

UNIVERSIDAD ANDRÉS BELLO

Facultad Ciencias de la Vida

Escuela de Biociencias

Carrera de Biología

DISPARIDAD MORFOLÓGICA A TRAVÉS DEL TIEMPO: CAMBIOS MORFOLÓGICOS DE LOS AMMONITES DURANTE LA TRANSICIÓN JURÁSICO - CRETÁCICO EN CHILE CENTRAL

Tesis presentada como parte de los requisitos para optar al Grado de Licenciado en Biología.

Miguel Angel Bustos Vargas

Director de Tesis: Dr. Christian Marcelo Ibáñez Carvajal

Co-director de Tesis: Dr. Christian Andrés Salazar Soto

Santiago de Chile, 2020



UNIVERSIDAD ANDRÉS BELLO

Facultad Ciencias de la Vida

Escuela de Biociencias

Carrera de Biología

DISPARIDAD MORFOLÓGICA A TRAVÉS DEL TIEMPO: CAMBIOS MORFOLÓGICOS DE LOS AMMONITES DURANTE LA TRANSICIÓN JURÁSICO - CRETÁCICO EN CHILE CENTRAL

Miguel Angel Bustos Vargas

Este trabajo fue elaborado bajo la supervisión del Tutor de Tesis Dr. Christian Marcelo Ibáñez Carvajal, en el Laboratorio de Ecología y Biodiversidad “Ibáñez Lab, Ecology & Evolution”, Universidad Nacional Andrés Bello y aprobado por los miembros de la Comisión de Evaluación.

_____

Dr. Christian Marcelo Ibáñez Carvajal

Director de Tesis

_____

Dr. Christian Andrés Salazar Soto

Co-director de Tesis

_____

Dr. Mauricio José Carter Montecinos

Comisión de Tesis

_____

Dr. Cristián Hernán Duarte Valenzuela

Comisión de Tesis

Santiago de Chile, 2020

DEDICATORIA

En primera instancia me gustaría dedicar esta tesis a mi sobrina, Colomba, quien, con gestos simples y palabras acertadas, me recuerda que este mundo no está tan mal como a veces me parece, para que lo pueda leer, cuando entienda y quizá ya no le interesen los dinosaurios (4 de diciembre, 2020, en pandemia).

A mis padres, Pedro Bustos y María Alicia Vargas, que, sin ellos, todos mis proyectos, no serían más que ideas platónicas.

AGRADECIMIENTOS

En primera instancia, debo dar mis más sinceros agradecimientos al Dr. Christian Ibáñez, quien, a pesar de no estar completamente involucrado en esta área y los inconvenientes acontecidos en el camino, significó la piedra angular que me abrió las puertas, en mi camino hacia el conocimiento y mundo paleontológico.

Segundo, al Dr. Christian Salazar, el que, en plena pandemia, me dio una oportunidad para guiarme en este camino hacia el pasado, con tan solo contestar un mail que envié sin ninguna esperanza.

A la Profesora Denisse Rougier, quien siempre fue un apoyo en los tiempos difíciles y supo dar palabras sabias en los tiempos de calma, quien como pudo ayudó a que lograra lo que me encomendé.

A Claudio Cornejo y Jennifer Catalán por apoyarme en este proceso y por todo su tiempo invertido en la resolución de problemas, sus comentarios e infinita paciencia.

A quienes por mucho tiempo más espero seguir llamando amigos, Jennifer Catalán, Eduardo Dercolto, Carla Muñoz, Francisco Montecinos e Ignacio Pincheira, quienes no han hecho más que irradiar ánimos positivos en los buenos tiempos y aquellos en los que pensaba la vida tendería a la extinción.

A todos mis amigos, quienes me faltarían páginas para mencionar, los que están y los que ya no, en Chile o el Extranjero, todos y cada uno de ellos, en su momento, me dieron una herramienta que finalmente, generó que llegase hasta acá.

Finalmente, y más importante, a mi familia, quienes no conociendo mucho del área que me apasiona, siempre me motivaban e impulsaban a avanzar en las locuras de proyectos que se me metían en la cabeza, todo mi esfuerzo por y para ellos, quienes son mi combustible del día a día y en quienes espero depositar orgullo.

ÍNDICE

I. ÍNDICE DE FIGURAS vii

II. ÍNDICE DE TABLAS viii

1. RESUMEN ix

1.1. ABSTRACT x

2. INTRODUCCIÓN 1

2.1. Morfoespacio y morfodisparidad: 1

2.2. Ammonites y sus formas: 2

2.3. Ammonites en Chile, variación morfológica y estratigráfica: 4

3. HIPÓTESIS 6

4. OBJETIVOS 6

4.1. Objetivo general: 6

4.2. Objetivos específicos: 6

5. METODOLOGÍA 7

5.1. Chile central, la Cuenca de los Andes; Muestreo: 7

5.2. Morfometría lineal: 10

5.3. Morfometría geométrica: 12

5.4. Diversidad de especies: 14

6. RESULTADOS 15

6.1. Morfometría lineal: 15

6.1.1. Comparación entre periodos y géneros: 18

6.2. Morfometría geométrica: 19

6.2.1. Grilla de deformación: 19

6.2.2. Análisis de Componentes Principales: 23

6.2.3. Por Periodos: 25

6.2.4. Por Edades piso: 28
6.2.5. Comparación entre periodos, edades piso y géneros: 31
6.3. Diversidad de especies: 35
6.3.1. Correlación entre diversidad de especies y morfológica: 36
7. DISCUSIÓN 38
7.1. Ensambles de ammonites: 39
7.2. Caracterización y variación de la morfodisparidad de los ensambles: .. 39
7.3. Diversidad de los géneros en los ensambles de ammonites: 41
7.4. Asociación entre diversidad morfológica y diversidad de especie en el ensamble de ammonites: 43
8. CONCLUSIONES 46
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS 47
10. ANEXO 56

I. ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de Chile……**8**

Figura 2. Variables morfométricas lineales de un ammonite……....**11**

Figura 3. Semilandmarks vista frontal y lateral de un ammonite convoluto….....**13**

Figura 4. ACP de ammonites según edades piso……..…**16**

Figura 5. ACP de ammonites según género……..…**17**

Figura 6. Grilla de deformación promedio, ambas vistas ……....**19**

Figura 7. Grilla de deformación, lateral, min/max……..**20**

Figura 8. Grilla de deformación, frontal, min/max……..……..……**22**

Figura 9. ACP ammonites, según géneros, lateral……..……..……..**23**

Figura 10. ACP ammonites, según géneros, frontal……..……...**24**

Figura 11. ACP ammonites, según periodos, lateral……..…..……**25**

Figura 12. ACP ammonites, según periodos, frontal……..……..……**26**

Figura 13. Grilla de deformación, ambas vistas, periodos……..……**27**

Figura 14. ACP ammonites, según edad piso, lateral……..……..**28**

Figura 15. ACP ammonites, según edad piso, frontal..……**29**

Figura 16. Grilla de deformación, ambas vistas, edades piso……**31**

Figura 17. Variación morfodisparidad de géneros, transición J/K respecto a riqueza de morfotipos……..**37**

II. ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Listado de ammonites de Chile central……....**9**

Tabla 2. Área de Convex Hull de ACP en NNS por cada edad piso……...**16**

Tabla 3. Resultados PerMANOVA Periodos vs Géneros……...**18**

Tabla 4. Resultados PerMANOVA Edades piso vs Géneros……..…**18**

Tabla 5. Resultados ANOVA Procrustes, por Periodos, vista lateral……**32**

Tabla 6. Resultados ANOVA de Procrustes, por Periodos, vista frontal……..**32**

Tabla 7. Resultado ANOVA de Procrustes, por Edades piso, vista lateral……..**32**

Tabla 8. Resultado ANOVA de Procrustes, por Edades piso, vista frontal……**33**

Tabla 9. Resultado ANOVA de Procrustes, por Géneros, vista lateral……**33**

Tabla 10. Resultado ANOVA de Procrustes, por Géneros, vista frontal……..**33**

Tabla 11. Resultados ANOVA de Procrustes. Periodos vs Géneros, vista lateral…….....**34**

Tabla 12. Resultados ANOVA de Procrustes, Periodos vs Géneros, vista frontal…….....**34**

Tabla 13. Resultados ANOVA de Procrustes, Edades piso vs Géneros, vista lateral……..……**34**

Tabla 14. Resultados ANOVA de Procrustes, Edades piso vs Géneros, vista frontal……..……..…….**35**

Tabla 15. Indicies ecológicos del ensamble de especies por edades piso.....**35**

1. RESUMEN

Los cambios en la diversidad de especies se pueden observar a distintas escalas espaciales y temporales. A escala geológica, además de los cambios en la diversidad, se han observado cambios en la diversidad morfológica (morfodisparidad) al representarse en el espacio tridimensional las posibles formas o estructuras de los organismos (morfo espacio) entre especies asociado a eventos alterantes. En este estudio se analizarán a los ammonites; cefalópodos extintos que en su registro fósil muestran una diversidad morfológica y de especie muy amplia. Esto se realizará, con motivo de determinar los cambios morfológicos que se pudieron originar tras un recambio faunístico en la transición del Jurásico-Cretácico (J/K). Para lograr estudiar y estimar la morfodisparidad, junto a inferir el morfoespacio de los ammonites de la transición J/K entre las etapas Titoniano al Valanginiano, se compararán 158 ammonites de diferentes géneros y especies entre cuatro localidades de Chile central. Esto mediante siete medidas morfológicas que serán tomadas por medio de morfometría lineal y además por medio de 17 “semilandmarks” de la vista lateral, junto a otros nueve de la vista frontal por medio de morfometría geométrica. Las que luego serán analizadas usando estadística multivariada. Además, la diversidad de especie se analiza por medio del uso de estadígrafos y dado a que la abundancia de los ammonites es incalculable se utilizarán los datos de frecuencia relativa de cada especie en cada localidad. Se compararán los cambios morfológicos observados en los ensambles, de acuerdo a su rango estratigráfico, con tal de observar la morfodisparidad y su variación en el morfoespacio, con el fin de dilucidar si estaría relacionado con el cambio faunístico y si hay indicios de que haya algún evento que lo propició. Los resultados sugieren que dentro de la transición J/K, entre el Berriasiano inferior y el Berriasiano superior, hubo un recambio faunístico a raíz de la distribución y área de los morfoespacios con respecto a las formas de las conchas donde se observan grupos asociados tanto a un periodo u otro.

1.1. ABSTRACT

Changes in species diversity can be observed at different spatial and temporal scales. At the geological scale, in addition to changes in diversity, changes in morphological diversity (morphodisparity) have also been observed, by representing in three-dimensional space the possible forms or structures of organisms (morpho-space), between species associated with altering events. In this study, ammonites will be analyzed; extinct cephalopods that in their fossil registry show a very wide morphological and species diversity. The main objective is to analise morphological changes that could be originated after a faunistic change in the transition from Jurassic-Cretaceous (J/K). In order to study and estimate the morphodisparity, along with inferring the morphospace of the ammonites of the J/K transition between the Titonian and Valanginian stages, 158 ammonites of different genera and species will be compared in four localities of central Chile. The methodology consists of seven morphological measurements which will be obtained by means of linear morphometry and by 17 "semilandmarks" from the lateral view, along with another nine from the frontal view by means of geometric morphometry. Subsequently, these measurements will then be analyzed using multivariate statistics. In addition, the diversity of species is analyzed by means of the use of statisticians and since the abundance of ammonites is impossible to be estimated, the relative frequency data of each species in each location will be used. The morphological changes observed in the assemblages, will be compared according to the corresponding geological age, in order to observe the morphodisparity and its variation in the morphospace. This comparison aims at elucidating the relation between the faunistic change and any possible event that could have caused it. The results suggest that within the J/K transition, between the Lower Berriasian and the Upper Berriasian, there was a faunistic change due to the distribution and area of the morphospace regarding to the forms of the shells where groups associated with one period or another are observed.

2. INTRODUCCIÓN

2.1. Morfoespacio y morfodisparidad:

En los metazoos existe una amplia diversidad de formas o bien, disparidad morfológica, que, en los miembros de un mismo filo, si bien comparten similares "planos corporales de base", son distintos a los de miembros de otros fila (Deline *et al.*, 2018). Así, es que paleontólogos y biólogos evolutivos emplean el concepto "morfodisparidad" cuando estudian la disparidad morfológica, con distintas metodologías mediante las que logran cuantificar la disparidad de diversos taxa. Logrando representar la posible configuración, forma o estructura de un organismo, en un espacio bidimensional o tridimensional, el cual es llamado morfoespacio (Briggs *et al.*, 1992; Deline *et al.*, 2018; Foote, 1997). Por ejemplo, en un análisis multivariado, cada eje resultante de este, corresponderá a una combinación lineal de variables o distancias morfológicas, que describe alguna característica del organismo (Foote, 1993). Por lo que, cada punto en el morfoespacio, representa un organismo individual o una especie, dependiendo del nivel de jerarquía que se utilice. El morfoespacio, puede cambiar en función de procesos evolutivos como la especiación y la extinción (Dommergues *et al.*, 1996), o como consecuencia de diversas influencias biogeoquímicas (Xiao y Laflamme, 2009). Por tanto, después de un evento perturbador, un sitio en el morfoespacio puede desaparecer, ya sea por la extinción de un grupo de individuos (i.e. una especie), o por cambios morfológicos en un mismo linaje (Dommergues *et al.*, 1996; Foote, 1990; Pausas y Verdú, 2008; Pie *et al.*, 2005; Shen *et al.*, 2008), hecho que evidencia que el morfoespacio y morfodisparidad, pueden cambiar en el tiempo.

2.2. Ammonites y sus formas:

Los ammonites, son un grupo extinto de moluscos que existieron por más de 350 millones de años (De Baets *et al.*, 2015). Estos cefalópodos extintos, con concha externa camerada, presentaban diversas formas y tamaños, los cuales, en el contexto geológico son sumamente importantes, ya que nos permiten resolver problemáticas cronoestratigráficas de los estratos donde son hallados (Schweigert, 2007). Esto sucede, ya que los ammonites son muy abundantes y dada su amplia distribución biogeográfica y corto rango estratigráfico, han sido fuertemente utilizados como fósiles guías (Lehmann, 2015). Esto significa que estos cefalópodos reúnen ciertas características útiles, como ser identificables, tener un amplio rango de distribución y registrarse en tiempos acotados, lo que permite a distintos investigadores de las ciencias de la Tierra, a estimar la edad de la unidad litológica en la que se registran (e.g. López *et al.*, 1994).

La concha, es la evidencia más común que los ammonites nos dejaron de sus características y su paso por la Tierra, incluyendo Chile (Gay, 1845). De ella se logran observar múltiples caracteres que son propios de cada familia, género e incluso especie, tales como suturas, ancho y diámetro de concha, por mencionar algunas (e.g. Benton y Harper, 2009), las cuales pueden ser usadas para identificar y agrupar a estos organismos (Dera *et al.*, 2010). Los ammonites se encuentran ocupando un morfoespacio particular a través del registro fósil (Tendler *et al.*, 2015), desde el Devónico Medio hasta finales del Cretácico. Su morfoespacio es sumamente amplio y variado dentro de su vida tanato-planctónica (Clarke y Trueman, 1988), cuya morfología varía ampliamente a escala intraespecífica (De Baets *et al.*, 2015), dado por la amplia variedad de especímenes fósiles, su amplio rango cronoestratigráfico, entre otros factores (Clarke y Trueman, 1988), pero manteniendo características a nivel de familia en algunos casos (Kennedy, 1977).

La evolución de la forma de las conchas de los ammonites, sugiere cambios desde formas en el tiempo (Dera *et al,* 2010), evolutas a convolutas, pasando por las involutas, lo que está directamente relacionado a una mayor velocidad relativa

de propulsión y regulación de esta, maniobrabilidad y flotabilidad (Klug *et al.,* 2015). Sin embargo, también existen paralelismos en las morfologías, debido a que, por ejemplo, algunos linajes adquirieron una mayor adaptación hidrodinámica, producto de la adaptación a una propulsión a chorro más veloz (Monnet *et al*., 2011). Este cambio ocurre producto del adelgazamiento de la concha y que se hiciera más grande la cámara de habitación, permitiéndoles a estos ammonites ser más rápidos, hábiles para cazar y sobrevivir en ecosistemas altamente competitivos, como lo eran los mares durante el Mesozoico (Monnet *et al*., 2011). Así mismo, estos cambios en formas, se vieron acentuados por variaciones ambientales, como variación en la temperatura, cambios en el nivel del mar y variación en la concentración de oxígeno (e.g. Jenkyns y Clayton, 1997; McArthur *et al*., 2008; Wiedmann y Kullmann, 1996), entre otras variables del ambiente, que afectaron en vida a estos cefalópodos extintos. Estas condiciones ambientales que producen cambios en la composición, abundancia y diversidad, son conocidos como bioeventos (Brenchley *et al*., 2003). Este concepto, se refiere a un acontecimiento de carácter biológico significativo (i.e. cambios en diversidad y riqueza) que se detecta en el registro estratigráfico de un periodo “corto”, donde se observan cambios notables en los fósiles registrados (Sageman *et al.,* 1997). Donde en el posible bioevento de Chile central, es de un gran potencial (Salazar *et al*., 2020). Es por todo aquello, que a estos moluscos se les considera sensibles a sucesos de esta clase y magnitud, de manera similar a como ocurre con eventos perturbadores, tales como el cambio climático por calentamiento global en los cefalópodos actuales (Pecl y Jackson, 2008). De manera que al verse alterados los ecosistemas en que vivían y dadas a las presiones selectivas, llevaron a que se viera afectada la supervivencia de algunos taxa de ammonites durante eventos de extinción, siendo para aquellos que sobrevivieron, que sus formas lograron adaptarse a estos cambios (Clarke y Trueman, 1988; Kröger, 2005) y se perpetuaron en el tiempo. Así en los eventos de extinción masiva, como los ocurridos entre el Pérmico y Triásico (P/T) (e.g. Tozer, 1981), ocurrieron presiones selectivas tales, que impulsaron tanto a cambios morfológicos, especiación y extinción de algunos taxa (Wiedmann y Kullmann, 1996). Otras extinciones masivas ocurridas durante la transición del Jurásico y

Cretácico (J/K) (Dera *et al.,* 2010; Hallam, 1986; House, 1989) y la del Cretácico y Terciario (K/T) (e.g. Alvarez *et al.*, 1980; Wiedmann y Kullmann, 1996), donde también ocurrieron sucesos similares (i.e., cambios de temperatura, ciclos biogeoquímicos), provocaron bioeventos que afectaron a las faunas de ammonites. Lo que provocó la diversificación morfológica observada en el registro fósil, tras cada crisis masiva, siendo la K/T, aquella que eliminó a los ammonites del morfoespacio (Westermann, 1996). Por lo que, las causas que han provocado los eventos de extinción, han afectado de forma diferencial a la biota marina, ya que afectaron drásticamente a los ammonites, pero otros cefalópodos sobrevivieron, puesto que Nautiloidea y Coleoidea aún cuentan con representantes en la actualidad (Kröger, 2005; Smith y Caron, 2010; Teichert, 1986; Young *et al.,* 2019).

2.3. Ammonites en Chile, variación morfológica y estratigráfica:

Durante los periodos Jurásico (J) y Cretácico (K), Chile registra importantes unidades litológicas caracterizadas por ambientes marinos someros. Por esta razón es que los ammonites son comunes en las formaciones del Mesozoico de Chile (e.g. Charrier *et al.*, 2007; Fernández-López y Chong-Diaz, 2014; Gay, 1845; Mourgues, 2007; Riccardi y Westermann, 1991; Salazar, 2012).

En la transición del límite del J/K en Chile central, se conocen similitudes bioestratigráficas con zonas como la cuenca de Neuquén en Argentina, como también con respecto a la fauna de ammonites, con la cual se comparten taxa y por tanto morfologías (Aguirre-Urreta *et al.*, 2019; Gerth, 1921, 1925; Leanza, A., 1945; Leanza, H., 1980; Parent *et al.*, 2011; Reboulet *et al.*, 2014; Salazar, 2012; Salazar *et al*., 2020; Steuer, 1897, 1921). Lo que, considerando la similitud de los fósiles, permite hacer una equivalencia en cuanto a los bioeventos que pueden haber ocurrido en distintos sitios del planeta (Aberhan y Baumiller, 2003; Dera *et al*., 2009; Hallam, 1986, 1987; Harries y Little, 1999; Little y Benton, 1995), por tanto, permite

observar y comparar las consecuencias en diversidad y morfodisparidad entre los sitios semejantes.

Desde el Titoniano al Valanginiano, asignados a la transición del Jurásico Superior y el Cretácico Inferior, se han registrado más de 50 taxa de ammonites en Chile (e.g. Aguirre-Urreta *et al*., 2019; Biro, 1964; Mourgues, 2007; Salazar, 2012) y endémicas a la región (Aguirre-Urreta *et al.,* 2007; Mourgues, 2004; Salazar, 2012; Salazar y Stinnesbeck, 2016; Salazar *et al.,* 2020). Donde podemos encontrar una diversidad filogenética y por tanto morfológica, similar a la fauna ammonoidea no heteromorfa de Sudamérica, Antártica, Indo - Australiana, Europa - Tethys, Boreal (Aguirre-Urreta *et al*., 2019; Biro, 1964; Leanza, A., 1945; Leanza, H., 1980; Mourgues, 2007; Parent *et al*., 2011; Salazar, 2012), por mencionar algunos dominios y sitios.

En la zona central de Chile, en el sector de Los Andes, los sedimentos de la transición J/K, están representados por las formaciones de Baños del Flaco y Lo Valdés (Biro, 1964; Salazar, 2012; Salazar y Stinnesbeck, 2016; Salazar *et al*., 2020). Es en este lugar, se han registrado cambios en abundancia, composición y diversidad de ammonites, indicando la posibilidad de que en esta zona ocurriese un bioevento (Salazar *et al*., 2020). Por lo que surge la interrogante de cómo el recambio de la fauna de ammonites de Chile central, en la transición J/K afectó la morfodisparidad, modificando el morfoespacio desde el Titoniano al Valanginiano, lo que será de utilidad en estudios posteriores a analizar si esto puede estar ligado al bioevento observado por Salazar *et al.* (2020).

