

LA POSICIÓN SISTEMÁTICA DEL ORDEN « AMMONOIDEA »

POR ENRIQUE FOSSA-MANCINI

*Multa non quia difficilia sunt non audemos,
sed quia non audemos sunt difficilia.*

SÉNECA.

I. PALEOZOOLOGÍA Y CONQUILIOLOGÍA

Si quisiéramos comprobar la influencia de la especialización profesional sobre la orientación mental de dos clases distintas de estudiosos, podríamos preguntar a un geólogo y a un zoólogo :

— ¿Qué se entiende por Ammonites?

Con toda probabilidad, el geólogo respondería algo así :

— Los ammonites *son conchas* fósiles, generalmente simétricas y regularmente arrolladas, siempre multiloculares y provistas de tabiques de forma complicada, que son más a menos abundantes en ciertas formaciones marinas del paleozoico superior y del mesozoico, resultando, por su gran variabilidad, valiosos indicadores estratigráficos.

Y, con toda probabilidad, la contestación del zoólogo sería de este otro tipo :

— Los ammonites *eran moluscos* de la clase de los *cefalópodos* caracterizados por la protoconcha globular, la concha externa multilocular, el sífon marginal y las líneas de sutura con lóbulos puntiagudos, o denticulados, o ramificados, que aparecieron a fines del silúrico y se extinguieron a fines del cretácico.

Estas respuestas imaginarias sintetizan lo que efectivamente he oído manifestar por conocidos míos que se han dedicado a la geología y a la zoolo-
gía (o a la paleozoología), respectivamente, y pintan el estado actual de las cosas : por un lado la mayor parte de los geólogos no se interesan en los animales a que pueden haber pertenecido las conchas que llamamos ammonites, y por otro lado la totalidad de los paleontólogos y de los zoológicos parece tener el firme convencimiento de que aquellos animales no podían ser sino cefalópodos.

Es perfectamente natural que, normalmente, los geólogos se fijen en el *fósil* y que los paleontólogos piensen más bien en el *organismo* correspondiente; pero también es natural que algunos geólogos se sientan atraídos por ciertos problemas de paleontología y que algunos paleontólogos tomen especial interés en asuntos de estratigrafía. Esto ha ocurrido muchísimas veces y probablemente ha sido ventajoso para el adelanto de la ciencia, por cuanto quien trata de trabajar fuera de su especialidad suele hacerlo aplicando los métodos de aquella especialidad y, además, está menos expuesto que otro a la influencia de la literatura especial y de los prejuicios de escuela; de ahí innovaciones, intencionales o no, capaces de llevar a resultados nuevos e interesantes.

Sin embargo, el aporte de los geólogos a la aclaración de problemas de paleontología se está volviendo siempre más modesto, porque, contrariamente a lo que acontecía en el siglo pasado, ahora la mayoría de los geólogos rehúye de opinar en asuntos de paleontología. A mi modo de ver, ello es debido en gran parte a la actitud tomada por eminentes zoólogos y botánicos frente a la abundancia de contribuciones espontáneas de geólogos más voluntariosos que preparados en las disciplinas biológicas; así, por ejemplo, L. Dollo, en un escrito memorable que fué publicado en 1910, convenció al mundo científico de que la verdadera paleontología sólo está al alcance de los biólogos que se dedican al estudio de los organismos fósiles.

Felizmente, cada regla tiene sus excepciones: el propio Dollo concedió que, en consideración al poco interés que presentan, para el morfólogo, las conchas de los moluscos y de los braquiópodos, es posible y hasta conveniente dejar la conchiliología a los geólogos.

He querido recordar este antecedente para dejar constancia de que, al emprender la discusión de un problema de taxonomía paleontológica, lo hago con la conciencia de que no me entrometo en un campo que no les corresponde a los geólogos; efectivamente, tengo el propósito de hacer un ensayo de aplicación de lo que podría llamarse *conchiliología razonada*.

Me propongo averiguar si, y hasta qué punto, puede demostrarse que la opinión corriente sobre la posición sistemática de los ammonites responde a la verdad; para conseguir este objeto, compararé las indicaciones que pueden sacarse del examen de las conchas con lo que nos enseña la zoología a propósito de la organización de los moluscos cefalópodos.

Naturalmente, mis consideraciones se basarán sobre los caracteres de las conchas de ammonites típicos o que no difieren demasiado, en sus rasgos esenciales, de las formas típicas; por consiguiente, no me ocuparé de algunas conchas de dudosas afinidades, como son aquellas de la familia *Clymenidae*, en las cuales el sifón está situado cerca del margen interno de la espira y los tabiques son cóncavos hacia adelante, justamente al revés de lo que observa en todos los ammonites propiamente dichos.

II. DIFICULTADES QUE SE PRESENTAN EN LA CLASIFICACIÓN DE LOS MOLUSCOS FÓSILES

Es fácil evidenciar la extremada debilidad de algunas partes de la paleontología sistemática.

Esta disciplina, persiguiendo el ideal de confeccionar el árbol genealógico de los organismos que han poblado y pueblan la Tierra, trata de llenar todos los claros que quedan en las series conocidas de seres vivientes, intercalando las formas extinguidas o, mejor dicho, el concepto que de las formas extinguidas se ha formado el paleontólogo interpretando los restos fósiles que, por lo general, consisten en fragmentos de partes resistentes (huesos, caparazones, conchas, etc.) o bien en moldes o impresiones dejadas por ellas. De esta manera se reconstituyen, mentalmente, cadenas de organismos que se suponen estén ligados por verdaderas afinidades; claro está que necesariamente estas cadenas resultan muy heterogéneas, por cuanto algunos de sus eslabones están constituidos por el conocimiento más o menos completo (morfológico, histológico, fisiológico, ontológico y etológico) de seres actualmente vivientes, otros eslabones están formados por reconstrucciones ideales basadas sobre el estudio de fósiles, mientras que los eslabones restantes constan de puras hipótesis.

Es evidente que las hipótesis de los paleontólogos tienen un alto grado de probabilidad de responder a la verdad cuando están fundadas sobre el estudio de verdaderos esqueletos, internos como en los vertebrados o externos como en los artrópodos; en cambio, tales hipótesis deben ser recibidas con prudente reserva cada vez que los fósiles consisten en simples aparatos de protección, o refugios portátiles, como podrían llamarse las conchas de muchos moluscos.

Naturalmente, los grupos extinguidos de moluscos ocupan, en la sistemática, posiciones tanto más discutibles y dudosas cuanto más largo es el tiempo transcurrido después de su extinción y cuanto menos numerosas y significativas son las analogías entre sus conchas y las de moluscos vivientes. Sin embargo, la comprobación de que existen, o no existen, analogías entre dos conchas no equivale de ninguna manera a una prueba de afinidad, o de falta de afinidad, entre los moluscos a que pertenecieron; sabemos que algunos moluscos de organización profundamente distinta, como *Patella* (que es un aspidobranquio) y *Siphonaria* (que es un pulmonado), poseen conchas muy parecidas; también sabemos que en muchas especies (por ejemplo, de los géneros *Cypraea* y *Pteroceras*) los individuos jóvenes y los adultos tienen conchas tan diferentes que, si no se conocieran todas las formas intermedias y la organización de las partes blandas, podrían ser referidas a géneros distintos.

De todo esto se infiere que ya son muy considerables las dificultades

objetivas con que se tropieza en la clasificación de los moluscos fósiles; a ellas hay que añadir otras y no despreciables dificultades que proceden de la diversidad de los criterios taxonómicos aplicados por distintos autores, dificultades que M. Cossmann (1895) puso claramente en relieve con estas palabras: « ... quand les malacologistes qui s'occupent de conchyliologie récente ont déjà tant de peine à se mettre d'accord sur la classification systematique d'êtres dont ils connaissent presque tous les organes, on se demande s'il est vraiment possible, en se fondant seulement sur ce principe qu'à une modification de l'animal correspond généralement une modification de la coquille, d'établir une méthode paléontologique ».

Estando así las cosas, no hay porqué extrañarse de que me atreva a exponer mis dudas a propósito de la posición sistemática que se suele asignar a los ammonites, o sea a un grupo de animales desconocidos, extinguidos desde fines del Cretácico, que nos han dejado, por toda documentación de su pasada existencia, unas conchas que se asemejan *en algo* a la de un género de cefalópodos que aun vive.

III. LA POSICIÓN SISTEMÁTICA DEL GRUPO AMMONOIDEA SEGÚN VARIOS AUTORES

En el año 1792 Bruguières dió el nombre de género *Ammonites* a todo un conjunto de conchas fósiles que hasta entonces habían sido llamadas *cornua Ammonis* por los aficionados a las curiosidades naturales y reunidas en un sólo género por Breyn, en 1732. En 1801 Lamarck instituyó géneros nuevos para las conchas multiloculares provistas de tabiques iguales a los de los ammonites propiamente dichos, pero de forma no simétrica (*Turrilites*) o no arrollada (*Baculites*); y en esto halló imitadores. En 1825 G. de Haan separó los géneros *Goniatites* y *Ceratites* del género *Ammonites*, incluyendo estos tres, juntamente con *Turrilites*, *Baculites*, etc., en una nueva familia que llamó *Ammonitea*. Posteriormente, los géneros *Ammonites*, *Ceratites* y *Goniatites* han sido subdivididos muchas veces y, además, se han creado varios otros géneros nuevos para las formas no simétricas (*Cochloceras*, *Heteroceras*, *Nipponites*, etc.), y para las formas simétricas no regularmente arrolladas (*Crioceras*, *Ancyloceras*, *Spiroceras*, *Scaphites*, *Macroscaphites*, *Hamites*, *Hamulina*, *Ptychoceras*, *Rhabdoceras*, etc.). Actualmente todo este conjunto constituye el grupo *Ammonoidea*, al cual la gran mayoría de los autores modernos suele atribuir el rango de un orden y unos pocos el de una subclase, grupo que cuenta con varias decenas de familias, varios centenares de géneros y varios miles de especies y, sin embargo, está constituido esencialmente por formas que un naturalista del año 1800 habría referido sin vacilar al antiguo género *Ammonites* Brug.; por esta razón puede tolerarse el uso corriente de decir « ammonites » para indicar todo el grupo *Ammonoidea*.

En 1798 Cuvier instituyó la clase de los Cefalópodos, incluyendo en ella

los pulpos, el *Argonauta*, las sepias, los calamares, y el *Nautilus*, juntamente con los foraminíferos politalámicos. En 1832 Owen, después de haber estudiado diligentemente la anatomía del *Nautilus pompilius*, dividió la clase de los cefalópodos en los dos grandes grupos *Tetrabranchiata* y *Dibranchiata*, asignando al primero el género *Nautilus*, que posee cuatro branquias, y al segundo todos los demás cefalópodos vivos, que poseen dos branquias; además incorporó al grupo *Tetrabranchiata* no sólo las formas extinguidas cuyas conchas se asemejan mucho a las de las tres o cuatro especies de *Nautilus* actualmente vivientes, sino también los ammonites, que se parecen al *Nautilus* sólo por la presencia de los tabiques y de un sifón.

