AMMONITES, DE FÓSILES ENIGMÁTICOS A FÓSILES INDICADORES. EL CASO DE ESTUDIO DE LA FORMACIÓN OCOZOCOAUTLA

Luis Enrique Gómez-Pérez^{1™} y Josep Anton Moreno-Bedmar ²

¹Departamento de Paleontología, Dirección de Gestión, Investigación y Educación Ambiental, Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural. Calzada de las Personas Ilustres S/N, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

²Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, México, Ciudad de México.

Resumen

Los ammonites han sido popularmente conocidos desde la antigüedad. En la actualidad, son ampliamente estudiados por la comunidad científica convirtiéndose en uno de los grupos de invertebrados más populares. Aunque el origen de los ammonites se remonta al Devónico Inferior, 180 millones antes de los dinosaurios primitivos, su mayor radiación y extinción converge con la de los dinosaurios no-avianos. La fama de estos últimos ha relegado a los ammonites en el "mundo jurásico" pero no así en la ciencia, donde su estudio, por parte de paleontólogos pioneros, permitió establecer parte de la escala temporal del tiempo geológico especialmente durante el Jurásico y el Cretácico. En este trabajo haremos un repaso de aspectos generales de los ammonites, desde su origen hasta su extinción. Ejemplificando su utilidad como fósiles indicadores de edad en los materiales del Cretácico Superior (Maastrichtiano) de la Formación Ocozocoautla que está presente en Chiapas.

Palabras clave: Ammonites, aspectos generales, Chiapas, Cretácico Superior, Maastrichtiano.

Abstract

Ammonites have been popularly known since ancient times. Today, they are widely studied by the scientific community making them one of the most popular groups of invertebrates. Although the origin of ammonites dates back to the Lower Devonian, 180 million years before the primitive dinosaurs, their major radiation and extinction converges with that of the non-avian dinosaurs. The fame of the latter has relegated ammonites in the "Jurassic world" but not in science, where their study, by pioneering paleontologists, allowed to build part of the time of the geological time scale, especially during the Jurassic and Cretaceous. In this paper we will review general aspects of ammonites, from their origin to their extinction. Exemplifying their usefulness as age indicator fossils in the Upper Cretaceous (Maastrichtian) materials of the Ocozocoautla Formation present in Chiapas.

Keywords: Ammonites, general aspects, Chiapas, Upper Cretaceous, Maaastrichtian

INTRODUCCIÓN

En tiempos remotos los fósiles fueron catalogados como curiosidades debido a sus colores llamativos, formas y texturas. Naturalmente, sin una idea preconcebida resultaba difícil explicar el origen de estas formas pétreas (Thackray, 1990). Las conchas fosilizadas de los ammonites no fueron la excepción y el erudito romano Plinio el Viejo los consideró simplemente formas caprichosas de la naturaleza, a las que nombró "ammonis cornua", debido a su parecido con los cuernos del Dios Ammon (cabeza de carnero), derivando de allí el nombre de

ammonite. Posteriormente, algunas culturas en su intento por explicar el origen de los ammonites, recurrieron a narraciones mitológicas y sagradas (Kracher, 2012; González-Arreola et alii, 2013; Taylor, 2016). A mediados del siglo XVII, Niel Stensen, fue el primero en plantear que las evidencias petrificadas en roca tenían un origen orgánico. Robert Hooke apoyó esta teoría sumándose a la idea de que los organismos petrificados como los ammonites parecían haberse extinguido. Sin embargo, John Ray, a pesar de estar de acuerdo con sus colegas, no concebía la extinción, ya que esto planteaba una imperfección en



la creación original de Dios (Thackray, 1990). La discusión de la extinción fue resuelto por George Cuvier, quien junto a Adolphe Brongniart y Charles Lyell, establecieron las bases de la Bioestratigrafía al estudiar la distribución temporal de los fósiles en el seno del registro estratigráfico (Vera-Torres, 1994). A partir de allí, los ammonites comenzaron a ser de utilidad debido a su importancia como fósiles índice, convirtiéndose en uno de los grupos de invertebrados más populares y estudiados en la actualidad.

Aunque en México los ammonites están bien representa-

dos, poco se sabía de ellos en el estado de Chiapas. Recientemente, un nuevo afloramiento fosilífero fue descubierto en la localidad El Tzu-Tzu, municipio de Ocozocoautla (Figura 1). Allí, aflora una secuencia de estratos cretácicos de origen marino correspondientes a una unidad geológica conocida como Formación Ocozocoautla. Esta localidad se muestreó estrato por estrato, rescatando un conjunto de ammonites bien preservados que permitieron su identificación y aportaron información relevante para confirmar la edad de cuando los estratos fueron depositados en la Formación Ocozocoautla.