Así entonces en esta tesis, se tiene como objetivo realizar una caracterización de la variación morfológica de los ammonites de Chile central, provenientes de las formaciones Baños del Flaco y Lo Valdés. Esto por medio del análisis tanto de morfometría lineal como geométrica, donde se espera encontrar un cambio morfológico tanto en el morfoespacio y morfodisparidad, asociado a un recambio de especies probablemente atribuibles a algún bioevento. Lo cual se corroborará por medio de análisis de diversidad de especies, usando múltiples análisis de bioestadística multivariada.

3. HIPÓTESIS

- Los cambios faunísticos observados en los ammonites durante la transición J/K (Titoniano – Valanginiano) de Chile central, generaron un cambio en la morfodisparidad y disrupción en el morfoespacio de los ammonites.
- Predicción: Se espera encontrar una disminución en la magnitud de los valores morfológicos (morfoespacio y morfodisparidad) asociado al recambio de especies sucedido durante un punto en la transición J/K en Chile central.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general:

- Asociar la variación morfológica de los ammonites de la zona central de Chile de la transición J/K, con los cambios en la composición y diversidad de especies.

4.2. Objetivos específicos:

1. Caracterizar la variación morfológica de ammonites de la transición J/K entre el Titoniano - Valanginiano de Chile central mediante morfometría lineal y geométrica.
2. Inferir el morfoespacio generado con los parámetros morfológicos de los ammonites de la transición J/K (Titoniano – Valanginiano).
3. Estimar la morfodisparidad de los ammonites de la transición J/K de Chile central.
4. Evidenciar una asociación entre diversidad morfológica y tanto diversidad, como composición de especies de ammonites de la transición J/K de Chile central.

5. METODOLOGÍA

5.1. Chile central, la Cuenca de los Andes; Muestreo:

Los ammonites estudiados pertenecen a una colección tomada de distintos sitios paleontológicos de Los Andes chileno (Biro, 1964, 1980; Salazar y Stinnesbeck, 2016; Salazar *et al*., 2020), contándose lugares como Cajón del Morado, Cruz de Piedra, Lo Valdés y Río Maitenes, de la transición J/K de los periodos Titoniano al Valanginiano (Fig. 1). En estos sitios encontramos más de 40 especies distintas, algunos en ambos periodos, así como otros únicos de uno u otro, los que se usan como especie guía para hacer la biozonación estratigráfica (Reboulet *et al*., 2018; Salazar, 2012; Salazar y Stinnesbeck, 2016; Salazar *et al*., 2020), de la formación paleontológica. Se hará entonces, una revisión de ammonites de Chile central de la transición J/K recolectados por Christian Salazar (Salazar, 2012; Salazar y Stinnesbeck, 2016; Salazar *et al*., 2020), depositados en las dependencias de la Colección Paleontológica del Departamento de Ciencias de la Tierra de la Universidad de Concepción (CPUC), Chile. En conocimiento de lo anterior se comparan 158 ammonites pertenecientes a 21 géneros y 33 especies.

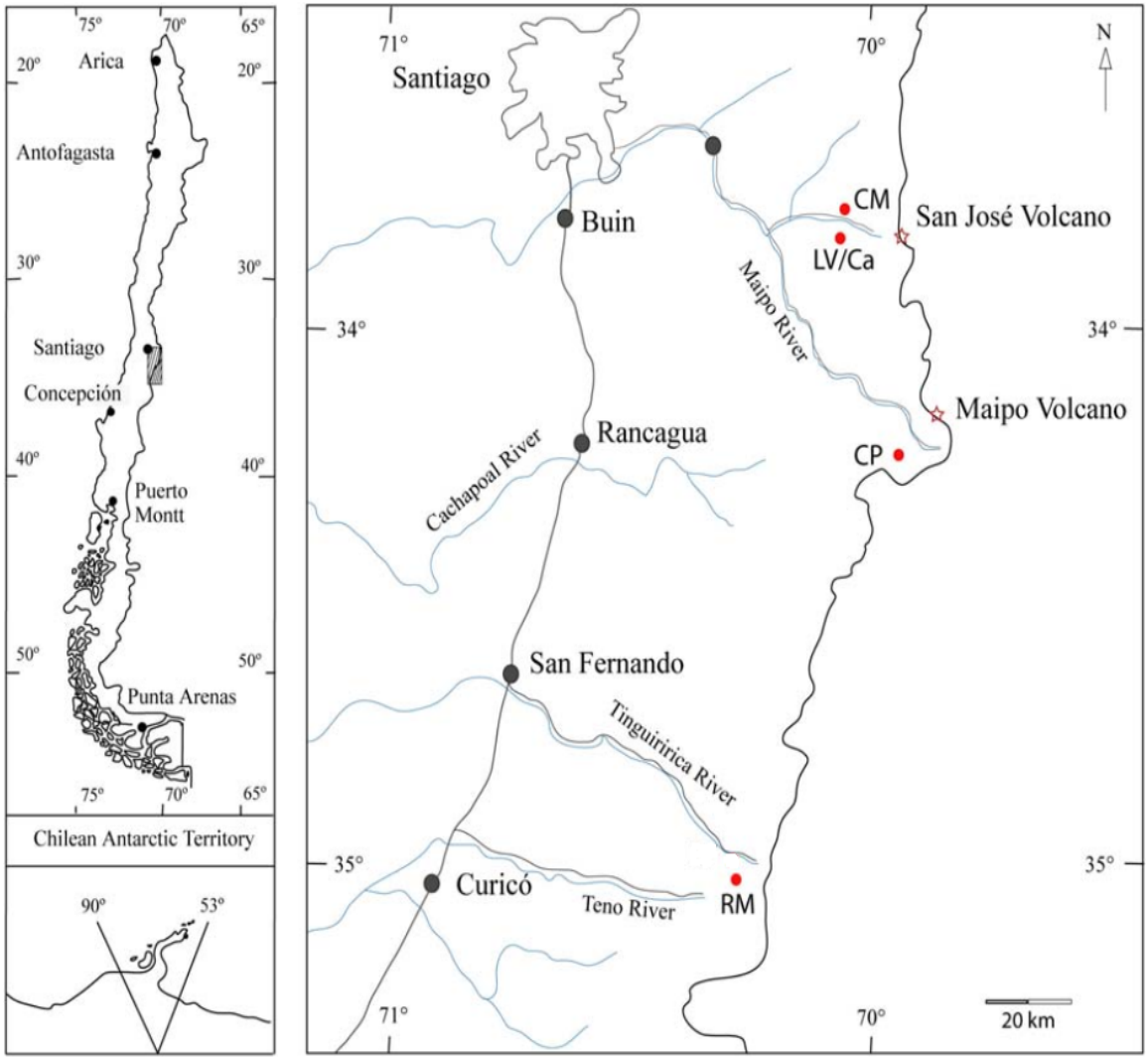


Figura 1. Mapa de Chile tomado de Salazar (2012), que muestra la ubicación de afloramientos de las formaciones Baños del Flaco y Lo Valdés. CM: Cajón del Morado; LV: Lo Valdés; CP: Cruz de Piedra; RM: Río Maitenes.

Tabla 1. Listado de ammonites por morfotipo (E=Evoluto, C=Convoluto e I=Involuto), edades piso y periodo geológico, con su código de colores de acuerdo a la escala de tiempo geológica, todos pertenecientes a dos yacimientos de Chile central.

Periodo	Jurásico		Cretácico			Morfotipo
Especies/Edad piso	Titoniano medio	Titoniano superior	Berriasiano inferior	Berriasiano superior	Valanginiano inferior	
Argentiniceras fasciculatum					1	C
Aspidoceras rogoznicense			1			C
Aulacosphinctes proximus	4	1	13			C
Berriasella jacobi		2	5			C
Catutosphinctes cf. *americanensis*	1					E
Chigaroceras bardensis			1			C
Corongoceras alternans		7				E
Corongoceras evolutum		9				E
Corongoceras involutum		4				I
Corongoceras lotenoense		9				C
Corongoceras mendozanum		3	7			C
Cuyaniceras transgrediens				5		C
Frenguelliceras magister				1		E
Groebericeras rocardi				3		E
Lytohoplites rauloi		7				C
Lytohoplites varelae		4				E
Lytohoplites zambranoe		2				I
Malbosiceras malbosi					1	I
Micracanthoceras microcanthum		7				C
Micracanthoceras spinulosum		7	1			E
Micracanthoceras vetustum			6			C
Neocosmoceras sayni				1		E
Pseudofavrella angulatiformis					1	C
Pterolytoceras exoticum			1			E
Spiticeras spitiense					1	C
Spiticeras tripartitum				6	1	E
Substeueroceras calistoide		2	1			I
Substeueroceras intercostatum			2			I
Substeueroceras koeneni			13	4		I
Substeueroceras striolatissimum			5			C
Thurmaniceras thurmanni					1	C
Tirnovella kayseri			2			I
Windhauseniceras internispinosum	5					C

5.2. Morfometría lineal:

Para caracterizar la morfología de los ammonites, se utilizaron siete mediciones morfométricas ampliamente reconocidas (Dommergues *et al.,* 1996; McGowan, 2004; Neige *et al.,* 2001; Saunders *et al.,* 2008). Como se ilustra en la figura 2, encontramos: 1. Longitud de concha (*T*, todo lo que abarca el fragmocono de surco a surco), 2. Longitud de cámara de habitación (*a*, la sección longitudinal de la cámara de habitación considerando la parte abrazada), 3. Ancho de cámara de habitación (*b*, la sección horizontal de la cámara de habitación considerando la parte abrazada), 4. Umbilico medio (*c*, desde el ombligo hasta la parte baja de la cámara de habitación), 5. Umbilico superior (*d*, desde el ombligo hasta la parte alta de la cámara de habitación/ surco), 6. Umbilico inferior (*e*, desde el ombligo hasta la parte baja del fragmocono/ surco), 7. Entrada de cámara de habitación (*f*, la sección longitudinal de la cámara de habitación desde el surco superior de la cámara de habitación, hasta el surco del fragmocono de la espira interna) (Fig. 2).

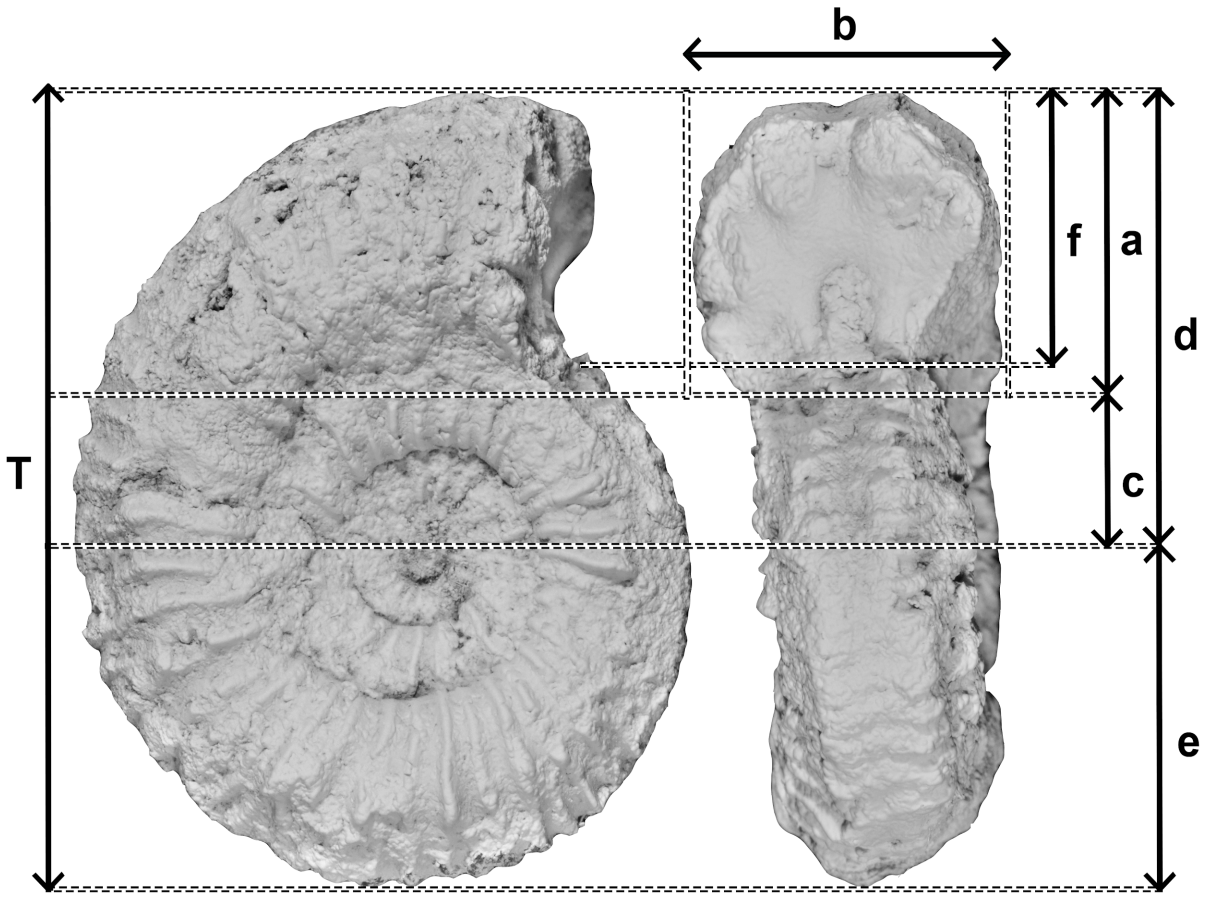


Figura 2. Variables morfométricas lineales de la concha de un ammonite a analizar donde las cinco razones derivadas de la forma utilizados en este estudio son: D=c/d; S=b/a; $W=(d/e)^2$; RW=b/T; AH=f/a. Modelo de ammonite usado: *Micracanthoceras spinulosum* (CPUC/RM/99-52).

Estas mediciones lineales se realizaron sobre fotografías digitalizadas, mediante el programa ImageJ (Rasband, 1997). Esto con motivo de caracterizar la variación morfológica de los ammonites a través del tiempo y para explorar el espectro de posibles geometrías en espiral en morfoespacios teóricos (Dommergues *et al*., 1996; McGowan, 2004; Neige *et al*., 2001; Saunders *et al*., 2008). Para ello, se utilizaron las siguientes razones morfométricas: 1. Razón de expansión de la espira ($W=(d/e)^2$), 2. Razón de la expansión del umbilico (*D=c/d*), 3. Forma de la sección de vuelta (*S=b/a*), 4. Apertura relativa (*RW=b/T*), 5. Superposición de apertura (*AH=f/a*) (Fig. 2). Utilizando estas razones morfométricas se intenta de manera comparativa, eliminar y descartar los efectos alométricos.

La variación morfológica fue analizada por medio de estadística multivariada en el programa PAST v4.03 (Hammer *et al*., 2001) y el software R v4.0.3 (R Core

Team, 2019). Primero se estimó el morfoespacio como el área del Convex Hull de cada grupo a comparar (especies y tiempos geológicos) en un Análisis de Componentes Principales (ACP) usando una matriz de varianza-covarianza, previamente normalizados por alometría (razones morfométricas). Segundo se calculó la morfodisparidad siguiendo a Foote, (1993) dependiendo de medidas que reflejaran las distancias entre los puntos en el morfoespacio, donde la varianza total es proporcional a la distancia media cuadrada Euclideana entre puntos, y también equivale a la distancia media cuadrada entre cada punto y el centroide general de cada grupo (especie y tiempos geológicos) (Foote, 1993; Roy y Foote, 1997).

5.3. Morfometría geométrica:

Para corroborar la estimación del morfoespacio y morfodisparidad de la morfometría lineal, se utilizó morfometría geométrica aplicando hitos reconocibles en todos los individuos fotografiados, debido a que la morfometría lineal posee varias complicaciones (i.e., tamaño corporal) (Benítez y Püschel, 2014). Este método consiste en estudiar la covarianza entre las variables de forma entre los individuos (Bookstein, 1991; Rohlf y Marcus, 1993) y considera la superposición de al menos dos coordenadas de referencia biológicamente homólogas (semilandmarks) que se proyectan en un espacio tangente común y sobre las cuales las variables de forma son obtenidas sin efectos de rotación, traslación y escala (Bookstein 1986; Kendall, 1984, 1986; Rohlf y Slice, 1990; Zelditch *et al*., 2012). Se usaron 17 semilandmarks en la vista lateral, donde los ubicados en la carena se ubican a 22.5° entre ellos tomando como referencia desde el umbilico (semilandmark 1, Fig. 3) en 158 ejemplares. Mientras que, se usaron 9 semilandmarks en la vista frontal, acorde a los utilizados por Reyment (2003), en 138 ejemplares de los que se tenía registro fotográfico frontal.

El procedimiento se realizó con los programas tpsUtil v1.74x64 (Rohlf, 2017) y tpsDig v2.32 (Rohlf, 2016). Luego en el software MorphoJ v1.07a (Klingenberg,

2011) y el paquete Geomorph (Adams y Otárola-Castillo, 2013), implementado en R se realizó un ajuste de superposición de Procrustes sobre los datos. Con esta matriz de distancias de Procrustes se realizó un Análisis de Componentes Principales usando una matriz de varianza-covarianza para calcular el morfoespacio y morfodisparidad de las especies y tiempos geológicos.

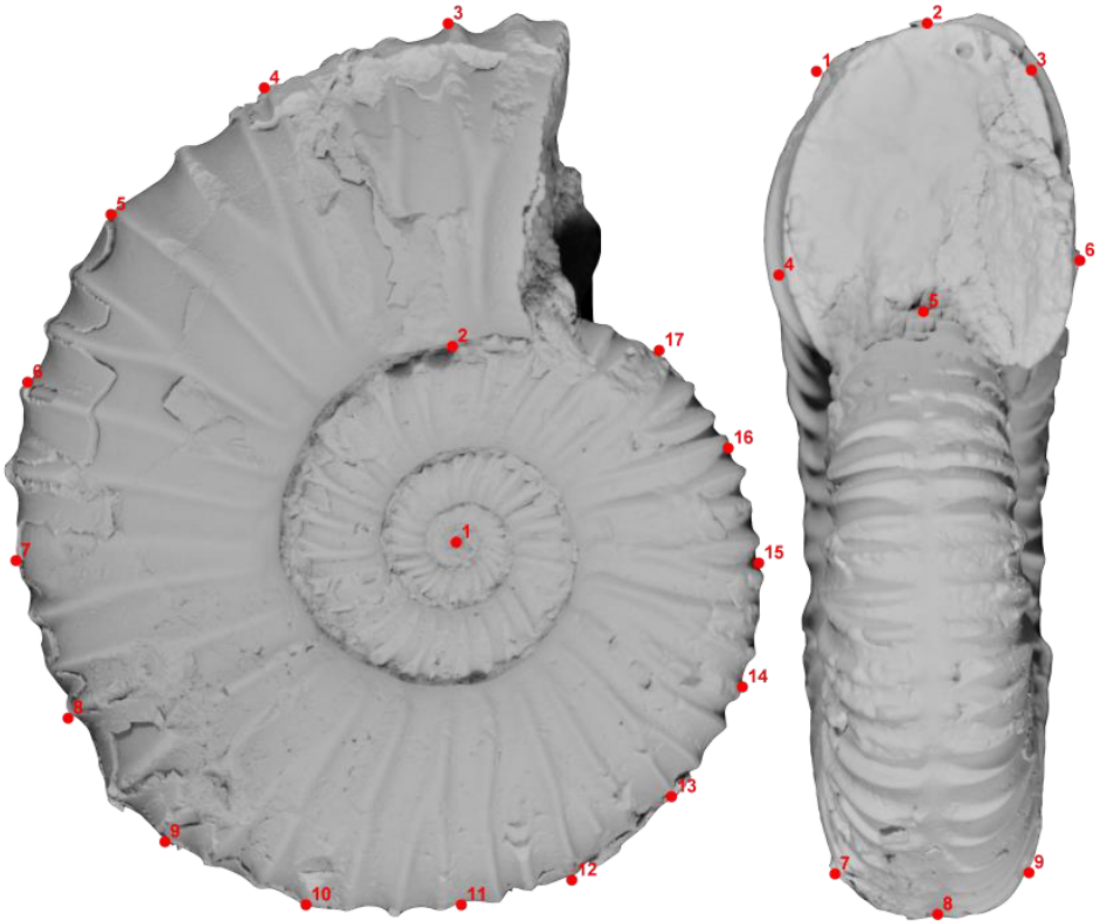


Figura 3. Semilandmarks de la sección frontal (derecha), con 9 coordenadas morfológicas y lateral (izquierda) con 17 coordenadas morfológicas ubicadas a 22.5° con centro en el umbilico, de la concha de un ammonite convoluto. Modelo de ammonite usado: *Aulacosphinctes proximus*, (CPUC/CP70-54). (Para morfotipos evoluto e involuto, ver anexo 1 y 2)

5.4. Diversidad de especies:

Para describir los ensambles de ammonites de J/K se calcularon índices de diversidad por tiempo geológico para describir y comparar la variación de los ensambles. Los índices utilizados fueron: riqueza de especies (S), diversidad (Simpson, 1-D; Shannon, H') (Shannon, 1948; Simpson, 1949), dominancia (Simpson, D), y el índice de equidad de Pielou (J) (Pielou, 1966). Como no se puede estimar la abundancia de los ammonites se utilizaron los datos de frecuencia relativa de cada especie en cada tiempo geológico (Tabla 1) (Tucker *et al.*, 2017).

Para evidenciar cambios morfológicos de los ammonites de la transición J/K de los periodos Titoniano al Valanginiano de Chile central, se realizó en primera instancia, con los datos de morfometría lineal, un análisis de PerManova de dos vías y en segunda instancia, con los datos de morfometría geométrica en ambas vistas, un Anova de una vía (Zar, 1996), utilizando la distancia Euclidiana para determinar la similitud morfológica entre los tiempos geológicos a distintas escalas (edades piso y periodos) y géneros. Por otro lado, para determinar si existe relación entre la morfodisparidad (diversidad morfológica) y composición de los ensambles de ammonites (diversidad de especies), se realizó un test de Mantel (Anderson y Walsh, 2013; Mantel, 1967; Mantel y Valand, 1970), utilizando la distancia Euclidiana, para la matriz de morfodisparidad y el índice de similitud de Bray-Curtis, y también el índice de similitud de Jaccard, para la matriz de distancia del ensamble, para así lograr contrastar la similitud de las matrices, con 9999 iteraciones de los datos, en el programa estadístico PAST.

