



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Equinodermos irregulares (Echinodermata:
Cassiduloida) del Jurásico Superior, Formación
Picún Leufú, Cuenca Neuquina, Argentina**

Tesis de Licenciatura en Paleontología

Autor: Patricio Esteban Caccia

Directoras: M. Beatriz Aguirre-Urreta y Cecilia Soledad Cataldo

2022

RESUMEN

Los casiduloideos son un grupo de equinodermos muy abundante en el registro fósil a partir de su aparición en el Jurásico Temprano, especialmente en Europa y África, aunque hacia fines del Jurásico muestran un aumento en diversidad y abundancia. En la Argentina se encuentran representados a partir del Jurásico Medio. En la presente tesis de licenciatura se describe un registro de casiduloideos de la Formación Picún Leufú (Cuenca Neuquina, Argentina). Los ejemplares fueron determinados como *Mepygurus andinus* (Larraín y Biró-Bagóczy, 1985) en función de sus burreletes poco desarrollados, filodes rectos y continuos hasta los márgenes, y de su ámbito subpentagonal. La especie fue originalmente descrita de la Formación Baños del Flaco, en la vertiente chilena de la Cuenca Neuquina-Aconcagüina. Con la descripción realizada en la presente tesis se amplía el rango estratigráfico del género hasta, por lo menos, el Tithoniano. Además, los ejemplares fueron analizados tafonómicamente utilizando los índices tafonómicos de fragmentación, desarticulación, abrasión y disolución. En base a las modificaciones observadas en sus tecas, el material habría sufrido una fuerte impronta diagenética debida a la acción de la disolución y compactación post-depositacional, teniendo una relación espacial de tipo autóctona/parautóctona con el paleoambiente depositacional. *Mepygurus andinus* habría tenido un modo de alimentación similar al observado en casiduloideos actuales, ingresando sedimento al tracto digestivo a través de los podios presentes en los filodes y a las espinas emplazadas sobre los burreletes. Además, estos equinoideos habrían tenido un hábito infaunal somero, exponiendo los ambulacros en la interfase agua-sedimento. Esto se modificaría con el ingreso de particulado grueso al sistema, permitiendo un soterramiento completo dentro del sustrato, comportamiento observado en análogos actuales.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco enormemente a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires (UBA-FCEN) y al plantel docente por permitirme transitar estos arduos años de estudio en mi preparación profesional como paleontólogo.

Al doctor Andreas Kroh por su amabilidad a la hora de contestar mis mensajes y por la ayuda académica brindada que me permitió afrontar muchas de las problemáticas taxonómicas surgidas a lo largo de esta tesis.

A las doctoras Beatriz Aguirre-Urreta y Cecilia Soledad Cataldo por su paciencia y, por sobre todo, por su pericia a la hora de guiarme en esta odisea llamada tesis. Les agradezco enormemente el estar presentes en todas las situaciones de escritura y corrección, cuando necesitaba una respuesta rápida sobre un término o idea y cuando necesitaba una guía para saber cómo continuar en mi vida académica y profesional.

A la Licenciada Mariana Tanuz (encargada de la Colección de Paleontología de la Universidad de Buenos Aires) y a Belén Boilini (curadora del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Dr. Prof. Juan A. Olsacher") por permitirme el analizado de las imágenes y el material correspondiente de los repositorios.

A mis jurados, por su rápida capacidad de lectura y por brindarme sus consejos e información que me permitieron rever los errores, ampliar mi visión sobre los apartados y dejar la tesis en condiciones.

A mis amigos de camada que hicieron de la cursada un viaje por el parque, haciendo de estos años un jolgorio de estrés y risas por igual.

Y por sobre todo le agradezco a mi mamá, María Pía Parrino, por ser el pilar fundamental en mi vida y la persona por la cual hoy estoy en esta situación.

ÍNDICE

Introducción.....	6
Marco Geológico.....	11
Cuenca Neuquina.....	11
Grupo Mendoza.....	13
Formación Picún Leufú.....	16
Materiales y Métodos.....	20
Sistemática Paleontológica.....	23
Características de interés taxonómico.....	26
Morfología tecal.....	26
Sistema apical.....	28
Sistema ambulacral.....	30
Burreletes.....	32
Periprocto.....	33
Espinass.....	34
Sistemática paleontológica.....	36
Tafonomía.....	48
Potencial de preservación en equinoideos irregulares.....	49
Análisis tafonómico de <i>Mepygurus andinus</i>	51
Fragmentación.....	51
Desarticulación.....	52
Abrasión.....	53
Disolución.....	53
Resultados.....	54
Paleoecología.....	65
Ecología en casiduloideos actuales.....	67
Paleoecología de <i>Mepygurus andinus</i>	69

Hábito gregario.....	71
Relación de <i>Mepygurus andinus</i> con el ambiente depositacional.....	72
Relación espacial con Cuenca Neuquina.....	74
Conclusiones.....	77
Bibliografía.....	79

INTRODUCCIÓN

Los casiduloideos son un grupo de equinodermos irregulares que hicieron su aparición en los mares jurásicos como consecuencia de la Revolución Marina del Mesozoico (Vermeij, 1997). Estos organismos presentan tecas bajas y una característica simetría bilateral tanto en larvas como en adultos (Kier, 1962). Dicha morfología les brindó la capacidad de enterrarse someramente dentro del sustrato, proporcionando un mecanismo de defensa frente a depredadores, acción de agentes ambientales y como respuesta a la incidencia lumínica (Kier, 1974).

Los casiduloideos presentan preferencia por los sustratos poco consolidados de tamaño de grano grueso (*i.e.*, arena gruesa). Esto se debe a la interacción que presentan con el medio y al tipo de alimentación que poseen, siendo exclusivamente depositívoros en los estadios post-larvarios (Cotins y Ventura, 2011; Gladfelter, 1978; Higgins; 1974; Mooi, 1990a). Es por ello que la simetría bilateral les permitió colonizar nichos no explorados por los equinoideos regulares, dominando los sustratos móviles (Nebelsick, 1995) (Fig. 1). Además, adaptaciones asociadas a la alimentación les confirieron la capacidad de ingresar grandes cantidades de sedimento en el sistema digestivo, teniendo poca selectividad a la hora de tomar partículas del fondo marino (Smith, 1984).

El Orden Cassiduloida contiene a todos los equinoideos irregulares que presentan ambulacros petaloides, filodes y burreletes (Durham y Melville, 1966; Kier, 1962). Representan un grupo de equinodermos con un importante registro en el Mesozoico y el Cenozoico, constituyendo el 40% de los equinoideos irregulares registrados en el Eoceno, momento a partir del cual comienza su declive (Kier, 1974). Los factores que habrían propiciado la caída en diversidad y abundancia del grupo hasta las pocas decenas de especies que se encuentran en la actualidad se vinculan a la competencia con los

clypeasteroideos, al enfriamiento general de las aguas y a un decaimiento taxonómico estocástico (Kier, 1962; McKinney y Oyen, 1989).

La diversidad de los casiduloideos desde su aparición en el Jurásico Temprano se incrementó durante el Mesozoico en respuesta al episodio de recuperación posterior a la extinción del Paleozoico tardío (Erwin, 1993). Estratigráficamente, los casiduloideos hacen su aparición en el Toarciano de Europa con la presencia de la familia Galeropygidae dando lugar a las familias Clypeidae y Nucleolitidae al final de dicho piso. Posteriormente, el grupo comienza a diversificarse durante el Cretácico en Europa, India, Japón y América del Sur (Kier, 1962).

Durante el Cretácico, la evolución del grupo se caracterizó por una marcada direccionalidad de caracteres morfológicos (*e.g.*, reducción en el número de poros de los filodes, sistema apical que pasa de ser tetrabasal a monobasal), propiciando la diversificación de los casiduloideos hasta alcanzar su acmé durante el Paleógeno. Es a partir del Eoceno cuando comienza el declive del grupo disminuyendo su diversidad hasta las decenas de especies que se conocen hoy en día (Kier, 1962; Mooi, 1990a).

Los registros fósiles del grupo se distribuyen en Europa, África, Japón, América del Norte y América del Sur a partir del Toarciano (*e.g.*, Kier, 1962; Larrain y Biró-Bagóczy, 1985; Pons *et al.*, 1994; Radwanska y Jain, 2020). En Argentina, los casiduloideos se encuentran representados, para el mesozoico, en el Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina, con registros de géneros cosmopolitas en la Formación Picún Leufú (Tithoniano) (Aguirre-Urreta *et al.*, 2008; Leanza, 1973; Leanza y Hugo, 1997; Rodríguez, 2007), en el intervalo Berriasiano superior–Valanginiano de la Formación Chachao (Weaver, 1931) y en Hauteriviano superior de la Formación Agrio (Rodríguez, 2007). También se registran casiduloideos en el Calloviano inferior (Jurásico Medio) de la Formación Los Patillos (Álvarez, 1996; Rodríguez, 2007) y en la Formación Baños del

Flaco en la vertiente chilena de la Cuenca Neuquina-Aconcagiina (Larrain y Biró-Bagóczy, 1985) y registros en el Paleógeno de Patagonia (Parma y Casadío, 2005 y del Río *et al.*, 2011).

Los primeros hallazgos de casiduloideos en la Argentina datan de principios del siglo XX, cuando se realizaron las primeras descripciones de las faunas de equinoideos irregulares de la Cuenca Neuquina (Haupt, 1907; Weaver, 1931; Windhausen, 1914). Haupt (1907) registró la presencia de *Clypeopygus robinaldinus* (Cotteau, 1851) en la zona del Cerro Lotena en el Cretácico Inferior. Posteriormente, Windhausen (1914) describió un conjunto de equinoideos irregulares en la región de Cerro Negro de Covunco, Hauteriviano, y los agrupó como pertenecientes al género *Echinobrissus* Gray, 1825.

Weaver (1931) mencionó a *Clypeopygus robinaldinus*, además de describir la nueva especie *Pygaster gerthi*. Esta última se encontraría hacia el tope de la Formación Agrio (Hauteriviano Tardío–Barremiano Temprano) (Aguirre-Urreta *et al.*, 2008a).

Posteriormente, Bernasconi (1959) determinó como *Pygaster gerthi* el material proveniente de la Formación Agrio en la región de Cerro Negro de Covunco.

Hacia finales del siglo XX se extendieron los descubrimientos de casiduloideos hacia la Cuenca de La Ramada registrándose el taxón *Clypeus* sp. en el Calloviano de la Formación Los Patillos (Álvarez y Parma, 1997), género previamente descripto para el Bajociano de Europa y África (Kier, 1962).

A principios del siglo XXI se registraron diversos géneros de las familias Nucleolitidae y Clypeidae a través del estudio realizado por Rodríguez (2007). De la familia Clypeidae se registró el género *Clypeus* Leske, 1778 en el Calloviano temprano de la Formación Los Patillos y el género *Pygurus* Agassiz, 1839 en el Tithoniano de la Formación Picún Leufú y el Berriasiano superior–Valanginiano de la Formación Chachao. La clasificación subgenérica de *Pygurus* y la asignación por Rodríguez (2007)

al subgénero *Pygurus* (*Mepygurus*) serán abordadas más adelante (ver Sistemática Paleontológica).

Con respecto a la familia Nucleolitidae, se hallaron representantes del género *Clypeopygus* d'Orbigny, 1856 en diferentes secciones de la Formación Agrio, incluyendo a la especie *Clypeopygus robinaldinus*, con una edad hauteriviana temprana. Rodríguez (2007) halló también casiduloideos pertenecientes a la especie *Pygorhynchus obovatus* (Agassiz, 1836) en el Miembro Agua de la Mula de la Formación Agrio, de edad comprendida entre el Hauteriviano tardío y el Barremiano temprano.

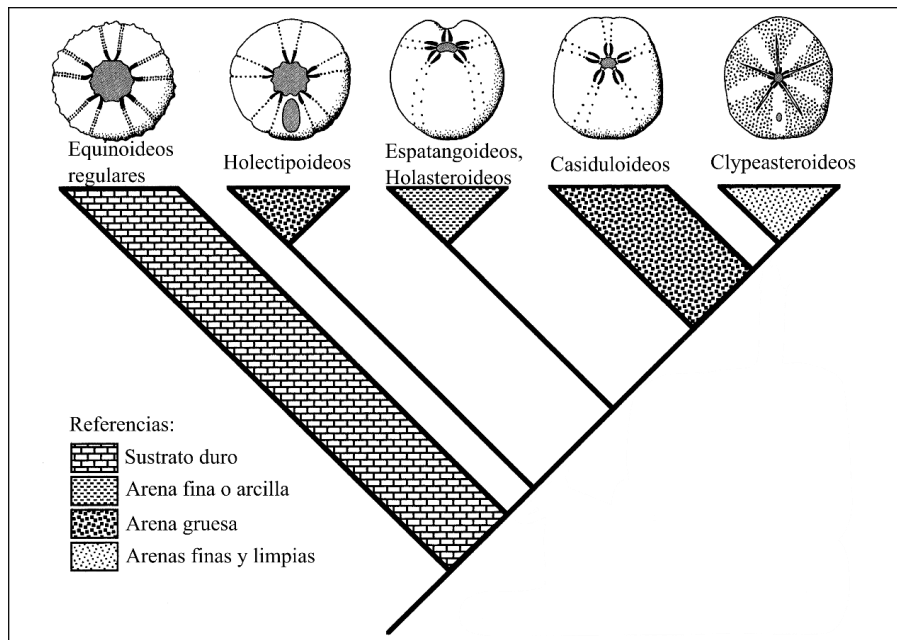


Figura N°1: Comparación entre los diferentes grupos de equinoideos en relación con la preferencia de sustrato. Tomado y modificado de Telford y Mooi (1996).

El objetivo principal de la presente tesis consiste en describir y determinar, del modo más exhaustivo posible, un conjunto de ejemplares de equinoideos irregulares procedentes de la Formación Picún Leufú en el sur de la provincia de Neuquén. También

se brindará información paleoecológica utilizando la ecología de grupos actuales y las características tafonómicas de los ejemplares analizados.

Las hipótesis de trabajo constan de tres postulados específicos: 1) los ejemplares analizados corresponden a nuevas especies dentro del orden Cassiduloida; 2) la presencia de los ejemplares en esta área se debe a las condiciones favorables del ambiente depositacional; 3) la descripción de los ejemplares aportará a la interpretación en la continuidad espacial de las plataformas someras en la región de la Cuenca Neuquina..