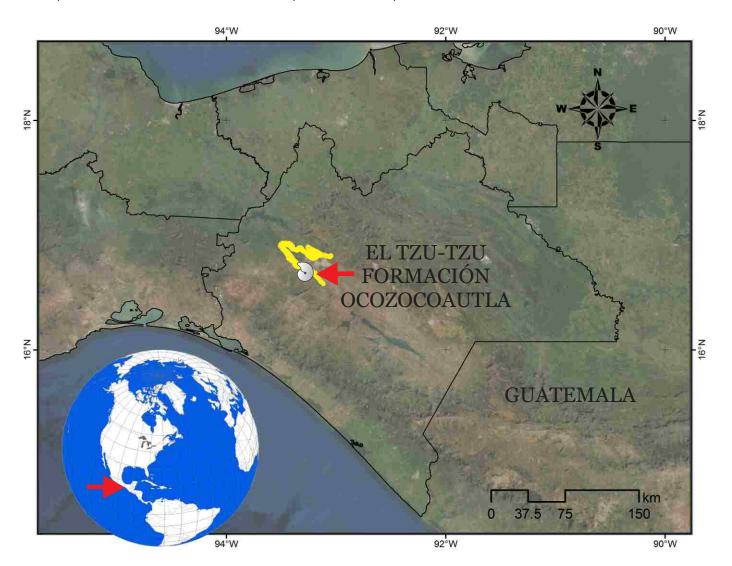


Figura 1. Ubicación de la localidad El Tzu-Tzu, municipio de Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, México. En amarillo se señala el área que abarca la Formación Ocozocoautla.



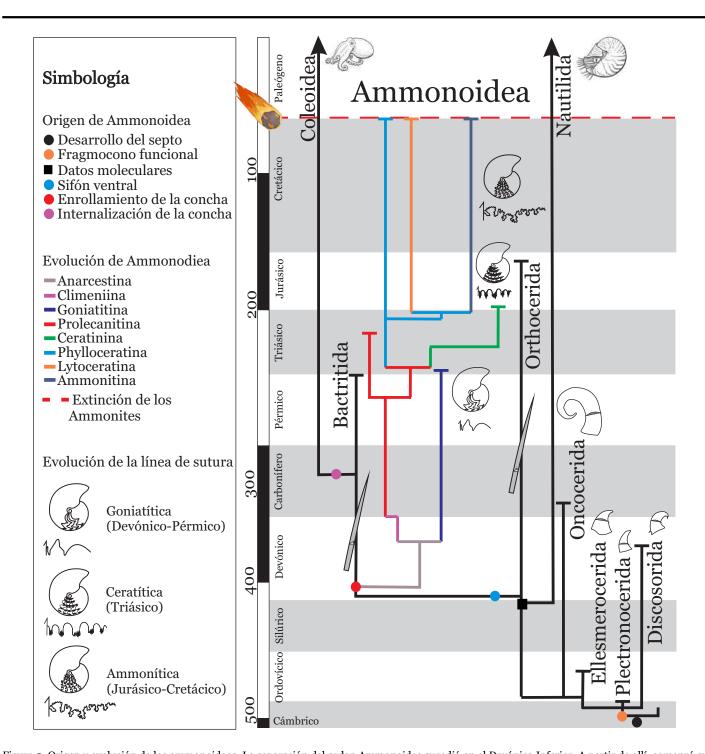


Figura 2. Origen y evolución de los ammonoideos. La separación del orden Ammonoidea sucedió en el Devónico Inferior. A partir de allí, comenzó su evolución (representado en líneas de colores). Las líneas de sutura han sido de gran ayuda para rastrear la filogenia y evolución del grupo, debido a que los trazos fueron desarrollando y aumentando su complejidad a la par de la evolución de la concha. Tomado y modificado de Kennedy (1977), Kröger y Mapes (2007), Klug et alii (2015), Zevenberg (2019).



ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LOS AMMONITES

¿Pero qué son los ammonites? Los organismos popularmente conocidos como ammonites componen al orden extinto Ammonoidea. Al igual que los calamares, pulpos y sepias eran moluscos cefalópodos, pero los ammonites se caracterizaban por la presencia de una concha externa al igual que los nautilus. Habitaron exclusivamente ambientes marinos y sus conchas fosilizadas son comunes en todos los continentes, así como en muchas islas oceánicas (Arkell et alii, 1957). Aparecieron en el Devónico Inferior (410 millones de años) y vivieron hasta el final del Cretácico Superior (66 millones de años) (Kennedy, 1977). La hipótesis evolutiva más reciente de los cefalópodos señala que Ammonoidea derivó de Bactrida inmediatamente después de la separación de Orthocerida (un conjunto de cefalópodos con conchas cónicas rectas); este evento está registrado por el progresivo enrollamiento de la concha y seguido por una rápida radiación de los ammonites en un breve periodo de tiempo (Figura 2) (Kröger y Mapes, 2007).