6. RESULTADOS

Durante la transición Jurásico-Cretácico, desde el Titoniano medio al Valanginiano inferior, se observan 33 especies distintas pertenecientes a 21 géneros. De estos ensambles, a su vez, encontramos tres morfotipos, de los cuales 16 especies pertenecientes a 14 géneros, compuestos de 85 ejemplares presentan un morfotipo convoluto, 10 especies pertenecientes a 9 géneros, compuestos de 42 ejemplares presentan un morfotipo evoluto y solo 7 especies pertenecientes a 5 géneros, compuestos a 31 ejemplares presentan un morfotipo involuto (Tabla 1).

6.1. Morfometría lineal:

El análisis de componentes principales (ACP) de los 158 ammonites de las distintas formaciones geológicas, mostro autovalores altos, para los primeros tres CP (λ_1= 26.7251, λ_2=10.3239, λ_3=6.56236), explicando un 92.8% de la varianza acumulada. El CP1 representa la variación de la superposición de la apertura de la cámara de habitación, mientras que el CP2 representa la variación del ancho de la cámara de habitación (Fig.4; Fig.5). Las cargas de los 2 primeros CP fueron altas para la apertura vertical y horizontal de la cámara de habitación (Fig.2, b y f).

Al comparar el morfoespacio entre pisos, generado por 5 Convex Hull, se observan las agrupaciones con respecto a los periodos Jurásico, a la izquierda y Cretácico a la derecha (Fig. 4). En donde los Convex Hull correspondientes a las tres edades del Cretácico, van disminuyendo con un área de 146,43, 119,6 y 53,111, para Berriasiano inferior, Berriasiano superior y Valanginiano inferior respectivamente, por medio de una búsqueda de vecinos más próximos (NNS por sus siglas en inglés) (Tabla 2).

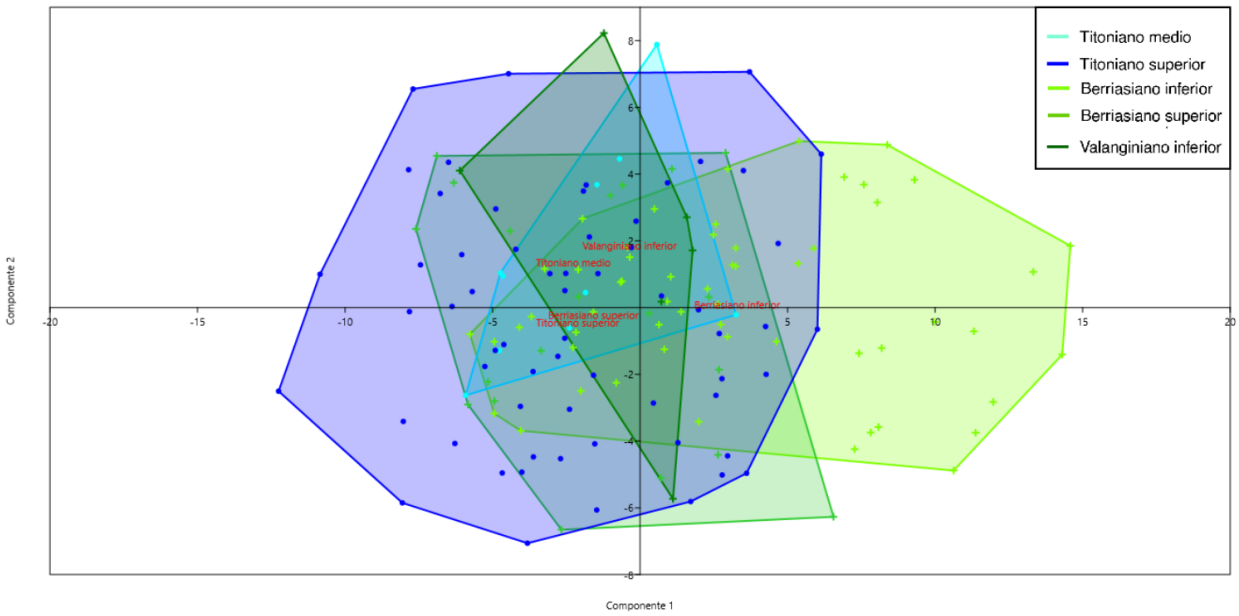


Figura 4. Análisis de Componentes Principales de los ammonites, con n=158, según edad piso, en tonalidades celestes, las correspondientes al Jurásico, simbolizadas por un punto, en tonalidades verdes, las correspondientes al Cretácico, simbolizadas por una cruz. PC1: Var=56.85%, Autovalor=26.7251. PC2: Var=21.961%, Autovalor=10.3239. PC3: Var=13.96%, Autovalor=6.56236.

Tabla 2. Área de los Convex Hull de los 2 primeros componentes principales del análisis de vecinos más próximos por cada edad piso.

Edad piso	Área
Titoniano medio	46,018
Titoniano superior	201,67
Berriasiano inferior	146,43
Berriasiano superior	119,6
Valanginiano inferior	53,111
TOTAL	293,63

De la misma manera, se agruparon los individuos medidos, según sus puntuaciones del ACP en relación a los géneros de ammonites como un ensamble único, como se observa en la Figura 5. Donde se ve el morfoespacio por cada género analizado, además se puede ver como se sobreponen casi por calce los Convex Hull entre el análisis por edad y género (véase Anexo 3 y 4).

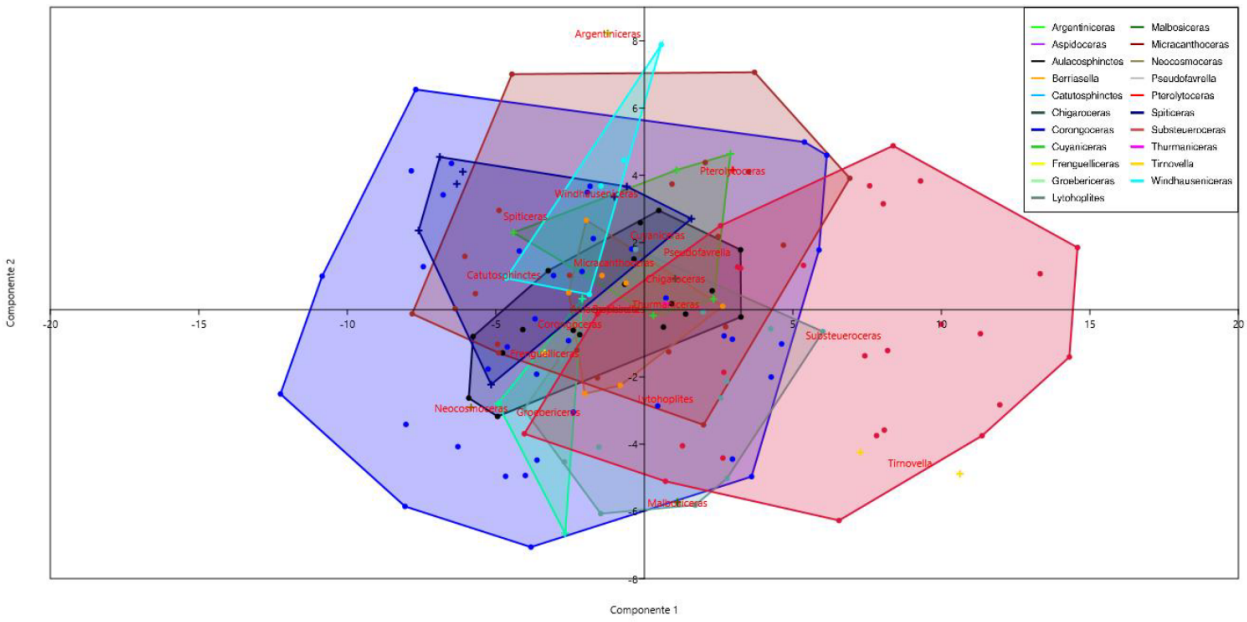


Figura 5. Análisis de Componentes Principales de los ammonites, con n=158, según género, con su código de colores. Así, cada ejemplar correspondiente al Jurásico, se simboliza por un punto, mientras que cada individuo correspondiente al Cretácico, se simboliza por una cruz. PC1: Var=56.85%, Autovalor=26.7251. PC2: Var=21.961%, Autovalor=10.3239. PC3: Var=13.96%, Autovalor=6.56236.

Para el componente principal 1 del ACP (Fig.4; Fig.5), acorde a los valores de los loadings (véase Anexo 5), un ejemplar en el extremo positivo de este componente, en el eje X en el plano cartesiano, tendría una apertura de la cámara de habitación extendida y achatada a los costados. Pero con la última espira muy superpuesta en las anteriores y a su vez, con una corta distancia entre esta y el umbilico, pero con una mayor distancia entre el umbilico y la carena.

Por otro lado, para el componente principal 2 del ACP (Fig.4; Fig.5), acorde a los valores de los loadings (véase Anexo 5), un ejemplar en el extremo positivo de este componente, en el eje Y en el plano cartesiano, tendría una apertura de la cámara de habitación poco extendida verticalmente pero sumamente ancha. Con la última espira sin sobreponerse en las anteriores y a su vez, con una distancia equidistante entre esta y el umbilico, pero con una menor distancia entre el umbilico y la carena.

.

6.1.1. Comparación entre periodos y géneros:

Al comparar las distancias Euclidianas entre las agrupaciones generadas, periodos y géneros de ammonites, mediante un PerMANOVA, se encontraron diferencias significativas entre periodos y géneros, pero no entre la interacción (Tabla 3). De la misma forma, edades piso y géneros, resultaron significativamente distintos en distancias Euclídeas, pero no la interacción (Tabla 4).

Tabla 3. Resultado de Análisis de la Varianza Multivariado Permutado (PerMANOVA) entre los Periodos (Jurásico y Cretácico) y los Géneros de ammonites, con una permutación de 9999.

PerMANOVA de dos vías					
Permutación N:			9999		
Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados promedios	F	p
Periodo	620,350	1	620,350	2,567	0,0001
Género	2783,100	19	146,480	0,606	0,0001
Interacción	-23954,000	19	-1260,800	-5,217	1,0000
Residual	27791,000	115	241,660		
Total	7239,500	154			

Tabla 4. Resultado de Análisis de la Varianza Multivariado Permutado (PerMANOVA) entre las Edades piso (Titoniano medio, Titoniano superior, Berriasiano inferior, Berriasiano superior y Valanginiano inferior) y los Géneros de ammonites, con una permutación de 9999.

PerMANOVA de dos vías					
Permutación N:			9999		
Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados promedios	F	p
Edad piso	1102,500	4	275,620	0,203	0,0001
Género	2783,100	19	146,480	0,108	0,0001
Interacción	-71025,000	76	-934,540	-0,691	1,0000
Residual	74379,000	55	1352,300		
Total	7239,500	154			

6.2. Morfometría geométrica:

Los datos fueron analizados como un conjunto de todas las fotos, por cada vista, donde a estos se le realizaron distintos análisis, con respecto al análisis de superposición de Procrustes correspondiente (véase Anexo 6). Donde se pudo establecer la grilla de deformación promedio, con respecto a los semilandmarks para cada vista del ensamble total (Fig.6).

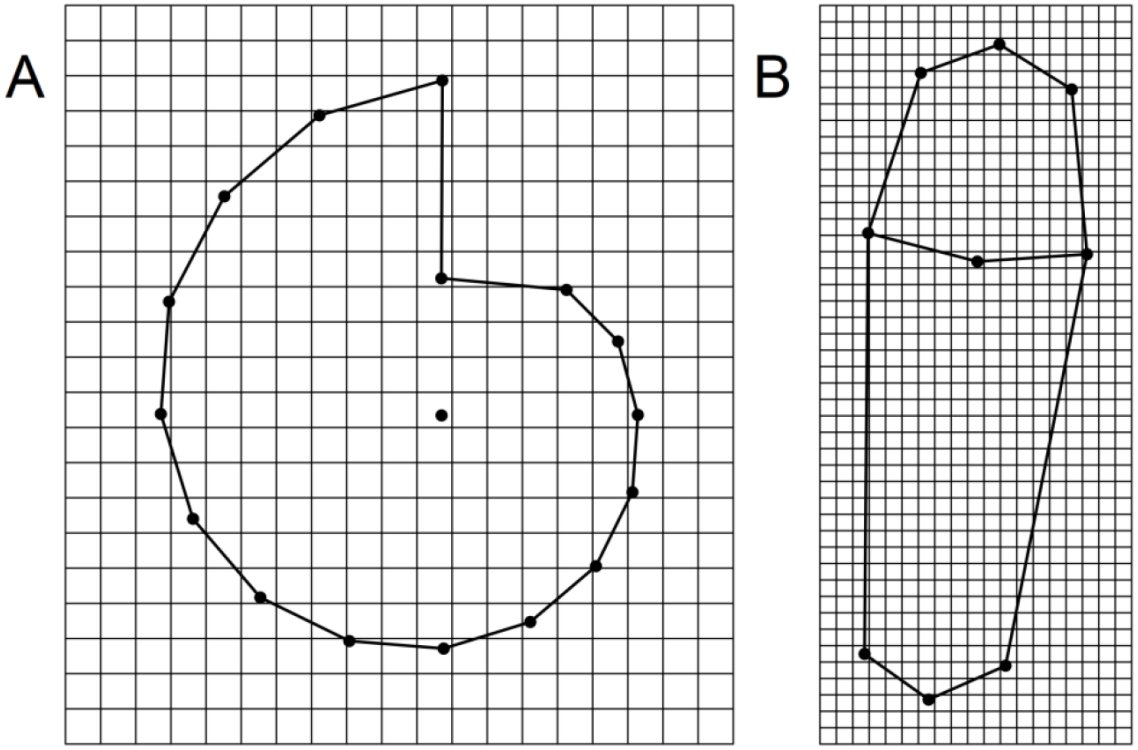


Figura 6. Grilla de deformación promedio de la vista lateral (A), con n=158, y frontal (B), con n=138, respecto a los landmarks de las conchas del ensamble de los ammonites, donde los puntos negros representan la forma de los semilandmark en la forma media. A. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista lateral, del ensamble de ammonites. B. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista frontal, del ensamble de ammonites.

6.2.1. Grilla de deformación:

Se observa de la grilla de deformación de los ejemplares mínimos (7A; 7C) y máximos (7B; 7D), con respecto a los dos primeros componentes principales. Donde

la tendencia para los ejemplares mínimos, es a tener una cámara de habitación más reducido, con respecto a los ejemplares máximos. Por otro lado, estos poseen una cámara de habitación más alargada y cercana al umbilico. Además, para los ejemplares mínimos, la carena externa se encuentra más distanciada del umbilico, en comparación a los ejemplares máximos.

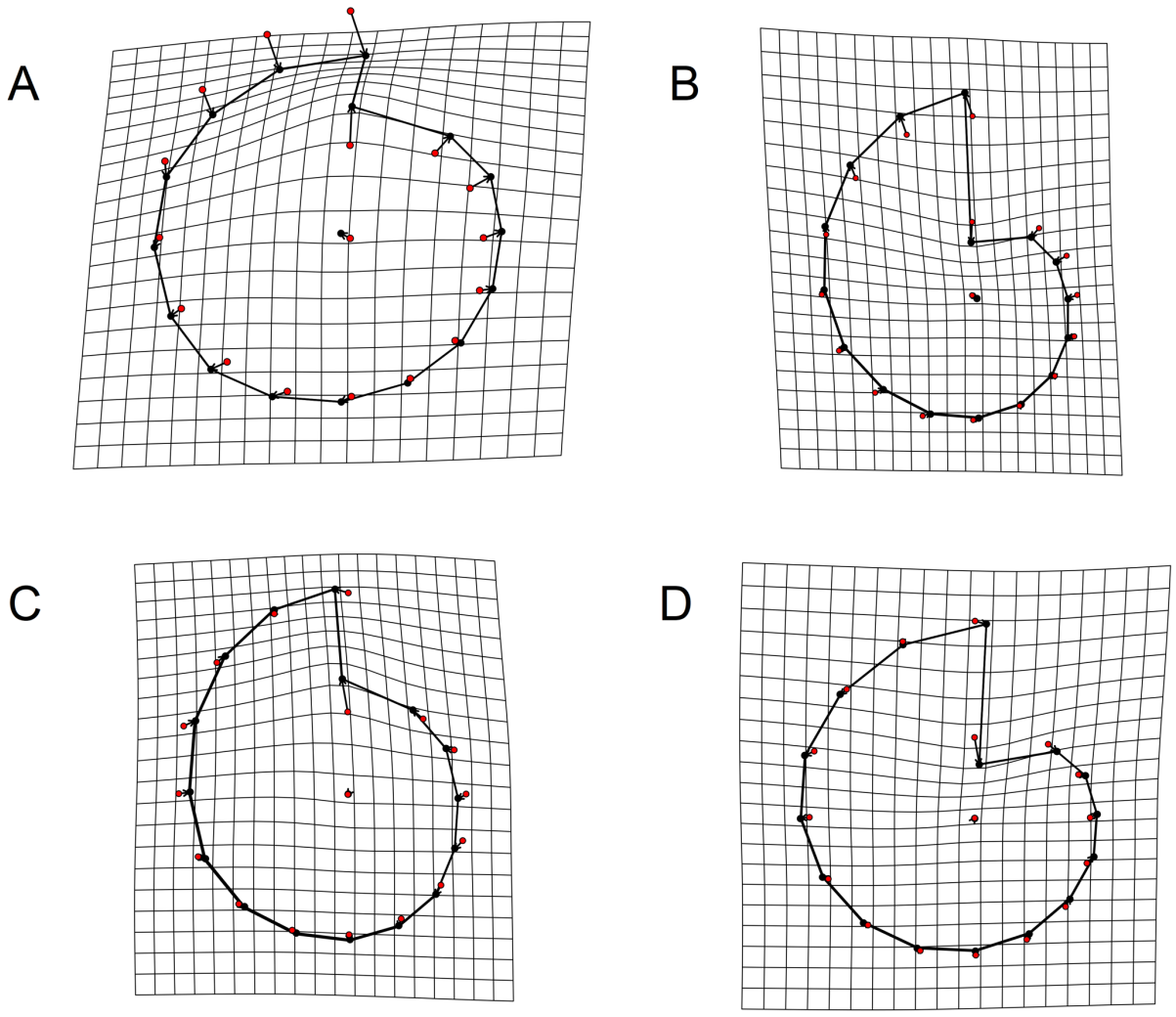


Figura 7. Grilla de deformación de los ejemplares mínimos (A y C) y máximos (B y D) de los componentes principales 1 y 2 respecto a los 17 semilandmarks de las conchas en vista lateral del ensamble de ammonites de Chile central, con n=158 (A, B, C y D), donde los puntos negros representan la forma de los semilandmark en la forma media (Fig.6A) y los vectores con puntos rojos, indican el desplazamiento de ese semilandmark con respecto a la forma promedio. A. Grillas de deformación del ejemplar mínimo en el componente principal 1 respecto a los semilandmarks de la vista lateral. B. Grillas de deformación del ejemplar máximo en el componente principal 1 respecto a los semilandmarks de la vista lateral. C. Grillas de deformación del ejemplar mínimo en el componente principal 2 respecto a los semilandmarks de la vista lateral. D. Grillas de deformación del ejemplar máximo en el componente principal 2 respecto a los semilandmarks de la vista lateral.

Mientras que, en la vista frontal, se observa de la grilla de deformación de los ejemplares mínimos (8A; 8C) y máximos (8B; 8D) con respecto a los dos primeros componentes principales. La tendencia para los ejemplares mínimos, es a tener una concha más delgada, con respecto a los ejemplares máximos, que poseen una forma de concha más ancha. Sin embargo, los ejemplares máximos del PC1 y el mínimo del PC2 poseen una cámara de habitación más alargada, mientras que el ejemplar mínimo del PC1 y el máximo del PC2, poseen una cámara de habitación más compactada.

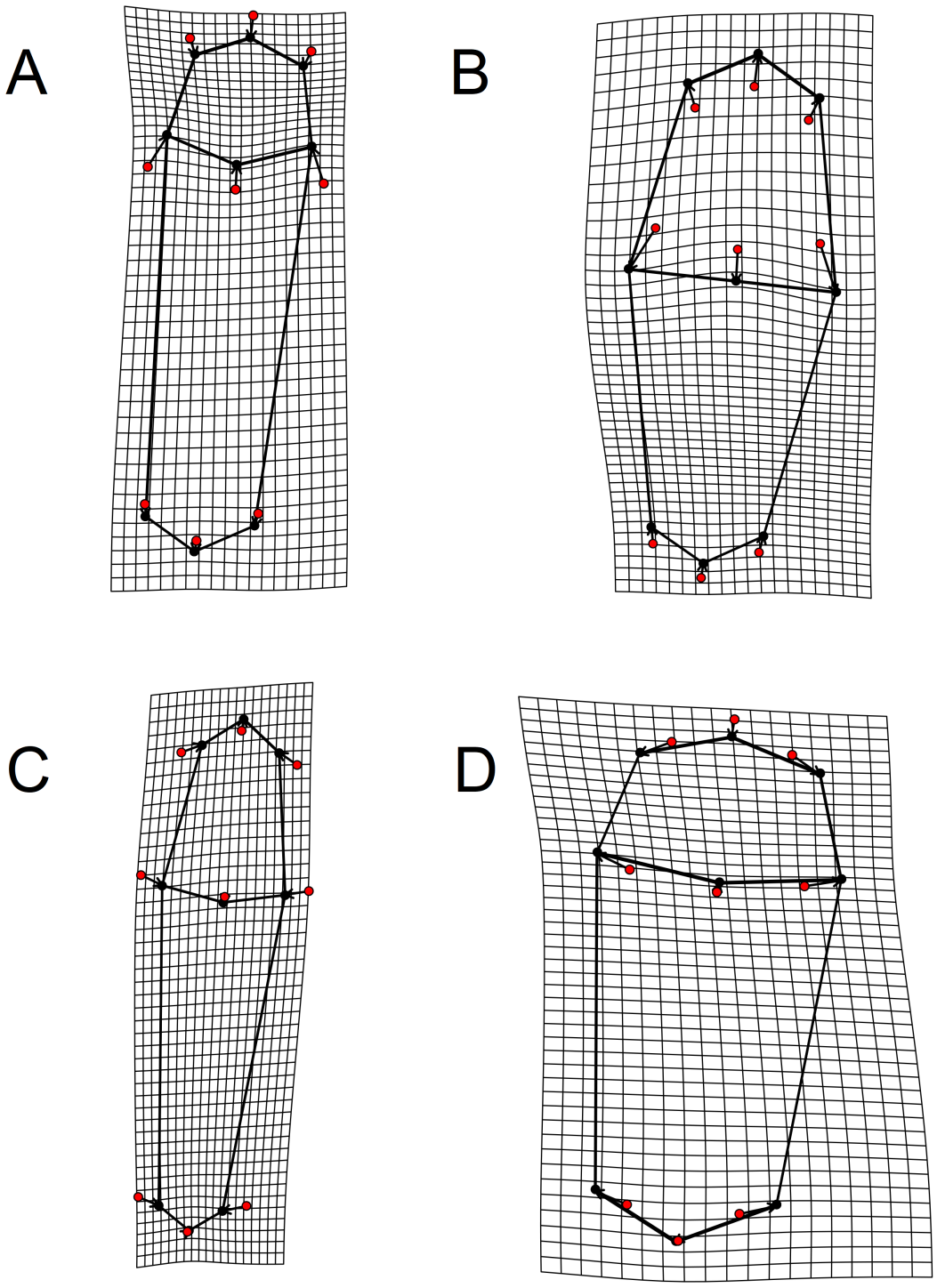


Figura 8. Grilla de deformación de los ejemplares mínimos (A y C) y máximos (B y D) de los componentes principales 1 y 2 respecto a los 9 semilandmarks de las conchas en vista frontal del ensamble de ammonites de Chile central, con n=138 (A, B, C y D), donde los puntos negros representan la forma de los semilandmark en la forma media (Fig.6B) y los vectores con puntos rojos, indican el desplazamiento de ese semilandmark con respecto a la forma promedio. A. Grillas de deformación del ejemplar mínimo en el componente principal 1 respecto a los semilandmarks de la vista frontal. B. Grillas de deformación del ejemplar máximo en el componente principal 1 respecto a los semilandmarks de la vista frontal. C. Grillas de deformación del ejemplar mínimo en el componente principal 2 respecto a los semilandmarks de la vista frontal. D. Grillas de

deformación del ejemplar máximo en el componente principal 2 respecto a los semilandmarks de la vista frontal.