MARCO GEOLÓGICO

Cuenca Neuquina

La Cuenca Neuquina es uno de los depocentros meso-cenozoicos más importantes de Gondwana Occidental y constituye una de las denominadas cuencas andinas sudamericanas. Se encuentra localizada en los Andes y región extrandina de Argentina y Chile central (Fig. 2). Se ubica entre las latitudes 32° y 40°S comprendiendo una extensa área de 120.000 km² sobre suelo argentino en el centro-oeste del país, abarcando principalmente las provincias de Neuquén y Mendoza, y parte de las provincias de Río Negro y La Pampa.

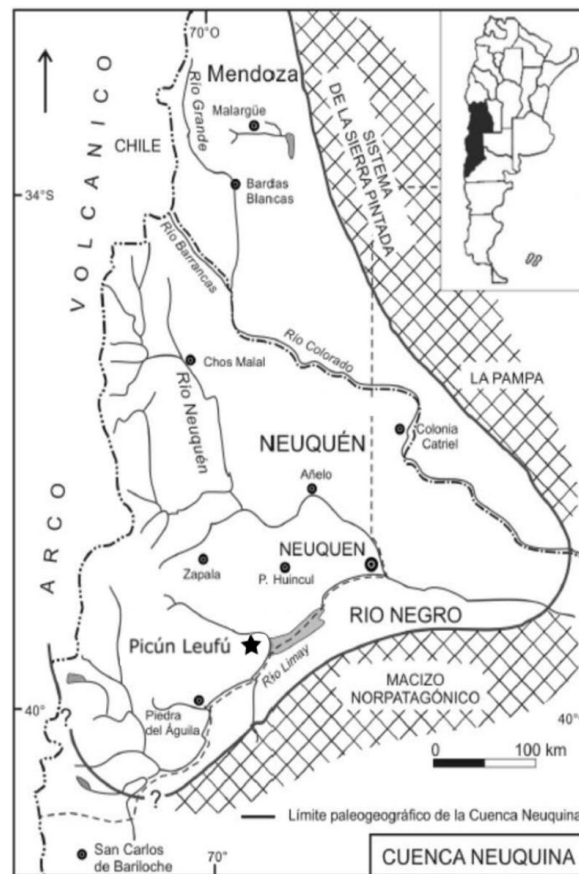


Figura N°2: Mapa paleogeográfico de la Cuenca Neuquina durante el Cretácico Temprano con la ubicación de la localidad de procedencia del material estudiado. Modificado de Lescano y Concheyro (2009).

El basamento de la Cuenca Neuquina se originó a partir de la deformación tectónica producida por la colisión del terreno Patagónico con Cuyania y Chilenia (Rapalini *et al.*, 2010), produciendo un colapso del orógeno en el Pérmico tardío y dando lugar a la provincia magmática Choiyoi. Esta actividad magmática se desarrolló durante el Pérmico y parte del Triásico sobre el margen continental activo del continente de Gondwana (Llambías y Sato, 2011). El magmatismo continuó durante el Triásico Tardío al Jurásico Temprano, marcando el fin del ciclo Gondwánico y dando inicio al ciclo Andino (Mosquera y Ramos, 2005).

La cuenca presenta una potente sección estratigráfica conformada por sedimentos marinos y continentales silicoclásticos, carbonáticos y evaporíticos acumulados a lo largo de su evolución. La sucesión representa un intervalo de tiempo comprendido entre el Triásico Tardío? y el Cenozoico temprano. En el Engolfamiento Neuquino la mayor parte de los registros sedimentarios del Mesozoico se encuentran en subsuelo y los estratos se encuentran poco deformados. En contraste, la región andina presenta una serie de fajas plegadas y corridas con orientación N-S generadas por las deformaciones del Cretácico–Cenozoico temprano, proporcionando excelentes afloramientos de las sucesiones mesozoicas (Howell *et al.*, 2005).

Entre el Jurásico Temprano y el Cretácico Temprano tuvieron lugar ciclos sedimentarios con alternancia de sedimentación marina y continental (Arregui *et al.*, 2011). El ciclo marino acontecido en el Tithoniano–Valanginiano temprano se encuentra representado por la Formación Vaca Muerta, la Formación Picún Leufú y equivalentes, marcando la máxima expansión marina dentro del marco de un engolfamiento somero (Leanza *et al.*, 2011).

Desde el punto de vista paleontológico, la Cuenca Neuquina presenta una alta relevancia global. Posee uno de los registros de invertebrados y vertebrados marinos

jurásicos y cretácicos más diversos y abundantes del hemisferio sur (*e.g.*, Aguirre-Urreta *et al.*, 2008, 2011; Gasparini y Fernández, 2011; Riccardi, 2011), incluyendo bivalvos, cefalópodos, gastrópodos, corales, equinodermos, anélidos, peces y reptiles marinos, entre otros. Este registro ha permitido la elaboración de un esquema bioestratigráfico preciso para el margen occidental de Gondwana (*e.g.*, Aguirre-Urreta y Rawson, 1999a, 1999b; Aguirre-Urreta *et al.*, 2007; Riccardi *et al.*, 2000), proporcionando una excelente correlación dentro de la cuenca y con las faunas y sucesiones de otras partes del mundo, como el Tethys. Además del significado bioestratigráfico, la fauna de macroinvertebrados proporciona una excelente herramienta de estudio para los análisis biofaciales y tafonómicos (Lazo, 2006, 2007; Riccardi, 2015).

Grupo Mendoza

El Grupo Mendoza fue definido por Groeber (1946, “subciclo Mendociano”) como parte de su “Ciclo Ándico” junto con el “Huitriniano” (Leanza *et al.*, 2011). Posteriormente, Stipanovic *et al.* (1969) establecieron la denominación de Grupo Mendoza (Fig. 3, Leanza *et al.*, 2011). Este grupo define a las facies marinas calcáreo-arcilloso-esquistosas que conforman los depósitos marinos de Neuquén y el sur de Mendoza, encontrándose subdividida en tres unidades tectosedimentarias según lo establecido por Legarreta y Gulisano (1989):

1) **Grupo Mendoza Inferior:** comprendido entre las discordancias Araucánica (Kimmeridgiano inferior) y Huncálica (entre el Valanginiano inferior bajo y el Valanginiano inferior alto) (Leanza *et al.*, 2011). El grupo comienza con los depósitos continentales de la Formación Tordillo y sus equivalentes (Formación Sierras Blancas, Catriel y Quebrada del Sapo) (Spalletti *et al.*, 2011). El ciclo marino inicia con una transgresión representada por la súbita aparición de los depósitos pelíticos de la

Formación Vaca Muerta (Leanza *et al.*, 2011). Este fenómeno corresponde a una inundación súbita caracterizada por una superficie de ravinamiento en la base de la unidad y una intensa deformación sinsedimentaria de muchas de las capas cuspidales de la Formación Tordillo (Mutti *et al.*, 1994). En la subcuenca Picún Leufú se registran, por encima de las pelitas negras de la Formación Vaca Muerta y con una distribución acotada, los depósitos de areniscas líticas verdosas de *nearshore* proximal de la Formación Carrín Curá (Leanza *et al.*, 2011). A esta unidad se sobreponen las areniscas y pelitas carbonáticas de la Formación Picún Leufú, la que se apoya en transición sobre la Formación Vaca Muerta en gran parte de la subcuenca. La Formación Picún Leufú representa un ambiente somero de plataforma externa (Armella *et al.*, 2008; Leanza, 1993). La última unidad del Grupo Mendoza Inferior se encuentra representada por los depósitos fluviales conglomerádicos de la Formación Bajada Colorada (Leanza *et al.*, 2001, p. 47).

2) **Grupo Mendoza Medio:** comprendido entre las discordancias Huncálica (Valanginiano inferior alto) y Coihuéquica (Hauteriviano medio) (Leanza, 2009). Inicia con los depósitos arenosos continentales de la Formación Mulichinco, poco después de un brusco descenso en el nivel del mar (Gulisano *et al.*, 1984) e influenciado por un alzamiento tectónico (Schwarz *et al.*, 2006). Por encima de esta unidad se depositaron los sedimentos marinos de la Formación Agrio, aflorando con notable continuidad a lo largo del sector andino de la Cuenca Neuquina (Spalletti *et al.*, 2011). En la subcuenca Picún Leufú, los depósitos conglomerádicos basales del Miembro Pilmatué de la Formación Agrio se apoyan discordantemente sobre los depósitos fluviales de la Formación Bajada Colorada (Leanza *et al.*, 1997).

3) **Grupo Mendoza Superior:** comprendido entre las discordancias Coihuéquica (Hauteriviano medio) y Pampatrílica (Hauteriviano tardío). Se encuentra integrado por

los miembros Avilé y Agua de la Mula de la Formación Agrio. El primero de ellos consta principalmente de areniscas continentales de ambientes fluviales, eólicos y lacustres, constituyendo una unidad acumulada durante un estadio de mar bajo, y relacionada con un descenso relativo del nivel del mar (Veiga *et al.*, 2011). Su contacto superior es neto y abrupto con los depósitos marinos profundos del Miembro Agua de la Mula. Este miembro corresponde a una sucesión marina de gran espesor compuesta por pelitas, lutitas, areniscas y carbonatos bioclásticos con un elevado contenido fosilífero (Spalletti *et al.*, 2001). Por encima se deposita el Miembro Chorreado, ubicado entre el Miembro Agua de la Mula de la Formación Agrio y el Miembro Troncoso inferior de la Formación Huitrín (Gutiérrez *et al.*, 2011). Debido a observaciones de superficie y a los criterios de mapeo geológico, este miembro fue posicionado como el término cuspidal de la Formación Agrio (Leanza, 2003).

CENOMANIANO	F. Candeleros (Grupo Neuquén <i>pars</i>)			
ALBIANO	Fase Miránica Principal			
APTIANO	F. Lohan Cura	Mb. Cullín Grande Mb. Puesto Quiroga		
	Fase Miránica Intermedia			
BARREMIANO	F. La Amarga	Mb. Piedra Parada Mb. B. de Caichique Mb. Puesto Antigual		
HAUTERIVIANO	Fase Miránica Inicial			
VALANGINIANO	Grupo Mendoza	F. Agrio	Zona de transición	
		Fase Catanillica		
BERRIASIANO	Grupo Mendoza	F. Bajada Colorada		
TITHONIANO		F. Picún Leufú	Gr. F. Nogueira	F. Limay
		F. Vaca Muerta		F. Ortiz
KIMMERIDGIANO		F. Qda. del Sapo		F. Pichi P. Leufú

Figura N°3: Columna estratigráfica del Jurásico Tardío al Cretácico Temprano para la Cuenca Neuquina. Tomado y modificado de Leanza y Hugo (1997).

Esta unidad, reconocida principalmente en subsuelo, se encuentra caracterizada por un brusco cambio litológico, presentando depósitos carbonáticos-clásticos en la parte inferior y evaporíticos en la parte superior (Gutiérrez Pleimling *et al.*, 2011). Posee rocas que indican un ambiente marino restringido depositadas sobre una rampa de poca pendiente, limitando en el techo por los depósitos continentales del Miembro Troncoso de la Formación Huitrín (Vergani *et al.*, 2002).

Formación Picún Leufú

En el sur de la provincia de Neuquén se reconoce la Formación Picún Leufú, la cual presenta afloramientos al norte y al sur de la ciudad de Zapala. Hacia el sur de la misma se ubica su localidad tipo, en la intersección de la Ruta Nacional n°40 con el Arroyo Picún Leufú (Fig. 4).

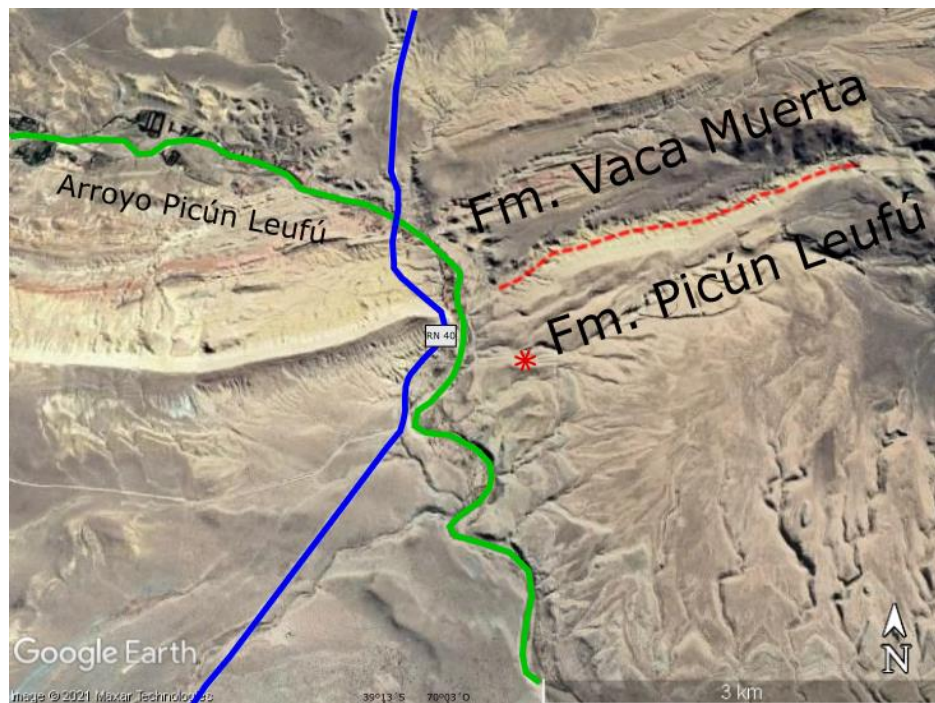


Figura N°4: Mapa del área de estudio próxima a la intersección de la Ruta Nacional N°40 y el Arroyo Picún Leufú, señalando las unidades de interés y el límite aproximado entre ellas. La estrella roja indica el lugar de recolección del material estudiado.

Al norte la unidad se expone en el área del Cerrito Caracoles, próxima a la vera de la Ruta Provincial N°22, en la comarca conocida como Los Catutos, donde solo aflora la sección basal de la unidad (Armella *et al.*, 2007).

La Formación Picún Leufú fue definida por Leanza (1973) para designar al “Conjunto de calizas, arcillitas y areniscas blanquecinas que se interponen concordantemente entre las pelitas de la Formación Vaca Muerta o las lenguas distales de la Formación Carrín Curá y las areniscas de la Formación Bajada Colorada (Leanza *et al.*, 2001, p. 41), dando lugar a un depósito de 350 metros de espesor en su localidad tipo.