En 1852 L. Saemann, señaló una diferencia fundamental entre las conchas de los ammonites y aquellas de Nautilus y géneros afines: en los ammonites existe un cuerpecillo central, de forma aproximadamente elipsoidal o globular, que ha sido interpretado como la concha del embrión (*protoconcha*), alrededor del cual se arrolla la espira de la concha propiamente dicha en los ammonites típicos (en las formas no arrolladas, esta supuesta protoconcha constituiría el ápice de la parte cónica de la concha); en *Nautilus* y en los géneros fósiles afines no se observa la supuesta protoconcha y la espira (o el cono) de la concha empieza por una cámara cuyo fondo tiene forma aproximadamente hemisférica y presenta una cicatriz característica.

En 1873 Munier Chalmas publicó los resultados de sus pacientes investigaciones sobre las conchas de ammonites, de *Nautiloidea* y de cefalópodos dibranquios, manifestando, entre otras cosas, que había hallado protoconchas globulares, muy semejantes a la de los ammonites, en el ápice del *phragmostracum* de todos los dibranquios que había podido examinar, mientras que no había logrado hallar nada parecido en los *Nautiloidea*; de ello infirió Munier Chalmas que ya a fines del Siluriano existía una diferencia esencial entre *Nautiloidea* y *Ammonoidea* (representados estos por los primeros goniatites).

J. Barrande, en 1877, profundizó mayormente la cuestión, llegando a la conclusión de que los *Ammonoidea* no descienden de los *Nautiloidea* y que tampoco hay razones para creer que ambos grupos procedan de la evolución en sentidos distintos de un grupo progenitor más antiguo y desaparecido sin dejar rastros fósiles.

En 1922, A. Naef ha hecho conocer los resultados de una serie de observaciones y comparaciones que lo han convencido de que cierta parte de la pared de la primera cámara de la concha de los *Nautiloidea* es homóloga a la entera protoconcha de los *Ammonoidea*, lo cual destruiría la hipótesis de que los *Nautiloidea* hayan poseído una protoconcha de forma semejante y funciones iguales a la de los ammonites pero no calcificada y, por tanto, inapropiada para la fosilización.

En 1890 G. Steimann, señaló cierta analogía entre la disposición de seis

masas musculares importantes en los pulpos y otros *Octopoda* y la disposición de los seis lóbulos principales de la llamada línea de sutura de la mayor parte de los ammonites del Jurásico y Cretácico; hizo notar, además, que muchos pormenores de la llamada concha (que propiamente sólo es una cápsula nidamentaria calcárea) de la hembra del *Argonouta* parecen repetir los rasgos característicos de la ornamentación de algunas conchas de *Ammonoidea* del neocretácico. Partiendo de estas observaciones, Steinmann llegó a la conclusión de que los *Octopoda* serían los descendientes directos de los ammonites; esto equivale decir que, según Steinmann, a fines del Cretácico los ammonites no se habrían extinguido, sino tan sólo desnudado.

Si pasáramos en ligera reseña las clasificaciones que figuran en las obras de paleontología y de zoología publicadas en los últimos sesenta a setenta años, comprobaríamos que ha habido tres tendencias distintas, dos de las cuales siguen teniendo francos sostenedores, mientras que la tercera no ha logrado convencer a los hombres de ciencia, aunque parece haber dejado cierta huella en su subconciencia, como veremos más adelante.

La primera tendencia admite que los *Ammonoidea* y los *Nautiloidea* pertenecen a un mismo grupo (al cual por lo general se atribuye rango de subclase) que ha sido llamado *Tetrabranchiata* (S. P. Woodward 1875, K. A. Zittel 1895, A. Lameere 1933, R. Wedekind 1935, etc.) o bien *Ectocochlia* (O. Abel 1920) o aun *Protocephalopoda* (G. Grimpe 1922).

La segunda tendencia pone los *Ammonoidea* entre los *Dibranchiata*, grupo que también suele ser considerado como una subclase (F. Bernard 1895, E. Perrier 1897, R. Perrier 1918, M. Boule y J. Piveteau 1935, etc.).

La tercera tendencia (G. Steinmann 1890) distingue tres grupos de igual categoría, cada uno de los cuales estaría representado en la actualidad: los *Nautiloidea* por el género *Nautilus*, los *Ammonoidea* por los dibranquios octópodos, los *Belemnoidea* por los dibranquios decápodos.

También ha habido paleontólogos prudentes que no han seguido ninguna de estas tendencias y han considerado los *Ammonoidea* como un grupo de cefalópodos de categoría igual al de los *Coleoidea* (que comprende los dibranquios actuales, sus afines fósiles y los belemnites) y al de los *Nautiloidea*, sin afinidades especialmente estrechas con ninguno de ellos (H. H. Swinerton 1923, E. W. Berry 1929).

En conclusión, todos los autores están de acuerdo en incluir los *Ammonoidea* en la clase de los cefalópodos, pero están en permanente desacuerdo sobre las afinidades que ligarían los *Ammonoidea* a uno u otro grupo de los cefalópodos bien conocidos. Este desacuerdo, que se ha delineado netamente desde hace más de medio siglo y perdura inmutado, indica que no se ha logrado demostrar que los *Ammonoidea* tuviesen verdaderas afinidades con uno u otro grupo de cefalópodos vivientes y, de cierta manera, equivale a confesar que dejamos los ammonites en la clase de los cefalópodos sólo por que no sabemos dónde ponerlos y no por tener el convencimiento de que

así lo exigen criterios filogenéticos basados sobre seguras observaciones morfológicas. A manera de justificación se pone de relieve el hecho de que tanto en los *Ammonoidea* como en los *Nautiloidea* la concha es multilocular y provista de un sifón; pero no se dice que, fuera de esto no se ha logrado comprobar que hubiese algún parecido entre los animales de dicho grupo.

IV. UNA « RECONSTRUCCIÓN » SIGNIFICATIVA

Las originales ideas de Steimann a propósito de las relaciones entre ammonites y octópodos suscitaron, desde el momento en que fueran publicadas, críticas severas por parte de los biólogos. No me consta que hayan sido compartidas por muchos paleontólogos; sin embargo, han dejado rastros hondos y persistentes, aunque generalmente ignorados. Lo demuestra, a mi modo de ver, la difusión que ha alcanzado cierta « reconstrucción » de un ammonites del Liásico, ideada por A. Fraas y publicada en la guía del museo de Estogarde. La reconstrucción a que me refiero ha tenido más suerte que otra anterior (que representaba una concha de ammonites flotando, pegada a un animal que extendía en el aire dos brazos expansos, como los de la hembra del *Argonauta*) y ha tenido el honor de ser reproducida en muchas obras de índole didáctica, entre las cuales recuerdo: L. V. Pirsón y C. Schuchert, *A Text-Book of Geology*, pág. 863, fig. 475, Nueva York 1915; O. Abel, *Lehrbuch der Palaeozoologie*, pág. 194, fig. 291, Jena 1920; A. Windhausen, *Geología Argentina*, parte II, pág. 265, fig. 107, Buenos Aires 1931; E. Dacqué, *Die Erdzeitalter*, pág. 413, fig. 293, Munich 1935.

En el dibujo reproducido por las figuras citadas, el artista ha logrado representar el aspecto que ofrecerían dos conchas de *Arietites* si en la cámara de habitación de cada una de ellas una mano cruel hubiese introducido a la fuerza a un desgraciado cefalópodo que, a pesar de estar disfrazado con una caperuza de *Nautilus* y llevar algunos brazos suplementarios, no consigue ocultar el íntimo parentesco que lo liga a los vulgares pulpos.

Por valor artístico, la composición de Fraas es seguramente inferior a las combinaciones de formas humanas con formas de varios animales que fueron halladas por la imaginación de los antiguos Helenos para representar los centauros, los sátiros, los tritones, y otros seres fabulosos; por valor científico es más o menos igual, porque la adaptación del saco visceral de un pulpo a la cámara de habitación de un ammonites me parece un absurdo fisiológico, ni más ni menos como la substitución de la cabeza y del cuello de un caballo por la mitad superior de un hombre (centauro); sólo podemos ver en la reconstrucción de Fraas un símbolo de lo que, a veces, hacen los que se dedican al estudio de la historia de la Tierra, cuando reemplazan arbitrariamente lo que no pueden saber por algo conocido,

ocultando así a sí mismos, en completa buena fe, la insuficiencia de sus conocimientos.

V. ALGUNOS CARACTERES IMPORTANTES DEL CUERPO DE LOS CEFALÓPODOS

Hemos visto el profundo desacuerdo entre varias clasificaciones y hemos criticado una reconstrucción que aunque refleja una hipótesis insostenible, parece gozar de la simpatía general; pensemos, ahora, en qué forma debería intentarse una reconstrucción ideal de la forma de los animales a que pertenecieron las conchas que llamamos ammonites, partiendo de la suposición que ellos fueran efectivamente cefalópodos.

Es evidente que deberíamos empezar por considerar cuáles son los caracteres verdaderamente esenciales de los animales que pertenecen seguramente a la clase de los cefalópodos y cuáles son los caracteres esenciales de las conchas que representan todo lo que nos queda de los *Ammonoidea*; luego, combinando ambas series de caracteres, deberíamos llegar a formarnos una idea más o menos aproximada de los animales a los cuales dichas conchas pertenecieron.

Los animales de la clase de los cefalópodos que conocemos de veras son casi únicamente las tres o cuatro especies vivientes del género *Nautilus* y unas quinientas especies de dibranquios que contribuyen a poblar los mares actuales; nada sabemos de las partes blandas de los cefalópodos que vivieron en períodos geológicos anteriores, con excepción de algunos dibranquios (como *Palaeoctopus*, *Belemnoteuthis* y *Ostracoteuthis*) que ninguna semejanza tienen con los ammonites.

Huelga insistir sobre el hecho evidente de que en las conchas de los cefalópodos no podemos encontrar ningún carácter común a toda la clase, dado que entre los géneros actualmente vivientes conocemos uno (*Nautilus*) con concha multilocular externa y sifón bien desarrollado, otro (*Spirula*) con concha multilocular interna y sifón bien desarrollado, muchos otros con concha interna en forma de escudo (*Sepia*, *Sepiella*) o de «pluma» (*Loligo*, *Sepioteuthis*, etc.), y otros aún con vestigios de concha interna (*Octopus*, *Cistopus*, etc.) o bien totalmente desprovistos de partes duras de protección o sostén (*Sepioloidea*, *Stoloteuthis*, *Iniotheuthis*, etc.). Lo que conviene recordar es que *Nautilus* y *Spirula* que, como los ammonites, poseen conchas multiloculares provistas de un sifón, tienen los tabiques cóncavos hacia la abertura de la concha, justamente al revés de lo que se observa en los ammonites. La omisión de la llamada concha del *Argonauta* entre los tipos que he mencionado es intencional, porque ella es un receptáculo nidamentario calcáreo secretado por las expansiones terminales de los brazos del primer par (o par dorsal) de la hembra, y no por el manto como las verdaderas conchas de todos los moluscos conchícolas.