6.2.2. Análisis de Componentes Principales:

Este análisis se realizó para ambas vistas en tres perspectivas, agrupando el ensamble por géneros, por periodos y finalmente por edades piso, donde a cada ACP se le adjunta la forma mínima y máxima del ensamble, con respecto a cada componente principal (Fig.7; Fig.8). Así, en el ACP, agrupado por géneros, que muestran como los distintos géneros de ammonites ocuparon el morfoespacio, donde los géneros *Aulacosphinctes*, *Corongoceras, Micracanthoceras* y *Substeueroceras* son aquellos con un morfoespacio más grande (Fig. 9; Fig. 10).

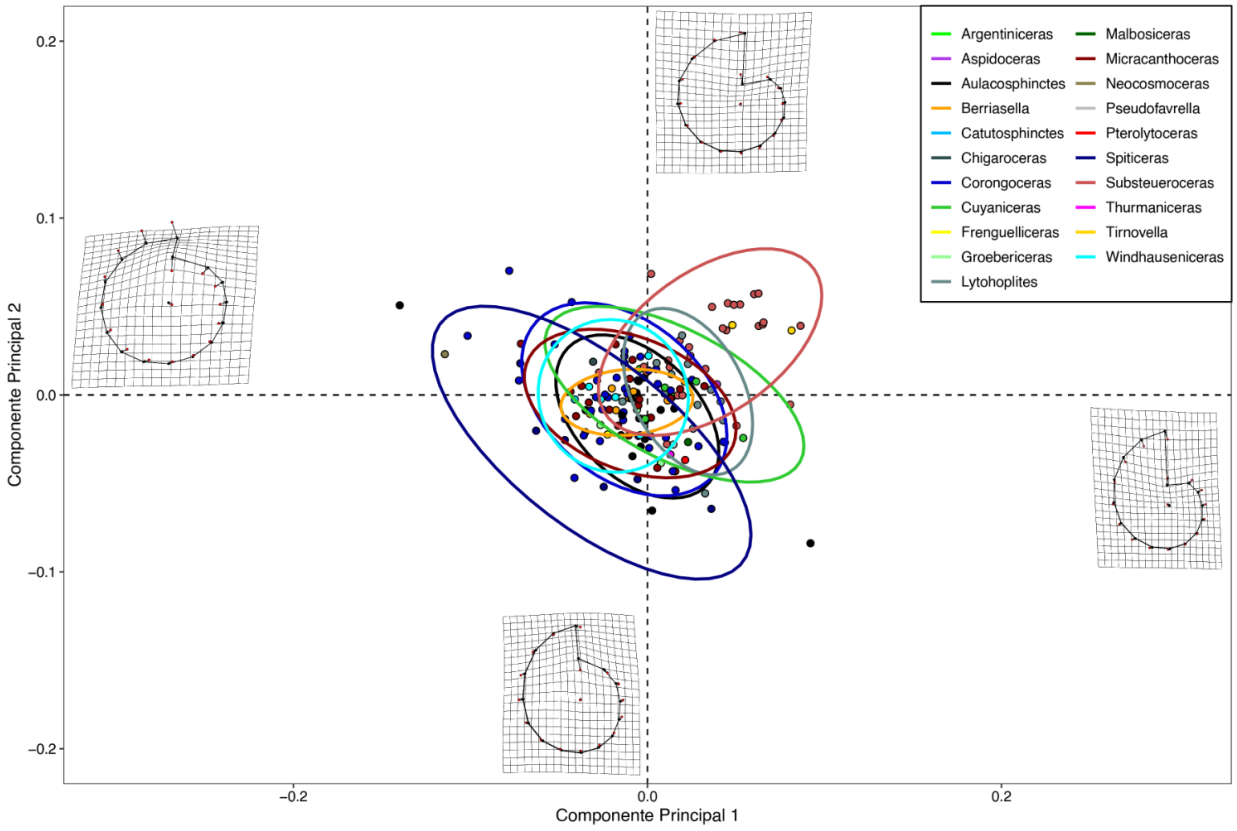


Figura 9. Análisis de Componentes Principales de la vista lateral del ensamble de ammonites, con n=158, agrupados por elipses que representan los Géneros de ammonites. En cada extremo se encuentra la grilla de deformación máxima y mínima de los componentes principales; Arriba=grilla de deformación máxima del PC2, Abajo=grilla de deformación mínima del PC2, Izquierda=grilla de deformación mínima del PC1 y Derecha=grilla de deformación máxima del PC1.

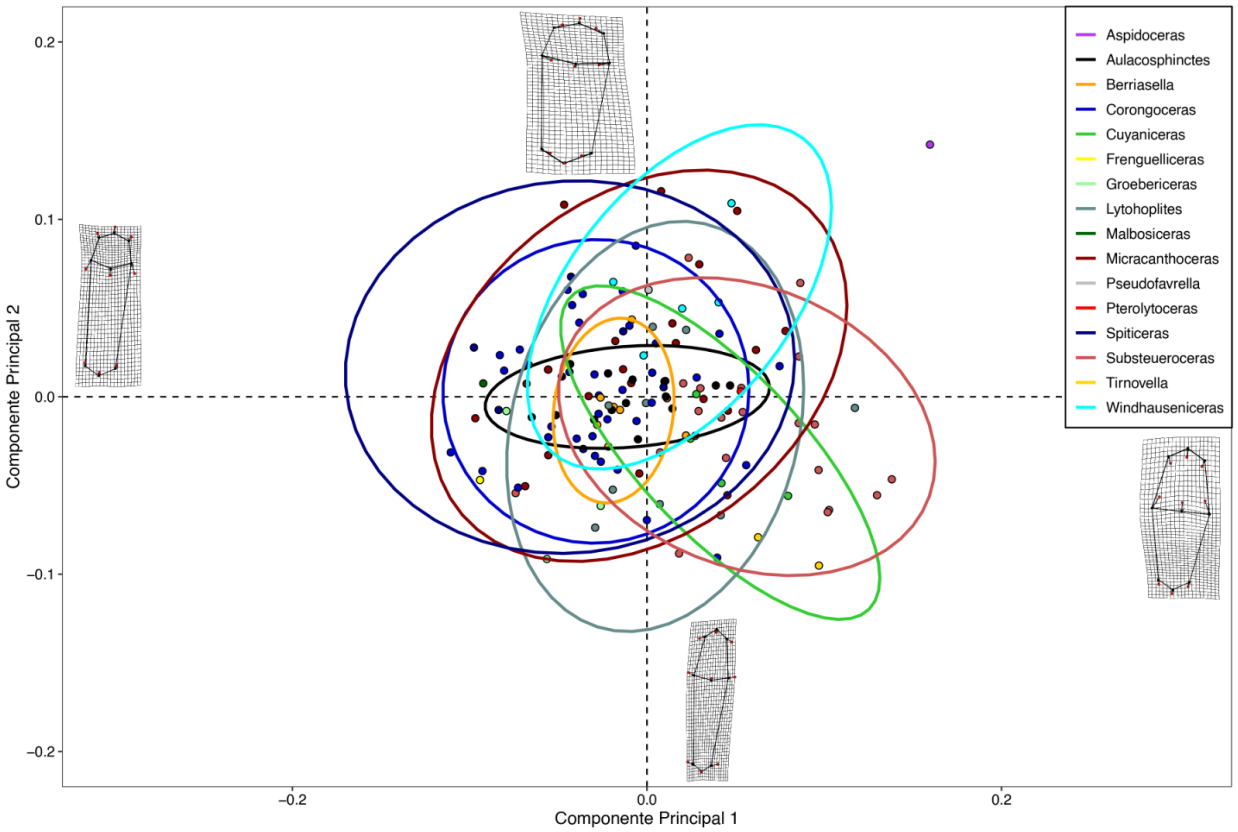


Figura 10. Análisis de Componentes Principales de la vista frontal del ensamble de ammonites, con n=138, agrupados por elipses que representan los Géneros de ammonites. En cada extremo se encuentra la grilla de deformación máxima y mínima de los componentes principales; Arriba=grilla de deformación máxima del PC2, Abajo=grilla de deformación mínima del PC2, Izquierda=grilla de deformación mínima del PC1 y Derecha=grilla de deformación máxima del PC1.

Estos resultados, a su vez, muestran la presencia y ausencia de los géneros, y cómo influye en la variación de la diversidad y forma. Donde encontramos 8 géneros durante el Jurásico y 13 géneros distintos en el Cretácico. De estos, *Catutosphinctes* y *Windhauseniceras*, solo se encuentran durante el Titoniano medio. *Aulacosphinctes*, se encuentra desde el Titoniano medio hasta el Berriasiano inferior. *Lytohoplites*, solo se encuentra durante el Titoniano superior. *Berriasella*, *Corongoceras*, *Micracanthoceras* y *Substeueroceras*, se encuentran desde el Titoniano superior hasta el Berriasiano inferior. *Aspidoceras*, *Chigaroceras*, *Pterolytoceras* y *Tirnovella*, solo se encuentran desde el Berriasiano inferior. *Cuyaniceras*, *Frenguelliceras*, *Groebericeras* y *Neocosmoceras*, solo se encuentran desde el Berriasiano superior. *Spiticeras*, se encuentra desde el Berriasiano

superior hasta el Valanginiano inferior y *Argentiniceras*, *Malbosiceras*, *Pseudofavrella* y *Thurmaniceras*, aparecieron desde el Valanginiano inferior.

6.2.3. Por Periodos:

Por otro lado, para el análisis con respecto a los periodos geológicos, mostro de manera similar a la morfometría lineal, dos grupos identificables, a pesar del área de superposición, tanto para la vista lateral como para la frontal (Fig.11; Fig.12).

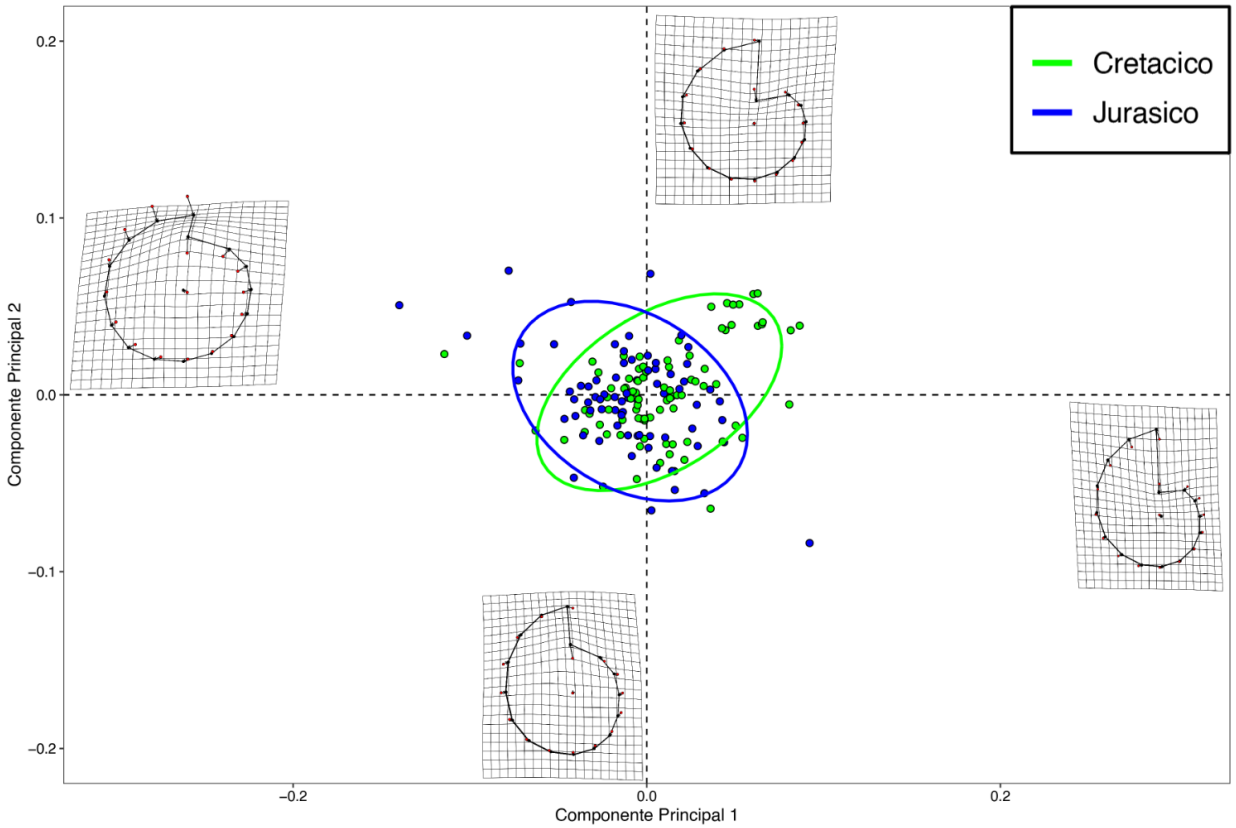


Figura 11. Análisis de Componentes Principales de la vista lateral del ensamble de ammonites, con n=158, agrupados por elipses que representan los Periodos geológicos; Jurásico (azul) y Cretácico (verde). En cada extremo se encuentra la grilla de deformación máxima y mínima de los componentes principales; Arriba=grilla de deformación máxima del PC2, Abajo=grilla de deformación mínima del PC2, Izquierda=grilla de deformación mínima del PC1 y Derecha=grilla de deformación máxima del PC1.

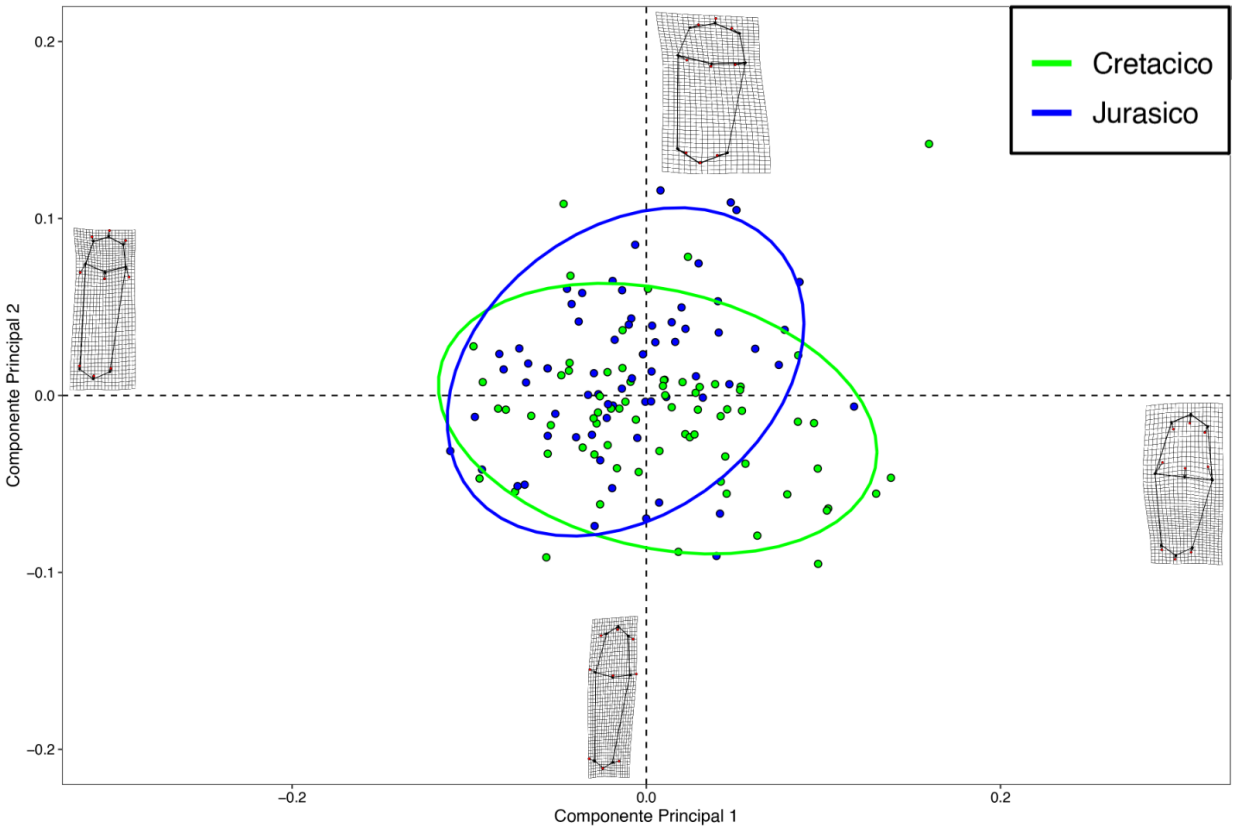


Figura 12. Análisis de Componentes Principales de la vista frontal del ensamble de ammonites, con n=138, agrupados por elipses que representan los Periodos geológicos; Jurásico (azul) y Cretácico (verde). En cada extremo se encuentra la grilla de deformación máxima y mínima de los componentes principales; Arriba=grilla de deformación máxima del PC2, Abajo=grilla de deformación mínima del PC2, Izquierda=grilla de deformación mínima del PC1 y Derecha=grilla de deformación máxima del PC1.

Por medio del análisis de componentes principales, agrupado por periodos, se observa, a través de una grilla de deformación promedio con respecto a los semilandmarks, la variación de la forma de las conchas de los ammonites, para la vista lateral (Fig.13, A y B) y vista frontal (Fig.13, C y D). En los ensambles correspondientes al Jurásico, se observa que los ammonites tenían una cámara de habitación más redondeada y de diámetro equidistante, además de un umbilico, que se encuentra a distancias similares de la carena externa, como de la última espira donde se encuentra la cámara de habitación (Fig. 13A, 13C). Asimismo, son más anchas y rectangulares que las pertenecientes al Cretácico, siendo un morfotipo parecido al evoluto o convoluto. Mientras que, para los ensambles correspondientes al Cretácico, se observa que los ammonites tenían una cámara de habitación más alargada y achatada a los costados. Por otro lado, el umbilico se encuentra más

cercano a la última espira, donde se encuentra la cámara de habitación, que, de la carena externa (Fig. 13B, 13D). Asimismo, poseen un ancho más ovalado y alargado, que las conchas pertenecientes al Jurásico, siendo un morfotipo más parecido a los involutos.