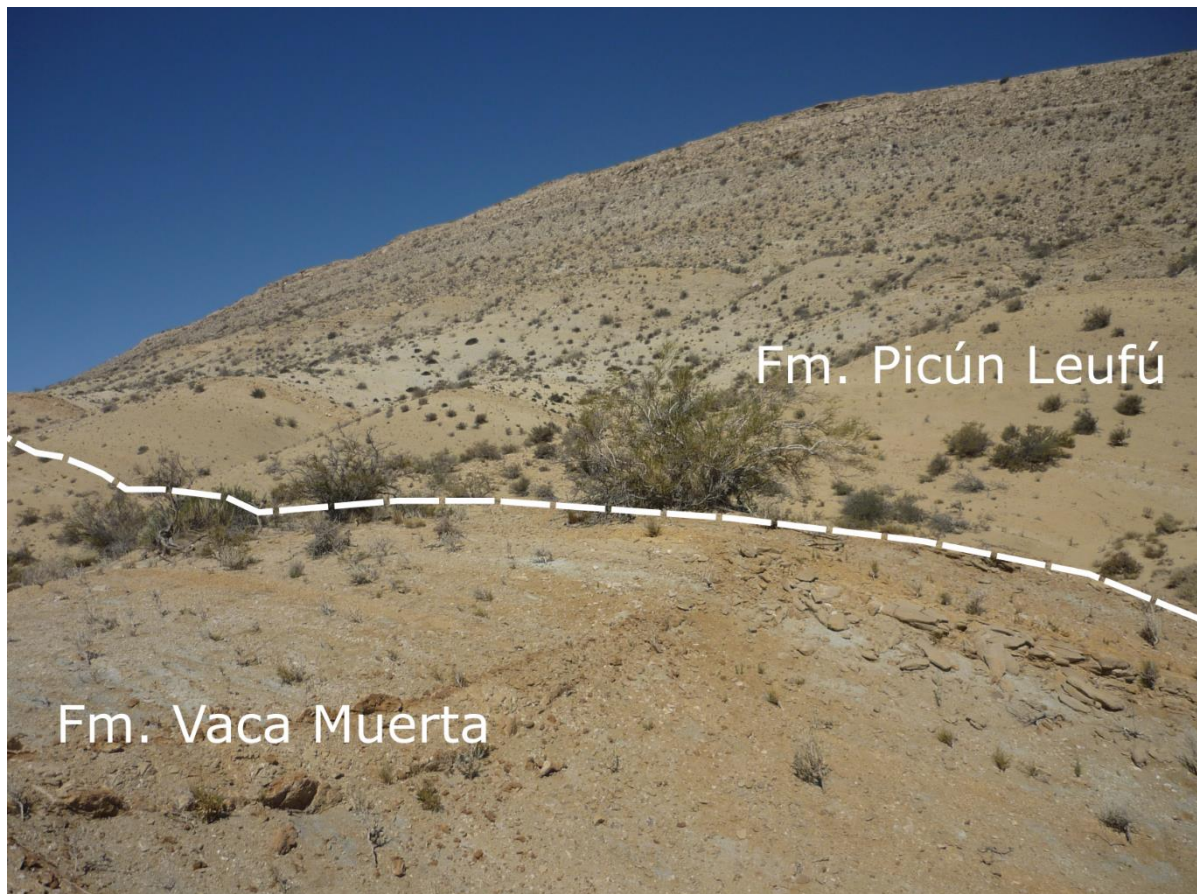


Figura N°5: Contacto aproximado (transicional) entre las formaciones Vaca Muerta y Picún Leufú en el perfil estudiado.

Los estratos son muy fosilíferos y ambas áreas de afloramiento se encuentran bien correlacionadas a través de la bioestratigrafía con amonoideos y bivalvos (Leanza, 1973; Leanza y Garate Zubillaga, 1987; Weaver, 1931). En la localidad tipo se encontraría representado el intervalo Tithoniano–Berriasiano a través de depósitos marinos acumulados durante un período de mar alto (Armella *et al.*, 1999; Leanza y Hugo, 1997; Spalletti *et al.*, 2000). La presencia de los géneros de amonoideos *Subdichotomoceras*, *Lytohoplites*, *Corongoceras* y *Substeueroceras* permiten acotarlo al intervalo Tithoniano tardío–Berriasiano temprano (Leanza, 1973, 1981). En el área del Cerrito Caracoles se reconocen las calizas litográficas correspondientes al Miembro Los Catutos de la Formación Vaca Muerta (Leanza y Zeiss, 1990) y por sobre las mismas los depósitos carbonáticos de la Formación Picún Leufú (Fig. 5).

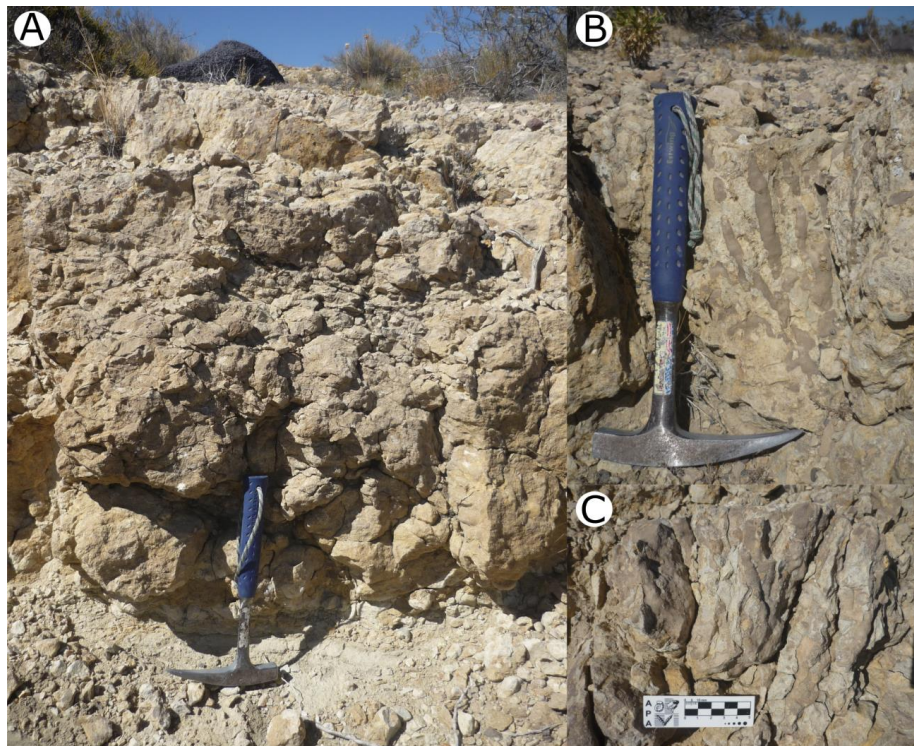


Figura N°6: Detalle del banco portador de los casiduloideos aquí estudiados dentro del tramo final del tercio inferior de la Formación Picún Leufú (A). Corales ramosos formando parte de la fauna acompañante de los equinoideos en las capas portadoras (B y C).

El registro de los amonoideos *Corongoceras*, *Substeueroceras* y *Pseudosubplanites grandis* permite asignarle a esta última una edad tithoniana tardía–berriasiana temprana (Armella *et al.*, 2007; Leanza, 1973, 1981; Leanza y Zeiss, 1990).

Con referencia al paleoambiente, se ha determinado que corresponde a una plataforma carbonática de poca pendiente, compuesta por facies que marcan un sistema costero protegido, de aguas templadas poco profundas y bien oxigenadas (Armella *et al.*, 2008) (Fig. 6). En el área del Cerrito Caracoles, las facies marinas son más profundas, correspondientes al margen de la plataforma interna, donde se desarrollan facies de barras y canales junto a facies de baja energía de ambientes protegidos (*lagoon*) y formación de arrecifes en parche, de morfología lenticular y con la presencia de los organismos constructores (corales, bivalvos y algas) (Armella *et al.*, 1999, 2007) (Fig. 7).

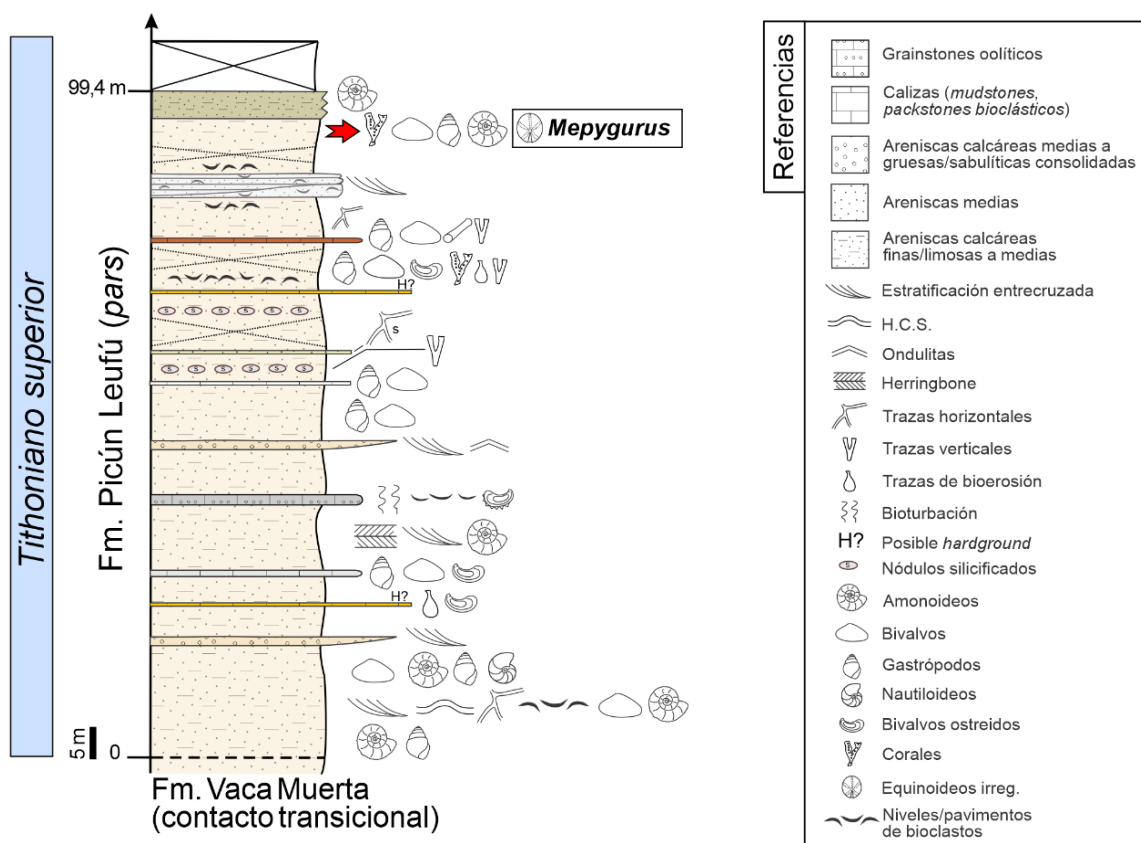


Figura N°7: Columna sedimentaria general del tercio inferior de la Formación Picún Leufú en la localidad tipo. La flecha roja indica el banco portador del material de estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material analizado consta de nueve ejemplares recolectados en afloramientos de la Formación Picún Leufú en su localidad tipo, próxima a la intersección entre el Arroyo Picún Leufú y la Ruta Nacional N°40 (39° 12' 50,6" S; 70° 02' 52,1" O).

El banco portador se encuentra hacia el tope de una porción de perfil parcialmente cubierta. En ella asoma una coquina de matriz arenosa fina blanquecina a amarillenta. En la parte inferior porta los equinodermos aquí estudiados, acompañados de un ejemplar de gastrópodo pleurotomárido, bivalvos diversos (*Pinna*, *Modiolus*, *Ceratostreon*, *Pholadomya*, *Cucullaea*, *Lucina*, *Steinmanella*) y amonites (*Corongoceras*); hacia arriba se registran corales, *Cucullaea* y ostras del género *Ceratostreon*. La coquina se cubre nuevamente y vuelve a aflorar algunos metros hacia arriba, presentando las mismas características y fauna.

Para el proceso de limpieza mecánica de los ejemplares se utilizaron puntas planas de vidia de 5 mm, un martillo neumático ARO modelo 8315-B, planchuelas de gomaespuma de 15 x 15 cm, pegamento (cianoacrilato), lupa binocular con cámara fotográfica y todo el material de seguridad requerido en el taller de trabajo.

El material fue cuidadosamente preparado al remover los excedentes de sedimento de los diferentes sectores de la teca por acción del martillo neumático y las puntas planas de vidia. La limpieza se realizaba una vez acomodado el ejemplar sobre la planchuela de goma con alguna de las dos regiones ubicada bajo la lupa binocular y enfocando una fuente de luz anexa oblicua sobre la teca. Posteriormente se posicionaba el martillo neumático con la punta inclinada en un ángulo aproximado de 45° para que el movimiento vibracional no repercuta directamente sobre el espécimen, eliminando el sedimento al formar pequeñas celdas cuadrículadas que desprendían el material al pasar sobre él.

La región aboral de los individuos presentaba sectores no continuos de sedimento que obstruían las placas oculares, genitales y la placa madreporica. También presentaban uno o más petaloides cubiertos, en su mayoría sobre la región media del mismo como en algunas placas interporíferas. Para ayudar a diferenciar aquello que era sedimento del resto de la estructura se humedeció el área trabajada con agua vertida con gotero y/o a través de un paño mojado. Al eliminar el sedimento y llegar a una zona de contacto con las placas se cambió el instrumental por la punta plana de vidia, permitiendo continuar con la remoción manual del particulado. Es importante mencionar que parte del relieve tecal fue removido debido a la íntima relación que presentaba el sedimento con la estructura, perdiéndose información en el proceso (*e.g.*, contacto entre poros del ambulacro y base de las espinas).

En la región adoral el sedimento cubría la totalidad de la boca y los filodes en la mayoría de los ejemplares llegando incluso a los bordes tecales. El procedimiento seguido fue el mismo que el utilizado para la región aboral. Además, se realizó un proceso diferente al despejar los filodes, consistiendo en posicionar la punta del martillo neumático casi paralelo a la superficie de contacto, permitiendo remover el excedente cuidando el relieve general de la boca y los burreletes.

Debido a vibración del martillo neumático, muchos sectores de algunos ejemplares se fracturaron y desprendieron material en el proceso. Para subsanar esta situación se utilizó pegamento en las áreas debilitadas, uniendo las zonas fracturadas o reposicionando los segmentos dispersos.