La hipótesis de la evolución de los ammonites se ha construido, en gran medida, gracias al estudio del desarrollo de las líneas de sutura (Klug *et alii*, 2015). Las líneas de sutura son trazos que se forman por la intersección de los septos con la parte interna de la concha (ver siguiente apartado). Estos trazos fueron aumentando su complejidad a la par de la evolución de los ammonoideos y se agrupan en tres patrones básicos goniatítica, ceratítica y ammonítica (Figura 2) (Arkell *et alii*, 1957).

Las líneas de sutura de tipo goniatítica es un patrón con un arreglo muy simple que distingue a los primeros ammonites. Estos, aparecieron en el Devónico Inferior (410 millones de años). Se clasifican en el suborden Anarcestina (Kennedy, 1977), el cual, divergió en tres conjuntos en el Devónico Superior (358 millones de años): Climeniina, Goniatitina, y Prolecanitina. Este último alcanzó el límite Paleozoico-Mesozoico, diversificándose en el Triásico Inferior (251 millones de años), originando el suborden Ceratinina y Phylloceratina, ammonites que se distinguen por presentar una línea de sutura más desarrollada que la de sus antecesores, de tipo ceratítica. Al finalizar el Triásico ocurrió la extinción del Raethiano (201 millones de años), del cual Phylloceratina, fue el único grupo que sobrevivió, originando posteriormente a Lytoceratina y Ammonitina. En conjunto, estos grupos albergan a los ammonites que presentan mayor complejidad en los trazos de las líneas de sutura, conocida como ammonítica. Fueron los últimos representantes de los ammonites y predominaron durante el Jurásico y Cretácico (200 a 66 millones de años)

(Arkell et alii, 1957; Kullmann y Wiedmann, 1970; Kennedy, 1977).

MORFOLOGÍA EXTERNA DE LOS AMMONITES DEL MESOZOICO

Como vimos en el capítulo anterior, la historia evolutiva de los ammonites estuvo marcada por una serie de adaptaciones. Estos eventos conllevaron a una rápida diversificación y cambios morfológicos. Aunque, poco se sabe de las partes blandas del animal (Klug y Lehmann, 2015), la conservación de las partes duras, ha permitido estudiar detalladamente la morfología externa de la concha (Kennedy, 1977).

La concha de los ammonites estaba constituida de aragonita y se divide en tres partes principales (Figura 3): 1) el protocono, que es la parte más interna, también denominada cámara embrionaria; 2) El fragmocono, es la porción más larga de la cámara y se encuentra subdividido por una serie de paredes regularmente espaciadas llamadas septos, que a su vez se encuentran interconectadas por el sifón, un tubo hueco encargado de la flotabilidad del organismo; 3) la cámara de habitación, como se le denomina a la región terminal que ocupaba el cuerpo del animal y se distingue por no estar septada (Arkell et alii, 1957). Algunos taxones del Jurásico y Cretácico poseían una estructura anatómica dura, conocida como apthycus. Esta estructura era un tipo avanzado de aparato mandibular, frecuentemente no asociado a la concha, debido a que al descomponerse las partes blandas del animal, generalmente se desprendían y fosilizaban aparte (Tanabe et alii, 2015).

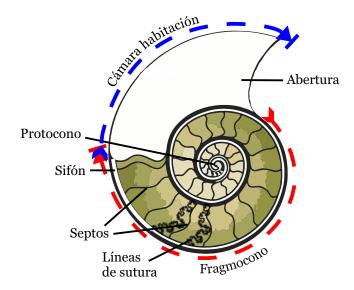


Figura 3. Divisiones principales de la concha de un ammonite.



Para criterios de orientación y un adecuado estudio de los ammonites debemos identificar las regiones anatómicas de la concha (Figura 4). La región umbilical u ombligo es la concavidad alrededor del eje del enrollamiento. El margen próximo a la región umbilical es conocido como región dorsal, mientras que la región ventral es lo opuesto y es la superficie más alejada del enrollamiento. La parte lateral que se sitúa entre las regiones del vientre y el dorso es conocido como flanco, para su descripción se divide en tres tercios (interno, medio y externo). La sección de la vuelta, es un carácter muy informativo en la descripción de la concha y se refiere al perfil del eje del enrollamiento de una vuelta (Barroso-Barcenilla, 2008). Es decir, la forma de una vuelta de un ammonite al seccionarla perpendicularmente (Figura 4B).

Las conchas se clasifican de acuerdo a su forma general (Figura 5), existen formas típicas, esto es las más comunes, que se enrollan en un plano espiral (donde cada vuelta comprende una espiral, Figura 5A y B), en estos ammonites cuando la región umbilical es ancha se considera un enrollamiento de tipo evoluto, o involuto, si la cobertura del ombligo es estrecha. Existen también otras formas donde la concha presenta diferentes tipos de enrollamientos, estos ammonites son conocidos como heteromorfos (Figura 5C-F).