Buscaremos pues los caracteres constantes y comunes a todos los cefaló-

podos en la forma general del cuerpo, de los órganos de ambulación, prensión y respiración, y en el aparato bucal. Hallaremos, entonces, que cualquier cefalópodo viviente presenta la cabeza bien definida, la boca armada de un par de robustas mandíbulas dispuestas a manera de pico, cierto número de brazos o de grupos de tentáculos formando corona alrededor de la boca, el manto que envuelve (como lo haría una bolsa demasiado ancha) el saco visceral y luego se dobla y suelda en la parte ventral originando una cavidad en que están suspendidas las branquias y donde se abre el llamado embudo, órgano que sirve para la respiración, para la expulsión de secreciones y excrementos, y para la natación.

VI. LA FORMA DE LA REGIÓN ABORAL DEL CUERPO EN LOS CEFALÓPODOS

En los cefalópodos no es siempre fácil distinguir con propiedad una parte anterior y una parte posterior, por cuanto algunos de ellos suelen vivir en cierta postura y otros en una postura completamente diversa; así, por ejemplo, la locomoción normal de *Spirula* es hipsonéctica con la cabeza hacia abajo, la de los calamares es gastronéctica pero en un determinado sentido en la natación lenta (propulsión por medio de las aletas, movimiento hacia el lado donde está la cabeza) y en el sentido contrario en la natación rápida (propulsión por reacción del agua expulsada por el embudo, movimiento hacia el lado opuesto a la cabeza), la de los pulpos y del *Nautilus* varía según que el animal nada o bien camina. Por esta consideración, prefiero llamar *aboral* y no *posterior*, la región del cuerpo del cefalópodo que se halla en el extremo opuesto a la boca; el mismo adjetivo es usado corrientemente, con idéntico significado, en las descripciones de equinoideos.

Para nuestro ensayo de reconstrucción adquiere especial importancia la forma del manto, por cuanto es ella que determina la forma de la parte interna de la concha, inclusive los tabiques, cuya inserción en la pared de la espira constituye la llamada línea de sutura; naturalmente, la forma del manto refleja la forma del saco visceral, que envuelve; en los cefalópodos actuales el saco visceral puede ser bursiforme, como en *Octopus*, achatado, como en *Sepia*, aproximadamente hemisférico, como en *Sepiola*, oviforme, como en *Cranchia*, cónico, como en *Loligo*, cilindrocónico, como en *Ommastrephes*, etc. En todos los cefalópodos, por lo que me consta, la región aboral del cuerpo tiene una forma sencilla, que a veces es más o menos regularmente convexa y otras veces es puntiaguda; nunca he tenido noticia de cefalópodos con la región aboral cóncava.

VII. LA FORMA DE LOS TABIQUES EN LOS « AMMONOIDEA »

Los *Ammonoidea* han dejado conchas, multiloculares, de las formas más variadas; aunque los ammonites típicos son arrolladas más o menos estrechamente y presentan rigurosa simetría bilateral, no faltan conchas derechas, o arqueadas, o en forma de gancho, o en espiral plana, o en caracol. Todas ellas tienen un carácter común en la forma particular de los tabiques, que son convexos hacia la abertura de la concha (o sea hacia el lado donde estaba el animal) y presentan ondulaciones y pliegues, a veces extraordinariamente complicados, en la proximidad de la línea de inserción (*línea de sutura*); debido a tales ondulaciones o pliegues, en correspondencia de ciertos trochos de la periferia, el tabique se hunde considerablemente hacia atrás (*lóbulo* de la línea de sutura) y en correspondencia de ciertos otros, situados entre los primeros, el borde del tabique se mantiene a la altura de la parte central o bien se adelanta un poco hacia la abertura de la concha (*sillas* de la línea de sutura), sin que el tabique, en conjunto, pierda su forma general marcadamente convexa hacia la abertura de la concha, según se observa en los ammonites cortados según el plano de simetría.

A este propósito me veo obligado a señalar el peligro que constituyen, especialmente para los principiantes, las figuras que representan ammonites absurdos; entre ellas hay una que llama especialmente la atención y sin embargo vuelve a aparecer en cada nueva edición y traducción de los *Grundzüge der Palaeontologie* de Zittel, a pesar de que al capítulo sobre los *Ammonoidea* haya sido revisado, o aun rehecho, por otros distinguidos paleontólogos. Me refiero a la figura del *Arcestes intuslabiatus* donde los tabiques aparecen cóncavos como en una *Clymenia*, en un *Nautilus* o en una *Spirula*, mientras que la reproducción de la línea de sutura, con un lóbulo externo muy desarrollado, indica que los tabiques debían ser convexos, como lo son en todos los ammonites típicos que conozco.

La convexidad de los tabiques de los ammonites raras veces es mencionada como un carácter importante por autores modernos; sin embargo R. Tate (1875) la consideró, con mucha razón, como una particularidad distintiva del grupo. Me inclino a creer que muchos paleontólogos han estudiado mucho la línea de sutura y no se han fijado en la forma general del tabique por la simple razón de que es mucho más fácil y cómodo copiar líneas trazadas en un plano o en una superficie aplicable a un plano que representar fielmente superficies complicadas. Es justicia recordar que la representación correcta y relativamente exacta de la forma de los tabiques de algunos ammonites ha sido obtenida, con la ayuda de métodos ingeniosos y de instrumental ideado a tal objeto, por H. H. Swinnerton y A. E. Trueman (1917); pero es de lamentar que los resultados de tan interesante trabajo no son tan conocidos como lo merecen.

VIII. IMPOSIBILIDAD DE CONCILIAR LA FORMA DE LA REGIÓN ABORAL DE LOS CEFALÓPODOS CON LA FORMA DE LOS TABIQUES DE LOS « AMMONOIDEA »

Sabemos que en los moluscos la concha es producida por el manto ; por consiguiente debemos admitir como comprobado que el manto (y, naturalmente, también la región aboral del cuerpo del animal) era, en conjunto, cóncavo y provisto de una corona de apéndices dirigidas hacia atrás, cada una de las cuales se adaptaba exactamente en el correspondiente lóbulo del último tabique construído, o sea del tabique que constituía el fondo de la cámara de habitación.

Al llegar a este punto de nuestro razonamiento, nos damos cuenta de que nuestra tentativa de reconstrucción ideal ha fracasado de manera definitiva y, lo que es peor, ha demostrado que es imposible alcanzar el objeto que nos habíamos propuesto. Nosotros queríamos adaptar a una concha de ammonites un animal que presentara los caracteres que consideramos esenciales en los cefalópodos ; uno de estos caracteres esenciales es la forma convexa o puntiaguda de la región aboral del cuerpo ; hemos visto que los animales a que pertenecieron las conchas que llamamos ammonites debían tener la región aboral cóncava y provista de apéndices marginales ; y esto es más que suficiente para darnos la seguridad de que aquellos animales eran profundamente diferentes, por su forma y organización, de todos los cefalópodos actuales conocidos.

IX. LOS LÓBULOS DE LA REGIÓN ABORAL EN LOS AMMONITES

Mucho se ha escrito por varios distinguidos paleontólogos sobre el significado de los lóbulos de la línea de sutura, lóbulos que corresponden simplemente a la inserción de las apéndices de la región aboral del animal en la pared de la concha ; entre otras cosas, se han fundado especulaciones de filosofía zoológica (J. Walther 1927) sobre el hecho indiscutible de que durante el mesozoico, la forma, número y disposición de los lóbulos han variado constantemente, a pesar de que por su posición interna y abrigada no estaban expuestos a las influencias modificadoras del ambiente exterior. Este razonamiento de Walther es discutible, por cuanto no está comprobado de ninguna manera que los lóbulos de la región aboral no tuviesen relaciones con el ambiente en que el animal desarrollaba sus actividades vitales.

Todos los cefalópodos actuales tienen los órganos de prensión y de ambulación en la cabeza (brazos o tentáculos) y un órgano poderoso de propulsión (el embudo) muy cerca de la cabeza ; el *Nautilus*, que es el único que posee una concha externa, se adhiere a ella por medio de un músculo especial (mejor dicho, por un par de músculos laterales ligados entre sí por

cintas fibrosas cuyo conjunto constituye una especie de anillo alrededor del cuerpo del animal). Esta disposición de los órganos de prensión, locomoción y amarre hace innecesaria, en un cefalópodo con concha externa, la inserción de terminaciones musculares (situadas en la región aboral) en la pared de la concha.

Probablemente, éste era justamente el carácter que tenían los lóbulos carnosos de la región aboral de los ammonites; probablemente es por medio de tales lóbulos que estos animales estaban amarrados a sus conchas en los puntos donde sus actividades habituales ocasionaban esfuerzos que tendían a sacarlos fuera de ellas. Si ello fuera cierto, la disposición de los lóbulos principales de la región aboral reflejaría la distribución de distintas partes de pie, verosimilmente modificadas de distintas maneras para cumplir diversas funciones y casi seguramente dotadas de cierta independencia en los movimientos. La existencia de tal correspondencia entre los lóbulos principales y otras tantas partes diferenciadas del pie implicaría, naturalmente, la existencia de importantes músculos alargados que pondrían en relación cada parte del pie con el lóbulo correspondiente.

Tendríamos aquí otra diferencia esencial entre *Ammonoidea* y cefalópodos vivientes.

Claro está que, de aceptarse la hipótesis que antecede, no habría más motivo para pensar que la evolución de la línea de sutura responda a una tendencia ínsita del organismo e independiente de causas externas, como ha supuesto Walther. Al contrario, la variabilidad de la línea de sutura reflejaría los esfuerzos hechos por el organismo para ponerse en armonía con nuevas exigencias provocadas por cambios en las condiciones del medio ambiente.

X. EL EMBUDO

A la misma conclusión respecto a la falta de afinidades entre *Ammonoidea* y cefalópodos conocidos, puede llegarse con otra serie de argumentaciones lógicas si se toma como punto de partida la consideración de que el llamado embudo es un órgano de importancia vital para todo cefalópodo conocido.

El embudo es un órgano musculoso que, en combinación con el borde ventral del manto, con las paredes de la cavidad branquial y con la musculatura del saco visceral, actúa alternativamente como una válvula de admisión y como una bomba impelente, de acuerdo con los movimientos de inspiración y de espiración efectuados por el animal. La doble acción del embudo renueva constantemente, en la medida oportuna, el agua frente a las branquias y de esta manera asegura la respiración; debe observarse que los cefalópodos no podrían respirar sin tales movimientos activos, dado que, a diferencia de lo que suele ocurrir en los demás moluscos, su epitelio branquial está desprovisto de pestañas vibrátiles.