Para la ubicación taxonómica del material se utilizó la clasificación de Kroh y Smith (2010). La terminología descriptiva y morfológica empleada es la utilizada por Kier (1962) y Melville y Durham (1966).

Todo el material se encuentra depositado en el Repositorio de la Colección de Paleontología de la FCEN-UBA (CPBA 21815).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

La sistemática del Orden Cassiduloidea ha sufrido cambios a lo largo de los años. El grupo se encuentra posicionado con un sustento filogenético fuerte dentro de la infraclase Irregularia (Latreille, 1825) junto al resto de equinoideos irregulares (Fig. 8). Sin embargo, las clasificaciones realizadas sobre los taxones que integran al orden han sufrido muchos cambios, generando variaciones respecto a la monofilia del grupo.

A mediados del siglo XX se establecen los primeros análisis importantes de casiduloideos. Mortensen (1948) realiza una gran contribución al conocimiento taxonómico de los casiduloideos y a través del análisis comparativo con respecto al Orden Holoctypoida, uno de los taxones menos derivados de los equinoideos irregulares.

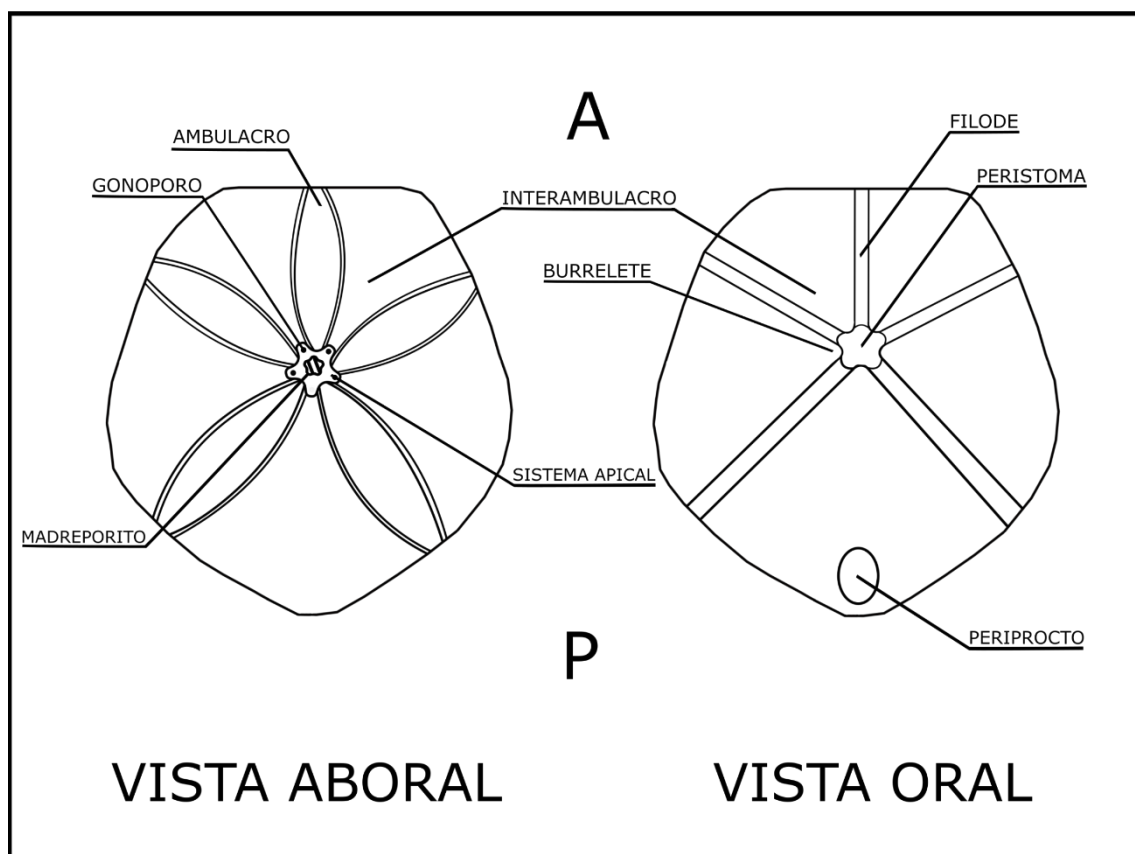


Figura N°8: Esquema en vista aboral y oral de un casiduloideo con sus estructuras características.

A, anterior; P, posterior.

Posteriormente, Kier (1962) establece nuevas relaciones de parentesco dentro del grupo, presentando un total de diez familias (Galeropygidae, Clypeidae, Cassidulidae, Apatopygidae, Nucleolitidae, Faujasiidae, Clypeolampadidae, Echinolampadidae, Pliolampadidae y Archiaciidae) y realiza correcciones en base a la poca precisión de la información e ilustración de autores previos. Además, establece una categorización con las tendencias evolutivas de los casiduloideos desde su aparición en el Jurásico, analizando la morfología de los taxones fósiles y sus variaciones en los estados de carácter de sus sinapomorfías.

Es a partir del trabajo realizado por Smith (1981) que se realizan los primeros análisis cladísticos sobre equinodermos que incluyen a los casiduloideos, estableciendo los primeros resultados sobre la parafilia del grupo.

En la década de los 90's los análisis cladísticos comienzan a tener una mayor robustez al incorporar la información molecular a los datos morfológicos de los casiduloideos actuales y fósiles. Suter (1994a, 1994b) proporciona una de las filogenias con ambas fuentes de información, utilizando las familias y géneros establecidas previamente por Kier (1962). Como resultado, se observa una elevada homoplasia dentro del Orden Cassiduloida, generando inestabilidades topológicas que socavan la monofilia de muchos géneros al tiempo que se siembran dudas sobre las tendencias evolutivas preestablecidas.

El análisis realizado por Smith (2001) sugiere que los casiduloideos son un grupo de grado que comprende un pequeño número de taxones monofiléticos que conducen hasta el clado Clypeasteroida, con los taxones jurásicos conformando el grupo *stem*. Esto presenta importancia filogenética debido a que todos los estudios cladísticos corroboran su proximidad con los clypeasteroideos hasta el punto de considerar a los casiduloideos como el grupo que les dará origen (Kroh y Smith, 2010; Littlewood y Smith, 1995; Mongiardino y Thompson, 2020; Souto *et al.*, 2019; Suter 1994b). Posteriormente, Kroh

y Smith (2010) establecen una nueva filogenia manteniendo la asignación de Neognathostomata con la agrupación de Cassiduloida y Clypeasteroida. Sin embargo, los ejemplares dentro del Orden Cassiduloida siguen presentando problemas referentes a su parafilia, estableciendo nuevas relaciones en proximidad con los clypeasteroideos.

Mongiardino y Thompson (2020) realizan el análisis cladístico más reciente hasta el momento, manteniendo el estatus de informalidad al término “casiduloideos”. No obstante, crean una nueva división tripartita del orden estableciendo un marco monofilético al grupo. Los tres clados nombrados son: 1) Oligopygoida (Rose, 1982), grupo que retiene la linterna de Aristóteles en los adultos; 2) Cassiduloida (Agassiz y Desor, 1847), incluyendo a todos los grupos que pierden la linterna de Aristóteles en la adultez; 3) Nucleolitoida (Hawkins, 1920), comprendiendo a todo el agrupamiento de la diversidad mesozoica de los “cassiduloida”.

Si bien el análisis cladístico más reciente pertenece a Mongiardino y Thompson (2020), la sistemática establecida por Kroh y Smith (2010) será la utilizada en la presente tesis de licenciatura ya que se encuentra ampliamente aceptada en la descripción taxonómica contemporánea.

Es importante destacar que las diferentes áreas del esqueleto se encuentran definidas a través del sistema de simetría del cuerpo. El más utilizado dentro de la paleontología es el de Lovén (Melville y Durham, 1966) (Fig. 9), el cual establece un sistema nomenclatural para cada parte del cuerpo a través del plano de simetría posicionado en el eje antero-posterior. En él se establece que las regiones ambulacrales sean numeradas en sentido antihorario y con la utilización de números romanos. Para las regiones interambulacrales el sentido es similar y la numeración se realiza con números arábigos. Este sistema será el utilizado en la presente tesis de licenciatura para nombrar las diferentes regiones del cuerpo de los casiduloideos.

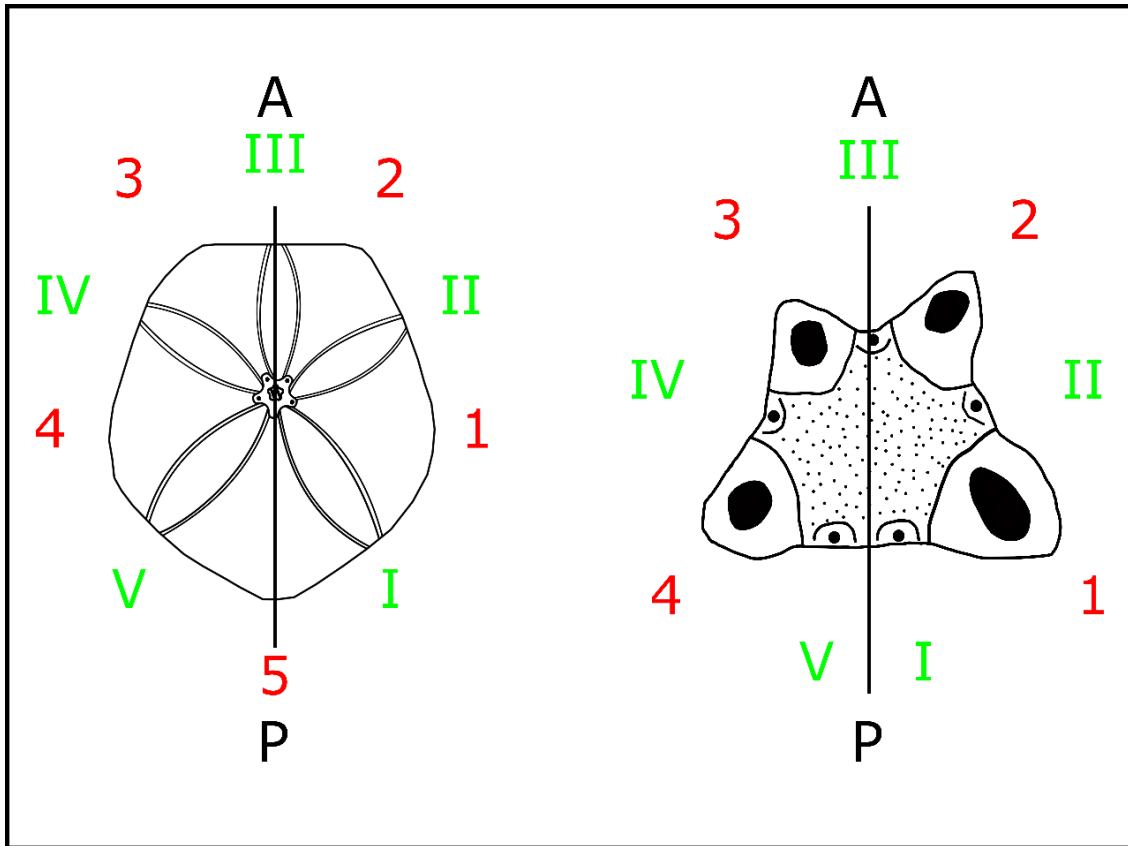


Figura N°9: Representación de la simetría de Lovén sobre un casiduloideo en vista aboral (izq.) y en un detalle del sistema apical (der.). A, anterior; P, posterior.

Características de interés taxonómico

Morfología tecal

Los casiduloideos presentan tecas con una superficie oral generalmente plana y una región aboral fuertemente redondeada, presentando un contorno ovoidal en la mayoría de los géneros. Esta característica les permite soterrarse con mayor facilidad (Kier, 1962). Sin embargo, existen especies pertenecientes al género *Conolampas* donde su morfología cónica les imposibilita realizar dicha acción, utilizando los podios para recoger detritos grandes y posicionarlos sobre el esqueleto (Pawson y Pawson, 2013; Smith, 1984). Es por ello que la forma y dimensión de la corona representan los primeros rasgos diagnósticos en la taxonomía del grupo, existiendo variaciones entre las diferentes

familias y géneros que lo integran (Durham y Melville; 1966; Kier, 1962, 1974; Mortensen, 1948; Souto *et al.*, 2019).

Los casiduloideos suelen poseer pequeños tamaños respecto de otros equinoideos (*e.g.*, regulares) pudiendo variar entre los 30 mm y 120 mm de longitud (Gladfelter, 1978; Radwanska y Jain, 2020; Souto *et al.*, 2011; Souto y Martins, 2018; Telford y Mooi, 1996). Pueden presentar modificaciones en los márgenes anterior y posterior de la teca, aunque su contorno es casi exclusivamente ovalado (Smith, 1984). El margen anterior puede ser recto (*Mepygurus*), redondeado (*Astrolampas*) o con una incisión (*Pygurus*), mientras que el margen posterior puede extenderse formando un rostro, teniendo dos curvaturas laterales denominadas escotaduras (Barras, 2006; Kier, 1962). Estas características se encuentran muchas veces compartidas entre los diferentes géneros, dificultando la asignación taxonómica (Barras, 2006; Kier, 1962). Es por esto que se deben extremar las precauciones al utilizar el contorno tecal como una característica diagnóstica en solitario, siendo indispensable recurrir a otros rasgos con mayor valor diagnóstico.

Las medidas generales del material aquí estudiado se encuentran en el **Cuadro N°1**.

Cuadro N°1: Los ejemplares señalados con un asterisco (*) proporcionan medidas incompletas y no fueron tomados dentro del promedio.		
Ejemplar	Largo máximo (cm)	Ancho máximo (cm)
CPBA 21815.1	5,04	4,60
CPBA 21815.2	4,92	4,40
CPBA 21815.3*	4,52	4,22
CPBA 21815.4	3,89	3,59
CPBA 21815.5	4,15	3,82
CPBA 21815.6	4,67	3,42
CPBA 21815.7	3,69	3,44
CPBA 21815.8*	4,16	3,47
CPBA 21815.9*	4,12	3,53
Promedios	4,39	3,88

Sistema apical

El sistema apical de los casiduloideos se encuentra ubicado en la región aboral en una posición central de la teca, pudiendo encontrarse levemente desplazado hacia adelante en algunos taxones fósiles y actuales (Mooi, 1990b) (Fig. 10). Se encuentra compuesto por un variado número de placas de las cuales dos presentan relevancia conformacional en todos los casiduloideos: las placas oculares y genitales. Las placas oculares parecen carecer de una función específica, siendo una parte conformacional del sistema (Kier, 1962). En cambio, las placas genitales presentan conexión con las gónadas siendo el nexo en la liberación de las gametas hacia el medio. En los casiduloideos, se observa la pérdida de la placa genital 5, asociado a la migración del periprocto por fuera del sistema apical (Kier, 1974).