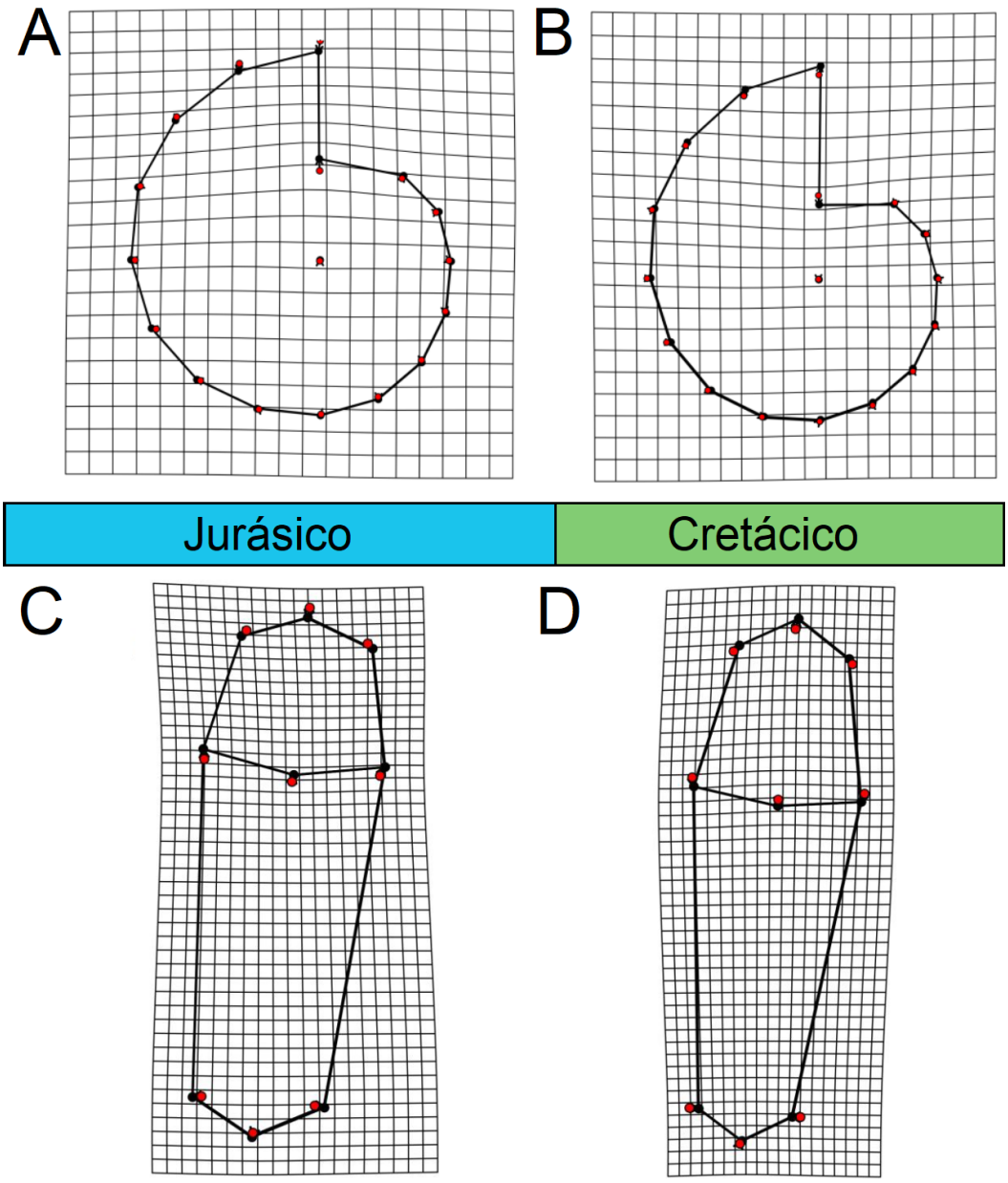


Figura 13. Grilla de deformación de la vista lateral y frontal, respecto a los semilandmarks de las conchas de los ammonites por periodos, Jurásico (A y C) y Cretácico (B y D), con n=158 (A y B) y n=138 (C y D), donde los puntos negros representan la forma de los semilandmark en la forma media (Fig.6) y los vectores con puntos rojos, indican el desplazamiento de ese semilandmark con respecto a la forma promedio. A. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista lateral, de los ammonites del Jurásico. B. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista lateral, de los ammonites del Cretácico. C. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista frontal, de los ammonites del Jurásico.

D. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista frontal, de los ammonites del Cretácico.

6.2.4. Por Edades piso:

Finalmente, al realizar el análisis en las edades piso, se puede observar igual la separación vista con anterioridad, mostrando la separación de los morfoespacios al respecto de la temporalidad de los ejemplares, lo que se puede apreciar en ambas vistas (Fig. 14; Fig. 15).

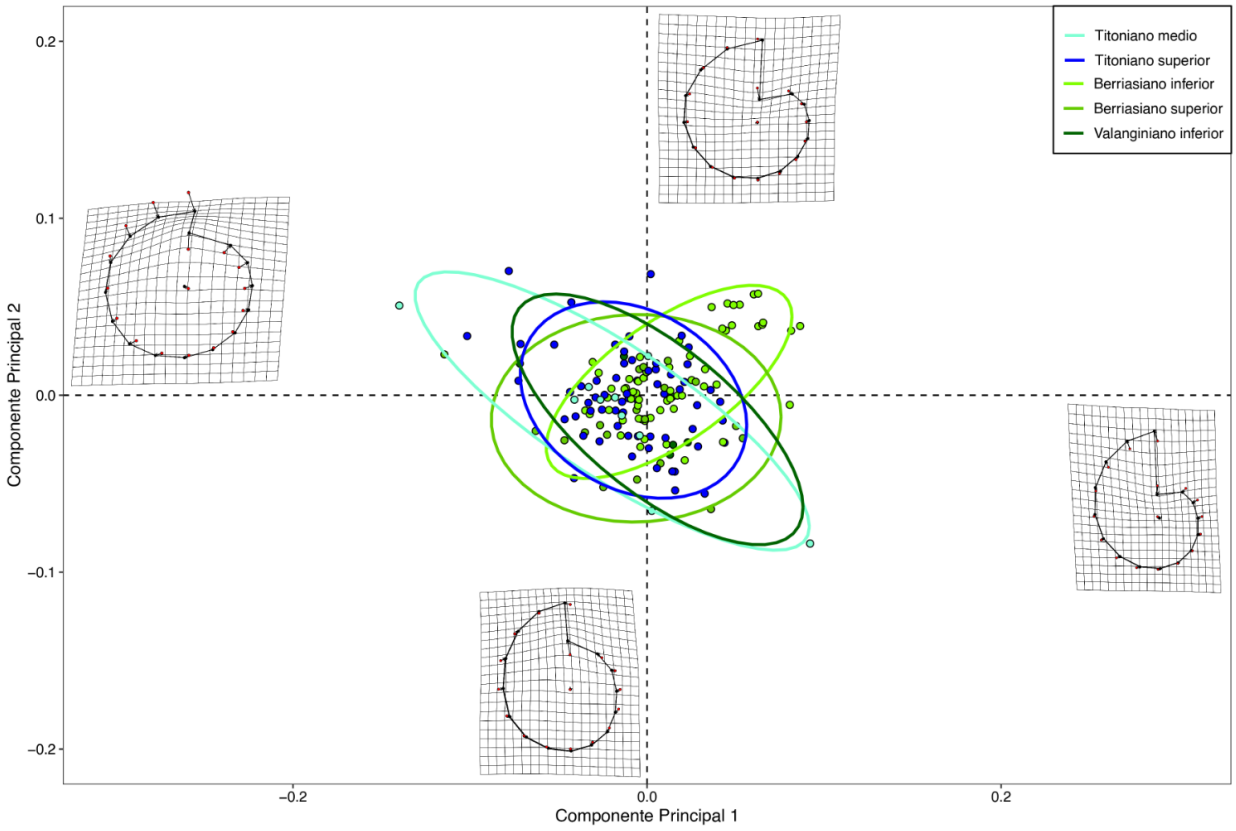


Figura 14. Análisis de Componentes Principales de la vista lateral del ensamble de ammonites, con n=158, agrupados por elipses que representan las Edades piso; Titoniano medio (TM – Celeste), Titoniano superior (TS – Azul), Berriasiano inferior (BI – Verde claro), Berriasiano superior (BS – Verde) y Valanginiano inferior (VI – Verde oscuro). En cada extremo se encuentra la grilla de deformación máxima y mínima de los componentes principales; Arriba=grilla de deformación máxima del PC2, Abajo=grilla de deformación mínima del PC2, Izquierda=grilla de deformación mínima del PC1 y Derecha=grilla de deformación máxima del PC1.

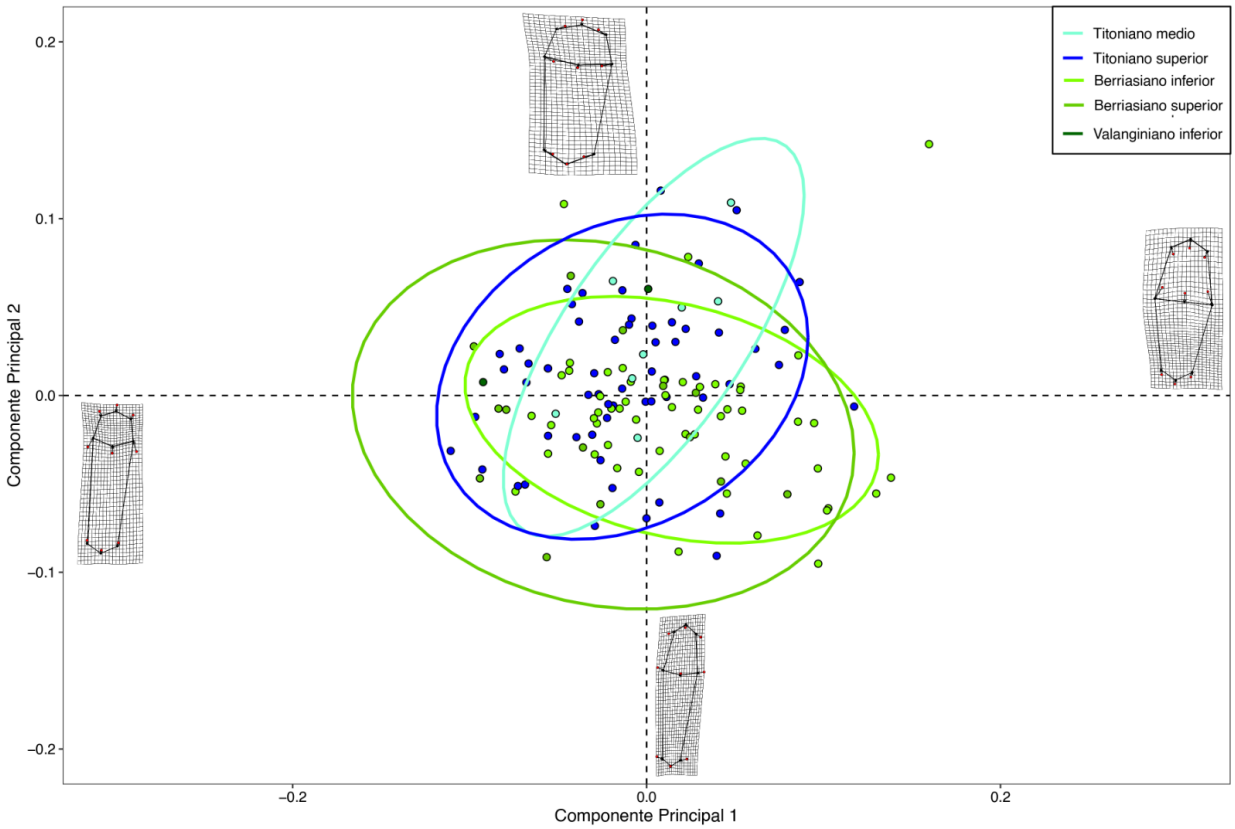


Figura 15. Análisis de Componentes Principales de la vista frontal del ensamble de ammonites, con n=138, agrupados por elipses que representan las Edades piso; Titoniano medio (TM – Celeste), Titoniano superior (TS – Azul), Berriasiano inferior (BI – Verde claro), Berriasiano superior (BS – Verde) y Valanginiano inferior (VI – Verde oscuro). En cada extremo se encuentra la grilla de deformación máxima y mínima de los componentes principales; Arriba=grilla de deformación máxima del PC2, Abajo=grilla de deformación mínima del PC2, Izquierda=grilla de deformación mínima del PC1 y Derecha=grilla de deformación máxima del PC1.

Por medio de un análisis de componentes principales, agrupado por edades piso, se observa, a través de una grilla de deformación promedio, con respecto a los semilandmarks, la variación de la forma de las conchas de los ammonites, para la vista lateral (Fig.16 A - E) y vista frontal (Fig.16 F - J).

Para el ensamble correspondiente al Titoniano medio, se observa tanto en la vista lateral (Fig.16A), como en la vista frontal (Fig.16F), que los ammonites tenían una cámara de habitación más redondeada y de diámetro equidistante. Además de un umbilico, que se encuentra a distancias similares de la carena externa, como de la última espira donde se encuentra la cámara de habitación. Aparte, de ser las conchas más anchas y rectangulares, con respecto a las pertenecientes a las otras edades, presentando un morfotipo similar al de conchas evolutas.

Enseguida, para el ensamble de ammonites del Titoniano superior, se observa tanto en la vista lateral (Fig.16B), como en la vista frontal (Fig.16G), que la cámara de habitación aumenta de tamaño y acorta su distancia al umbilico, con respecto a la edad anterior. Además de observarse un adelgazamiento de la concha desde su vista frontal, siendo un morfotipo transitorio entre el evoluto y el convoluto.

Luego, con el ensamble correspondiente al Berriasiano inferior, se observa tanto en la vista lateral (Fig.16C), como en la vista frontal (Fig.16H), que la cámara de habitación se extiende considerablemente, siendo más alargada y achatada a los costados. Por otro lado, el umbilico se encuentra más cercano a la última espira, donde se encuentra la cámara de habitación, que, de la carena externa. Asimismo, poseen un ancho un poco más ovalado y alargado, que las de edades anteriores, siendo un morfotipo más marcado, en cuanto a su similitud con los involutos.

Para las conchas de los ammonites del Berriasiano superior, se observa tanto en la vista lateral (Fig.16D), como en la vista frontal (Fig.16I), que la forma cambia abruptamente. Siendo lateralmente similares a las del Titoniano medio, con la excepción de que, para esta edad son más delgadas al observarlas frontalmente.

Finalmente, para aquellos ejemplares del Valanginiano inferior, se observa tanto en la vista lateral (Fig.16E), como en la vista frontal (Fig.16J), que se mantiene lateralmente la forma de la edad anterior. Sin embargo, es en la vista frontal, donde la cámara de habitación, se le observa más achatada y comprimida. Como a su vez se ensancha con respecto a la edad anterior, adoptando un morfotipo parecido al convoluto.

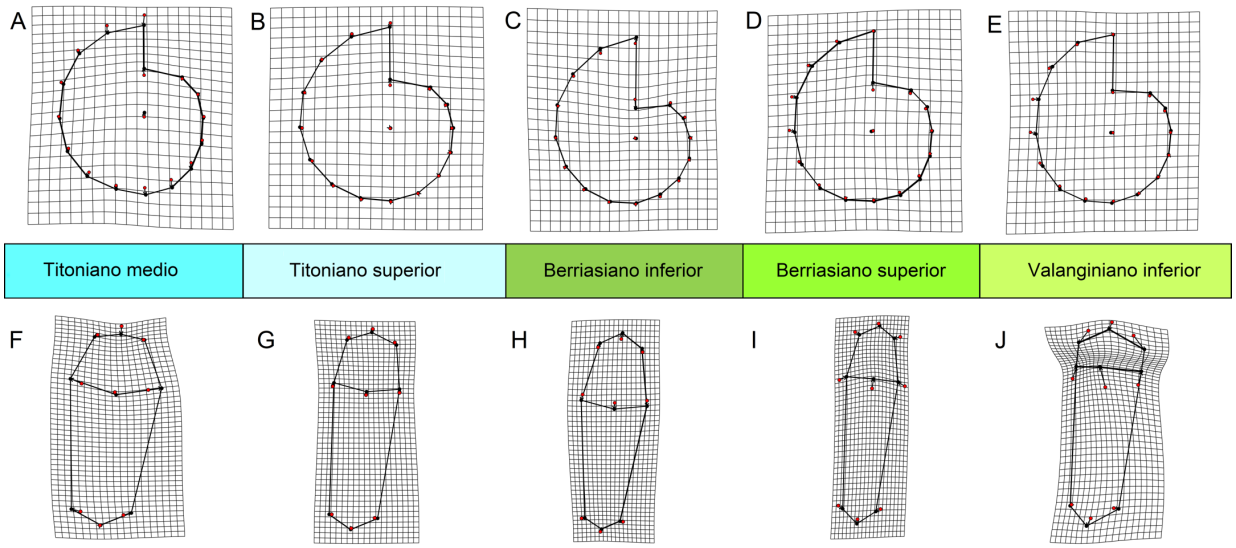


Figura 16. Grilla de deformación de la vista lateral y frontal, respecto a los semilandmarks de las conchas de los ammonites por edades piso, Titoniano medio (A y F), Titoniano superior (B y G), Berriasiano inferior (C y H), Berriasiano superior (D e I) y Valanginiano inferior (E y J), con n=158 (A, B, C, D y E) y n=138 (F, G, H, I y J), donde los puntos negros representan la forma de los semilandmark en la forma media (Fig.6) y los vectores con puntos rojos, indican el desplazamiento de ese semilandmark con respecto a la forma promedio. A. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista lateral, de los ammonites del Titoniano medio. B. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista lateral, de los ammonites del Titoniano superior. C. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista lateral, de los ammonites del Berriasiano inferior. D. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista lateral, de los ammonites del Berriasiano superior. E. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista lateral, de los ammonites del Valanginiano inferior. F. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista frontal, de los ammonites del Titoniano medio. G. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista frontal, de los ammonites del Titoniano superior. H. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista frontal, de los ammonites del Berriasiano inferior. I. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista frontal, de los ammonites del Berriasiano superior. J. Grilla de deformación promedio respecto a los semilandmarks, en vista frontal, de los ammonites del Valanginiano inferior.

En estos análisis, los 3 primeros componentes principales explican el 71% de la variación en la vista lateral y los 6 primeros para la vista frontal explican sobre el 94% (véase Anexo 7 y 8).

6.2.5. Comparación entre periodos, edades piso y géneros:

Al comparar las diferencias de la distancia Euclidiana entre las medias dentro de las agrupaciones generadas, periodos, edades piso y géneros, para los datos de ambas vistas, mediante un ANOVA de una vía con los valores de p ajustados por la

corrección de Bonferroni, se encontraron diferencias significativas entre ambos periodos (Tabla 5 y 6).

Tabla 5. Resultado de Análisis de la Varianza (ANOVA) entre las Periodos (Jurásico y Cretácico), para la vista lateral de un análisis de Procrustes (Anexo 6), con una permutación de 1000, usando RRPP (Collyer y Adams, 2018). Para valores de p para cada Edad piso, véase Anexo 9.

Análisis de Varianza de una vía.							
Permutación N:			1000				
	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados promedios	R^2	F	Z	p
Periodo:	1	0.023	0.0225	0.0397	6.446	3.283	0.001
Residuales	156	0.545	0.0035	0.9603			
Total	157	0.567					

Tabla 6. Resultado de Análisis de la Varianza (ANOVA) entre las Periodos (Jurásico y Cretácico), para la vista frontal de un análisis de Procrustes (Anexo 6), con una permutación de 1000, usando RRPP (Collyer y Adams, 2018). Para valores de p para cada Edad piso, véase Anexo 10.

Análisis de Varianza de una vía.							
Permutación N:			1000				
	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados promedios	R^2	F	Z	p
Periodo:	1	0.034	0.0339	0.035	4.972	2.702	0.001
Residuales	136	0.929	0.0068	0.965			
Total	137	0.963					

Se ve que, los valores de la distancia Euclidiana entre medias son significativamente distinta entre las agrupaciones, tanto inter como intra edades piso (Tabla 7 y 8). Siendo el Berriasiano inferior, la edad piso que presento diferencias con las demás, excepto el Valanginiano inferior (véase Anexo 11 y 12).

Tabla 7. Resultado de Análisis de la Varianza (ANOVA) entre las Edades piso (Titoniano medio, Titoniano superior, Berriasiano inferior, Berriasiano superior y Valanginiano inferior), para la vista lateral de un análisis de Procrustes (Anexo 6), con una permutación de 1000, usando RRPP (Collyer y Adams, 2018). Para valores de p para cada Edad piso, véase Anexo 11.

Análisis de Varianza de una vía.							
Permutación N:			1000				
	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados promedios	R^2	F	Z	p
Edad piso	4	0.0478	0.0119	0.0843	3.524	3.759	0.001
Residuales	153	0.5194	0.0034	0.9156			
Total	157	0.5673					

Tabla 8. Resultado de Análisis de la Varianza (ANOVA) entre las Edades piso (Titoniano medio, Titoniano superior, Berriasiano inferior, Berriasiano superior y Valanginiano inferior), para la vista frontal de un análisis de Procrustes (Anexo 6), con una permutación de 1000, usando RRPP (Collyer y Adams, 2018). Para valores de p para cada Edad piso, véase Anexo 12.

Análisis de Varianza de una vía.							
Permutación N:			1000				
	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados promedios	R^2	F	Z	p
Edad piso	4	0.0814	0.0204	0.0845	3.071	3.155	0.001
Residuales	133	0.8816	0.0066	0.9154			
Total	137	0.963					

Así de igual manera, se encontraron diferencias significativas de la distancia Euclidiana entre medias, tanto inter e intra géneros (Tabla 9 y 10).

Tabla 9. Resultado de Análisis de la Varianza (ANOVA) entre los Géneros, para la vista lateral de un análisis de Procrustes (Anexo 6), con una permutación de 1000, usando RRPP (Collyer y Adams, 2018).

Análisis de Varianza de una vía.							
Permutación N:			1000				
	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados promedios	R^2	F	Z	p
Géneros:	20	0.177	0.00886	0.313	3.114	4.794	0.001
Residuales	137	0.390	0.00285	0.687			
Total	157	0.567					

Tabla 10. Resultado de Análisis de la Varianza (ANOVA) entre los Géneros, para la vista frontal de un análisis de Procrustes (Anexo 6), con una permutación de 1000, usando RRPP (Collyer y Adams, 2018).

Análisis de Varianza de una vía.							
Permutación N:			1000				
	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados promedios	R^2	F	Z	p
Géneros:	15	0.322	0.02147	0.335	4.088	6.716	0.001
Residuales	122	0.641	0.00525	0.666			
Total	137	0.963					

También, se hizo una comparación por medio de un ANOVA de una vía, para las diferencias de la distancia Euclidiana, entre las medias de las agrupaciones pareadas generadas entre periodos, edades piso y géneros, para los datos de ambas vistas, con los valores de p ajustados por la corrección de Bonferroni. Según los valores obtenidos, se encuentran diferencias significativas entre periodos y géneros, pero no entre la interacción (Tabla 11 y 12).

Tabla 11. Resultado de Análisis de la Varianza (ANOVA) de la comparación de pares entre los Géneros y los Periodos, para la vista lateral de un análisis de Procrustes (Anexo 6), con una permutación de 1000, usando RRPP (Collyer y Adams, 2018). *Se excluyeron datos que no tenían replicas.

Análisis de Varianza de una vía.							
Permutación N:			1000				
	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados promedios	R^2	F	Z	p
Periodo	1	0.0225	0.02251	0.0396	7.962	3.611	0.001
Géneros	20	0.1608	0.00803	0.2834	2.844	4.497	0.001
Interacción*	4	0.0108	0.00271	0.0191	0.959	0.097	0.452
Residuales	132	0.3731	0.00282	0.6577			
Total	157	0.5673					

Tabla 12. Resultado de Análisis de la Varianza (ANOVA) de la comparación de pares entre los Géneros y los Periodos, para la vista frontal de un análisis de Procrustes (Anexo 6), con una permutación de 1000, usando RRPP (Collyer y Adams, 2018). *Se excluyeron datos que no tenían replicas.