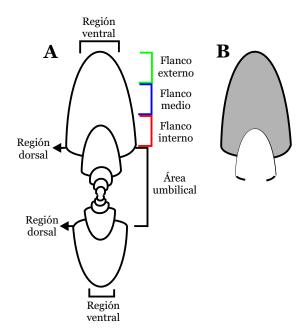


Figura 4. Anatomía de una concha de ammonite. A) Principales regiones en corte transversal de la concha; B) morfología de la sección de vuelta (marcado en gris).

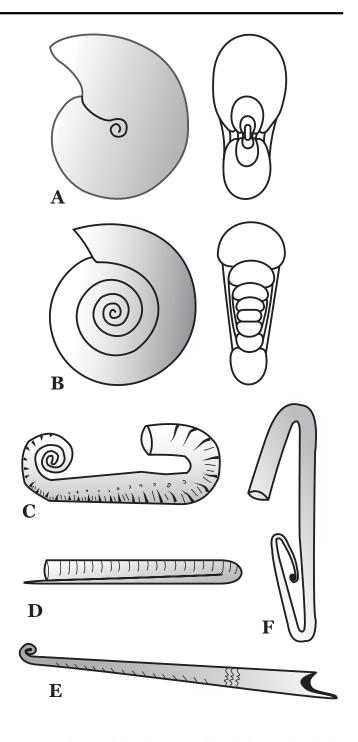


Figura 5. Algunas de las formas posibles de las conchas de los ammonites. Planoespirales en vista lateral y corte transversal: A) Involuto; B) Evoluto. Heteromorfos: C) Ancilocono; D) Hamitocono; E) Baculicono; F) Girocono.



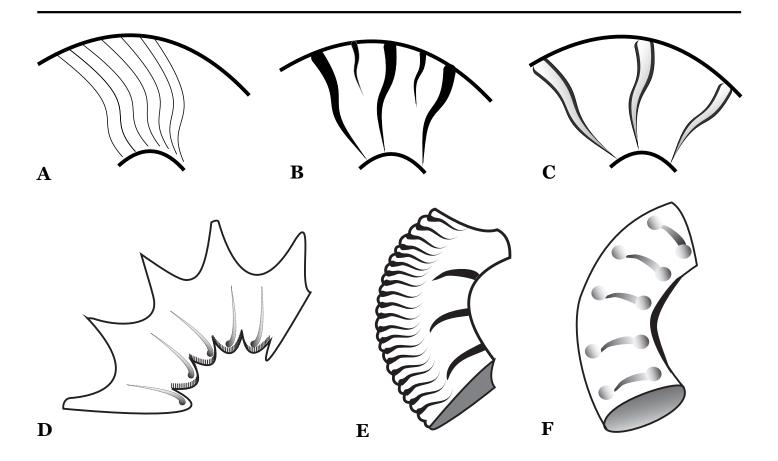


Figura 6. Ornamentaciones comunes en la concha de los ammonites: A) Liras; B) Costillas primarias y secundarias; C) Constricciones; D) Espinas; E) Bullas; F) Nodos.

ORNAMENTACIÓN

En algunos taxones la superficie del flanco puede estar cubierta por finas laminillas radiales denominadas liras (Figura 6A). Aunque, la mayoría de los taxones están ornamentados por costillas (Figura 6B), estas estructuras se levantan de la superficie del flanco en formas de pliegues ondulados. La disposición de las costillas puede variar y se clasifican de acuerdo a su tamaño y notoriedad. Las costillas primarias emergen en el flanco interior, se caracterizan por ser más robustas y largas, mientras que, las costillas secundarias se intercalan con las primarias, son menos robustas y cortas. Cuando las costillas se ramifican, se considera costilla primaria al tallo principal, y secundarias al resto de las ramificaciones (Arkell *et alii*, 1957). Las constricciones (Figura 6C) son elemen-

tos menos frecuentes, generalmente poco perceptibles en el exterior de la concha, pero visibles en forma de surcos en el molde interno (relleno natural de la concha), en algunos casos son seguidos de collares o tubérculos que pueden ser diagnóstico para ciertos taxones (Klug *et alii*, 2015). Los tubérculos (Figura 6D y F) son accesorios de la concha que presentan algunos taxones, pueden estar en forma de espinas o nodos formando hileras radialmente y/o en espiral, ya sea encima de las costillas o sobre las distintas regiones del flanco (Arkell *et alii*, 1957).

AMMONITES DE LA FORMACIÓN OCOZOCOAUTLA

En general, la anatomía externa de la concha junto a sus caracteres morfológicos como la ornamentación, son suficien-



tes para el estudio y clasificación de un taxón (Barragán, 2000). Para comprender lo anterior, detallamos las características de algunos géneros encontrados en la sección El Tzu-Tzu, Formación Ocozocoautla, que está presente en el municipio con el mismo nombre en el estado de Chiapas.

Los ammonites aquí documentados se encuentran resguardados en el Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, recinto adscrito a la Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural (SEMAHN). Cada ejemplar se catalogó bajo las siglas IHNFG (Instituto de Historia Natural, Fósiles Geográficos, acrónimo usado históricamente en la colección paleontológica).