También existen otros tipos de placas conocidas como complementarias o catenales. El origen de estas placas también se encuentra asociado a la migración del periprocto por fuera del sistema apical, rellenando los espacios generados por el desplazamiento de este (Wagner y Durham, 1966). Las placas complementarias se encuentran dentro del sistema apical, mientras que las placas catenales se encuentran ubicadas en una línea en conexión con el periprocto (Wagner y Durham, 1966) variando en la cantidad y forma de las mismas en los diferentes taxones a partir del Jurásico (Saucède *et al.*, 2007).

El sistema apical de los casiduloideos incluye cuatro gonoporos y una placa madreporica, pudiendo variar en el número de placas genitales, normalmente cuatro para taxones jurásicos y reducido a una única placa a partir del Valanginiano (Kier, 1962).

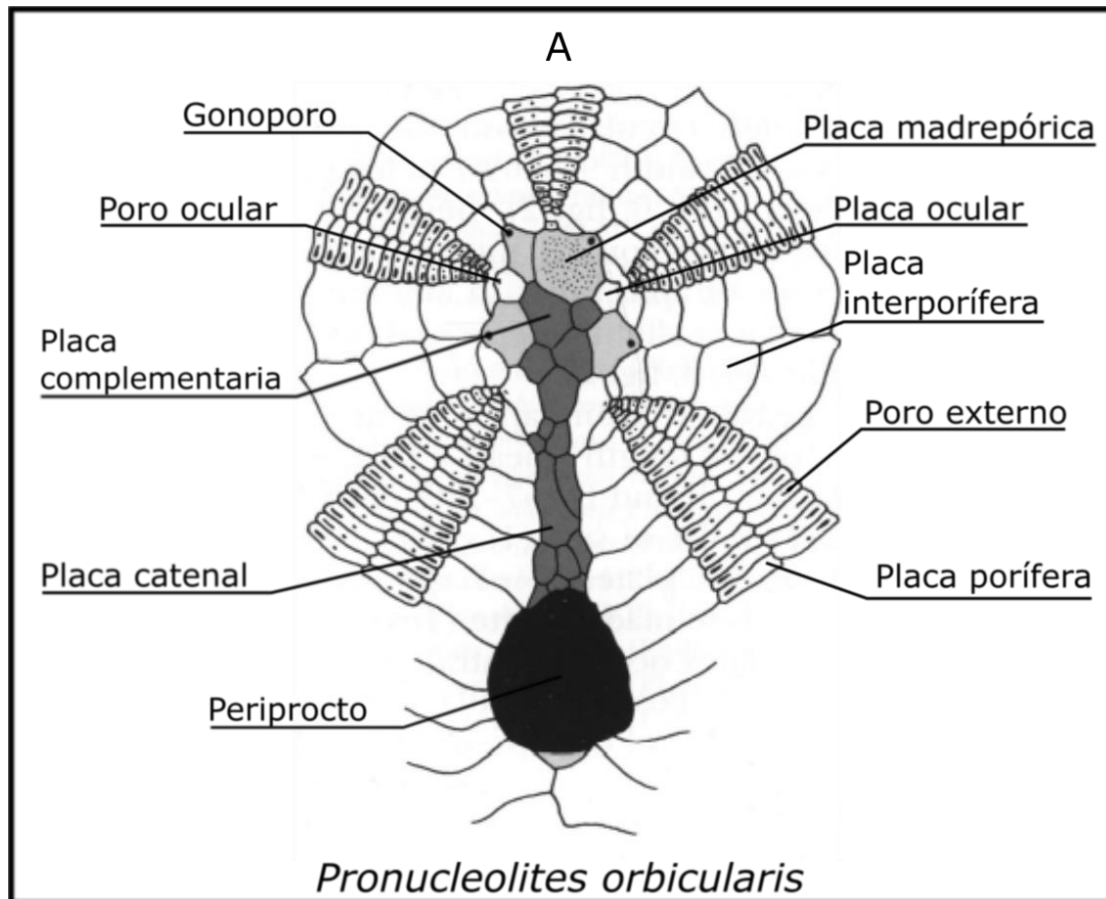


Figura N°10: Representación de las diferentes estructuras en la región aboral en *Pronucleolites orbicularis*. A, anterior. Tomado y modificado de Barras (2006).

En las especies jurásicas el sistema apical presenta cuatro poros genitales y placas complementarias y catenales bordeando al sistema apical, presentando la conformación tetrabasal (Kier, 1962). Para el Cretácico Temprano, las especies presentan un sistema tetrabasal con cuatro poros genitales pero con la ausencia de placas catenales o complementarias (Kier, 1962). A partir del Cretácico Tardío se observa una reducción en el número de placas genitales que deviene en la fusión, la pérdida o la reabsorción de estas estructuras con relación a la placa madreporica, estableciendo la conformación de tipo monobasal (Kier, 1962). Esta tendencia a la reducción del sistema apical es abrupta y con una marcada direccionalidad hacia la conformación monobasal, encontrándose que todas las especies post-cretácicas mantienen esta estructuración (Barras, 2006; Kier,

1962, 1974; Mooi, 1990). Esto puede sugerir que el sistema apical monobasal es estructuralmente más fuerte que su contraparte tetrabasal, debido a la ausencia de suturas contiguas (Kier, 1962) (Fig. 11).

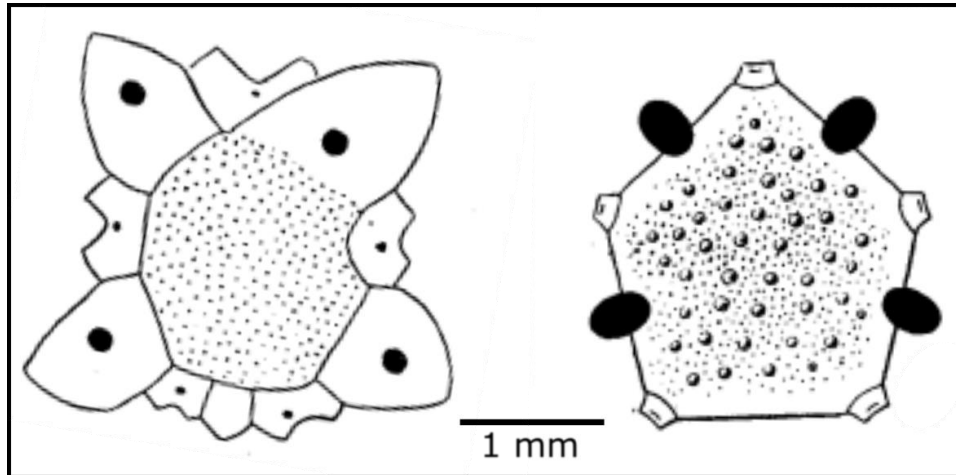


Figura N°11: Esquema comparativo entre un sistema apical tetrabasal (izq.) de *Pygurus blumenbachii* y un sistema monobasal (der.) de *Zuffardia sautilipoi*. Tomado y modificado de Mortensen (1948).

Sistema ambulacral

Los casiduloideos poseen un sistema ambulacral representado por cinco ambulacros en la región aboral de la teca cumpliendo la función respiratoria del organismo al intercambiar oxígeno con el medio. Los ambulacros varían en forma, tamaño y longitud desde el centro y hacia los márgenes tecaes indicando el área por debajo de la cual el organismo quedaría cubierto por sedimento al soterrarse (Kier, 1962). Cada ambulacro consta de dos pares de poros que conectan entre sí pudiendo diferenciar una región porífera, con poros internos y externos, de una región interporífera donde se desarrollan los tubérculos que soportarán a las espinas (Rodríguez, 2007). Los podios asociados a estos poros funcionan a modo de branquias, produciendo corrientes a través de los cilios de su estructura (Telford y Mooi, 1996). Estos poros pueden presentar distintas formas

variando en estructuras alargadas, ensanchadas o bien con morfología redondeada, teniendo implicancias taxonómicas (Kier, 1974).

En la región oral de la teca, el sistema ambulacral se encuentra ubicado en cinco depresiones que conectan el margen tecal con el peristoma denominadas filodes. Estos surcos cumplen una función alimenticia al seleccionar partículas terrígenas con los podios y desplazarlos hacia la boca para su ingestión. Los filodes pueden ser clasificados en dos tipos morfológicos: Pigúrido y Nucleolítico (Fig. 12).

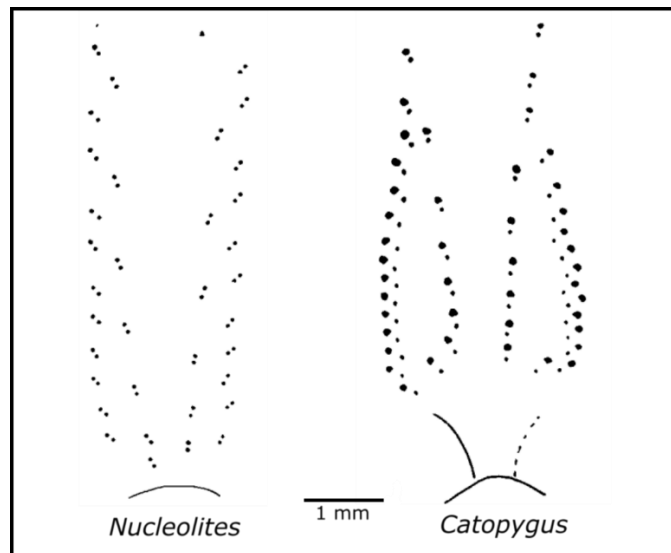


Figura N°12: Representación de los tipos ambulacrales Nucleolítico (izq.) y Pigúrido (der.). Modificado de Kier (1972).

El primero de ellos presenta un gran número de poros pares distribuidos a lo largo de su superficie llegando a ocupar los márgenes del filode. Este tipo morfológico es el menos derivado, siendo común en los taxones pre-cenomanianos como es el caso del género *Pygurus* (Kier, 1962).

La morfología nucleolítica, en cambio, se caracteriza por presentar una fuerte reducción en la cantidad total de poros ambulacrales en los filodes, llegando a poseer uno

o dos pares por placa, observable en aquellos taxones post-cenomanianos y en algunos casiduloideos contemporáneos como *Cassidulus caribaeorum* (Lamarck, 1801).

Esta tendencia evolutiva se encuentra acompañada con la aparición de los poros bucales ubicados encima de los burreletes, permitiendo una mayor especialización de los podios y brindando una función sensorial (Kier, 1962; Telford y Mooi, 1996).

Burreletes

Rodeando el peristoma se encuentran los burreletes, elevaciones producto de un mayor desarrollo del estereoma donde se emplazan espinas y podios que ayudan en el transporte de alimento hacia la boca (Kier, 1962). La posición en la región oral es constante a lo largo de toda la evolución de los casiduloideos, ubicándose en las placas interambulacrales y limitados lateralmente por los filodes (Barras, 2006). Esto produce un perímetro que rodea al peristoma conformado por burreletes y filodes, el cual se denomina floscele (Kier, 1962).

Estas estructuras se encuentran presentes en todos los casiduloideos con diferentes niveles de desarrollo. En los taxones jurásicos suele ser pobre y las terminaciones suelen ser redondeadas dentro del peristoma. Contrariamente, en las especies del Cretácico y el Cenozoico estas estructuras son más prominentes y es durante el Maastrichtiano que alcanzan el cenit en el desarrollo, siendo más grandes y tomando forma de dientes en algunos géneros (Kier, 1974) (Fig. 13).

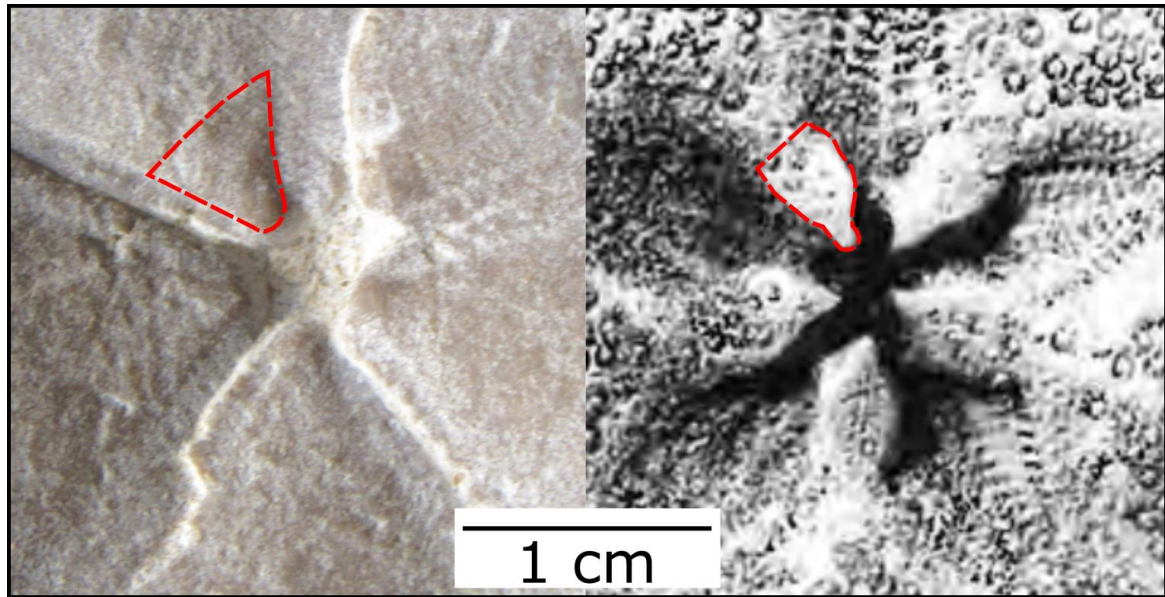


Figura N°13: Comparación entre los bureletes (contorno rojo) redondeados del ejemplar CPBA 21815.4 (izq.) y aquellos con morfología de dientes en *Pygurus* (*Pygurus*) *mendelsohni* (der.) del Albiano superior de Sudáfrica (foto tomada de Greyling y Cooper, 1993, fig. 6).