Para que la circulación del agua frente a las branquias y, por consiguiente, la respiración puedan efectuarse en forma satisfactoria, es preciso que tanto el embudo como el borde de la cavidad branquial puedan moverse con cierta libertad. En los cefalópodos sin concha y en aquellos con concha interna, nada estorba los movimientos del embudo; en el *Nautilus* la concha presenta, justamente frente al embudo, una amplia escotadura (que ha recibido el nombre de « seno hiponómico »), debido a la cual la expansión del embudo no queda limitada por la pared de la concha.

En las conchas de los *Ammonoidea* típicos, cada vez que ha quedado conservada y entera la cámara de habitación, no sólo no se observa ninguna escotadura en el borde externo de la abertura, sino que a menudo se nota que este borde exterior se prolonga hacia adelante, constituyendo el llamado *rostro*, que puede alcanzar proporciones considerables. Huelga decir que una prolongación de tal naturaleza es incompatible con el funcionamiento de un sifón.

De esta observación puede inferirse que las conchas que llamamos ammonites pertenecieron, con toda probabilidad, a animales desprovistos de embudo y, por lo tanto, fundamentalmente distintos de los cefalópodos que conocemos.

Siempre a propósito del modo de respiración de los ammonites, conviene recordar que muchos de ellos han dejado piezas calcáreas que se adaptan tan exactamente a la boca de la concha que no cabe duda que ellas, aisladamente (*Anaptychi*) o apareadas (*Aptychi*), funcionaban como opérculos a cierre perfecto. Es posible que todos los ammonites hayan poseído esta especie de opérculo y que en algunos estuviesen impregnados por carbonato de calcio y en otros estuviesen constituidos por entero por sustancias orgánicas inapropiadas para conservarse al estado fósil; sea como fuere, tenemos la seguridad de que algunos ammonites típicos tenían la facultad de tapar perfectamente la abertura de la concha con su par de *aptychi* o con su *anaptychus*. Es evidente que, para tapar la abertura de la concha, el animal debía retirarse del todo, previamente, en el interior de la cámara de habitación. En tales condiciones, con el cuerpo contraído para ocupar poco espacio y la abertura tapada por los *aptychi* o por el *anaptychus*, es inverosímil que un embudo haya podido funcionar; al contrario, su masa carnosa, encerrada en angosto espacio, habría estorbado, más bien que ayudado, a la respiración.

En mi opinión, todo esto induce a pensar que los ammonites estaban provistos de un sistema respiratorio completamente diferente del de los cefalópodos que conocemos.

XI. LA PROTOCONCHA

Las supuestas afinidades de los *Ammonoidea* con los cefalópodos dibranquios se basan sobre la observación, hecha por primera vez por Munier Chalmas, de que en unos y otros existe un glóbulo hueco, de paredes calcáreas, antes de la primera cámara de la concha multilocular. Este glóbulo ha sido interpretado como la concha del embrión (*protoconcha*). También se ha pensado que los *Nautiloidea* hayan poseído una concha embrional de forma semejante pero de paredes membranáceas, que no podría conservarse al estado fósil.

En realidad, las llamadas protoconchas de los *Ammonoidea* me parecen muy diferentes de las verdaderas protoconchas de los cefalópodos dibranquios.

Las conocidas figuras publicadas por W. Branco (1879, 1880) y tan a menudo reproducidas en los manuales de paleontología nos hacen ver que la llamada protoconcha de los ammonites tenía la forma exterior que presentaría una bolsita completamente cerrada y no bien llena, cuyo cuello hubiese sido dejado caer hacia adelante, o sea hacia la parte donde se desarrolla la concha; pero en realidad la llamada protoconcha difiere mucho de la supuesta bolsita porque internamente es vacía y porque su delgada pared es calcárea y, por consiguiente, rígida.

La superficie que tapa la boca de la bolsita suele ser considerada como el primero de los tabiques construídos por el animal, o sea como el tabique construído por el animal inmediatamente después de haber salido su cuerpo de la protoconcha; luego empezaría la construcción de la espira de la concha propiamente dicha, con la formación de una primera cámara, de un segundo tabique, de una segunda cámara, de un tercer tabique, etc.

En dichas figuras (como también en las de Munier Chalmas) se ve que el sifón empieza con una especie de bulbo cuyo fondo asoma en el interior de la protoconcha, siguiendo luego a través de todas las cámaras hasta la cámara de habitación; es notable que el diámetro del sifón varía muy poco mientras que el volumen de las cámaras aumenta rápidamente; a pesar de esto, las primeras cinco o seis cámaras suelen ser mucho más pequeñas que la llamada protoconcha, estando ocupadas en parte no despreciable por el sifón.

Si, conociendo todo esto, se admite que la llamada protoconcha de los *Ammonoidea* corresponde a una verdadera concha embrional, entonces también es preciso admitir que, al dejar la protoconcha, el embrión ha padecido una rara metamorfosis acompañada no sólo por un cambio radical de forma sino también por una considerable disminución de volumen; este cambio estaría evidenciado por la forma de la pared posterior de la protoconcha, que es cóncava, y por la forma de los primeros tabiques, que ya son algo convexos. Deberíamos suponer, pues, que la región aboral en el

embrión fuese convexa y voluminosa, para volverse luego cóncava y pequeña en los comienzos del período postembrional.

Creo innecesario emprender una discusión sobre la improbabilidad de una metamorfosis de este tipo, porque me imagino que todos la encontrarán inverosímil. En cambio, deseo señalar la posibilidad de que la llamada protoconcha de los ammonites es lo que queda de un aparato hidrostático, a manera de flotador, del cual habría quedado colgado el joven animal del ammonites, estando fijado por su extremo aboral al bulbo con que empieza el sifón. El flotador (la llamada protoconcha) desde su origen habría sido constituida por una vesícula cerrada, vacía, de pared rígida; el supuesto primer tabique correspondería a la superficie de inserción del cuerpo del joven animal. La formación de la espira multilocular habría empezado con la construcción de un trecho de pared, en forma de cono trunco, en continuación del frente, o cuello, del flotador; luego el animal habría construido un primer tabique, un segundo trecho cónico de pared, un segundo tabique, etc.

Acertada o no la hipótesis que acabo de exponer, queda el hecho de que en los *Nautiloidea* típicos no ha sido señalada la existencia de una protoconcha similar a la de las *Ammonoidea* y que en los cefalópodos dibranquios actuales, cuyo desarrollo ontogenético es bien conocido, no ha sido señalada una disminución de volumen del embrión.

Además, hay que considerar que la forma del glóbulo central de los ammonites es profundamente distinta de la forma de la protoconcha de los dibranquios actuales, aunque ella también sea globular. En una figura de Munier Chalmers que representa la parte más interna de la concha de *Spirula peronii*, la protoconcha presenta la forma de un huevo al cual se hubiera sacado, con un corte neto, el casquete polar de curvatura más fuerte; justamente en correspondencia del casquete que falta se inserta la punta de la espira, con la primera cámara. El tabique que separa la protoconcha de la primera cámara es plano, el tabique que separa la primera cámara de la segunda es imperceptiblemente cóncavo, el tabique entre la segunda y la tercera es más cóncavo aún, etc., variando la forma de los tabiques gradual y regularmente. Nótese que en los *Ammonoidea*, si fuera cierto que el glóbulo central corresponde a una protoconcha en cuyo interior estaba el embrión, la forma del primer tabique estaría en pronunciado contraste con la forma del segundo y de todos los demás. Es esta otra cosa inverosímil que, sin embargo, suele ser aceptada sin objeciones por la generalidad de los paleontólogos.

Se ha creído ver formas intermedias entre los *Nautiloidea* y los *Ammonoidea* en los géneros *Protobactrites* y *Bactrites*, que constituirían como un puente entre los *Orthoceratidae* y los goniatites (en sentido lato). Efectivamente se ha observado que en algunas especies de *Bactrites* está conservada una protoconcha globular calcárea mientras que también existe una marcada cicatriz (H. H. Swinnerton 1923). Hay que observar, sin embargo, que

la protoconcha de *Bactrites* y géneros afines (especialmente *Mimoceras*) tiene la forma de un huevo y está alargada en el sentido del eje de la espira de la concha; por consiguiente se asemeja a la protoconcha de *Spirula* y se diferencia profundamente de los glóbulos centrales de los *Ammonoidea*.

En conclusión, hay varias razones que invitan a suponer que el glóbulo central de los ammonites típicos no es homólogo a la protoconcha de los cefalópodos dibranquios provistos de fragmocono y tampoco a la de *Bactrites* y *Mimoceras*, géneros cuyas afinidades con los goniatites típicos me parecen muy dudosas.

La existencia de un glóbulo central esencialmente diferente de las protoconchas de los cefalópodos conocidos, juntamente con la concavidad de la región aboral, la corona de apéndices dirigidas hacia atrás, la presencia de una prolongación del borde exterior de la abertura de la concha y de piezas operculares que imposibilitan el funcionamiento de un sifón, constituye un cúmulo de motivos poderosos para separar los *Ammonoidea* de todos los cefalópodos que conocemos. Sin embargo, seguiremos con nuestro análisis y nuestras comparaciones para comprobar si acaso existen analogías que puedan compensar en parte a las diferencias que hemos apuntado anteriormente.

XII. EL ESPESOR Y LA CONSTITUCIÓN DE LA CONCHA

Las tres o cuatro especies de *Nautilus* actualmente vivientes poseen conchas y tabiques de espesor relativamente grande en comparación con sus dimensiones modestas. La mayor parte de los moldes de *Nautilidae* del Terciario, del Cretácico y del Jurásico que recuerdo haber examinado estaba constituida por series de piezas separadas, cada una de las cuales correspondía a un lóculo llenado por material pétreo; muchas veces he tratado de hacer coincidir las caras correspondientes de cada una de estas piezas para reconstituir así la forma general de la concha y nunca he logrado conseguirlo exactamente, lo cual demuestra que también los *Nautilidae* de aquellos tiempos remotos tenían tabiques de espesor considerable y, por consiguiente, conchas robustas y pesadas.

En cambio, en los varios miles de ammonites que he tenido oportunidades de observar (y entre ellos recuerdo unos individuos de gigantesco tamaño de los géneros *Hammatoceras*, *Aspidoceras*, *Pachydiscus* y *Crioceras*) siempre he admirado el espesor insignificante de la concha y de los tabiques. Me parece entrever, pues, en el distinto espesor de la concha y de los tabiques un carácter distintivo general entre los *Ammonoidea* y los miembros de la familia *Nautilidae*. Excluyo intencionalmente de estas consideraciones a la mayor parte de los *Nautiloidea* del Mesozoico y a todos los del Paleozoico, porque creo que entre ellos habría que distinguir varias líneas de descendencia caracterizadas, entre otras cosas, por diversos espeso-

res relativos de sus conchas y temo que tales distinciones nos llevarían demasiado lejos del tema del presente estudio.