La localidad de donde proceden los ammonites, El Tzu-Tzu, presenta una serie de capas de roca, estas capas se denominan estratos. Los estratos se superponen los unos a los otros siendo los inferiores más antiguos y los superiores más jóvenes (Figura 7). En los estratos bajos hasta los primeros estratos medios de

la sección del Tzu-Tzu, se ubicaron dos géneros *Desmophyllites* y *Hauericeras*. El género *Desmophyllites* (Figura 8), posee una concha con un marcado enrollamiento involuto (comparar con figura 5A), con una región umbilical muy estrecha. Tiene una sección de vuelta ovalada, ligeramente comprimida, es decir flancos altos convergentes en una región ventral estrecha. La ornamentación consiste únicamente en seis constricciones bicóncavas, cada una precedida de una pequeña elevación (collar), paralela al recorrido de la constricción. En contraste, *Hauericeras* (Figura 9) tiene un enrollamiento evoluto (comparar con figura 5B), la región umbilical es amplia y poco profunda. Los flancos son altos y la región ventral es muy estrecha, esto configura una sección de vuelta de tipo ojival (Figura 8C). La ornamentación consiste en constricciones que están presentes en el flanco, estas son ligeramente flexuosas.

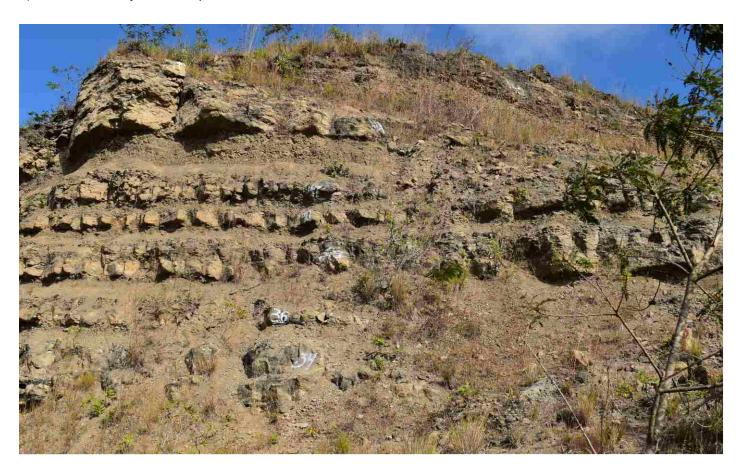


Figura 7. Vista de los estratos superiores de la sección El Tzu-Tzu, Formación Ocozocoautla.



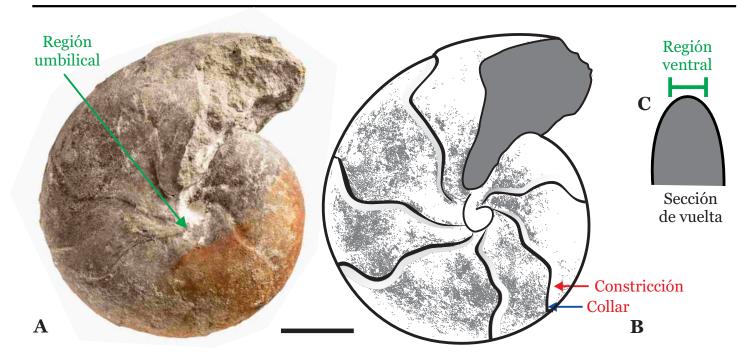


Figura 8. Características morfológicas que distinguen al género *Desmophyllites*. A) Fotografía del ejemplar IHNFG-5863; B) dibujo del mismo ejemplar señalando su ornamentación; C) dibujo de la sección de vuelta. Escala gráfica igual a 20 mm.

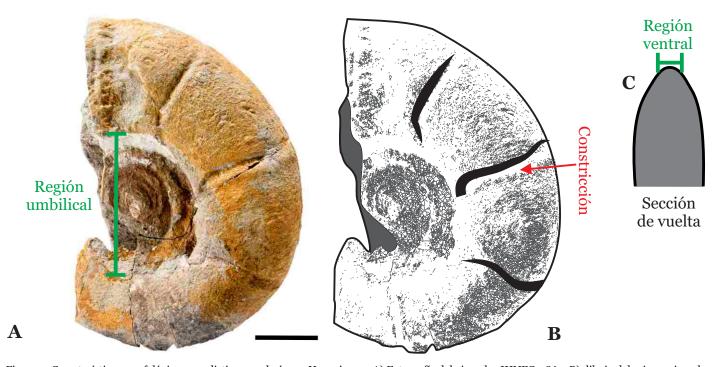
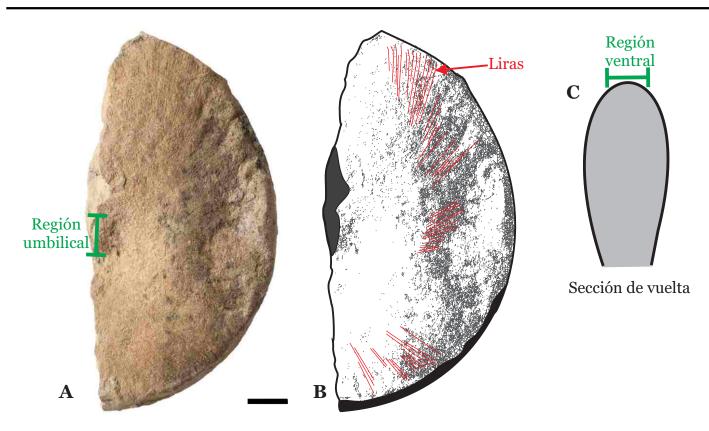