Periprocto

El periprocto en los casiduloideos se encuentra desplazado hacia la región posterior de la teca, variando en su forma y ubicación sobre la corona y encontrándose en muchos casos dentro de una depresión (Barras, 2006; Kier, 1962, 1974; Mortensen, 1948). Este desplazamiento permite la salida del ano del sistema apical y ocasiona una reestructuración morfológica, perdiendo el poro genital 5 y su correspondiente placa genital (Mortensen, 1948).

El posicionamiento del periprocto comienza siendo supramarginal en los primeros casiduloideos (*e.g.*, *Clypeus* y *Nucleolites*), desplazándose hacia la región oral durante el Cretácico Temprano (Kier, 1962). La posición inframarginal se mantiene en géneros del Jurásico Tardío y en algunas especies durante el Cretácico (*e.g.*, *Astrolampas*), presentando morfologías sencillas como subtriangulares o elongadas (Fig. 14). Sin

embargo, a partir del Cenozoico, el posicionamiento del periprocto vuelve a ser supramarginal pero más alejado del sistema apical que las especies jurásicas (Kier, 1962).

El posicionamiento del ano alejado del sistema apical se debe al desarrollo de los ambulacros petaloideos como estructuras respiratorias. Esto evita que los desechos digestivos se aglutinen e impidan su correcto funcionamiento (Kier, 1962).

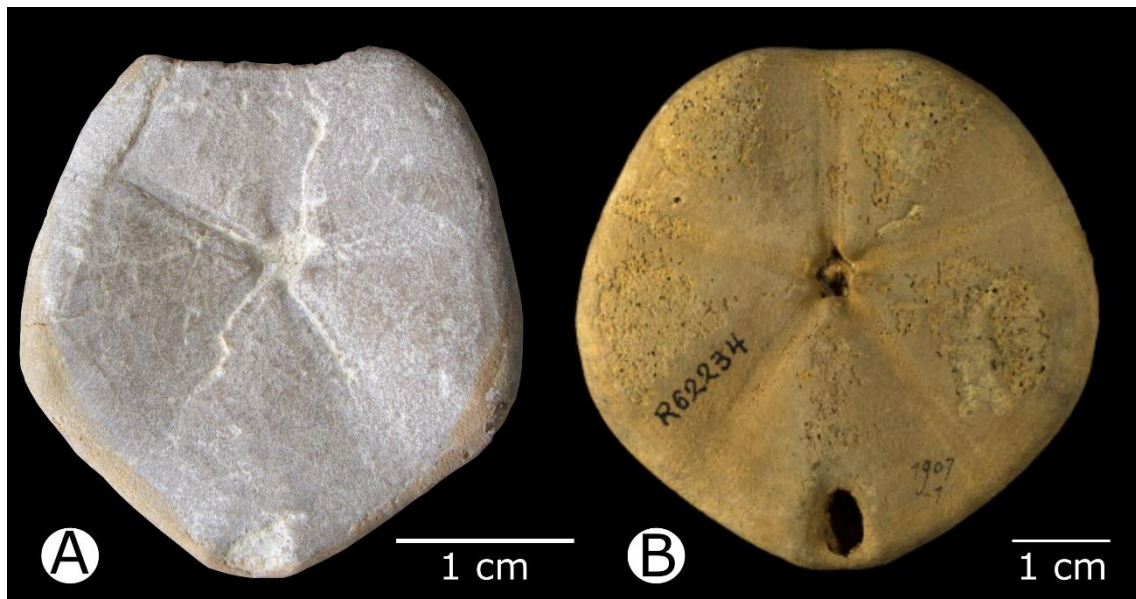


Figura N°14: Comparación entre los periproctos del ejemplar CPBA 21815.4 proveniente de la Formación Picún Leufú (A) y *Pygurus depressus* (B), del Jurásico medio de Madagascar (Currier, 1925). Nótese la morfología subtriangular del ejemplar argentino. Imagen B tomada de la web (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

Espinas

Las espinas en los casiduloideos suelen ser pequeñas y muy abundantes alrededor de la teca, al igual que ocurre en los espatangoideos y los clypeasteroideos (Kier, 1974; Kroh, 2010; Mortensen, 1948). Se encuentran posicionadas a lo largo de la corona en las placas interambulacrales sobre tubérculos, como ocurre con los equinoideos regulares (Smith, 1984).

Los tubérculos donde son emplazadas las espinas de mayor tamaño se conocen como tubérculos primarios. Estos, a su vez, se encuentran rodeados por los tubérculos secundarios y miliares; siendo los lugares de emplazamiento de las espinas de segundo y tercer orden (Smith, 1984) (Fig. 15).

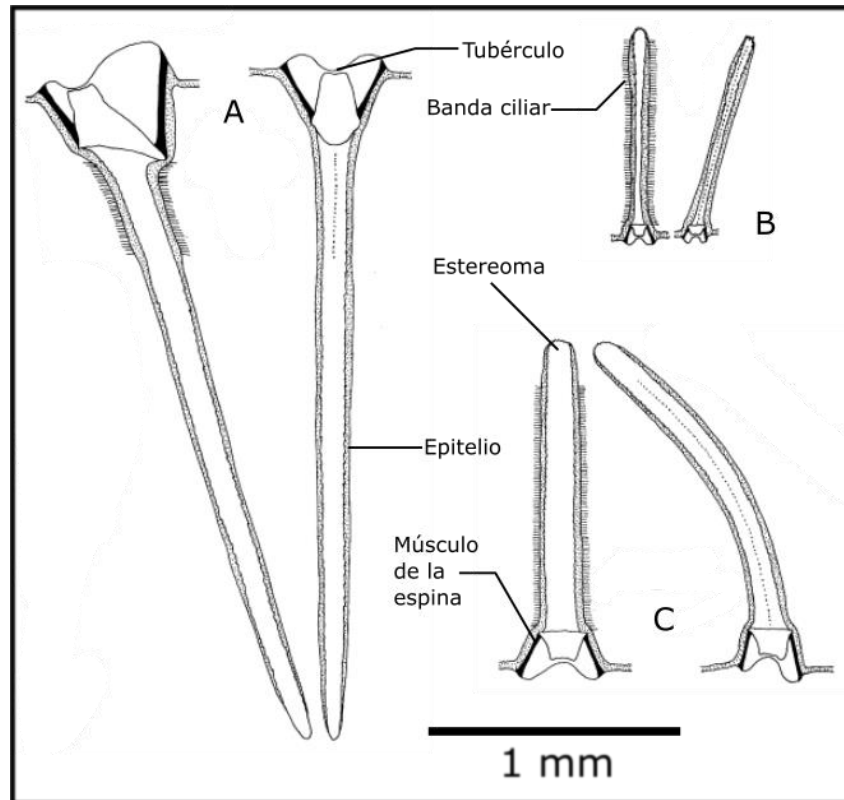


Figura N°15: Representación de los diferentes tipos de espinas en la superficie tecal del equinoideo actual *Cassidulus caribaeorum*. Las espinas locomotoras (A) son las de mayor tamaño y las más pequeñas las miliares (B). También se observan las de segundo orden (C) que se emplazan sobre los burreletes. Tomado y modificado de Telford y Mooi (1996).

Las espinas cumplen funciones diferentes entre las regiones principales de la corona. En la región aboral ayudan al desplazamiento de las partículas terrígenas hacia la parte baja del cuerpo, produciendo un sistema de corrientes hacia los márgenes tcales (Telford y Mooi, 1996). En la región oral, producen una serie de movimientos elípticos para poder

excavar dentro del sustrato (Gladfelter, 1978). También ayudan al desplazamiento de las partículas alimenticias hacia la boca una vez son transportadas por los podios de los ambulacros.

Es importante destacar que las espinas de los casiduloideos no suelen preservarse en el registro fósil, además de constituir elementos poco diagnósticos taxonómicamente, siendo muy similares entre las especies actuales.

Sistemática Paleontológica

Clase Echinoidea Leske, 1778

Grupo corona Microstomata Smith, 1984

Grupo corona Neognathostomata Smith, 1981

Orden Cassiduloida Agassiz y Desor, 1847

Comentarios: Los primeros casiduloideos hacen su aparición en el Jurásico Inferior, aumentando gradualmente su diversidad hasta alcanzar su acmé en el Eoceno (Kier, 1962). En la actualidad, el grupo se encuentra representado por pocas especies (Mooi, 1990a), distribuidas a lo largo del planeta a excepción de las regiones polares (Ghiold, 1989). El grupo es altamente conservador en cuanto a su morfología, destacando las variaciones sobre su sistema apical. Los taxones pre-maastrichtianos presentan un sistema apical tetrabasal, mientras que en los post-maastrichtianos es de tipo monobasal (Kier, 1962).

Familia indet.

Género *Mepygurus* Pomel, 1883

Especie tipo: *Pygurus michelini* Cotteau, 1849, p. 70 [= *Pygurus depressus* L. Agassiz en Agassiz y Desor, 1847, p. 162]; por designación subsecuente de Lambert y Thiery (1921, p. 356).

Distribución geográfica: descrito en Francia, Suecia, Inglaterra, Madagascar, Somalia, Chile y Argentina (Agassiz y Desor, 1847; Cotteau, 1849; Larrain y Biró-Bagóczy, 1985; este trabajo).

Rango estratigráfico: Bajociano–Tithoniano (Jurásico Medio–Jurásico Tardío).

Diagnosis [tomada de Kier (1962, pág. 48) y Pommel (1883)]: esqueleto bajo, ancho, levemente redondeado; sistema apical central a levemente anterior; filodes deprimidos, estrechos; tres a cuatro series de poros pares en cada mitad ambulacral no conjugada, primer poro par muy próximo al borde del peristoma, periprocto inframarginal y ovalado.

Discusión: este género se encuentra descrito en Europa y Madagascar, presentando un rango estratigráfico comprendido entre el Bajociano y el Oxfordiano. Con la especie aquí estudiada se extiende este rango hasta por lo menos el Tithoniano.

La definición del género fue realizada por Pommel (1883), identificando rasgos morfológicos que lo separan del género *Pygurus* Agassiz, 1839, *i.e.*, la forma de sus flosceles y la presencia de grandes tubérculos en la región oral de la teca. Sin embargo, las similitudes entre ambos géneros generaron controversia sobre el nivel taxonómico al que deberían pertenecer. Esto llevó a Beurlen (1933) y a Mortensen (1948) a considerar a *Mepygurus* como un subgénero dentro de *Pygurus*, postura utilizada posteriormente por Kier (1962) para posicionar a *Mepygurus* como el taxón menos complejo del género. Este

criterio fue el utilizado por Rodríguez (2007) para asignar al ejemplar MOZ P1 5580 a *Pygurus* (*Mepygurus*). Sin embargo, Barras (2006) mantuvo el estatus de género, señalando que la distinción de los filodes mencionada por Pommel (1883) era justificación suficiente.

A esta controversia se suma la sinonimia de *Mepygurus* respecto al género *Astrolampas* Pommel, 1883. Según Kroh y Mooi (2022), *Mepygurus* es considerado sinónimo posterior subjetivo de *Astrolampas*. Sin embargo, bajo la investigación realizada en la presente tesis, no se ha encontrado la publicación en la que se justifique este acto nomenclatural. Barras (2006) solo mencionó la sinonimia, pero no la justificación. En la publicación de Kroh y Smith (2010), la mención al género *Astrolampas* es meramente ilustrativa sin abarcar la problemática de la sinonimia.

Esta disyuntiva presenta se encuentra acrecentada debido a las especies tipo que poseen dichos géneros. La especie tipo de *Mepygurus* es *Pygurus depressus* L. Agassiz en Agassiz y Desor, 1847, mientras que la de *Astrolampas* es *Pygurus productus* L. Agassiz, 1836. Estas especies presentan similitudes, como lo son la presencia de filodes angostos, rectos y continuos hasta el margen, con dos series de poros pares a cada mitad del ambulacro y burreletes poco desarrollados. Sin embargo, *Pygurus productus* presenta un periprocto longitudinal desplazado hacia anterior en la región oral de la teca, contrario a la posición inframarginal que posee *Mepygurus depressus*. Además, *P. productus* posee un margen anterior levemente redondeado en comparación al margen recto presente en *M. depressus*. Estos rasgos son aquí considerados como distintivos de ambos géneros, por lo cual se adopta el criterio de Pommel (1883) considerando a los mismos como taxones separados.

Mepygurus andinus (Larraín y Biró-Bagóczy 1985)

Figuras 16–18.

1985 *Pygurus andinus* Larraín y Biró-Bagóczy, pág. 1411, figs. 3–4.4.

2007 *Pygurus (Mepygurus)* sp. Rodríguez, p. 167–170, fig. 4.29

Holotipo: Colecciones Paleontológicas Universidad de Concepción (CPUC) RM./85-5
Río Maitenes, Cajón del Fierro, Tithoniano superior, 02/8-28/65.

Material analizado: nueve ejemplares (CPBA 21815.1–9) de la Formación Picún Leufú
en su localidad tipo, Provincia de Neuquén. Tithoniano superior.

Descripción: teca elongada, más larga que ancha, con un largo que varía entre 36,9 mm y 50,4 mm. Contorno subpentagonal con margen anterior recto, posterior levemente elongado proyectando un rostro. Márgenes laterales más largos sobre la región anterior del cuerpo. Ancho máximo sobre la región posterior de la teca, a dos tercios del sistema apical, que varía entre 34,2 mm y 46 mm. Sistema apical levemente desplazado hacia anterior, tetrabasal, con preservación de los poros genitales 1, 2, 3 y 4. Placa madreporica presente en la región central del sistema apical. Ambulacros petaloides elongados, con ancho máximo a un tercio del sistema apical, continuos hasta el margen y rectos distalmente. Petaloide III levemente más angosto que los ambulacros pareados. Petaloides subiguales. Zona porífera amplia con poros conjugados. Zona interporífera grande con una pequeña cresta paralela a la sutura del petaloide. Poros externos elongados e internos simples. Región adoral preservada y deprimida. Filodes rectos y continuos hasta el margen tecal, no se observan los poros ambulacrales. Peristoma anterior pentagonal.

Burreletes bajos y poco desarrollados con bordes redondeados. Periprocto inframarginal de morfología subtriangular.

Discusión: el material en su conjunto es conservador respecto de su morfología (Figs. 16–18). Todos los ejemplares presentan una corona subpentagonal con un margen anterior recto y un margen posterior rostrado. Sin embargo, el ejemplar CPBA 21815.2 es el único proporcionalmente diferente. Presenta una teca de morfología subpentagonal con los márgenes laterales más largos hacia la región anterior del cuerpo. Esto le brinda una disposición alargada en el eje antero-posterior. A su vez, se observa una fosa convexa hacia el peristoma, que delimita en la región oral con el segmento fracturado, pudiendo tratarse del contorno del surco anal. Esta morfología puede deberse a una variación intraespecífica. Debido a la escasez de material, es difícil realizar una descripción más detallada sobre la variabilidad morfológica de la especie. Sin embargo, el resto del material se ajusta a la descripción realizada, aunque algunos ejemplares (CPBA 21815.3, CPBA 21815.5 y CPBA 21815.8) se encuentran pobremente preservados.