Análisis de Varianza de una vía.							
Permutación N:			1000				
	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados promedios	R^2	F	Z	p
Periodo	1	0.0339	0.03397	0.0353	6.484	3.083	0.001
Géneros	15	0.3003	0.02002	0.3118	3.821	6.418	0.001
Interacción*	4	0.0157	0.00393	0.0163	0.749	-0.598	0.735
Residuales	117	0.613	0.00524	0.6366			
Total	137	0.9631					

De la misma forma, edades piso y géneros, resultaron significativamente distintos con respecto las diferencias de la distancia Euclidiana entre sus medias, pero no la interacción (Tabla 13 y 14).

Tabla 13. Resultado de Análisis de la Varianza (ANOVA) de la comparación de pares entre los Géneros y las Edades piso, para la vista lateral de un análisis de Procrustes (Anexo 6), con una permutación de 1000, usando RRPP (Collyer y Adams, 2018). *Se excluyeron datos que no tenían replicas.

Análisis de Varianza de una vía.							
Permutación N:			1000				
	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados promedios	R^2	F	Z	p
Edades piso	4	0.0478	0.0119	0.0843	4.302	4.273	0.001
Géneros	20	0.1527	0.0076	0.2691	2.745	4.658	0.001
Interacción*	4	0.0079	0.0019	0.0139	0.713	-0.512	0.67
Residuales	129	0.3588	0.0027	0.6324			
Total	157	0.5673					

Tabla 14. Resultado de Análisis de la Varianza (ANOVA) de la comparación de pares entre los Géneros y las Edades piso, para la vista frontal de un análisis de Procrustes (Anexo 6), con una permutación de 1000, usando RRPP (Collyer y Adams, 2018). *Se excluyeron datos que no tenían replicas.

Análisis de Varianza de una vía.							
Permutación N:			1000				
	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados promedios	R^2	F	Z	p
Edades piso	4	0.0814	0.02036	0.0846	3.888	3.762	0.001
Géneros	13	0.2587	0.01989	0.2686	3.800	6.146	0.001
Interacción	4	0.0157	0.00391	0.0163	0.747	-0.594	0.729
Residuales	116	0.6073	0.00524	0.6306			
Total	137	0.9631					

6.3. Diversidad de especies:

La dominancia de Simpson (D), presenta el menor valor del índice de diversidad, en el Berriasiano superior. Tanto la diversidad de Simpson (1-D) y la de Shannon (H), el mayor valor de diversidad se alcanza en el Titoniano superior. Al respecto a la equidad ($e^{H/S}$), como a Equidad de Pielou (J), se ve que el índice de la proporción de la diversidad observada, muestran el valor más bajo, con relación a la máxima diversidad esperada, en el Berriasiano inferior, donde las especies son menormente iguales, con respecto a su abundancia, como se aprecia al final de la Tabla 15.

Tabla 15. Indicies ecológicos del ensamble de especies por edades piso. En la primera columna: Riqueza de especies (S), Índice de Dominancia de Simpson (D), Índice de Diversidad de Simpson (1-D), Índice de Diversidad de Shannon (H), Índice de Equidad ($e^{H/S}$) e Índice de Equidad de Pielou (J). En la primera fila: Del Jurásico; Titoniano medio y Titoniano superior. Del Cretácico; Berriasiano inferior, Berriasiano superior y Valanginiano inferior.

Indicador/Edad piso	Titoniano medio	Titoniano superior	Berriasiano inferior	Berriasiano superior	Valanginiano inferior
Riqueza (S)	3	13	13	6	6
Dominancia de Simpson (D)	0,420	0,101	0,145	0,220	0,167
Diversidad de Simpson (1-D)	0,580	0,899	0,856	0,780	0,833
Diversidad de Shannon (H)	0,943	2,400	2,165	1,614	1,792
Equidad ($e^{H/S}$)	0,856	0,848	0,670	0,837	1,000
Equidad de Pielou (J)	0,859	0,936	0,844	0,901	1,000

6.3.1. Correlación entre diversidad de especies y morfológica:

El test de Mantel entre las distancias morfológicas (Euclideana) y estructura de los ensambles de ammonites (Bray-Curtis), muestra una asociación positiva y significativa ($R=0.146$, $P<0.001$) (véase Anexo 14, 15 y 16).

Así mismo, ocurre cuando se realiza el test de Mantel entre distancias morfológicas (Euclideana) y composición de especies de ammonites (Jaccard) ($R=0.1192$, $P=0.05$). Por lo que, se puede determinar que existe una correlación, entre la composición y estructura de los ensambles de especies de ammonites y la disparidad morfológica en la transición Jurásica y Cretácica del Chile central (véase Anexo 17 y 18).

Con todo lo anterior, se observa que los cambios ambientales que hayan causado el bioevento, comenzaron en algún punto entre el Titoniano superior y el Berriasiano inferior, donde los efectos (recambio faunístico por extinción gradual) en la composición y estructura de los ensambles de especies de ammonites y la disparidad morfológica, se logran observar desde algún punto entre el Berriasiano inferior y el Berriasiano superior (Fig.17).

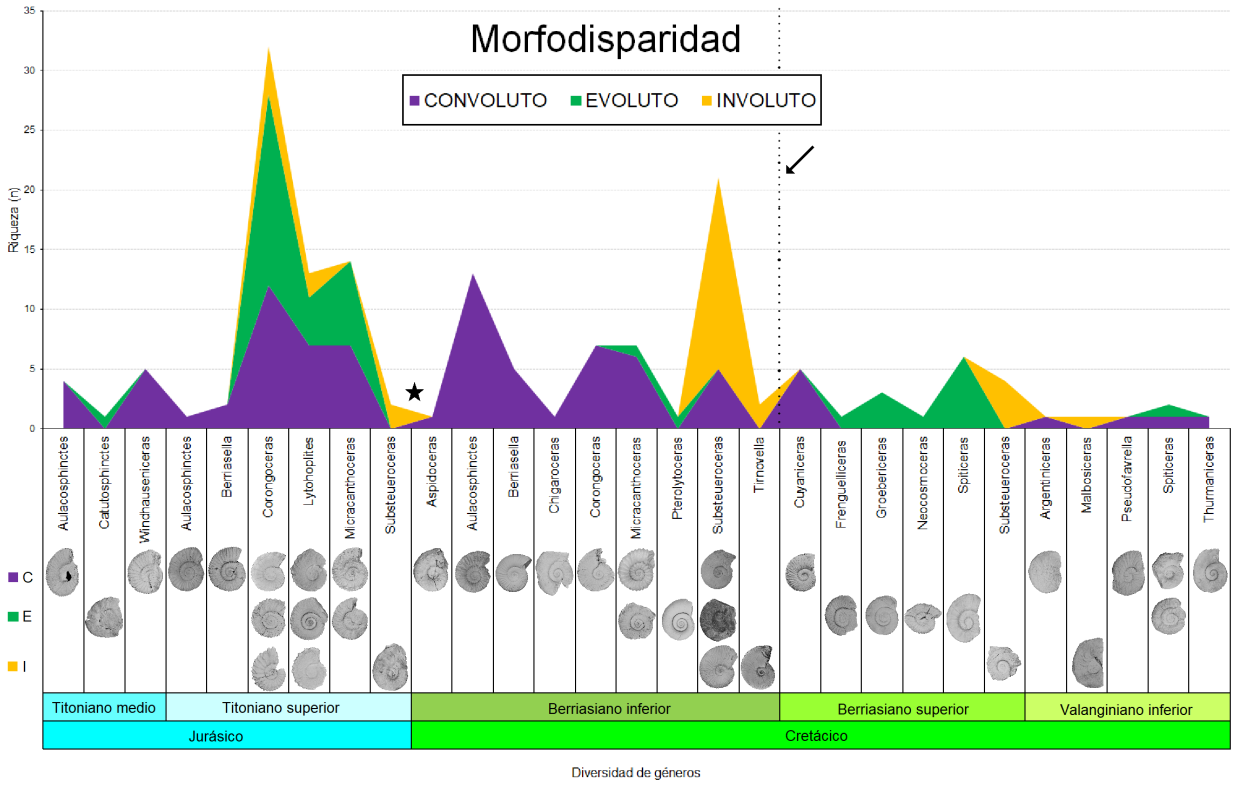


Figura 17. Variación de la morfodisparidad de los géneros de ammonites de la transición Jurásico – Cretácico con respecto la riqueza de los morfotipos. Géneros de ammonites agrupados alfabéticamente por Edades piso, con ejemplos de cada morfotipo presente en el género. Morfotipos: Convoluto (C=Morado), Evoluto (E=Verde) e Involuto (I=Naranja). ∗ Estrella = Punto propuesto donde los cambios ambientales que causan el bioevento comienzan. Flecha = Momento en el cual se observan los efectos (extinción gradual) que producen el bioevento.

7. DISCUSIÓN

De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, los cambios faunísticos durante el Titoniano al Valanginiano, en los ammonites de la transición J/K de Chile central, reflejan un cambio en la morfodisparidad y el morfoespacio de los ammonites. Pues estos nos muestran que las posibles variables que hayan afectado a los ammonites, comienzan en algún momento del Titoniano superior afectando la riqueza en general, donde fue el factor de la forma y, en consecuencia, su estilo de vida (Klug et al., 2015; Lehmann, 2015; Westermann, 1996; Wiedmann y Kullmann, 1996) el que provocó una disrupción en la morfodisparidad y el morfoespacio, observándose los efectos de las alteraciones medioambientales traducidos como bioevento, a comienzos del Berriasiano superior, donde se aprecia un declive tanto en los géneros y morfotipos registrados de tal periodo en adelante.

Los cambios, podrían estar asociados al producto de cambios ambientales, ya que se han observado patrones similares, no solo en ammonites (Dera *et al*.,2010) y belemnites (Dera *et al*., 2016), sino que también en otros taxa, como trilobites (Foote, 1993). Es por ello que, los resultados obtenidos de estos ensambles, nos muestran que la metodología aplicada permite discriminar cambios en la diversidad morfológica a través del tiempo geológico. Pues ambos análisis morfométricos (lineal y geométrico), permiten observar una separación gradual de conjuntos, asociados a los periodos Jurásico y Cretácico, por medio de las características morfométricas.

Los resultados, además son capaces de caracterizar las formas predominantes, a determinados niveles taxonómicos y su distribución en el morfoespacio que ocuparon, a lo largo de los periodos estudiados.

7.1. Ensambles de ammonites:

De acuerdo a las 33 especies de 21 géneros registradas desde el Titoniano medio al Valanginiano inferior, es en el Titoniano superior donde se encuentra la mayor riqueza y diversidad de especies, que disminuyen gradualmente en el Berriasiano inferior, hasta encontrarse los menores valores tanto de riqueza como de diversidad en el Berriasiano superior, siendo un patrón conforme a un evento de extinción gradual, de acuerdo a lo observado en otros estudios con ammonites y otras taxa, tanto de Chile como otros lugares del mundo (Aberhan, 1993; Aberhan y Baumiller, 2003; Dera *et al*., 2010; Wiedmann y Kullmann, 1996). Dentro de estos ensambles, se encuentran tres morfotipos, evoluto, convoluto e involutos, con 10, 16 y 7 especies distintas respectivamente para cada morfotipo. En consideración de lo anterior, se infiere que el morfotipo convoluto, independiente de linajes filogenéticos, fue el más diverso, y el involuto, aquel que menos diversificación presentó, lo que indica que existe alguna presión selectiva que afecta de distinta forma en el tiempo a que los ammonites adopten una forma u otra (Klug et al., 2015; Lehmann, 2015; Westermann, 1996; Wiedmann y Kullmann, 1996).

7.2. Caracterización y variación de la morfodisparidad de los ensambles:

Aun cuando los ensambles de ammonites se componen de múltiples morfotipos de concha, tales como evolutas, convolutas e involutas, la presencia de una forma u otra es distinta para los periodos.

En primera instancia, se observa que aquellos géneros de ammonites, cuyo morfotipo de concha es más cercano al evoluto, o bien aquellas conchas con una cámara de habitación redondeada y reducida, la mayoría de las espiras visibles y el umbilico totalmente expuesto, se encuentran concentrados principalmente durante el Titoniano. En donde observamos géneros tales como *Corongoceras* y

Micracanthoceras, por mencionar un par, pudiéndose encontrar unos pocos representantes de este morfotipo hasta el Berriasiano superior.

Con respecto a las formas involutas, o sea cámara de habitación alargada y aplanada, concha hidrodinámica, espiras internas sobrepuestas por las externas y umbilico casi por completo oculto. Se observa que los primeros ejemplares de este morfotipo, aparecen a partir del Titoniano superior, hasta el Valanginiano inferior, encontrándose pocos ejemplares representando el morfotipo. Algunos representantes de este morfotipo corresponden a los géneros *Substeueroceras*, en el Berriasiano inferior y *Malbosiceras*, en el Valanginiano inferior, siendo este morfotipo el menos representado. Lo anterior, indicaría que, en el Cretácico en Chile, este no era un morfotipo exitoso y su área en el morfoespacio es más bien reducida, debido al potencial ambiente marino que existía en el Chile central, en la transición Jurásico – Cretácico.

Los morfotipos del estudio, no se relacionan tanto con una época o una formación en particular, si no, con un determinado ambiente dentro de su comportamiento nectobentónico, por lo que, de alterarse, repercutiría como una razón de por qué los morfotipos se ven afectados de manera selectiva (House, 1993; Jacobs. 1992; Jacobs *et al*., 1994). Sin embargo, habría que corroborar si la diversidad de morfotipos en cada edad, no se encuentra influenciado por la cantidad de ejemplares por edad, como el Valanginiano inferior. Por lo que se deben revisar y comparar ammonites de otros yacimientos fósiles del Cretácico de Chile, para saber con certeza si este morfotipo es en efecto, tan poco abundante.

A su vez, el morfotipo convoluto, con una cámara de habitación más extensa en todo su diámetro y un umbilico más oculto que el morfotipo evoluto, se puede encontrar con ejemplares desde el Titoniano superior hasta algunos en el Valanginiano inferior, o bien, de fines del Jurásico hasta principios del Cretácico. Siendo entonces un morfotipo sumamente amplio y diverso, con múltiples géneros a su haber, desde *Lytohoplites* en el Titoniano superior, *Cuyaniceras* en el Berriasiano superior y *Argentiniceras* en el Valanginiano inferior, abarcando una gran área en el morfoespacio. Lo que explicaría a su vez, el porqué de que tantos

grupos se sobrepusieran en el análisis de componentes principales de las edades piso (Fig.4; Fig. 14; Fig.15) y es que este se encuentra ampliamente distribuido en el tiempo.

Esta diferencia en la morfodisparidad de los ammonites en el tiempo, ha sido observada y estudiada antes, en trabajos como el de Dera *et al*. (2010) donde se observó que determinados morfotipos, son más propensos a desaparecer del morfoespacio en el tiempo, como también se logra observar en otros taxa, como trilobites (Foote, 1993), en particular cuando estos se ven afectados por alguna disrupción que genere un evento de extinción (Clarke y Trueman, 1988; Kröger, 2005), de los cuales, es en las extinciones graduales donde se observan estos cambios morfológicos de manera progresiva. También estos autores, observan de manera similar un fenómeno de estas características con belemnites (Dera *et al*., 2016), como también se ha podido observar en otros organismos, tales como trilobites y bivalvos, por otros autores (Foote, 1990; Foote, 1993; Foote, 1997; Harries y Little, 1990).

7.3. Diversidad de los géneros en los ensambles de ammonites:

En tanto, en el análisis lineal como geométrico, se pudo observar que, cada género posee su morfoespacio definido (Fig.5; Fig.9; Fig.10). Donde se puede destacar, que los géneros *Aulacosphinctes, Corongoceras, Micracanthoceras* y *Substeueroceras*, son los que presentan una mayor área de morfoespacio, siendo géneros que presentan morfotipos tanto evolutos y convolutos. Dentro de cada morfotipo, podemos apreciar a lo largo del tiempo que se encuentran representados, que los ammonites evolutos, sufrieron una baja en cuanto a su riqueza, desde el Titoniano medio hasta el Berriasiano inferior. Mientras que aquellos cuya forma era del tipo convoluta, mantiene su riqueza relativa a lo largo de su presencia en el tiempo, siendo la forma con mayor éxito en el tiempo. Lo cual es un patrón similar según se observa en otros trabajos (Dera *et al*. 2010; Dera *et al*. 2016; Foote, 1993;

Neige, 2003), donde la predominancia de un morfotipo de concha u estructura determinado, se encuentra condicionado a fenómenos alterantes del ambiente.

Los ammonites, al igual que otros cefalópodos, son sensibles a alteraciones en el ambiente (Clarke y Trueman, 1988; Kröger, 2005; Pecl y Jackson, 2008). Por ejemplo, el morfotipo evoluto, abundante en el Titoniano, con múltiples géneros representándole, desapareció en algún punto del Berriasiano superior. Por lo que, un evento biogeoquímico, es un motivo considerable a explicar la desaparición de este morfotipo. Entre los eventos biogeoquímicos, se encuentran, la disminución de la concentración de oxígeno o aumento de la concentración de CO_2 en el agua, las que se han medido en estudios donde se observan patrones similares de desaparición de fauna (Aberhan, 1993; Aberhan y Baumiller, 2003; Dera *et al*., 2010; Dera *et al.*, 2016; Foote, 1993; Neige, 2003; Wiedmann y Kullmann, 1996). Mientras que aquellos ammonites, cuya concha es de forma convoluta, logran pasar hasta el Valanginiano inferior, a pesar de lo que muestran los análisis de riqueza y diversidad de especies, los cuales disminuyen a rangos generales, aunque afectando ligeramente a los ammonites de conchas convolutas.

Se debe destacar también, que morfotipos como el evoluto, cuya anatomía le permitía una propulsión lenta a moderada y los involutos, que presentan características y por tanto comportamientos totalmente contrarios (Westermann, 1996), desaparecieran, mientras que los convolutos, que se encuentran conductual y anatómicamente en medio, lograron superar esta aparente crisis. Donde, se reitera, la distribución de los tres morfotipos no está sujeto a algún nivel taxonómico, superior al de superfamilia.

El éxito de estos ammonites convolutos, podría indicar que se debe a una flexibilidad para adaptarse al ambiente que se enfrentaba, lo que les confirió un mayor éxito al ocurrir este evento biogeoquímico, que probablemente también afectó de manera negativa a la paleobiota con la que convivían, obligando a este ensamble particular de ammonites a recurrir a los limitados nutrientes que tenían disponible, como también a sobrellevar de mejor manera las circunstancias desfavorables que se pudieron encontrar durante el Berriasiano, similar a como se

ha observado en otros casos de épocas distintas en el mundo (Dera *et al*., 2016; Foote, 1993; Harries y Little, 1990; Westermann, 1996).

Se sugiere entonces que producto de causas desconocidas, un bioevento se registra durante el Berriasiano inferior y el Berriasiano superior. A razón de lo anterior, con respecto a los otros dos morfotipos, se puede decir que, la amplia diversificación y riqueza en los géneros de ammonites, cuya forma de concha es convoluta, significó una ventaja ante el potencial evento de extinción gradual observado (Moron-Alfonso, 2019). Por tanto, la baja diversidad y riqueza en los géneros de ammonites observada, dentro del morfotipo involuto, puede ser otro indicio a considerar, en por qué los ammonites con estas formas, pudieron quizá superar el bioevento, pero con muy pocos ejemplares representantes en el Valanginiano inferior. Por lo que, se hace necesario expandir a posteriori el estudio con más fósiles de este morfotipo para analizar, especialmente del Valanginiano inferior en adelante, con tal de corroborar si los cambios reportados en la morfodisparidad y morfoespacio, productos del bioevento, se continúan observando y de qué forma afecto a la paleo fauna ammonítica en el cómo ocupaban el morfoespacio durante el Cretácico temprano del Chile central.

7.4. Asociación entre diversidad morfológica y diversidad de especie en el ensamble de ammonites:

Los índices ecológicos de diversidad, presentan un cambio en magnitud, cuando los observamos a lo largo de las edades piso, en el tiempo geológico. Donde, como mencionamos, la diversidad de especies del morfotipo que presente la concha del ammonite, influirá directamente en cómo se compondrá el ensamble de ammonites en el morfoespacio.

Entonces, se logra observar un patrón acorde con respecto a un recambio faunístico durante la transición J/K, en todos los índices ecológicos (riqueza y diversidad), siendo entre el Berriasiano inferior y el Berriasiano superior, que se

logra observa una disrupción entre los índices ecológicos de diversidad, lo cual a su vez, es coherente con el tiempo de vida media de un género de ammonite, donde los más longevos son de 10 millones de años, y en promedio solo 5 millones de años, por lo que el intervalo de tiempo en la transición responde al de uno en donde se genere un recambio faunístico sustancial relacionado a un bioevento (Landman *et al*., 2015; Ward y Signor, 1983). Sin embargo, cabe decir que las cantidades de ejemplares fósiles pertenecientes, tanto al Titoniano medio como al Valanginiano inferior, son bajas, comparados con la cantidad habida en las otras edades piso, por lo que se requieren estudios posteriores, donde se posean cantidades similares de fósiles para tales edades piso, con tal de verificar lo observado en los análisis.

Este recambio de especies, sugiere que podría haber ocurrido una extinción gradual en la paleobiota ammonoidea de Chile central. De forma similar se ha observado en otras partes del mundo, como en la transición del Pliensbachiano y el Toarciano en el trabajo de Dera *et al*. (2010) y de manera parecida, el análisis de distintos tipos de conchas de cefalópodos y su influencia en extinciones, de Tajika *et al*. (2020), sugiriendo que la forma de la concha y la cantidad de ejemplares que tengan dicho morfotipo, influirían en cómo se resultaría el recambio en las especies y la alteración en el morfoespacio en cuestión (Dera *et al*., 2016; Foote, 1990; Foote, 1993; Foote, 1997; Harries y Little, 1990). Por lo demás, en Chile se han observado recambios faunísticos, que provocaron un cambio de las formas en el tiempo, en otras taxa (bivalvos y braquiópodos), durante el Jurásico temprano, en el norte del país (Aberhan, 1993; Aberhan y Baumiller, 2003). Por lo que, para los ammonites de Chile central estudiados, los cambios en diversidad y morfodisparidad suscitados, fueron mayormente influenciado por el tiempo geológico en donde ocurrió, por sobre las variaciones existentes entre los géneros de ammonites. En consecuencia, es que, cambios aún desconocidos, ocurridos durante la transición entre el Jurásico y el Cretácico, provocaron la disrupción en la morfodisparidad y la diversidad de especies, en algún momento durante el Berriasiano.