La constitución mineralógica y la estructura microscópica de las conchas de los *Ammonoidea* no son fáciles de comprobar porque en la mayor parte de los casos el material originario de la concha ha sido reemplazado por cristales relativamente grandes de calcita, perdiéndose en esta sustitución los caracteres de la estructura íntima. Afortunadamente se conocen algunos yacimientos fosilíferos en los cuales las conchas de los *Ammonoidea* conservan a menudo rastros de la estructura originaria y, a veces, también están formadas por los mismos materiales que la constituían durante la vida del animal.

Estudios minuciosos de E. H. L. Schwarz (1895) comprobaron que las conchas de los *Ammonoidea* están constituídas, como las de los *Nautili* actuales, por dos estratos calcáreos, pero que estos estratos no son homólogos en dichos animales; además halló que los tabiques de los *Ammonoidea* poseen una estructura distinta de los de los *Nautiloidea*. L. Cayeux (1916) ha confirmado la existencia de los estratos en los ammonites perfectamente conservados y ha señalado el hecho de que a menudo uno de los dos ha desaparecido durante la fosilización. Recientemente H. N. Coryell y E. S. Salmon (1934) han descrito brevemente unas conchas, excepcionalmente bien conservadas, de algunos de los últimos *Ammonoidea* que han dejado rastros fósiles: son varias especies y variedades de *Baculites* y de *Acanthoscaphites* de la « Pierre Formation » (parte alta del Cretácico superior) recolectadas en los alrededores de Glendive, en el estado de Montana; en dichas conchas el estrato interno, muy delgado, está constituido por calcita en laminillas o bien sin estructura evidente y el estrato externo está constituido por aragonita fibrosa.

Al parecer, la diferencia principal entre la concha del *Nautilus* y las de *Ammonoidea* típicos consiste en que el estrato interno, de calcita en laminillas, es enormemente más espeso en *Nautilus* que en los *Ammonoidea*, a pesar de que las laminillas siempre tienen más o menos el mismo espesor (del orden de un milésimo de milímetro); pero ciertas observaciones de Schwarz sobre algunos pormenores de los ammonites examinados por él sugieren la idea de que las diferencias no son simplemente cuantitativas. Sea como fuere, bastaría tener comprobada una diferencia constante y considerable en el espesor del estrato de laminillas para poder concluir de ello que el procedimiento de construcción de la concha debe haber sido distinto y que con toda probabilidad las conchas de los ammonites podían proporcionar al animal una protección de carácter muy diferente de la que puede obtener el *Nautilus* de la propia.

El desarrollo limitado del estrato de laminillas y el espesor tan reducido en comparación con los diámetros de la concha y la espira, me inducen a creer que las conchas de los ammonites, o por lo menos de los ammonites suficientemente grandes, presentasen cierta deformabilidad y elasticidad;

la existencia de restos de un « epidermis » arrugada que corresponden al « Runzelschicht » de Quenstedt (1846), a la « couche ridée » de Barrande (1867) y al « wrinkled layer » de Hyatt (1871), me parece corroborar la suposición de que la concha de un ammonites fuera una estructura elástica y, hasta cierto punto, deformable temporaneamente. Probablemente la conquiolina no solamente constituía velos alternados con las laminillas de calcita del estrato interno de la concha, sino que también formaba las paredes de innumerables casillas o « células » en que estaban distribuidos los prismas de aragonita del estrato externo, que por esta razón también ha sido llamado « estrato celuloso ».

Tan fuerte es el contraste entre las conchas delgadas, y probablemente algo flexibles, de los *Ammonoidea* y las conchas compactas, gruesas y sumamente rígidas de los *Nautilidae*, que se presenta espontánea a la mente la suposición de que también estén constituídas por materiales diferentes. Se ha tratado de comprobarlo con medidas de densidad y con análisis químicos, pero los datos obtenidos no son suficientes aún para sacar de ellos conclusiones seguras, por lo que a los *Ammonoidea* se refiere.

H. C. Sorby (1879) halló que el material que constituye la concha del *Nautilus pompilius* tiene el peso específico 2,95, lo cual indica que seguramente el carbonato de calcio se halla en mayor parte o en su totalidad constituido por aragonita; pero algo de conquiolina debe haber en la constitución de la concha del *Nautilus* y, por otra parte, el peso específico de la aragonita pura está comprendido entre 2,85 y 2,94: debe haber, pues, cierta proporción de minerales más pesados que la aragonita. Sorby supuso que, además del carbonato de calcio, la concha del *Nautilus* contenga fosfatos; actualmente lo consideramos muy improbable porque sabemos que Buetschli (1908) y luego Clarke y Wheeler (1922) hallaron tan sólo vestigios de fósforo. Recordando que el bario también se halla en el agua de mar, que se deja extraer de ella por ciertos organismos, y que el carbonato de bario que se encuentra en la naturaleza (whiterita) es isomorfo con la aragonita, entreveo la posibilidad de que ciertas partes de la concha del *Nautilus* estén constituídas por una mezcla de aragonita y whiterita, lo cual explicaría su elevada densidad. Sería interesante recoger mayores datos analíticos al respecto.

La composición química de las conchas de los *Ammonoidea* es, naturalmente, poco conocida, por ser tan raras aquellas que no han sufrido una substitución total del material originario. Personalmente efectué algunos ensayos sobre fragmentos de conchas muy bien conservadas del Liásico de Lyme Regis, Inglaterra, comprobando la presencia de una proporción no despreciable de fósforo, que sin embargo no pude dosar por insuficiencia del material disponible. Desgraciadamente en aquel tiempo aún no conocía el trabajo de Grandjean sobre los sifones de los ammonites y de los balemnites y, por consiguiente, tal vez no tomé todas las precauciones necesarias para impedir que algún pedacito de la túnica mineralizada del sifón se

mezclara con los fragmentos de conchas cuya composición quería yo investigar. Es muy de desear que se intente otra vez el estudio químico de la concha de *Ammonoidea* típicos por quien disponga de material apropiado.

Lo que nos queda por saber es si las conchas de los *Ammonoidea* y de los *Nautili* difieren tanto por su composición química como son diferentes por espesor relativo y por estructura microscópica.

XIII. EL SIFÓN

En *Nautilus* y *Spirula* el sifón (cordón carnos vascularizado que mantiene en contacto el saco visceral con el fondo del primer lóculo de la concha) está bien desarrollado y protegido por una túnica tubular más o menos abundantemente calcificada. En muchos *Ammonoidea* ha sido observado un tubo mineralizado de aspecto parecido, que indica que también estos animales poseían un sifón comparable al del *Nautilus*, aunque casi siempre es más delgado, está ubicado de otra manera y tiene una túnica de composición química esencialmente distinta.

La posición del sifón debe necesariamente tener cierta relación con la forma de los tabiques; es natural que ella sea central cuando los tabiques son cóncavos hacia adelante, como en *Nautilus*, y que sea marginal cuando ellos son convexos y provistos de lóbulos que se extienden hacia atrás, porque uno de los lóbulos impares (el exterior, en los *Ammonoidea* propiamente dichos) puede proporcionar una serie de convenientes puntos de apoyo. Por esta consideración, la distinta posición del sifón en los *Ammonoidea* y en los *Nautilidae* no me parece constituir una diferencia de importancia comparable a otras que hemos visto anteriormente (forma de los tabiques, presencia o ausencia del seno hiponómico, forma de la protoconcha, etc.).

Más interesante es la diferencia en composición química. F. Grandjean (1910) ha comprobado que en los *Nautilidae* la túnica protectora del sifón es una membrana orgánica incrustada por gránulos calcáreos, mientras que en los ammonites la túnica del sifón está representada por un tubito constituido principalmente (84 por ciento) por fosfato de calcio.

Basta esto para evidenciar la diferencia que hay entre *Ammonoidea* y *Nautiloidea* por lo que se refiere al sifón. La función de este órgano aun no es conocida lo suficiente como para autorizarnos a decir si en ambos grupos era utilizado o no de idéntica manera.

Sea como fuere, el hecho de que ambos grupos han poseído conchas provistas de sifón no me parece una prueba de la existencia de una afinidad verdadera. En mi opinión, no sólo es posible, sino también verosímil, que en más de una línea filogenética se hayan formado tabiques en la concha sin esperar que el manto se hubiese separado del todo del ápice de la concha; en tales casos los tabiques habrían quedado perforados para dejar pa-

sar el extremo aboral del cuerpo, que habría ido adelgazándose a manera de una cola. De esta manera habrían podido producirse independientemente, en dos o más grupos diferentes moluscos, conchas multiloculares atravesadas por sifones que podían ser homólogos o no y servir para funciones idénticas o diferentes. La comparación de los sifones de un *Actinoceras* o de un *Endoceras* con los de los ammonites típicos sugiere más bien la idea de una diversidad de origen y de funciones.

XIV. ACRECIMIENTO Y RESORCIÓN DE LA CONCHA

Las tres o cuatro especies vivientes de *Nautilus* tienen un período de crecimiento bien definido; cuando el *Nautilus* llega a un estado determinado de su desarrollo, o a una determinada edad, el crecimiento de la concha se termina. La concha que ha alcanzado este estado adulto, o maduro, se reconoce fácilmente, porque la distancia entre el último tabique y el penúltimo es menor que la distancia entre el penúltimo y el que lo antecede. Esta particularidad se observa no sólo en las especies actuales y terciarias del género *Nautilus*, sino también en *Nautilidae* del Mesozoico y hasta en géneros que los autores modernos ponen en una familia distinta (*Clydonautilidae*) como *Aturia* y *Hercoglossa*. Esto está de acuerdo con la observación de que en las familias *Nautilidae* y *Clydonautilidae* los individuos de una misma especie suelen tener, aproximadamente, el mismo tamaño. En los *Ammonoidea* el crecimiento no tiene, al parecer, límites definidos; la disminución brusca de la distancia entre los dos últimos tabiques no ha sido observada y en las formas con línea de sutura complicada tampoco puede producirse, porque la distancia mínima entre los tabiques está determinada, en tal caso, por la configuración de los lóbulos y porque en dichas formas los tabiques suelen formarse siempre a la distancia mínima posible desde el tabique precedente.

Interesantes y curiosas, en los *Ammonoidea*, son las transformaciones que a veces son obtenidas por resorción de partes más o menos extensas de la concha; muchos casos han sido descritos por el abate Boone (1926). No me consta que algo parecido haya sido observado en los *Nautiloidea*; sólo recuerdo haber leído que la hembra de *Argonauta* puede reparar y soldar, por medio de las expansiones de los brazos del primer par, la cápsula nidamentaria calcárea a que a menudo se da, con toda impropiedad, el nombre de concha; es claro que esta virtud de los brazos de la hembra del *Argonauta* nada tiene que ver con la aptitud del manto para resorber partes de la verdadera concha, utilizando luego los materiales minerales para la formación de otras partes. Tampoco me consta que hayan sido observados casos de resorción en los belemnites. O. Abel (1916) ha mencionado muchos casos de lesiones sanadas y de fracturas soldadas en conchas de belemnites, pero me parece que ello se ha producido por deposi-

ción de nuevo material calcáreo, a veces con la formación de protuberancias calcáreas que parecen verdaderas exóstosis.