El material de Chile Central descripto por Larraín y Biró-Bagóczy (1985) como *Pygurus andinus* presenta solo la región aboral de la teca, dificultando la comparación con los ejemplares de la Cuenca Neuquina a mayor detalle. No obstante, la similitud casi total de la corona al presentar un contorno subpentagonal, un margen anterior recto, márgenes laterales más largos sobre la región anterior del cuerpo y la misma morfología de los petaloides, suman las características necesarias para adjudicar a los ejemplares de Picún Leufú a la especie *P. andinus* (Fig. 16). A diferencia de lo propuesto por Larraín y Biró-Bagóczy (1985), se considera aquí que la morfología subpentagonal de la teca descrita en la diagnosis representa una característica más asociable al género *Mepygurus*. En cambio, las especies dentro del género *Pygurus* suelen presentar un contorno tecal con

un margen anterior inciso, márgenes laterales redondeados y un margen posterior rostrado con escotaduras (*e.g.*, *Pygurus montmonilli* [Agassiz, 1836a], *Pygurus blumenbachi* [Koch y Dunker, 1837], *Pygurus (Pygurus) arabicus* Kier, 1972). También muestran contornos redondeados o poco rectificadas (*e.g.*, *Pygurus (Pygurus) complanatus* Tanaka, 1965, *Pygurus (Pygurus) mendelssohni* Greyling y Cooper, 1993, *Pygurus (Pygurus) posteroexpansus* Tanaka, 1984).

No obstante, los caracteres que permiten la diferenciación se basan en la morfología de los burreletes y la disposición y forma de los filodes. *Mepygurus* presenta burreletes menos desarrollados y poco elevados. Los filodes son rectos y el ancho se mantiene constante hasta el margen tecal, presentando entre dos y tres hileras de poros pares a cada mitad del ambulacro. *Pygurus* posee burreletes bien desarrollados, elevados y con forma de dientes, filodes variables, teniendo en algunas especies el ancho máximo próximo al peristoma, con tres hileras de poros pares en cada mitad del ambulacro.

Los ejemplares recolectados en Picún Leufú poseen filodes rectos y angostos con un ancho constante hasta el ámbito y los burreletes presentan una buena distinción respecto del peristoma, mostrando bordes romos y una elevación similar al piso tecal. Sin embargo, no se logran distinguir los poros ambulacrales sobre los filodes por la pérdida de relieve generada en el proceso de limpieza del material. Cabe destacar que el ejemplar CPBA 21815.8 es el único que presenta la región oral con la disposición de los tubérculos en las zonas interambulacrales, pudiendo observarse la diferencia entre las bases de las espinas próximas al periprocto (siendo estas más pequeñas y menos espaciadas) de aquellas delimitadas entre dos ambulacros (de mayor tamaño y espaciamiento, salvo aquellas que se dirigen hacia la región posterior de la teca). No obstante, y al igual que el resto del material, los filodes no poseen poros ambulacrales visibles, limitando la descripción. Sin

embargo, la morfología y desarrollo de los burreletes junto a la forma de los filodes refuerzan la determinación del material de estudio como perteneciente a *Mepygurus*.

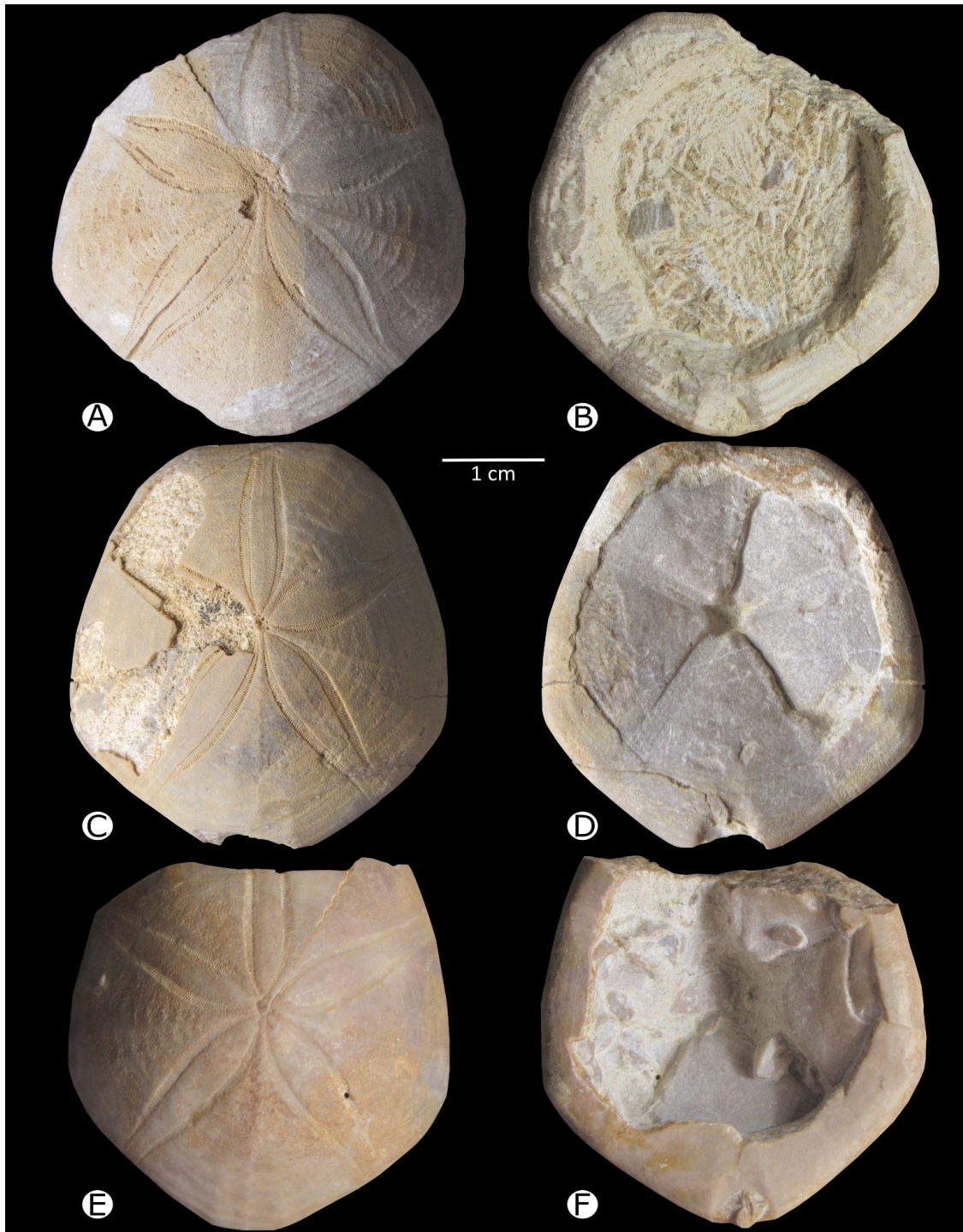


Figura N°16: *Mepygurus andinus* (Larraín y Biró-Bagóczy, 1985). **A-B**, CPBA 21815.1 en vistas **(A)** oral y **(B)** apical. **C-D**, CPBA 21815.2 en vistas **(C)** oral y **(D)** apical. **E-F**, CPBA 21815.3 en vistas **(E)** oral y **(F)** apical.

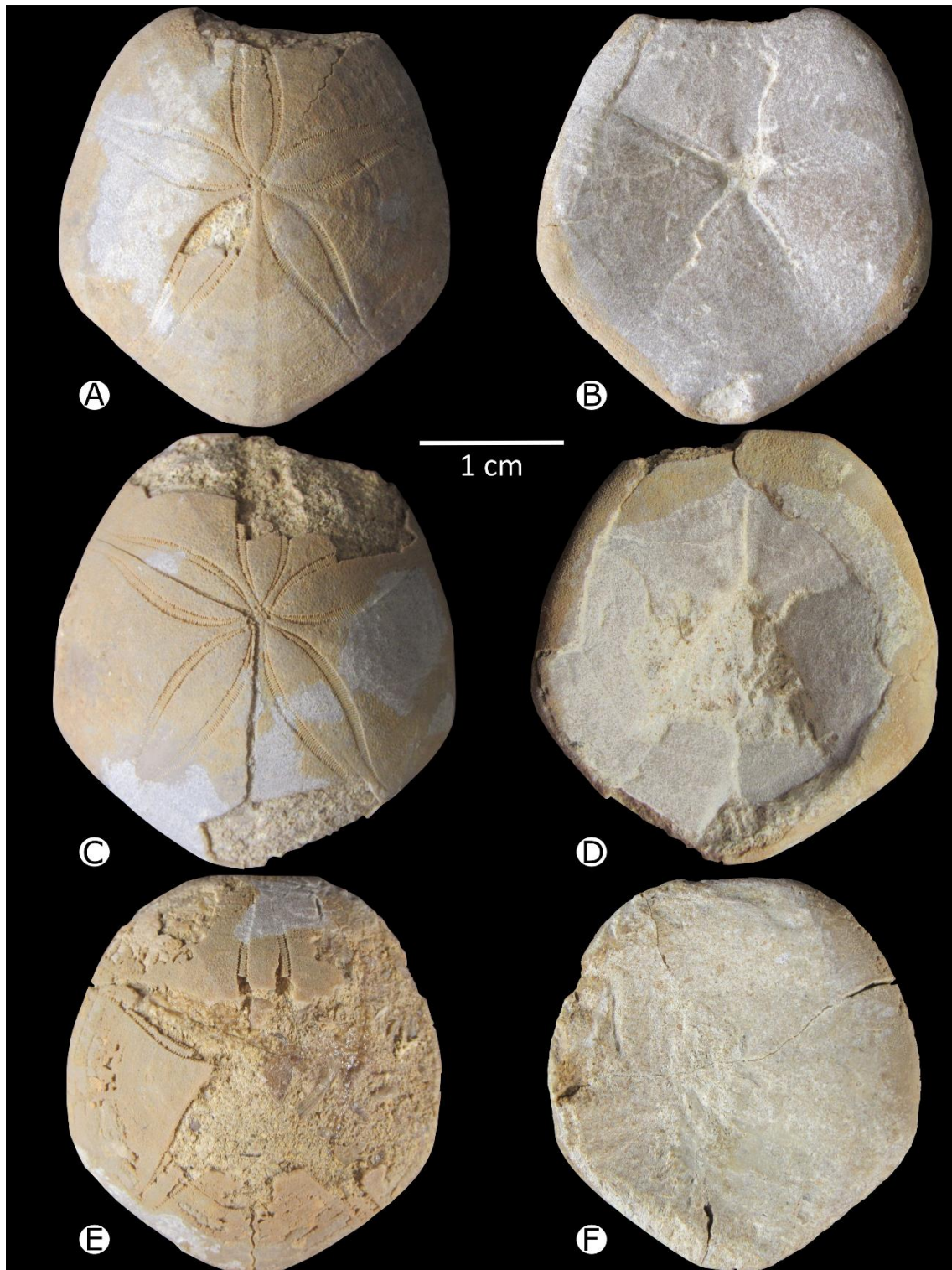


Figura N°17: *Mepygurus andinus* (Larraín y Biró-Bagóczy, 1985). **A-B**, CPBA 21815.4 en vistas **(A)** oral y **(B)** apical. **C-D**, CPBA 21815.5 en vistas **(C)** oral y **(D)** apical. **E-F**, CPBA 21815.6 en vistas **(E)** oral y **(F)** apical.

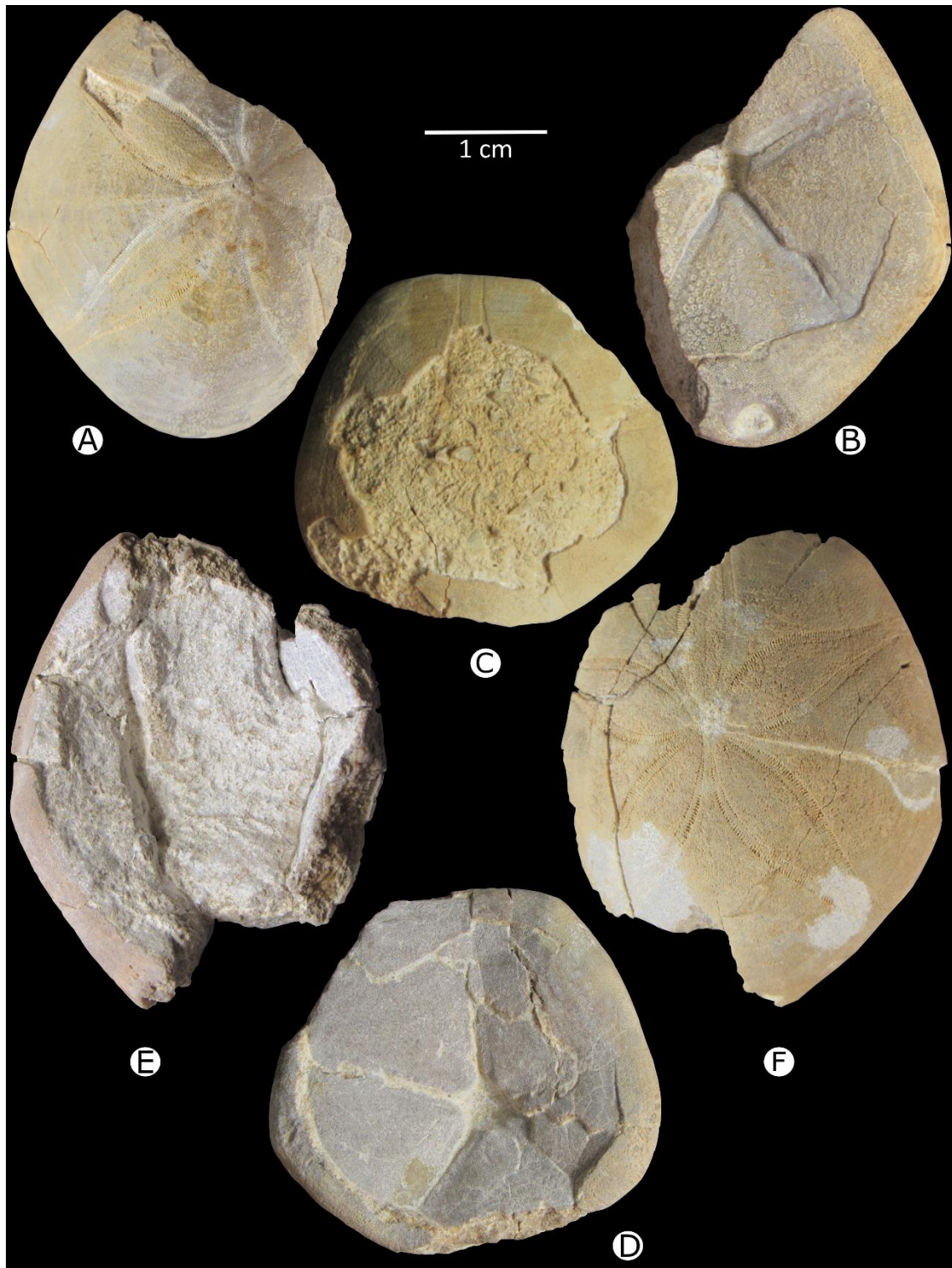


Figura N°18: *Mepygurus andinus* (Larraín y Biró-Bagóczy, 1985). **A-B**, CPBA 21815.7 en vistas (A) oral y (B) apical. **C-D**, CPBA 21815.8 en vistas (C) oral y (D) apical. **E-F**, CPBA 21815.9 en vistas (E) oral y (F) apical.