Figura 9. Características morfológicas que distinguen al género *Hauericeras*. A) Fotografía del ejemplar IHNFG-5867; B) dibujo del mismo ejemplar señalando su ornamentación; C) dibujo de la sección de vuelta. Escala gráfica igual a 20 mm.





 $Figura\ 10.\ Características\ morfológicas\ que\ distinguen\ al\ género\ \textit{Hypophylloceras}\ (Neophylloceras).\ A)\ Fotografía\ del\ ejemplar\ IHNFG-5847;\ B)\ dibujo\ del\ mismo\ ejemplar\ señalando\ su\ ornamentación;\ C)\ dibujo\ de\ la\ sección\ de\ vuelta.\ Escala\ gráfica\ igual\ a\ 10\ mm.$

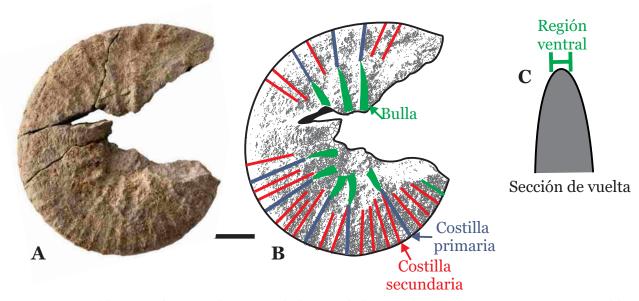


Figura 11. Características morfológicas que distinguen a la especie *Pachydiscus* (*Pachydiscus*) *neubergicus* (von Hauer, 1858). A) Fotografía del ejemplar IHNFG-5868; B) dibujo del mismo ejemplar señalando su ornamentación; C) dibujo de la sección de vuelta. Escala gráfica igual a 20 mm.



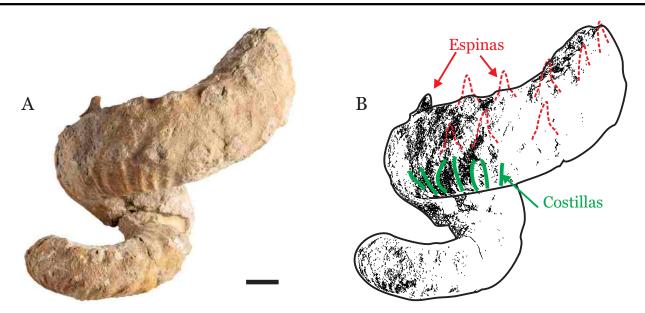


Figura 12. Características morfológicas que distinguen al género *Nostoceras* (*Dydimoceras*). A) Fotografía del ejemplar IHNFG-5889; B) dibujo del mismo ejemplar donde se reconstruyen las espinas (líneas rojas) y las costillas (líneas verdes). Escala gráfica igual a 20 mm.

Hypophylloceras (Neophylloceras) (Figura 10), se trata de un ejemplar colectado en la parte media de la sección. Esta concha presenta un enrollamiento involuto, tiene una región umbilical estrecha y profunda. La sección de la vuelta es comprimida. A diferencia de los géneros anteriores, los flancos están ornamentados por densas y finas liras. En estos niveles, también se halló un ejemplar del género Pachydiscus (Figura 11), el cual, se caracteriza por un enrollamiento moderadamente involuto, región umbilical ligeramente estrecha y poco profunda. Tiene una sección de vuelta comprimida. La ornamentación consiste en ocho bullas que nacen del flanco interno, las cuales, se bifurcan en el flanco medio originando costillas primarias, estas se extienden hasta el flanco externo, donde se intercalan con costillas secundarias. De este género se distinguen varias especies, siendo tres las más comunes, las cuales se diferencian por el número de bullas y costillas. Este ejemplar fue asignado a la especie Pachydiscus (Pachydiscus) neubergicus (von Hauer, 1858) (Figura 11), el cual se caracteriza por presentar un bajo índice de bullas y costillas.