Este estudio, también permitió establecer una asociación entre la diversidad de especies, observada en los distintos indicadores y la diversidad morfológica medida. En primera instancia, se observa que, en ambos índices de diversidad de

especie (Simpson y Shannon), presentan un patrón similar, al valor de diversidad morfológica, calculado en el paso de las edades piso (Anexo 13). Siendo entre el Berriasiano inferior y el Berriasiano superior, donde se identifica para los tres parámetros la mayor variación, acorde al bioevento sugerido por Salazar *et al*. (2020), en la transición Jurásico y Cretácico. Con esto, se permite puntualizar en el tiempo geológico, el dónde se podría encontrar este bioevento.

Al analizar el cómo se comportan los índices de diversidad, como de morfodisparidad, se observan circunstancias coherentes a otros fenómenos de extinción gradual de cefalópodos (Dera *et al*., 2010; Dera *et al*., 2016). Sugiriendo entonces que, durante la transición Jurásico y Cretácico, hubo un recambio faunístico asociado a un bioevento observado, lo que conllevo a un cambio morfológico (alteración en la morfodisparidad y el morfoespacio), de los ammonites de Chile central. Por lo que, una hipótesis propuesta para explicar que pudo causar este recambio faunístico, afectando tanto la morfodisparidad como el morfoespacio de estos ammonites, es que un bioevento de tipo biogeoquímico, que son estreses geográficos y morfo selectivos, como lo puede ser cambio climático, la disminución de la altura del mar, anoxia, entre otras causas, ocurrió, lo cual es algo que se debe estudiar y verificar en trabajos posteriores.

8. CONCLUSIONES

Para este estudio, los resultados obtenidos sustentan la hipótesis de que los cambios faunísticos observado durante el Titoniano al Valanginiano en los ammonites de la transición J/K de Chile central, se reflejan en cambios en la morfodisparidad y disrupción en el morfoespacio de los ammonites.

La implementación de ambas morfometrías, permitió la caracterización de la variación morfológica, siendo en las grillas de deformación de la morfometría geométrica donde se puede evidenciar de manera más explícita dichos cambios morfológicos.

También, los análisis de morfodisparidad en conjunto a los de diversidad de especie, permitieron evidenciar una correlación entre estas, evidenciando la existencia de una disrupción entre el Berriasiano inferior y el Berriasiano superior, dando indicios de un potencial bioevento de extinción gradual, coherente con alteraciones biogeoquímicas vistas en otros estudios.

Los resultados recabados en este estudio, permiten aportar un antecedente a la sugerencia de Salazar *et al*., (2020) de que en los yacimientos de la transición Jurásico-Cretácico de Chile central pudo ocurrir un bioevento, por lo que se requiere más estudios para poder dictaminarlo, donde se tengan cantidades similares de ejemplares para cada edad.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aberhan, M. (1993). Faunal replacement in the Early Jurassic of northern Chile: implications for the evolution in Mesozoic benthic shelf ecosystems. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 103(3-4), 155-177.
- Aberhan, M. y Baumiller, T. (2003). Selective extinction among Early Jurassic bivalves: A consequence of anoxia. *Geology*, 31, pp. 1077 - 1080. [https://doi.org/10.1130/G19938.1].
- Adams, D. C., & Otárola-Castillo, E. (2013). geomorph: An R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(4), 393-399. [https://doi.org/10.1111/2041-210X.12035]
- Aguirre-Urreta, B., Naipauer, M., Lescano, M., López-Martínez, R., Pujama, I., Vennari, V., De Lena, L., Concheyro, A. y Ramos, V. (2019). The Tithonian chrono-biostratigraphy of the Neuquén Basin and related Andean areas: A review and update. *Journal of South American Earth Sciences* 92, pp. 350 - 367. [https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.03.019].
- Aguirre-Urreta, B., Suárez, M., De la Cruz, R., y Ramos, V. (2007). Ammonoids (Crioceratitinae, Hauterivian) from the Austral Basin, Chile. *Ameghiniana*, 44(2), pp. 387 - 397. [Recuperado de: http://ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana/article/view/655].
- Alvarez, L. W, Alvarez. W., Asaro, G., y Michel. H., (1980). Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction, *Science* 208: pp. 1095 - 1108 [https://doi.org/10.1126/science.208.4448.1095].
- Anderson, M. J., & Walsh, D. C. (2013). PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing? *Ecological monographs*, 83(4), 557-574. [https://doi.org/10.1890/12-2010.1].
- Benítez, H. A., y Püschel, T. A. (2014). Modelando la varianza de la forma: morfometría geométrica aplicaciones en biología evolutiva. *International Journal of Morphology*, *32*(3), pp. 998 - 1008. [http://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022014000300041].
- Benton M., y Harper D. (2009). Introduction to paleobiology and the fossil record. Hong Kong. First edition. Willey-Blackwell, Hong Kong. pp. 25 - 30 [Recuperado de: Google Books].
- Biro, L. (1964). Estudio sobre el límite Titoniano y el Neocomiano en la Formación Lo Valdés provincia de Santiago, principalmente en base a ammonoideos. (Memoria de Título), Universidad de Chile, Departamento de Geología, Santiago de Chile, pp. 118 [Recuperado de: biblioteca.sernageomin.cl].

- Biro, L. (1980). Estudio sobre el límite entre el Titoniano y el Neocomiano en la Formación Lo Valdés, Provincia de Santiago (33° 50'lat. Sur.), Chile; principalmente sobre la base de ammonoideos. *Actas II Congreso Argentino Paleontología Bioestratigrafía I Congreso Latinoamericano Paleontología, Buenos Aires* 1978,1, pp. 137 - 152. [Recuperado de: biblioteca.sernageomin.cl].
- Bookstein, F. L. (1986). Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. *Statistical science*, 1(2), pp. 181 - 222. [Recuperado de: https://projecteuclid.org/euclid.ss/1177013696].
- Bookstein, F. L. (1991). Morphometric tools for landmark data. Cambridge/New York/Port Chester. Cambridge: *Cambridge University Press*. 435 pages. [Recuperado de: Cambridge University Press].
- Brenchley, P. J., Carden, G. A., Hints, L., Kaljo, D., Marshall, J. D., Martma, T., ... & Nõlvak, J. (2003). High-resolution stable isotope stratigraphy of Upper Ordovician sequences: Constraints on the timing of bioevents and environmental changes associated with mass extinction and glaciation. *Geological Society of America Bulleti*n, 115 (1), 89-104. [https://doi.org/10.1130/0016-7606(2003)115<0089:HRSISO>2.0.CO;2]
- Briggs D, Fortey R. y Wills, M. (1992) Morphological disparity in the cambrian. *Science* 256: pp. 1670 – 1673. [https://doi.org/10.1126/science.256.5064.1670].
- Charrier, R., Pinto, L., y Rodríguez, M. (2007). Tectonostratigraphic evolution of the Andean Orogen in Chile. *In The geology of Chile* pp. 21 - 114. [Recuperado de: researchers.unab.cl].
- Clarke, M. R., y Trueman, E. R. (Eds.). (1988). Paleontology and neontology of cephalopods. pp. 47 – 49, 56 – 62. [Recuperado de: Elsevier].
- Collyer, M. L., & Adams, D. C. (2018). RRPP: An r package for fitting linear models to high-dimensional data using residual randomization. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(7), 1772-1779. [https://doi.org/10.1111/2041-210X.13029].
- De Baets, K., Bert, D., Hoffmann, R., Monnet, C., Yacobucci, M.M., and Klug, C. (2015). Ammonoid intraspecific variability. En *Paleobiology: From Anatomy Ammonoid to Ecology. Topics in Geobiology*. (C. Klug, D. Korn, K. De Baets, I. Kruta, and R.H. Mapes *eds*.), 43: pp. 329 − 389. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-9630-9_9].
- Deline, B., Greenwood, J. M., Clark, J. W., Puttick, M. N., Peterson, K. J., y Donoghue, P. C. (2018). Evolution of metazoan morphological disparity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115* (38), pp. 8909 - 8918. [https://doi.org/10.1073/pnas.1810575115].
- Dera, G., Neige, P., Dommergues, J. L., Fara, E., Laffont, R., y Pellenard, P. (2010). High-resolution dynamics of Early Jurassic marine extinctions: the case

of Pliensbachian–Toarcian ammonites (Cephalopoda). *Journal of the Geological Society*, 167(1), pp. 21 - 33. [https://doi.org/10.1144/0016-76492009-068].

- Dera, G., Pellenard, P., Neige, P., Deconinck, J.-F., Puce´at, E. y Dommergues, J.-L. (2009). Distribution of clay minerals in Early Jurassic Peritethyan seas: Palaeoclimatic significance inferred from multiproxy comparisons. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271, pp. 39 - 51. [https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.09.010].
- Dera, G., Toumoulin, A., & De Baets, K. (2016). Diversity and morphological evolution of Jurassic belemnites from South Germany. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 457, 80-97. [https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.05.029]
- Dommergues, J.L., Laurin, B. y Meister, C. (1996). Evolution of ammonoid morphospace during the Early Jurassic radiation. *Paleobiology*, 22, pp. 219 – 240. [https://doi.org/10.1017/S0094837300016183].
- Fernández-López, S. R. y Chong-Diaz, G. B. (2014). *Strigoceras septicarinatum* (Jurassic Ammonoidea) in the Precordillera of North Chile: Paleobiogeographical and paleoenvironmental implications. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 409, pp. 290 - 300. [https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.05.022].
- Foote, M. (1990). Nearest-neighbor analysis of trilobite morphospace. *Systematic Zoology*, 39 (4), 371-382. [https://doi.org/10.2307/2992357].
- Foote, M. (1993). Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology*, 19(4), pp. 403 - 419. [https://doi.org/10.1017/S0094837300014056].
- Foote, M. (1997) The evolution of morphological diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 28: pp. 129 – 152. [https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.129].
- Gay, C. (1854). Historia física y política de Chile (Vol. 8). En casa del autor. [Recuperado de: Museo Nacional de Historia Natural de Chile].
- Gerth, E. (1921). Fauna und Gliederung des Neokoms in der argentinischen Kordillere. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Palaontologie* pp. 112 - 119, 140 - 148. [Recuperado de: Researchegate].
- Gerth, H. (1925). Contribuciones a la estratigrafía y paleontología de los Andes Argentinos I: Estratigrafía y distribución de los sedimentos mesozoicos en los Andes Argentinos. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina* 9 (1-2), pp. 7 - 55. [Recuperado de: Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina].
- Hallam, A. (1986). The Pliensbachian and Tithonian extinction events. *Nature*, 319, pp. 765 - 768. [Recuperado de: SpringerLink].

- Hallam, A. (1987). Radiations and extinctions in relation to environmental change in the marine Jurassic of north west Europe. *Paleobiology*, 13, pp. 152 - 168. [https://doi.org/10.1017/S0094837300008708].
- Hammer, Ø., Harper, D. A., y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), pp. 9. [Recuperado de: http://palaeo-electronica.org].
- Harries, P. J. y Little, C. T. S. (1999). The early Toarcian (Early Jurassic) and the Cenomanian – Turonian (Late Cretaceous) mass extinctions: similarities and contrasts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 154, pp. 39 – 66. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182(99)00086-3].
- House, M. R. (1989), Ammonoid extinction events. En *The Chronology of the Geological Record* (E. J. Snelling. *ed*s.), Phil. 'Irans. Royal Society. London. [Biol.] 325: pp. 307 - 326. [https://doi.org/10.1098/rstb.1989.0091].
- House, M. R. (Ed.). (1993). The Ammonoidea: environment, ecology, and evolutionary change (Vol. 47). *Oxford University Press*. [Recuperado de: GoogleBooks]
- Jacobs, D. K. (1992). Shape, drag, and power in ammonoid swimming. Paleobiology, 203-220. [Recuperado de: https://www.jstor.org/stable/2400999]
- Jacobs, D. K., Landman, N. H., & Chamberlain Jr, J. A. (1994). Ammonite shell shape covaries with facies and hydrodynamics: iterative evolution as a response to changes in basinal environment. *Geology*, 22(10), 905-908. [https://doi.org/10.1130/0091-7613(1994)022<0905:ASSCWF>2.3.CO;2]
- Jenkyns, H.C. y Clayton, C. J. (1997). Lower Jurassic epicontinental carbonates and mudstones from England and Wales: chemostratigraphic signals and the early Toarcian anoxic event. *Sedimentology*, 144, pp. 687 – 706. [https://doi.org/10.1046/j.1365-3091.1997.d01-43.x].
- Kendall, D. G. (1984). Shape manifolds, procrustean metrics, and complex projective spaces. *Bulletin of the London mathematical society*, 16(2), pp. 81 - 121. [https://doi.org/10.1112/blms/16.2.81]
- Kendall, D. G. (1986). [Size and Shape Spaces for Landmark Data in Two Dimensions]: *Comment. Statistical Science*, 1(2), pp. 222 - 226. [Recuperado de: https://www.jstor.org/stable/2245442?seq=1].
- Kennedy, W. J. (1977). Ammonite evolution. *Patterns of evolution as illustrated by the fossil record*. (A. Hallam. eds.) pp. 264 – 270. [Recuperado de: Elsevier].
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular ecology resources*, *11* (2), pp. 353 - 357. [https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x].
- Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I., y Mapes, R. H. (*Eds*.). (2015). *Ammonoid paleobiology: from anatomy to ecology* (Vol. 43). Springer. [Recuperado de: Google Books].

- Kröger, B. (2005). Adaptive evolution in Paleozoic coiled cephalopods. *Paleobiology*, 31 (2), pp. 253 - 268. [https://doi.org/10.1666/0094-8373(2005)031[0253:AEIPCC]2.0.CO;2].
- Landman, N. H., Goolaerts, S., Jagt, J. W., Jagt-Yazykova, E. A., & Machalski, M. (2015). Ammonites on the brink of extinction: diversity, abundance, and ecology of the Order Ammonoidea at the Cretaceous/Paleogene (K/Pg) boundary. In Ammonoid paleobiology: from macroevolution to paleogeography (pp. 497-553). *Springer*, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-9633-0_19]
- Leanza, A. (1945). Ammonites del Jurásico superior y del Cretácico inferior de la Sierra Azul en la parte meridional de la provincia de Mendoza. *Anales del Museo de La Plata* NS 1, pp. 1 - 99. [Recuperado de: Museo de La Plata].
- Leanza, H. (1980). The Lower and Middle Tithonian ammonite fauna from Cerro Lotena, Province of Neuquén, Argentina. *Zitteliana 5*, pp. 3 – 49. [Recuperado de: Researchgate].
- Lehmann, J. (2015). Ammonite biostratigraphy of the Cretaceous—an overview. En *Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography.* (Klug C., Korn D., De Baets K., Kruta I., Mapes R. eds.*)* pp. 403 - 429. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-9633-0_15].
- Little, C.T.S. y Benton, M. J. (1995). Early Jurassic mass extinction: A global long-term event. *Geology*, 23, pp. 495 - 498. [https://doi.org/10.1130/0091-7613(1995)023<0495:EJMEAG>2.3.CO;2].
- López Martínez, N. y Truyols Santonja, J. (1994). Paleontología: conceptos y métodos *Col. Ciencias de la vida 19*. Madrid: *Editorial Síntesis*. pp. 334. [Recuperado de: Universidad de la República, Uruguay, Facultad de Ciencias].
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer research*, 27(2 Part 1), 209-220. [Recuperado de: https://cancerres.aacrjournals.org/content/27/2_Part_1/209]
- Mantel, N., & Valand, R. S. (1970). A technique of nonparametric multivariate analysis. *Biometrics*, 547-558. [Recuperado de: https://www.jstor.org/stable/2529108].
- McArthur, J.M., Algeo, T.J., van de Schootbrugge, B., Li, Q. y Howarth, R.J. (2008). Basinal restriction, black shales, Re – Os dating, and the Early Toarcian (Jurassic) oceanic anoxic event. *Paleoceanography*, 23, (4) pp. 217. [https://doi.org/10.1029/2008PA001607].
- McGowan, A.J. (2004). The effect of the Permo – Triassic bottleneck on Triassic ammonoid morphological evolution. *Paleobiology*, 30, pp. 369 – 395. [https://doi.org/10.1666/0094-8373(2004)030<0369:TEOTPB>2.0.CO;2].
- Monnet, C., De Baets, K., y Klug, C. (2011). Parallel evolution controlled by adaptation and covariation in ammonoid cephalopods. *BMC evolutionary Biology*, *11*(1), pp. 115. [https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-115].

- Moron-Alfonso, D. A. (2019). Exploring the paleobiology of ammonoids (Cretaceous, Antarctica) using non-invasive imaging methods. *Palaeontologia Electronica*, 22(3), 22-3. [Recuperado de: researchgate]
- Mourgues, F. (2007). Paléontologie stratigraphique (Ammonites) et évolution tectono-sédimentaire du basin d'arrière arc de Chañarcillo (Berriasien-Albien, Nord du Chili). (Unpublished Ph. D. thesis), University of Toulouse III, France. [https://doi.org/10.1016/j.jsames.2004.05.002].
- Mourgues, F. A. (2004). Advances in ammonite biostratigraphy of the marine Atacama basin (Lower Cretaceous), northern Chile, and its relationship with the Neuquén basin, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 17(1), pp. 3 - 10. [https://doi.org/10.1016/j.jsames.2004.05.002].
- Neige, P. (2003). Combining disparity with diversity to study the biogeographic pattern of Sepiidae. *Berliner Paläobiologischer Abhandlungen*, 3, 189-197. [Recuperado de: ResearchGate]
- Neige, P., Elmi, S. y Rulleau, L. (2001). Crisis - What crisis? Quantification of the morphological disparity of ammonites at the Lias – Dogger boundary. *Bulletin de la Société Geólogique de Franc*e, 172, pp. 257 – 264. [Recuperado de: Researchgate].
- Parent, H., Garrido, A., Schweigert, G. y Scherzinger, A. (2011). The Tithonian ammonite fauna and stratigraphy of Picún Leufú, southern Neuquén Basin, Argentina. *Revue de Paléobiologie* 30 (1), pp. 45 - 104. [Recuperado de: Researchgate].
- Pausas, J. G., y Verdú, M. (2008). Fire reduces morphospace occupation in plant communities. *Ecology*. *Ecological Society of America*. 89(8), pp. 2181 - 2186. [https://doi.org/10.1890/07-1737.1].
- Pecl, G. T., y Jackson, G. D. (2008). The potential impacts of climate change on inshore squid: biology, ecology and fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18(4), 373-385.
- Pie, M. R., y Weitz, J. S. (2005). A null model of morphospace occupation. *The American Naturalist*, 166(1), pp. 1- 13. [https://doi.org/10.1086/430727].
- Pielou, E. C. (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of theoretical biology*, 13, pp. 131 - 144. [https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0].
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: *R Foundation for Statistical Computing*. [Recuperado de: https://cran.r-project.org/]
- Rasband, W. S. (1997). ImageJ. [Recuperado de: World eBook Library].
- Reboulet, S., Szives, O., Aguirre-Urreta, B., Barragan, R., Company, M., Idakieva, V., Ivanov, M., Kakabadze, M.V., Moreno-Bedmar, J.A., Sandoval, J., Baraboshkin, E.J., Caglar, M.K., Fozy, I., Gonzalez-Arreola, C., Kenjo, S., Lukeneder, A., Raisossadat, S.N., Rawson y P.F., Tavera, J.M. (2014). *Report*

on the 5th International Meeting of the IUGS Lower Cretaceous ammonite working group, the "Kilian group" (Ankara, Turkey, 31st August 2013). *Cretaceous Research* 50, pp. 126 - 137. [https://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.04.001].

- Reboulet, S., Szives, O., Aguirre-Urreta, B., Barragan, R., Company, M., Frau, C., Kakabadze, M.V., Klein, J., Moreno-Bedmar, J.A., Lukeneder, A., Pictet, A., Ploch, I., Raisossadat, S.N., Vasícek, Z., Baraboshkin, E. y Mitta, V. (2018). *Report on the 6th International Meeting of the IUGS Lower Cretaceous ammonite working group, the "Kilian group"* (Vienna, Austria, 20th August 2017). Cretaceous Research 91, pp. 100 - 110. [https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.05.008].
- Reyment, R. A. (2003). Morphometric analysis of variability in the shell of some Nigerian Turonian (Cretaceous) ammonites. *Cretaceous Research*, *24*(6), pp. 789 - 803. [https://doi.org/10.1016/j.cretres.2003.09.002].
- Riccardi, A. C., y Westermann, G. G. (1991). Middle Jurassic ammonoid fauna and biochronology of the Argentine-Chilean Andes. Part III: Bajocian-Callovian Eurycephalitinae, Stephanocerataceae. *Palaeontographica. Abteilung A, Paläozoologie, Stratigraphie*, 216, pp. 1 - 110. [Recuperado de: https://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=6482378].
- Rohlf, F. J. (2016). tpsDig2 ver. 2.32. *Ecology y Evolution*, SUNY. [Recuperado de: Researchgate].
- Rohlf, F. J. (2017). tpsDig (v. 2.30), tpsUtil (v. 1.74). *Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, NY*. [Recuperado de: Researchgate].
- Rohlf, F. J., y Marcus, L. F. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in ecology & evolution*, 8(4), pp. 129 - 132. [https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90024-J].
- Rohlf, F. J., y Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology*, 39(1), pp. 40 - 59. [https://doi.org/10.2307/2992207].
- Roy, K., y Foote, M. (1997). Morphological approaches to measuring biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, *12*(7), pp. 277 - 281. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)81026-9].
- Sageman, B. B., Kauffman, E. G., Harries, P. J., y Elder, W. P. (1997). Cenomanian/Turonian bioevents and ecostratigraphy in the Western Interior Basin: contrasting scales of local, regional, and global events. *Paleontological Events; Stratigraphic, Ecological, and Evolutionary Implications* (C. E. Brett and G. C. Baird, *eds*.) Columbia University, New York. pp. 520 - 570. [Recuperado de: Columbia University Press].
- Salazar Soto, C. A. (2012). The Jurassic-Cretaceous Boundary (Tithonian-Hauterivian) in the Andean Basin of Central Chile: Ammonites, Bio-and

Sequence Stratigraphy and Palaeobiogeography (tesis Doctoral). Universität Heidelberg, Alemania. [https://doi.org/10.11588/heidok.00014475].