Parece pues que los *Ammonoidea* se distinguen de los cefalópodos actuales, de los *Nautilidae* y de los *Belemnitidae* por la facilidad con que conseguían resorber ciertas partes de sus conchas, más o menos como lo hacen actualmente algunos gasterópodos.

XV «APTYCHI» Y «ANAPTYCHI»

Ya hemos recordado que muchos ammonites poseían piezas calcáreas pares (*ptychi*) o impares (*anptychi*) que se han conservado al estado fósil y que se adaptan perfectamente a la abertura de la concha para obstruirla; también hemos hecho alusión a la probabilidad de que otros *Ammonoidea* tuviesen piezas similares pero no calcificadas, que han podido desaparecer sin dejar rastros. El hecho de que en ciertos géneros de gastrópodos, como *Natica* y *Ampullaria*, el opérculo puede ser, indiferentemente, calcáreo o córneo parece indicar que es probable que muchos ammonites hayan poseído un opérculo córneo.

En ninguno de los *Nautiloidea* han sido señalados rastros de un opérculo; en el *Nautilus* viviente llama la atención el hecho de que el animal, al retraerse en la concha, tapa la abertura de la misma con su caperuzca carnosa, indicando que le resultaría muy conveniente la protección que puede proporcionar un opérculo. Dado que no lo posee, puede uno imaginarse que un opérculo sería incompatible con el funcionamiento de órganos importantes; efectivamente, como ya hemos visto, estorbaría a la acción del embudo y, por consiguiente, a la función respiratoria.

XVI. MANDÍBULAS

Si se considera que todos los cefalópodos vivientes poseen un par de mandíbulas robustas y si se cree que los *Ammonoidea* eran verdaderamente cefalópodos, resulta sorprendente la comprobación de que no se conoce vestigio ninguno de mandíbulas de *Ammonoidea*. Lo que más llama la atención es el hecho que en ciertas formaciones ricas en fósiles marinos, del Mesozoico, puede uno recolectar miles de ammonites, algunos fragmentos de *Nautilidae* o *Clydonautilidae* (generalmente, moldes de algunas cámaras de la concha) y algunas mandíbulas que pertenecieron a aquellos mismos *Nautiloidea*, mandíbulas que los antiguos autores llamaron *Rhyncholites*, *Rhynchoteuthis*, *Conchorhynchus*, etc. Es verdad que muchos cefalópodos poseen mandíbulas puramente córneas, que pocas probabilidades tienen de conservarse al estado fósil; sin embargo, hay que recordar que ha sido observada

repetidamente la epidermis rugosa de los ammonites, la cual estaba constituida por simple conquiolina, siendo evidente que las mandíbulas habrían tenido mayor probabilidad de substraerse a la destrucción total.

Dado el número enorme de los ammonites que han sido recogidos y estudiados, de las condiciones extremadamente favorables para la conservación de partes delicadas que concurrieron durante la formación de ciertos yacimientos ammonitíferos famosos, y de la facilidad con que se dejan reconocer los restos carbonizados de substancia quitinosa o córnea, el hecho de que no conocemos mandíbulas de ammonites justifica la presunción de que los ammonites no poseían mandíbulas.

XVII. BRAZOS O TENTÁCULOS

Todos los cefalópodos que viven en la actualidad poseen, alrededor de la boca, una corona de apéndices carnosos que los zoólogos llaman « tentáculos » en el *Nautilus* y « brazos » en los dibranquios. Se ha comprobado que también los belemnites, en el Mesozoico, poseían una corona de brazos igualmente situada y que seis de estos brazos estaban armados por ganchos córneos (C. G. Crick, 1902 y 1907, O. Abel, 1916), siendo muy probable que existieran otros cuatro brazos sin ganchos (H. Prell, 1922). Las dobles hileras de ganchos córneos han sido contadas en los esquistos arcillosos del Liásico inferior del condado de Devon, en el sudoeste de Inglaterra; impresiones más a menos claras dejadas por los brazos o por la cabeza de varios *Belemnoides* han sido observadas en las calizas bituminosas del Liásico de Suabia y en las calizas litográficas del Titónico de Baviera. En estas calizas bituminosas y litográficas los restos de *Ammonoidea* son mucho más abundantes que los de *Belemnoides*; sin embargo, no han dejado rastro ninguno las partes blandas de los ammonites, a pesar de que a veces las impresiones de las conchas son extraordinariamente nítidas, siendo muy probable que a menudo los ammonites han encallado en aquellos fangos calcáreos estando aún en vida el animal (O. Abel, 1922).

De todo esto puede inferirse que es poco verosímil la hipótesis de que los ammonites tuviesen brazos similares a los de los dibranquios vivos y de los belemnites o bien tentáculos parecidos a los del *Nautilus*. La falta de impresiones de las partes blandas en materiales tan apropiados para conservar los rastros más delicados induce a suponer que la consistencia de los tejidos de los ammonites no era mayor que la del pie de los gastrópodos bentónicos, estando muy lejos de igualar la de los brazos musculosos de los cefalópodos actualmente vivos.

XVIII. FORMA DE LA SECCIÓN TRANSVERSAL DEL CUERPO

En muchos *Ammonoidea* la sección transversal de la cámara de habitación es relativamente alta y muy angosta (*Beloceras*, *Sageceras*, *Pinoceras*, *Oxy-noliceras*, *Amaltheus*, *Polyplectus*, etc.); en otros es relativamente ancha pero sumamente baja (*Gastrioceras*, *Tropites*, *Lobites*, *Sphaeroceras*, *Caloceras*, etc.). Es difícil imaginar cómo pueda haber vivido dentro de una concha de uno de estos tipos un animal con cabeza bien diferenciada, con un embudo y con una corona de brazos o tentáculos alrededor de la boca; aun más difícil es llegar a hacerse una idea de las maniobras que habrían sido necesarias para sacar la región oral fuera de la concha y para retraerla. Me parece mucho más probable que de conchas tan desproporcionadas saliera, en parte, un animal de organización relativamente sencilla, con un pie dividido en lóbulos chatos, constituido por tejidos dotados de la facultad de deformarse para pasar por aberturas alargadas y luego de tomar la forma apropiada para sus funciones normales, como ocurre en muchos gasterópodos.

En los *Nautilidae* y en los *Clydonautilidae* no conozco ejemplos de cámaras de habitación muy angostas o muy bajas; en algunos *Nautilidae* del Paleozoico se observa a veces que la cámara de habitación está contraída anteriormente dejando aberturas alargadas y muy angostas para dejar pasar ciertos órganos del animal, que debían estar constituidos por tejidos deformables muy diferentes de aquellos de los cefalópodos actuales, pero nunca he visto un achatamiento general de la concha como el de los ammonites que he mencionado, achatamiento que parece exigir la deformabilidad de todos los órganos y no solamente de algunos.

Por lo que se refiere a los *Nautiloidea* de abertura contraída (*Gomphoceras*, *Phragmoceras*, *Trimeroceras*, etc.), podemos recordar que vivieron en el silúrico, que nadie ve en ellos los ascendientes directos de los *Nautilidae*, que es verosímil que tuviesen una organización muy sencilla, y que seguramente se asemejaban muy poco a los cefalópodos que conocemos. Los he mencionado para poner de relieve que el achatamiento general de la concha que se observa en muchos *Ammonoidea* del Devónico, del Triásico y del Jurásico, no se ha producido en ningún grupo de *Nautiloidea*, ni siquiera en los que más se apartan de la serie evolutiva que se considera normal.

XIX. VARIABILIDAD

Sería instructiva la comparación entre la duración de grupos taxonómicos equivalentes (familias, géneros o especies) de *Nautiloidea* y de *Ammonoidea*, pero nos llevaría demasiado lejos del argumento principal del

presente estudio; me conformaré con recordar que entre los *Nautiloidea* hubo por lo menos un género (*Orthoceras*) que vivió desde el Silúrico hasta fines del Pérmico y que entre los *Ammonoidea* no se conoce ni siquiera una familia que haya perdurado por la mitad de un plazo equivalente.

La relativa estabilidad de los *Nautiloidea* está en antítesis con la extraordinaria variabilidad de los *Ammonoidea* más o menos de la misma manera como lo estarían, entre los equinodermos, los *Asteroidea* frente a los *Echinoidea*. Si nos fijamos en que estos cuatro grupos se han desarrollado en iguales condiciones de ambiente, llegamos a la fuerza a la conclusión de que existe una profunda diferencia originaria entre *Nautiloidea* y *Ammonoidea*, como también entre *Asteroidea* y *Echinoidea*.

Por lo que a la variabilidad en el tiempo se refiere, no se puede intentar una comparación entre *Ammonoidea* y *Belemnoidea* porque no se puede imaginar que conchas internas y conchas externas reaccionen de igual manera a los cambios de ambiente; sin embargo, es fácil reconocer que la mayor variabilidad de los ammonites los hace preferir, como indicadores estratigráficos, a los belemnites en los casos en que el geólogo tiene cierta libertad para elegir.

Además de la gran variabilidad de forma, que ha motivado la institución de varias especies y tantos géneros, hay que considerar entre las particularidades de los *Ammonoidea*, la variabilidad de las dimensiones, ya sea en el grupo tomado en conjunto o bien entre individuos de una misma especie.

Recuerdo haber observado, en calizas del Liásico medio de los Prealpes Lombardos, millares de ammonites piritizados cuyo diámetro máximo no pasaba de 15 milímetros y, a menudo, no llegaba a 10; eran, por lo general, individuos adultos de razas enanas de varias especies de tres o cuatro géneros de *Hildoceratidae*; los individuos normales de aquellas mismas especies suelen llegar a 45 milímetros de diámetro, por lo menos, no siendo raros los que alcanzan los 70; yacimientos fosilíferos del mismo tipo, aunque no siempre de igual edad, con ammonites enanos, generalmente piritizados, han sido señalados en otras regiones.

Cerca del Paso del Furlo (Apenino Central) he visto, en margas calcáreas del Aaleniano, fragmentos de un individuo de *Hammatoceras* del grupo del *H. sieboldi* que, entero, habría tenido algo más de un metro de diámetro; cerca del Lago de Garda el *H. sieboldi* y algunas especies afines son relativamente comunes, con individuos de dimensiones modestas.

Famosa es cierta localidad del norte de Alemania donde, en estratos del Cretácico Superior, han sido hallados varios ejemplares de espectacular tamaño (hasta de dos metros de diámetro) de *Pachydiscus wittekindi*, especie que en otras regiones, aun cercanas, no alcanza dimensiones gigantescas.

Esta variabilidad del tamaño de individuos de la misma especie (probablemente en relación con diferencias del medio ambiente) nos proporciona un carácter más para distinguir el grupo *Ammonoidea* del grupo *Nautiloi-*

dea; en éste varía muy poco, en general, el tamaño de los individuos adultos de una misma especie.