También se encontraron varios ejemplares de un ammonite heteromorfo, el cual se extiende desde los estratos bajos hasta los primeros estratos superiores de la sección. Estos ejemplares se asignaron al género *Nostoceras* (*Didymoceras*) (Figura 12). Este género se caracteriza por presentar un eje helicoidal y

que sus vueltas no están en contacto entre ellas. Las costillas son prominentes y se bifurcan en el flanco medio, en la región ventral se unen y dan origen a espinas.

IMPLICACIONES DE LOS AMMONITES EN LA FORMACIÓN OCOZOCOAUTLA

La asociación de ammonites procedente de El Tzu-Tzu nos ayuda a esclarecer y confirmar la edad de la unidad geológica que conocemos como Formación Ocozocoautla. Conocer la edad de las unidades de las rocas sedimentarias es de gran importancia para ordenar los fósiles y las rocas que los contienen en una temporalidad geológica específica. Esta información ayuda a establecer la historia de un lugar bajo un contexto geológico y temporal, así como a entender la evolución de un grupo, en este caso los ammonites.

Todos los géneros de ammonites aquí presentados coexistieron en la última parte del Cretácico Superior. Sin embargo, saber esto, no nos aporta casi nada, ya que este rango de tiempo geológico es enorme. Para delimitar un tiempo concreto, debemos recurrir a un taxón índice de edad. Un taxón índice es aquel que vivió un periodo corto de tiempo pero que tuvo la capacidad de dispersarse ampliamente (Barragán, 2000). El empleo de fósiles índice ha facilitado la obtención de una edad relativa en estratos donde es difícil obtener una datación bajo



otros métodos. En el caso de los estratos de la Formación Ocozocoautla que aparecen en la localidad de El Tzu-Tzu, recurrimos a *Pachydiscus* (*P*.) *neubergicus* (Figura 13), el cual, es el indicador global que señala el inicio y límite del Maastrichtiano Temprano (72 a 70 millones de años; Odin y Lamaurelle, 2001).

De esta manera, ahora podemos confirmar que la Formación Ocozocoautla pertenece al Maastrichtiano, que corresponde a la parte final del Cretácico en la tabla del tiempo geológico (Figura 13). El Maastrichitiano es una parte del tiempo geológico bien conocido debido a que durante el final del mismo tuvo lugar el impacto de un meteorito en la costa de Chixhulub, Yucatán, México hace 66 millones de años (Álvarez et alii, 1992), el cual derivó en la extinción de varios grupos, entre ellos los ammonites. Aunque, hay evidencia de que algunas especies de ammonites sobrevivieron un breve periodo de tiempo durante el Paleógeno basal es decir posteriormente al impacto del meteorito (Landman et alii, 2014).

Desafortunadamente, las rocas sedimentarias del Maastrichtiano son relativamente escasas en México, por lo que, la Formación Ocozocoautla sobresale como una localidad con un gran potencial para realizar estudios que contribuyan a ampliar el conocimiento de varios grupos biológicos previos a su extinción.

CONCLUSIONES

Más allá de las historias míticas y la fascinación de los coleccionistas por obtener fósiles de ammonites bien conser-

vados, estos son sumamente importantes en el desarrollo de la paleontología, bioestratigrafía y geología. Las hipótesis sobre su origen y evolución han sido posible gracias al rastro que dejó el enrollamiento de la concha y la evolución de las líneas de sutura. La ornamentación compleja de estos moluscos cefalópodos aporta información sumamente valiosa para su clasificación taxonómica. Algunas especies han sido determinantes para establecer divisiones cronoestratigráficas y utilizadas como indicadores de edad, como *Pachydiscus* (*P*.) *neubergicus*, en el caso de estudio de los ammonites de la Formación Ocozocoautla. La presencia de este taxón en los estratos de El Tzu-Tzu, permitió confirmar una edad del Maastrichtiano Temprano (72 a 70 millones de años), último piso del Cretácico donde se desarrollaron los últimos representantes de los ammonites antes de su extinción.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al prof. Mario Vera y a su familia por otorgarnos las facilidades de realizar las actividades de campo dentro de su propiedad. Los fósiles aquí descritos fueron recolectados gracias al proyecto de inversión "Rescate de la Paleobiodiversidad de Chiapas". Agradecemos a Gerardo Carbot-Chanona las correcciones al borrador del manuscrito.

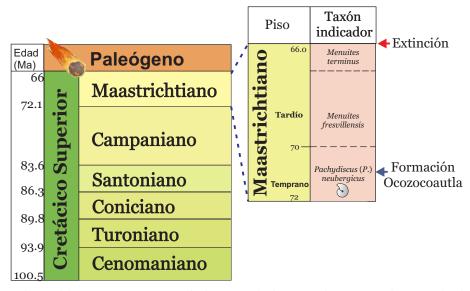


Figura 13. Escala del tiempo geológico del Cretácico Superior. *Pachydiscus* (*Pachydiscus*) *neubergicus*, es el taxón indicador del Maastrichtiano Temprano, edad sugerida para la Formación Ocozocoautla. Modificado de Ogg*et alii* (2012).



