, 1962, Nr. 1, 1-148, figs. 1-36, pls. 1-10, Mainz 1962. - (1962c).
- WIEDMANN, J.: Entwicklungsprinzipien der Kreideammoniten. *Paläont. Z.*, 37, 103-121, 6 figs., pl. 1, Stuttgart 1963.
- WIEDMANN, J.: Unterkreide-Ammoniten von Mallorca. 2. Lfrg.: Phylloceratina. *Abh. Akad. Wiss. u. Lit., Math.-naturw. Kl.*, 1963, Nr. 4, 151-256, figs. 37-64, pls. 11-21, Mainz 1964.
- WIEDMANN, J.: Origin, limits, and systematic position of *Scaphites*. *Palaeontology*, 8, 397-453, 16 figs., pls. 53-60, London 1965.
- WIEDMANN, J.: Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 125, 49-79, figs. 1-13, pls. 1, 2, Stuttgart 1966. - (1966a). 127, 13-81, figs. 14-47, pls. 3-6, Stuttgart 1966. - (1966b).
- WRIGHT, C. W.: Notes on Cretaceous ammonites. II. The phylogeny of the Desmocerataceae, and the Hoplitaceae. *Ann. & Mag. Nat. Hist.*, (12) 8, 561-575, London 1955.
- WRIGHT, C. W.: In: Mesozoic Ammonoidea. *Treatise on Invertebrate Paleontology, L, Cephalopoda, Ammonoidea*, L80-L490, figs. 124-558, New York 1957.

*Dirección del autor:* Dr. JOST WIEDMANN, Geol.-paläont. Institut der Universität Tübingen, Alemania.

## EXPLICACION DE LAS LAMINAS

### Lámina 1.

Vueltas iniciales:

1ª, b: *Sowerbyceras (Holcophyloceras) calypso* (D'ORB.), GPIT Ce 1336/1.

2a, b: *Lytoceras juilleti* (D'ORB.), GPIT Ce 1336/2.

3a, b: *Haploceras (Haploceras) elimatum* (OPPEL), GPIT Ce 1336/3.

Todos del Valanginiano de Sisterón (Francia). 40/1.

### Lámina 2.

Vueltas iniciales de *Paraspticeras schindewolfi* WIEDM. Barremiense de La Querola/Alicante (España). Según WIEDMANN 1966b. 25/1.



1a



1b



2a



2b



3a



3b