Para tener una idea de la diferencia de tamaño de los ammonites, basta observar que el volumen de la concha de un individuo mediano de la fauna enana de *Hildoceratidae* que he mencionado anteriormente está al volumen de uno de los individuos gigantes de *Pachydiscus wittekindi* en la relación de uno a cuatro millones.

En los *Nautiloidea* no se conocen casos comparables al anterior, aunque se sabe que algunos *Orthoceratidae* han alcanzado dimensiones considerables.

XX. CONSIDERACIONES ETOLÓGICAS

Sobre las supuestas condiciones de vida de los ammonites tanto ha sido escrito y tan divergentes son las opiniones vertidas, que ni siquiera intento citar nombres y resumir conceptos dignos de consideración, porque ello ya requeriría muchas páginas. Me limito a exponer sucintamente algunas ideas que creo nuevas y que no se concilian con las opiniones dominantes.

Como base de nuestro razonamiento servirá el postulado de que en las conchas de los *Ammonoidea* el animal ocupaba el espacio anterior al último tabique construido (« cámara de habitación ») y que todo el resto de la cavidad de la concha, o sea toda la serie de « cámaras de aire », estaba ocupada por gas. No podemos probar que esto efectivamente ocurría, pero la analogía con el *Nautilus* y el hecho de que las conchas de los *Nautilidae* y de los *Ammonoidea* típicos han mantenido por tanto tiempo perfecta simetría bilateral nos inducen atribuir un grado de probabilidad sumamente elevado, que prácticamente se confunde con la certidumbre, a la hipótesis de que las conchas de los ammonites, en la parte no ocupada por el animal, estaban llenas de un gas.

La presencia de este gas en las cámaras de aire del ammonites sumergido en el agua determinaba necesariamente, en la concha, una fuerza dirigida verticalmente hacia arriba, aproximadamente proporcional al volumen ocupado por el gas; la llamaremos « fuerza escensional », término empleado en aerostática con significado análogo.

A esta fuerza ascensional se opone la gravedad, que actúa en dirección vertical y hacia abajo, con intensidad directamente proporcional a la diferencia entre el peso del ammonites (animal y concha) y el peso de un volumen de agua igual al volumen del animal y de la parte sólida de la concha.

Para fijar las ideas, podemos admitir que cada centímetro cúbico de aire contenido en los lóculos de la concha empuja el ammonites hacia arriba con la fuerza de un gramo y que cada centímetro cúbico del material que constituye la concha (inclusive los tabiques, el sifón etc.) empuja el ammonites hacia abajo con una fuerza de un gramo y tres cuartos; podemos des-

preciar el efecto debido al cuerpo del animal, porque la densidad media del cuerpo de los moluscos suele ser poco mayor que la del agua de mar. Así, en primera aproximación, podemos limitarnos a considerar las relaciones entre el volumen ocupado por el gas y el volumen de la parte sólida de la concha.

Es evidente que la dos fuerzas se equilibran cuando el espacio ocupado por el gas es justamente una vez y tres cuartos mayor que el volumen de la parte sólida de la concha; en este caso el animal podría moverse en todo sentido sin sentir la influencia de la gravedad y sólo debería vencer la inercia de su cuerpo y de su concha y la resistencia del agua. Si hubiese una proporción mayor de material sólido de la concha, la gravedad tendería a mantener el ammonites en el fondo del mar. Si hubiese una mayor proporción de espacio ocupado por el gas, entonces la fuerza ascensional llevaría el ammonites a la superficie y tendería a mantenerlo a flote.

Se puede pensar que el ammonites tuviese la facultad de aumentar o disminuir, con movimientos apropiados de su cuerpo, el volumen ocupado por el gas; no es difícil imaginar la parte aboral del cuerpo del animal que, sujeta en la periferia por sus lóbulos a la pared de la concha y del último tabique, se aleja de éste en la parte central para determinar un aumento de volumen del gas, con el objeto de crear una fuerza ascensional. En realidad este procedimiento podría resultar muy peligroso; y veamos porqué:

Imaginemos un ammonites en el cual el volumen de las partes sólidas de la concha es 100 centímetros cúbicos y el volumen normalmente ocupado por el gas es 175 centímetros cúbicos, la densidad media de las partes sólidas 2,75, la de las partes blandas 1, siendo la del agua también 1; supongamos, además, que el ammonites pueda, a voluntad, aumentar o disminuir en 1 centímetro cúbico el volumen del gas.

Nuestro ammonites se halla en perfecto equilibrio en el agua a 100 metros de profundidad, mientras que el fondo se encuentra otros 100 metros más abajo; la presión, en 100 metros de profundidad es de aproximadamente 10 atmósferas y (dado que el animal se encuentra en equilibrio) el gas de las cámaras de aire debe hallarse bajo la misma presión.

El ammonites desplaza la región aboral de manera que el volumen del gas pasa de 100 a 101 centímetros cúbicos; con esta operación la presión del gas sobre la región aboral disminuye aproximadamente en un décimo de atmósfera, por cuya razón el animal debe sostener una presión diferencial de un décimo de atmósfera de afuera para adentro, lo cual no requiere un esfuerzo excesivo de su musculatura; al mismo instante se crea una fuerza ascensional de un gramo y el ammonites empieza a subir.

Después del primer metro de ascensión el equilibrio se restablece momentáneamente, porque la presión exterior ha disminuido de un décimo de atmósfera; luego se produce una presión en sentido contrario, es decir desde el interior de la concha hacia afuera. Esta presión diferencial después

de 11 metros de ascensión alcanzaría una atmósfera, después de 51 metros llegaría a dos atmósferas, etc.

Naturalmente, después de pocos metros de ascensión ya la presión interior superaría a la potencia muscular del animal; éste, por consiguiente, no sería capaz de reducir el volumen ocupado por el gas y el ammonites seguiría subiendo fatalmente hasta el momento en que la presión del gas venciera también a la resistencia de los órganos con que el animal está amarrado a la concha, o bien a la resistencia de las paredes de la concha. En cualquier caso, el desenlace sería trágico: o la expulsión del animal de su propia concha, o la explosión de las cámaras de aire.

Si partiendo de las mismas condiciones de equilibrio en la profundidad de 100 metros, el animal disminuyera el volumen del gas, reduciéndolo de 100 a 99 centímetros cúbicos, ocurriría justamente lo inverso de lo que hemos dicho en los párrafos anteriores: después de algunos metros de descenso la presión externa se volvería tan superior a la interna que los músculos del animal no lograrían aumentar el espacio disponible para el gas, siguiendo el ammonites a hundirse. También en este caso hay dos posibilidades de desenlace violento; la presión externa puede empujar el cuerpo del animal hacia adentro, rompiendo los primeros tabiques, o bien puede hundirse la pared exterior de la concha.

Estas consideraciones me inducen a creer que los ammonites no eran capaces de resistir a cambios de muchos metros de profundidad; la conformación de sus conchas revela, como hemos visto, que los ammonites vivían siempre en un determinado nivel y no podían alejarse mucho de él sin perecer.

Podría suponerse que los ammonites se mantuvieran en una misma profundidad nadando horizontalmente; esto nos obliga a tomar en consideración la vieja y difundida opinión de que los ammonites eran buenos nadadores.

Los sostenedores de esta opinión no se han fijado en que, para los movimientos activos de un animal acuático, las cámaras de aire constituyen un obstáculo tanto más fuerte cuanto más rápida es la locomoción, debido en parte a la resistencia del agua y en parte a la distancia considerable entre el centro de figura, el centro de gravedad y el órgano de propulsión (que no conocemos). Especialmente absurda me parece la idea (manifestada repetidamente por autores serios) de que ammonites de concha no estrechamente arrollada nadaban impulsadas por el embudo; este órgano, situado al borde exterior de la espira, habría debido expulsar el agua en dirección aproximadamente tangencial a la línea sifonal, y de esta manera habría determinado, ante todo, un movimiento de rotación de la concha alrededor de un eje normal al plano de simetría; pero, el movimiento de rotación pronto habría quedado frenado por el par que se originaba cuando el punto de aplicación de la fuerza ascensional se alejaba de la vertical que pasaba por el centro de gravedad del ammonites. En conclusión, el embudo habría

servido para hacer oscilar mucho el ammonites, pero no para imprimirle un movimiento regular de translación. Obtendríamos, en tierra, un resultado comparable si, sentados en una mecedora, pretendiéramos trasladarnos juntamente con ella, sin levantarnos, a fuerza de golpear con un pie sobre el piso.

De todo esto saco la conclusión que es improbable que los ammonites hayan vivido suspendidos en el agua y más improbable aún que hayan sido buenos nadadores. Me parece más razonable suponer que han vivido o apoyados en el fondo o bien flotando en la superficie del mar.

El hecho de que en muchos ammonites que he examinado la capacidad de las cámaras de aire es más que el doble del volumen de la parte sólida de la concha, me induce a propender para la segunda hipótesis.

Por eliminación de las más inverosímiles, hemos llegado a aceptar la suposición de que los ammonites eran moluscos planctónicos flotadores.

Una vez admitido que los *Ammonoidea* pueden haber sido moluscos planctónicos flotadores, hallamos el camino abierto para nuevas suposiciones. Así, por ejemplo, si recordamos que en la Niobrara Formation de Kansas han sido hallados los restos de las primeras aves oceánicas (*Ichthyornis victor*, y otras especies del mismo género), no podemos abstenernos de asociar la aparición de tales aves con la forma rara de las conchas de algunos *Ammonoidea* (*Scaphites*, *Acanthoscaphites*, *Ancyloceras*), forma apropiada para poner un animal *flotador* en condiciones relativamente favorables para defenderse de un enemigo que lo ataque desde el aire. También sería fácil comprender la desaparición total de los *Ammonoidea* en el Daniano, o sea poco después de la aparición de las aves marinas (Senoniano o, tal vez, Turoniano) las cuales constituían enemigos nuevos que, con una táctica sin precedentes, atacaban a los animales marinos justamente desde el lado que anteriormente era el más seguro.

Si estuviesen en lo cierto las suposiciones que anteceden, quedaría por explicar cómo habían podido llegar los *Ammonoidea*, desprovistos de medios de locomoción activa, a no ser destruídos mucho tiempo antes por los peces y reptiles malacólagos. Lo más probable es que se multiplicasen en cantidades tales que las pérdidas quedaban compensadas, hasta que los enemigos aéreos no se agregaron a los acuáticos, destruyendo definitivamente un equilibrio que ya en ocasiones anteriores había peligrado, según lo indican las bruscas desapariciones colectivas de los miembros de ciertos grupos de ammonites.

XXI. CONCLUSIONES

Partiendo de los caracteres generales de las conchas de los *Ammonoidea* y aplicando conceptos elementales de física a la interpretación de observaciones hechas por paleontólogos y biólogos, hemos llegado, con la ayuda

de la lógica y del buen sentido, a la conclusión de que aquellos animales eran profundamente diferentes, por su constitución, por su desarrollo y por sus condiciones de vida, de todos los cefalópodos conocidos y de todos los cefalópodos imaginables.