LITERATURA CITADA

- Alvarez W., Smit J., Lowrie W., Asaro F., Margolis S.V., Claeys P., Kastner M. & Hildebrand A.R., 1992. Proximal impact deposits at the Cretaceous-Tertiary boundary in the Gulf of Mexico: a restudy of DSDP Leg 77 Sites 536 and 540. *Geology*, 20(8):697–700. DOI: http://dx.doi.org/10.1130/0091-7613(1992)020<0697:PIDATC>2.3.CO;2
- Arkell W.J., Kummel B. & Wright C.W., 1957. Mesozoic ammonoidea, en: Moore R.C. (ed.). Treatise on invertebrate Paleontology. Part L. Mollusca 4. The Geological Society of America and University of Kansas Press, New York and Lawrene: 80-437.
- Barragán R., 2000. Ammonite biostratigraphy, lithofacies variations, and paleoceanographic implications for Barremian-Aptian sequences of northeastern Mexico. Department of Geology, Florida International University, Miami. Tesis de Doctorado: 296 pp.
- Barroso-Barcenilla F., 2008. Revisión de la terminología aplicada a los nautiloideos y ammonoideos postriásicos en español. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* (Sección Geológica), 102(1-4): 121-145
- González-Arreola C., Moreno-Bedmar J.A. & Barragán R., 2013. Amonitas, fósiles llamativos y curiosos. Parte 1. *Nuestra Tierra*, 20: 3-6.
- Hauer von F., 1858, Über die Cephalopoden der Gosauschichen. *Beiträge zur Paläontologie von Österreich*, 1: 7-14.
- Kennedy W.J., 1977. Ammonite Evolution, *en:* Hallam A. (ed). *Developments in Paleontology and Stratigraphy.* Elseviver, Oxford, New York, 5: 251-304.
- Klug C., & Lehmann J., 2015. Soft part anatomy of ammonoids: reconstructing the animal based on exceptionally preserved specimens and actualistic comparisions, en: Klug C., Korn D., De Bates K., Kruta I. & Mapes R.H. (eds.). Ammonoid paleobiology: from anatomy to ecology. Topics in Geobiology, Springer Netherlands, 43: 507-529.
- Klug C., Korn D., Ladman N.H., Tanabe K. & De Baets, K., 2015. Describing ammonoid conchs, en: Klug C., Korn D., De Bates K., Kruta I. & Mapes R.H. (eds.). Ammonoid paleobiology: from anatomy to ecology. Topics in Geobiology, Springer Netherlands, 43: 3-24.
- Kracher A., 2012. Ammonites, legends, and politics the snakestones of Hilda of Whitby. *European Journal of Science and Theology*, 8(4): 51-66.
- Kröger B. & Mapes R.H., 2007. On the origin of bactritoids. *Paläontologische Zeitschrift*, 81(3):316-327. DOI: https://doi.org/10.1007/BF02990181
- Kullmann J., & Wiedmann J., 1970. Significance of sutures in phylogeny of ammonoidea. The University of Kansas Paleontological Contributions, 47:1-32.
- Landman N.H., Goolaerts S., Jagt W.M., Jagt-Yazykova E., Machalski M. & Yacobucci M., 2014. Ammonite extinction and nautilid survival at the end of the Cretaceous. *Geology*, 42 (8): 707-710.
- Odin G.S. & Lamaurelle M.A., 2001. The global Campanian-Maastrichtian stage boundary. *Episodes*, 24 (4): 229-238.
- Ogg J.G., Hinnov L. & Huang C., 2012. Cretaceous, *en*: Gradstein F., Ogg J. & Schmitz, M. (eds.). *The geologic time scale 2012*, Elsevier, Boston: 793-853.
- Tanabe K., Kruta I. & Landman N.H., 2015. Ammonoid bucal mass and jaw apparatus, en: Klug C., Korn D., De Bates K., Kruta I. & Mapes R.H. (eds.). Ammonoid paleobiology: from anatomy to ecology. Topics in Geobiology, Springer Netherlands, 43:429-483.
- Taylor P.D., 2016. Fossil folklore: ammonites. Deposits Magazine, 46: 20-23.
- Thackray J.C., 1990. Historia de la Paleontología antes de Darwin, en: Briggs D. & Crowther P. (eds). Paleobiology. a synthesis. Blackwell Scientific Publications London: 537-542.
- Vera-Torres J.A., 1994. Estratigrafía. Principios y métodos. Editorial Rueda,

Madrid, España: 806 pp.

Zevenberg H., 2019. Ammonitida (en línea). Países Bajos. https://www.paleontica.org/information/article.php?id=507&/Ammonitida#, consulta: 24 de septiembre de 2021.

Recibido: 22 de noviembre de 2021 Aceptado: 10 de diciembre de 2021