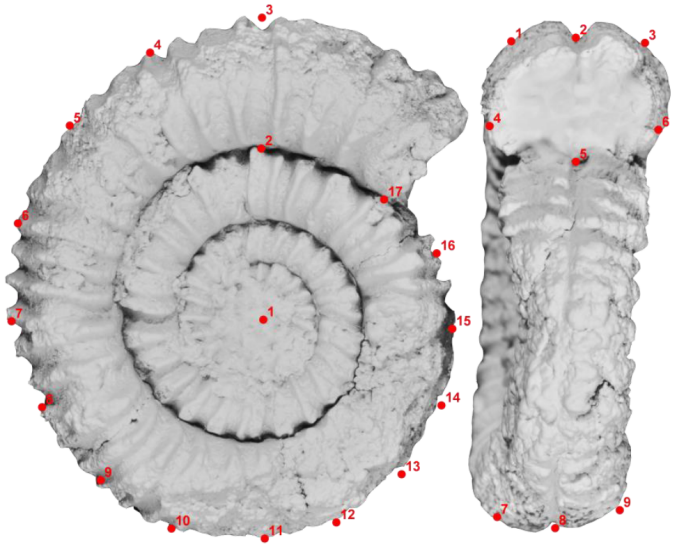
- Salazar, C., Stinnesbeck, W., y Álvarez, M. (2020). Ammonite biostratigraphy and bioevents in the Jurassic–Cretaceous boundary of central Chile. *Cretaceous Research*, 107, 104282. [https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104282].
- Salazar, C., y Stinnesbeck, W. (2016). Tithonian–Berriasian ammonites from the Baños del Flaco Formation, central Chile. *Journal of Systematic Palaeontology*, 14(2), pp. 149 - 182. [https://doi.org/10.1080/14772019.2015.1027310].
- Saunders, W.B., Greenfest - Allen, E., Work, D.M. y Nikolaeva, S.V. (2008). Morphologic and taxonomic history of Paleozoic ammonoids in time and morphospace. *Paleobiology*, 34, pp. 128 – 154. [https://doi.org/10.1666/07053.1].
- Schweigert, G. (2007). Ammonite biostratigraphy as a tool for dating Upper Jurassic lithographic limestones from South Germany–first results and open questions. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 245(1), pp. 117 - 125. [https://doi.org/10.1127/0077-7749/2007/0245-0117].
- Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell system technical journal*, 27(3), pp. 379 - 423. [https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x].
- Shen, B., Dong, L., Xiao, S., y Kowalewski, M. (2008). The Avalon explosion: evolution of Ediacara morphospace. *Science*, 319(5859), pp. 81 - 84. [https://doi.org/10.1126/science.1150279].
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163(4148), pp. 688 - 688. [https://doi.org/10.1038/163688a0].
- Smith, M. R., y Caron, J. B. (2010). Primitive soft-bodied cephalopods from the Cambrian. *Nature*, 465 (7297), pp. 469 - 472. [https://doi.org/10.1038/nature09068].
- Steuer, A. (1897). Argentinische Jura-Ablagerungen. Beiträge zur Kenntnis der Geologie und Paläontologie der argentinischen Anden. *Paläontologische Abhandlungen* 7 (3), pp. 127 - 222. [Recuperado de: BHL, Biodiversity Heritage Library].
- Steuer, A. (1921). Estratos Jurásicos Argentinos. Contribución al conocimiento de la Geología y Paleontología de los Andes Argentinos entre el río Grande y el río Atuel. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina* 7(2), pp. 25 - 128. [Recuperado de: BHL, Biodiversity Heritage Library].
- Stinnesbeck, W., Ifrlm, C., y Salazar, C. (2012). The last Cretaceous ammonites in Latin America. *Acta Palaeontologica Polonica*, 57(4), pp. 717 - 728. [https://doi.org/10.4202/app.2011.0042].
- Tajika, A., Landman, N. H., Hoffmann, R., Lemanis, R., Morimoto, N., Ifrim, C., y Klug, C. (2020). Chamber volume development, metabolic rates, and selective

extinction in cephalopods. *Scientific Reports*, 10(1), 1-11. [https://doi.org/10.1038/s41598-020-59748-z]

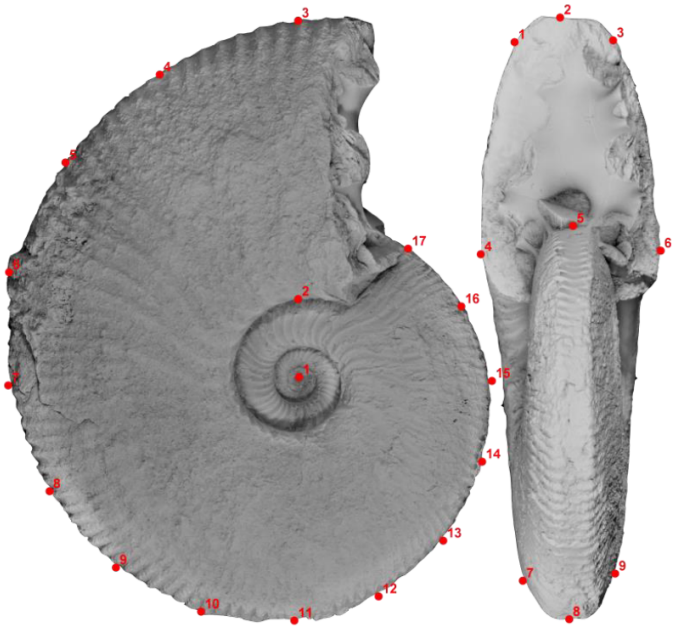
- Teichert, C. (1986). Times of crisis in the evolution of the Cephalopoda. *Paläontologische Zeitschrift*, 60(3-4), pp. 227 - 243. [https://doi.org/10.1007/BF02985669].
- Tendler, A., Mayo, A., y Alon, U. (2015). Evolutionary tradeoffs, Pareto optimality and the morphology of ammonite shells. *BMC Systems Biology* 9: pp. 12. [https://doi.org/10.1186/s12918-015-0149-z].
- Tozer, E. T. (1981). Triassic Ammonoidea: Classification, evolution, and relationship with Permian and Jurassic forms. En *The Ammonoidea. Systematics Association Spec*. *Vol. 18* (M. R. House and J. R. Senior, *eds*.). pp. 46 - 100. *Academic Press*, London. [Recuperado de: CiNii].
- Tucker, C. M., Cadotte, M. W., Carvalho, S. B., Davies, T. J., Ferrier, S., Fritz, S. A., ... y Pavoine, S. (2017). A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, 92(2), pp. 698 - 715. [https://doi.org/10.1111/brv.12252].
- Ward, P. D., & Signor III, P. W. (1983). Evolutionary tempo in Jurassic and Cretaceous ammonites. *Paleobiology*, 183-198. [https://www.jstor.org/stable/2400466]
- Westermann, G.E.G. (1996). Ammonoid life and habitat. En Ammonoid Paleobiology. *Topics in Geobiology*. (Landman, N. H., Tanabe, K. y Davis, R. A., *eds*). pp. 607 – 707. Plenum, New York. [Recuperado de: SpringerLink].
- Wiedmann, J. y Kullmann, J. (1996). Crises in ammonoid evolution. En Ammonoid Paleobiology. *Topics in Geobiology*. (Landman, N. H., Tanabe, K. y Davis, R.A., *eds*). pp. 795 - 813. Plenum, New York. [Recuperado de: SpringerLink].
- Xiao, S., y Laflamme, M. (2009). On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(1), pp. 31 - 40. [https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.07.015].
- Young, R. E., Vecchione, M., y Mangold, K. M. M. (1922-2003). (2019). Cephalopoda Cuvier 1797. *Octopods, squids, nautiluses, etc*. Version 26 March 2019 (under construction). [Recuperado de: http://tolweb.org/Cephalopoda/19386/2019.03.26 *en* The Tree of Life Web Project, http://tolweb.org/].
- Zar, J. H. (1996). Biostatistical analysis Prentice Hall, Englewood Cliffs. *pp*. 745. *New Jersey.* [Recuperado de: Google Books].
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., y Sheets, H. D. (2012). Geometric morphometrics for biologists: a primer. *Academic press*. [Recuperado de: Google Books].

10. ANEXO

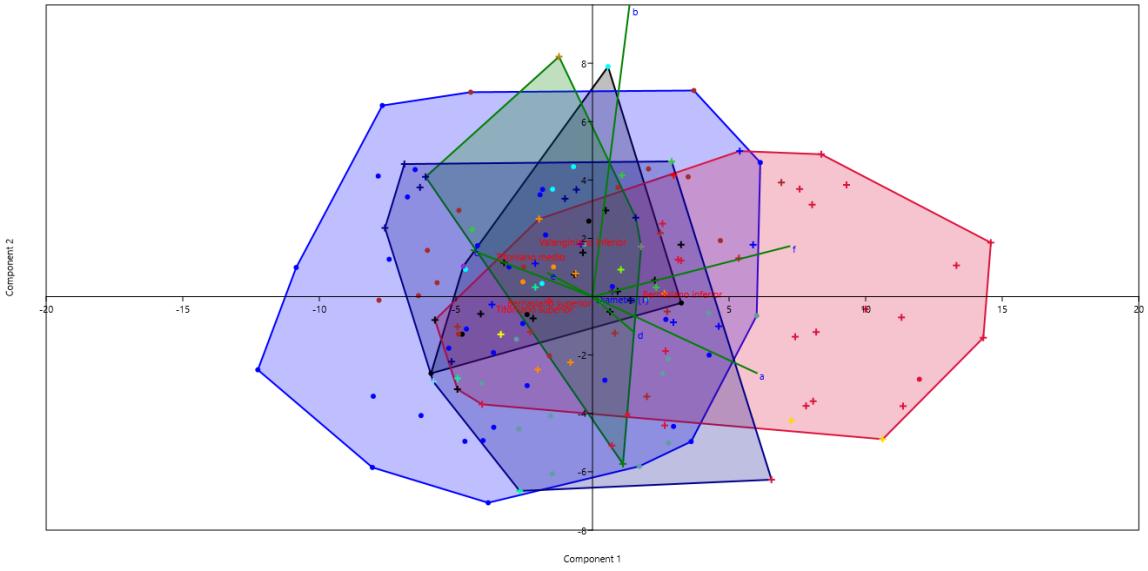
Anexo 1. Landmarks de la sección frontal (derecha), con 9 coordenadas morfológicas y lateral (izquierda) con 17 coordenadas morfológicas ubicadas a 22.5° con centro en el umbilico, de la concha de un ammonite evoluto. Modelo de ammonite usado: *Corongoceras evolutum*, (CPUC/RM99-90).



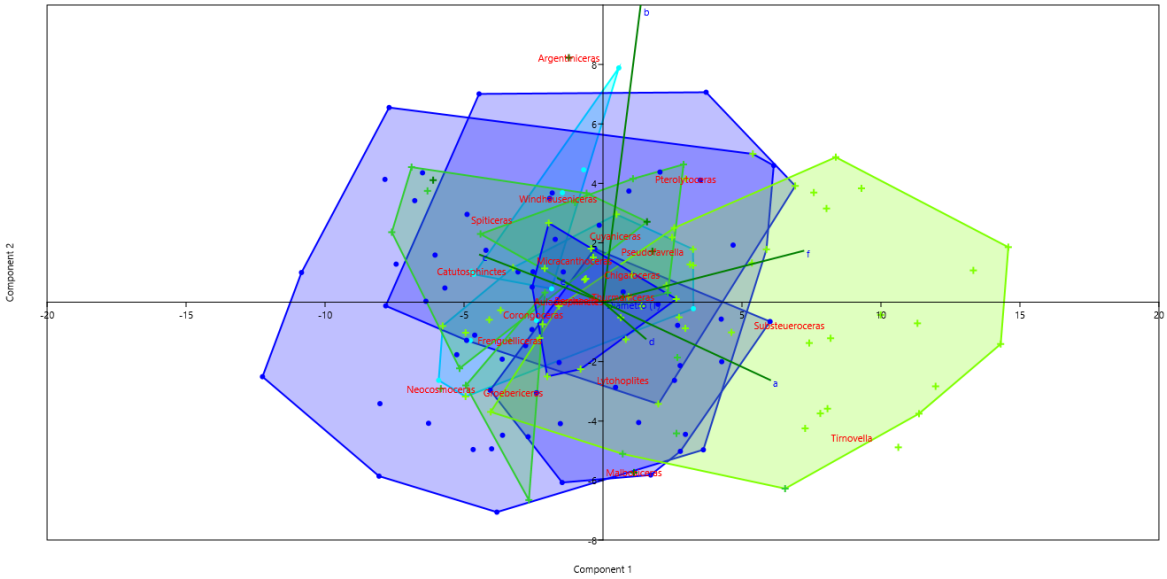
Anexo 2. Landmarks de la sección frontal (derecha), con 9 coordenadas morfológicas y lateral (izquierda) con 17 coordenadas morfológicas ubicadas a 22.5° con centro en el umbilico, de la concha de un ammonite involuto. Modelo de ammonite usado: *Tirnovella kayseri* aff. *tenera*, (CPUC/CP/60-53).



Anexo 3. Equivalente a la Figura 4, pero con una coloración como la quinta figura.



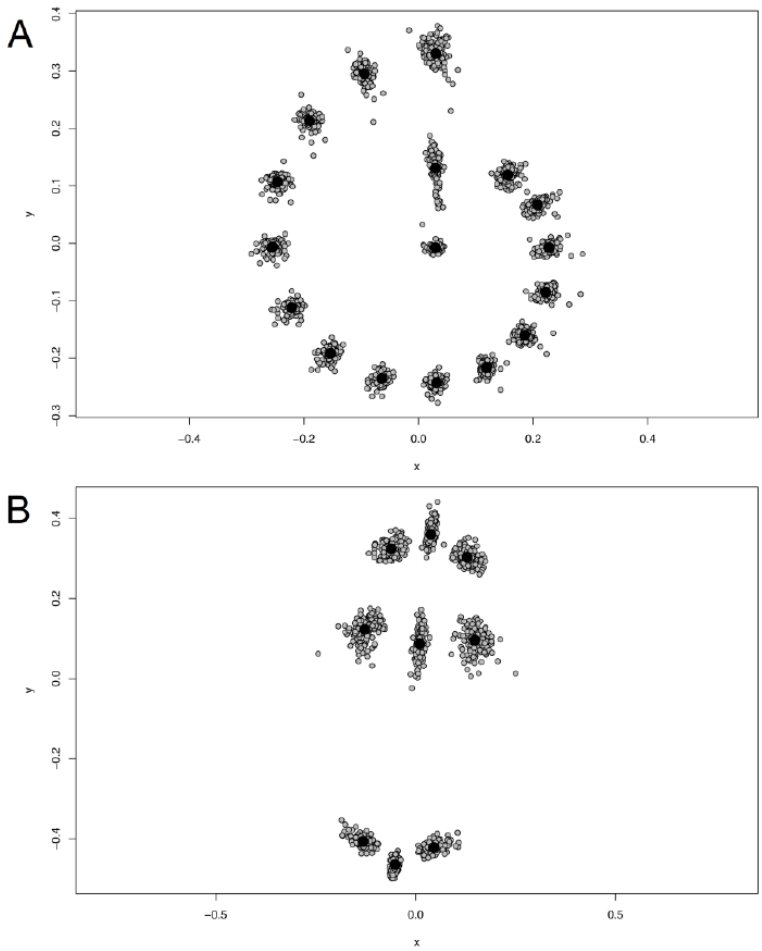
Anexo 4. Equivalente a la Figura 5, pero con una coloración como la cuarta figura.



Anexo 5. Valores de loadings de los tres primeros componentes principales del ACP de los ensambles de Ammonites de Chile central, con respecto a las mediciones morfométricas de la Figura 2, con n=158, para morfometría lineal.

	PC 1	PC 2	PC 3
Diámetro (T)	5.04E-30	4.97E-30	4.45E-29
a	0.56179	-0.24444	-0.4102
b	0.1265	0.93436	-0.30436
c	-0.41369	0.1493	0.49515
d	0.14311	-0.11466	0.046297
e	-0.15231	0.075409	0.030723
f	0.67348	0.16154	0.7006

Anexo 6. Análisis de superposición de Procrustes de los ensambles de Ammonites de Chile central, para morfometría geométrica, con n=158 para Lateral (A) y n=138 para Frontal (B). A. Procrustes de los landmarks de los ejemplares en vista lateral. B. Procrustes de los landmarks de los ejemplares en vista frontal.



Anexo 7. Porcentaje de variación de los componentes principales para la vista lateral de los ensambles de ammonites, para morfometría geométrica.

Tipo de ordenación: Análisis de Componentes Principales - Vista Lateral	
Componentes principales significativos:	3
Valor umbral (Threshold):	1.272601

Importancia de los componentes:			
	Comp1	Comp2	Comp3
Autovalores:	0.001293423	0.000744749	0.000528303
Proporción de la Varianza:	0.35794531	0.206103637	0.146203862
Proporción acumulada:	0.35794531	0.564048947	0.710252809

Anexo 8. Porcentaje de variación de los componentes principales para la vista frontal de los ensambles de ammonites, para morfometría geométrica.

Tipo de ordenación: Análisis de Componentes Principales - Vista Frontal	
Componentes principales significativos:	6
Valor umbral (Threshold):	1.272601

Importancia de los componentes:						
	Comp1	Comp2	Comp3	Comp4	Comp5	Comp6
Autovalores:	0.002867027	0.001945528	0.00104802	0.000390419	0.000247604	0.000157543
Proporción de la Varianza:	0.407854916	0.276765241	0.14908833	0.055539856	0.035223488	0.022411633
Proporción acumulada:	0.407854916	0.684620157	0.83370849	0.889248344	0.924471832	0.946883465

Anexo 9. Valores de p, ajustados por corrección de Bonferroni, para el ANOVA de Periodos, usando RRPP, para la vista lateral, de morfometría geométrica.

Periodo	Jurásico	Cretácico
Jurásico	1	0.004
Cretácico	0.004	1

Anexo 10. Valores de p, ajustados por corrección de Bonferroni, para el ANOVA de Periodos, usando RRPP, para la vista frontal, de morfometría geométrica.

Periodo	Jurásico	Cretácico
Jurásico	1	0.004
Cretácico	0.004	1

Anexo 11. Valores de p, ajustados por corrección de Bonferroni, para el ANOVA de Edades piso, usando RRPP, para la vista frontal, de morfometría geométrica.

Edad piso	Titoniano medio	Titoniano superior	Berriasiano inferior	Berriasiano superior	Valanginiano inferior
Titoniano medio	1	1	0.075	1	1
Titoniano superior	1	1	0.025	1	1
Berriasiano inferior	0.075	0.025	1	0.025	1
Berriasiano superior	1	1	0.025	1	1
Valanginiano inferior	1	1	1	1	1

Anexo 12. Valores de p, ajustados por corrección de Bonferroni, para el ANOVA de Edades piso, usando RRPP, para la vista frontal, de morfometría geométrica.

Edad piso	Titoniano medio	Titoniano superior	Berriasiano inferior	Berriasiano superior	Valanginiano inferior
Titoniano medio	1	1	0.75	0.625	1
Titoniano superior	1	1	0.025	1	1
Berriasiano inferior	0.75	0.025	1	0.3	1
Berriasiano superior	0.625	1	0.3	1	1
Valanginiano inferior	1	1	1	1	1

Anexo 13. Cuadro comparativo entre diversidad de especie y diversidad morfológica. Diversidad de Simpson (1-D), Diversidad de Shannon (H) y Diversidad morfológica de acuerdo a cada edad piso.

Edad piso\Indicador	Diversidad de Simpson (1-D)	Diversidad de Shannon (H)	Diversidad morfológica
Titoniano medio	0,580	0,943	13,512
Titoniano superior	0,899	2,400	15,294
Berriasiano inferior	0,856	2,165	18,842
Berriasiano superior	0,780	1,614	14,236
Valanginiano inferior	0,833	1,792	17,623

Anexo 14. Cuadro del análisis de correlación de Spearman rs. Análisis de correlación de Spearman entre los índices de diversidad de especie (Simpson y Shannon) y la diversidad morfológica, de acuerdo a los parámetros de orden en la Anexo 13.

Correlación (Spearman rs)	Diversidad de Simpson (1-D)	Diversidad de Shannon (H)	Diversidad morfológica
Diversidad de Simpson (1-D)		0,017	0,233
Diversidad de Shannon (H)	1,000		0,233
Diversidad morfológica	0,700	0,700	

Anexo 15. Tabla de resultados de Test de Mantel (Z_M) entre la composición de ensamble de ammonites y diversidad morfológica (PC1), con distancia de matrices de Bray-Curtis y Euclidiana.

Test de Mantel (Z_M) PC1 Bray-Curtis / Euclidiano	Composición / Morfodisparidad
Permutación N:	9999
Correlación R:	0,1446
p (no correlacionado; unilateral):	0,0099

Anexo 16. Tabla de resultados de Test de Mantel (Z_M) entre la composición de ensamble de ammonites y diversidad morfológica (PC2), con distancia de matrices de Bray-Curtis y Euclidiana.

Test de Mantel (Z_M) PC2 Bray-Curtis / Euclidiano	Composición / Morfodisparidad
Permutación N:	9999
Correlación R:	0,08641
p (no correlacionado; unilateral):	0,0843

Anexo 17. Tabla de resultados de Test de Mantel (Z_M) entre la composición de ensamble de ammonites y diversidad morfológica (PC1), con distancia de matrices de Jaccard y Euclidiana.

Test de Mantel (Z_M) PC1 Jaccard / Euclidiano	Composición / Morfodisparidad
Permutación N:	9999
Correlación R:	0,1192
p (no correlacionado; unilateral):	0,0354

Anexo 18. Tabla de resultados de Test de Mantel (Z_M) entre la composición de ensamble de ammonites y diversidad morfológica (PC2), con distancia de matrices de Jaccard y Euclidiana.

Test de Mantel (Z_M) PC2 Jaccard / Euclidiano	Composición / Morfodisparidad
Permutación N:	9999
Correlación R:	0,1154
p (no correlacionado; unilateral):	0,0369