Hemos visto que las analogías entre las conchas de los *Ammonoidea* y de los *Nautiloidea* son pocas y poco significativas; se reducen a que unas y otras son multiloculares y provistas de un sifón; pero con esto concluyen.

En las conchas de los *Nautiloidea* típicos (o sea de formas cuyas afinidades con el *Nautilus* no son discutibles) el sifón ocupa una posición aproximadamente central con respecto a la espira; la túnica del sifón es calcárea; los tabiques son cóncavos y de forma sencilla; la concha es gruesa y la abertura presenta una escotadura en la parte exterior.

En las conchas de los *Ammonoidea* típicos (o sea excluyendo formas de dudosas afinidades, como *Clymenia*) el sifón corre a lo largo del borde exterior de la espira, la túnica del sifón es fosfática, los tabiques son convexos y de forma complicada en proximidad de su inserción en la pared de la concha; ésta es sumamente delgada y su abertura suele tener una prolongación más o menos pronunciada en la parte exterior.

Las conchas de los *Nautiloidea* típicos indican que el crecimiento del animal se efectuaba durante un tiempo limitado y que cada especie estaba caracterizada, entre otras cosas, por sus dimensiones.

Las conchas de los *Ammonoidea* típicos indican que el crecimiento se continuaba por un tiempo variable en una misma especie y que individuos adultos de una misma especie llegaban a tener dimensiones muy diferentes, probablemente de acuerdo con las condiciones del ambiente.

En conjunto las conchas de los *Nautiloidea* llaman la atención por la evolución lenta y gradual de la forma, la relativa constancia en el tamaño, la ausencia o pobreza de la ornamentación, dando la impresión de que han sido habitadas por un grupo de animales de tendencias conservativas, poco sensibles a las variaciones del ambiente exterior.

En conjunto, las conchas de los *Ammonoidea* llaman la atención por los continuos cambios de forma, por las diferencias en el tamaño, por la variedad en la ornamentación, dando la impresión de que han pertenecido a un grupo de animales dotados de tendencias evolutivas extraordinarias, cuya organización era capaz de reaccionar, adaptándose, contra los más pequeños cambios que se producían en el ambiente en que vivían.

Si comparamos los *Ammonoidea* con el conjunto de los cefalópodos actualmente vivientes, también encontramos diferencias de importancia.

Los cefalópodos actuales tienen, sin excepción, la región aboral del saco visceral convexa o puntiaguda, sin apéndices musculares periféricos; mientras que los *Ammonotidae* tenían la región aboral del cuerpo cóncava y provista de una corona de lóbulos, simples o ramificados, que con toda probabilidad, correspondían a otras tantas terminaciones de masas musculares importantes.

Los cefalópodos actuales poseen, sin excepción, un embudo; mientras que en los *Ammonoidea* la forma de la concha es evidentemente inapropiada para el funcionamiento de dicho órgano.

Los cefalópodos actuales, sin excepción, están completamente desprovistos de opérculo y de rudimentos de opérculo, mientras que los *Aptychi* y los *Anaptychi* de los ammonites eran, con seguridad, piezas operculares.

Sin excepción, todos los cefalópodos actuales poseen una corona, de brazos o de grupos de tentáculos, alrededor de la boca, siendo ésta armada de robustas mandíbulas córneas; a pesar de la enorme abundancia de las conchas de *Ammonoidea* en las formaciones marinas del Paleozoico superior y del Mesozoico, no me consta que haya sido hallado el menor vestigio de la existencia de brazos, o tentáculos, o de mandíbulas, de estos animales.

Sin excepción, todos los cefalópodos bien conocidos ponen huevos voluminosos a desarrollo directo, lo cual quiere decir que de ellos sale un pequeño animal ya parecido a los que lo engendraron, y no una larva (*trochospaera* o bien *veliger*) como ocurre en muchísimos moluscos; el glóbulo central, generalmente llamado « protoconcha », de los *Ammonoidea* suele tener menos de un milímetro de diámetro y los primeros cinco o seis lóculos de la espira son aún más pequeños, lo cual parece revelar que había un estado larval seguido por una metamorfosis, durante la cual la « protoconcha » (mejor dicho, el flotador de la larva) pasaba a constituir el núcleo de la futura concha. Recuerdo que el *Nautilus* pone huevos del tamaño de los de la paloma (A. Lemeere, 1933), cosa que autoriza la conjetura de que los jóvenes *Nautili* salen de ellos ya provistos de una concha con varios lóculos.

Este montón de diferencias que he apuntado debería contar más que la única semejanza (concha multilocular con sifón). Por consiguiente sería razonable, a mi juicio, separar los *Ammonoidea* de la clase de los cefalópodos.

A esta sugestión podría oponerse la opinión, generalmente aceptada, de que los *Ammonoidea* primitivos (goniatites) están ligados a los *Orthoceratidae* por formas intermedias (*Mimoceras*, *Bactrites* y *Protobactrites*)

La objeción sería discutible, por cuanto la protoconcha de *Mimoceras*, *Bactrites*, etc., no se parece a la de un goniatites típico, pero sí a la de *Spirula*.

Y aunque la opinión general estuviese en lo cierto y se llegara a demostrar que los *Ammonoidea* descienden, ni más ni menos como el *Nautilus*, de los *Orthoceratidae*, ello no constituiría una razón seria para mantenerlos todos, a pesar de las grandes diferencias que vengo de apuntar, en la clase de los cefalópodos. En efecto: si siempre el criterio filogenético debiese prevalecer, en las clasificaciones zoológicas, sobre cualquier otra consideración, todo el edificio de nuestra sistemática se derrumbaría; así, por ejemplo, el hecho de que los mamíferos y la aves descienden de ciertos reptiles, que los reptiles descienden de ciertos anfibios y éstos, a su vez, de ciertos peces, haría poner todos los vertebrados en la clase de los peces,

suprimiendo las demás. Lo absurdo de este ejemplo hace innecesario insistir sobre el valor relativo del criterio filogenético en la clasificación.

Es oportuno, pues, desde todo punto de vista, que los *Ammonoidea* sean separados de la clase de los cefalópodos. Surge entonces el problema de asignarles una posición adecuada dentro del tipo de los moluscos, al cual seguramente pertenecen, como lo indica la estructura de la concha.

Faltándonos el conocimiento de las partes blandas, elemental prudencia sugiere que, por ahora, los *Ammonoidea* constituyan un grupo *incertae sedis*, fuera de las cinco clases aceptadas en la clasificación corriente; confiemos que, en el futuro, nuevos hallazgos revelarán la posición definitiva que le corresponde a dicho grupo en la sistemática.

Esta esperanza tiene su fundamento en la posibilidad de que condiciones excepcionales de fosilización nos instruyan sobre la organización de los animales a que pertenecieron las conchas que llamamos ammonites; ello queda en el campo de lo posible, dado que en el viejo manual de malacología de S. P. Woodward (1866) se lee que en el sud de Inglaterra (Tisbury, Wiltshire) ha sido hallado un ejemplar de una especie de *Trigonia*, que debe haber sido contemporánea de ammonites típicos (Woodward indica la localidad y no la formación geológica, pero aquella región es famosa por sus afloramientos fosilíferos del Jurásico superior y del Cretácico inferior y medio) cuyas partes blandas, inclusive las branquias, silicificadas, estaban fielmente representadas.

No me extrañaría si un día u otro se comprobara que los *Ammonoidea* eran gasterópodos. Me ha llamado poderosamente la atención el hecho de que algunos *Nudibranchia* poseen apéndices dorsales (las llamadas « branquias adventicias ») cuya forma recuerda la de los lóbulos de algunos *Ammonoidea*; así, por ejemplo, las branquias adventicias del *Dendronotus arborescens* dibujado por B. F. Nutting (en A. A. Gould, 1070, lám. XXII, fig. 311) se asemejan mucho a los lóbulos de *Lytoceras*, *Hamites* y *Baculites*, lo cual es tanto más notable por cuanto *Hamites* y *Baculites* han perdurado hasta fines del Cretácico y son citados frecuentemente como ejemplos del pequeño grupo de ammonites que más han resistido a las causas (desconocidas) que han provocado la desaparición de todo el orden. Con esto no pretendo afirmar que los *Nudibranchia* son los descendientes directos de los *Ammonoidea*; sólo he querido señalar una analogía que me parece interesante y cuyo estudio, que evidentemente no está dentro de los límites de la conchiliología razonada, dejo a los biólogos que eventualmente se interesaren en esta clase de problemas.

Resumiendo :

1° Me parece evidente que los *Ammonoidea* eran animales muy diferentes de todos los cefalópodos efectivamente conocidos;

2° Me parece probable que los *Ammonoidea* fuesen más afines a los gasterópodos que a otros moluscos vivientes en la actualidad;

3° Me parece oportuno que los *Ammonoidea* sean separados de la clase

de *Cephalopoda* y considerados como un grupo *incertae sedis* hasta que nuevos hallazgos de fósiles muy bien conservados proporcionen la clave del enigma.

Nota. — Al lector puede causarle sorpresa el hecho de que en las páginas que anteceden no ha visto figurar los nombres de paleontólogos y geólogos de alto mérito (como E. Dacqué, C. Diener, C. O. Dunbar, R. Hoernes, O. Jaekel, J. von Pia, J. F. Pompeckj, R. Ruedemann, A. Rothpletz, U. Uhlig, J. Walther, etc.) que notoriamente se han ocupado de algunos de los problemas que han sido discutidos en el presente trabajo. Tal omisión es voluntaria y se justifica :

1° Por el deseo de ser breve;

2° Por la consideración de que habría sido inútil citar tantas *opiniones* en un ensayo de sacar conclusiones lógicas de simples *observaciones* sobre conchas fósiles y sobre animales actualmente vivientes;

3° Por el propósito, que tiene el autor, de volver a desarrollar, más adelante y con mayor extensión, algunos de los conceptos que ha expuesto en este estudio.

Buenos Aires, 30 de junio de 1936.

Resumé. — Une interprétation logique de quelques caractères bien connus de la coquille des *Ammonoidea* justifie les affirmations suivantes : 1) les *Ammonoidea* avaient la région aborale du corps concave et pourvue d'appendices marginaux particulières ; 2) ils avaient un développement indirect, avec une phase larvaire bien définie ; 3) ils appartenaient, d'une façon permanente, au plankton de surface ; 4) très probablement, ils étaient dépourvus des trois caractères plus évidents des céphalopodes (l'entonnoir, le bec, la couronne de bras — ou de tentacules — autour de la bouche). Par conséquent, les *Ammonoidea* paraissent comme des intrus dans la classe *Cephalopoda*, puisque ils montrent plus d'analogies avec certains gastéropodes ; toutefois, il est plus prudent considérer les *Ammonoidea* comme un groupe *incertae sedis* dans le phylum *Mollusca*, à côté des cinq classes généralement reconnues, sans les incorporer à aucune d'elles.