Además de *Mepygurus andinus*, cabe mencionar el registro de otras especies pertenecientes al género *Pygurus* en el Cretácico de América del Sur. Una de ellas es *Pygurus jagueyanus* Cooke, 1955, del Albiano de Colombia. Esta especie se diferencia de *M. andinus* por presentar una teca elongada de márgenes redondeados y escotaduras posteriores que terminan en un pequeño rostro en la región posterior de la teca. Además, en su región oral se observan burreletes bien desarrollados y la presencia de un periprocto inframarginal circular.

Otra de las especies provenientes del Cretácico Inferior de Colombia es *Pygurus columbianus* d'Orbigny, 1842. Este taxón presenta una teca subcircular con ambulacros petaloides angostos y continuos hasta el margen. Se diferencia de *M. andinus* por la morfología circular de la corona y por presentar petaloides con el ancho máximo sobre la mitad del ambulacro.

Del Cretácico Inferior de Brasil, *Pygurus tinocoi* Beurlen, 1966 se diferencia de *M. andinus* por presentar una teca más elevada y un margen posterior con escotaduras.

También se debe mencionar a *Mepygurus depressus*, del Bathoniano–Calloviano de Francia, Suiza, Inglaterra, Madagascar y Somalia, por ser la especie tipo del género. Presenta una teca subpentagonal de márgenes levemente redondeados. En su región oral posee filodes rectos y continuos hasta el margen, burreletes poco desarrollados y un periprocto inframarginal de morfología longitudinal. Se diferencia de *M. andinus* por su teca más redondeada y por la forma elongada de su periprocto.

Por último, se debe mencionar a *Mepygurus michelini* Cotteau, 1849, del Oxfordiano de Gran Bretaña. Presenta una teca subcircular con márgenes fuertemente redondeados. En su región oral posee filodes rectos y continuos hasta el margen, burreletes levemente desarrollados y un periprocto inframarginal con forma de gota, apuntando el ápice hacia

la región anterior del cuerpo. Se diferencia de *M. andinus* por poseer una teca subcircular y por la forma de gota de su periprocto.

Es importante destacar la descripción realizada por Rodríguez (2007) del material de la Formación Picún Leufú, colectado por J. Garate Zubillaga en el Cerro Lotena y el Cerro del Burro y depositado en el Museo de Ciencias Naturales “Dr. Prof. Juan A. Olsacher”, en la Provincia de Neuquén. Los ejemplares, determinados por la autora como *Pygurus* (*Mepygurus*) sp., se encuentran preservados con la región oral cubierta por sedimento. Esto dificulta su determinación, al igual que lo ocurrido con el material proveniente de Chile. No obstante, las tecas presentan una morfología similar a lo descrito en la presente tesis, tanto en la forma subpentagonal del ámbito como en la disposición del sistema apical (*i.e.*, tetrabasal).

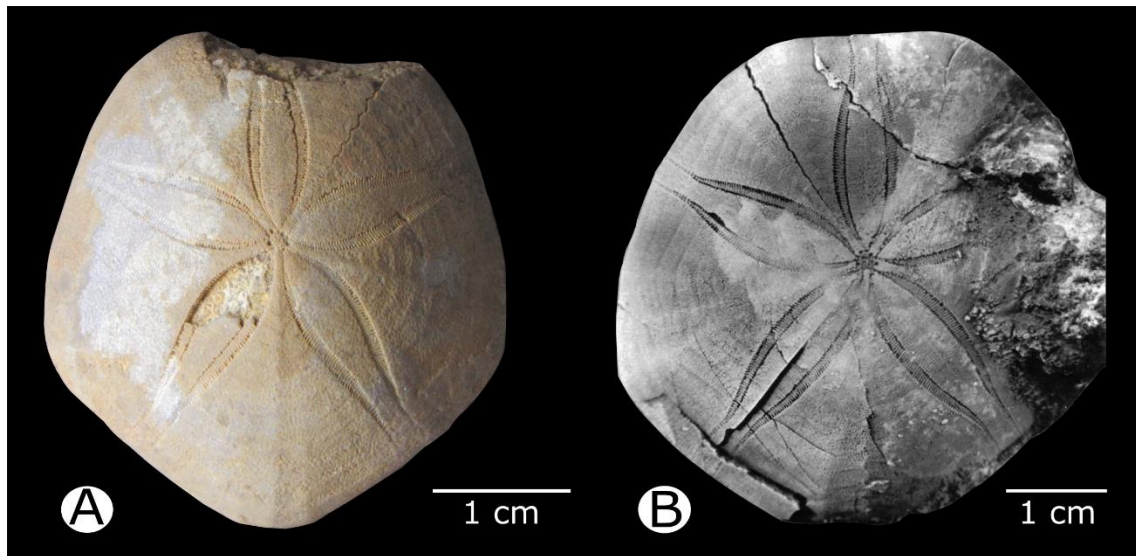


Figura N°19: Imagen comparativa entre el ejemplar CPBA 21815.4 (A) y el holotipo de *Mepygurus andinus* CPUC RM./85-5 procedente de Chile (Larraín y Biró-Bagóczy, 1985) (B). Imagen B tomada de Larraín y Biró-Bagóczy (1985, fig. 3).

Además, los ambulacros presentan continuidad hasta los márgenes y la característica forma de petaloide. Esto refuerza la presencia de individuos pertenecientes a la especie

Mepygurus andinus dentro de la subcuenca de Picún Leufú. Sin embargo, algunos ejemplares deben ser preparados para constatar las características de la región oral (*i.e.*, burreletes, filodes y periprocto), mientras que otros presentan disolución en sus tecas (Fig. 20). Esto imposibilita la obtención de un mayor detalle de la zona ya que gran parte del material se encuentra modificado, a tal punto de perderse los relieves y las estructuras de interés taxonómico.

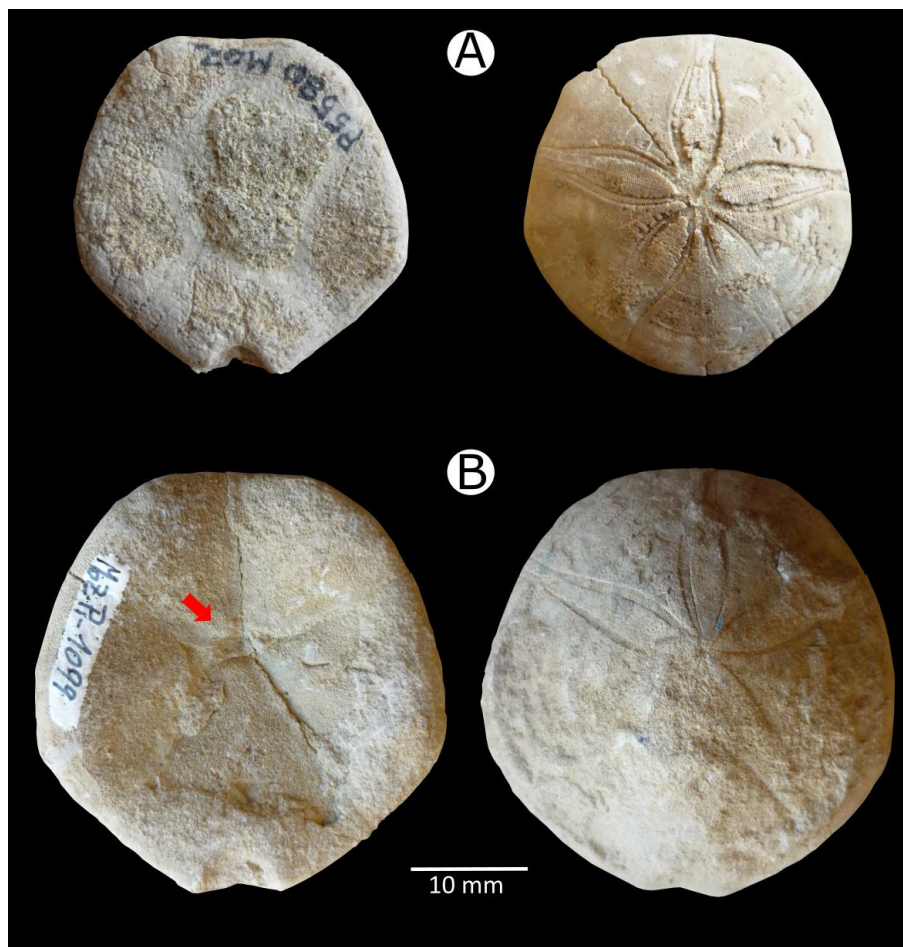


Figura N°20: Imagen de los ejemplares MOZ P1 5580 (A) y MOZ P1 1099 (B) mostrando la región aboral (arriba) y la región oral (abajo) respectivamente. La flecha roja indica la presencia de burreletes poco desarrollados (abajo).

TAFONOMÍA

El término tafonomía fue definido por Efremov en 1940 para designar a la rama de la Paleontología que estudia la transición de los restos de los organismos desde la biósfera hasta la litósfera. Posteriormente, fue denominado por Behrensmeier y Kidwell (1985, p. 105) como “el estudio de los procesos de conservación y cómo estos afectan a la información en el registro fósil”. Por tanto, la tafonomía es un subsistema conceptual dentro de la paleontología que tiene como objeto de estudio al fósil en sí y a su origen, no como resto biológico o como indicador estratigráfico (Fernández López, 1991).

La tafonomía juega un rol importante en la representación de los equinodermos dentro del registro fósil, dictaminando los rangos taxonómicos que pueden ser identificados, los linajes evolutivos establecidos y los estudios de diversidad y disparidad que pueden realizarse (Nebelsick y Mancosu, 2021). A su vez, permite interpretar patrones biogeográficos (Carter y McKinney, 1992), ayuda en el análisis de eventos de extinción (Smith, 1990), en estudios vinculados a condensación tafonómica (Kowalewski *et al.*, 2018), en la interpretación paleoecológica (Beláustegui *et al.*, 2013; Kroh y Nebelsick, 2003; Thompson *et al.*, 2015) y en la utilización de los equinoideos como indicadores bioestratigráficos durante el Cenozoico (Carter y McKinney, 1992). Además, la presencia de bancos portadores de equinodermos completos o articulados reviste de utilidad en el análisis de los depósitos de preservación permitiendo establecer las condiciones de sepultamiento que dieron origen a la acumulación de los esqueletos (Nebelsick y Kroh, 2002; Oji y Amemiya, 1998; Seilacher, 1979; Seilacher *et al.*, 1985).

Las interpretaciones tafonómicas realizadas sobre las acumulaciones de equinoideos presentan un fuerte componente observacional a través del análisis de campo, correspondiéndose con la exposición de partes en superficie, la composición fosilífera y la diversidad y abundancia estudiadas en el área (Moffat y Bottjer, 1999).

Los equinoideos representan un grupo excelente para la realización de estudios paleoambientales debido a su alto potencial de preservación, a la ocurrencia en diferentes ambientes sedimentarios y a la capacidad de utilizar sus esqueletos para la reconstrucción de su historia de vida (Mancosu y Nebelsick, 2016).

La gran mayoría de los equinoideos presentan esqueletos multielementales compuestos por pequeñas piezas de calcita denominadas osículos. Esto permite que las preservaciones puedan variar entre tecas completamente articuladas o piezas esqueléticas sueltas en el sedimento ocupando grandes áreas de terreno (Smith, 1984). Es por esto que la preservación de los equinoideos en el registro fósil depende fuertemente de su morfología esquelética, de los factores ambientales y del tiempo transcurrido hasta su enterramiento (Nebelsick, 1995).

Potencial de preservación en equinoideos irregulares

Existe una diferencia en el potencial de preservación que presentan los equinoideos irregulares en comparación con los equinoideos regulares. Esto se debe al hábito excavador propio de los irregulares, permitiendo iniciar los procesos diagenéticos más rápidamente, en comparación con el hábito epifaunal propio de los equinoideos regulares, en relación a los sustratos duros que habitan (Ernst y Seibertz, 1977).

Sin embargo, se ha observado una secuencia jerarquizada sobre los procesos de desarticulación y fragmentación de las tecas en equinoideos actuales, que reviste similitud entre ambos grupos. Esta secuencia se divide en cinco estadios principales: 1) presencia de esqueletos completos que incluyen tecas, mandíbulas y varios apéndices; 2) tecas completas que consisten en filas conjuntas de ambulacros e interambulacros con pérdida del sistema apical; 3) fragmentación de la teca consistiendo en placas unidas-placas rotas a lo largo de los límites de la placa, encontrándose fragmentación de intraplaca o una

combinación de ambas; 4) placas desarticuladas y aisladas junto a otros elementos completos (espinas, placas apicales, elementos de la mandíbula y válvulas pedicelarias); 5) elementos fragmentados. La exactitud cronológica de las secuencias y la intensidad de los estadios depende de diversos factores que difieren entre los equinoideos regulares e irregulares (Nebelsick y Mancosu, 2021). Estos factores se encuentran divididos en extrínsecos e intrínsecos. Los factores extrínsecos son aquellos correspondientes a las condiciones del medio, como la energía, la salinidad, la tasa de sedimentación, la temperatura, la oxigenación y el tipo de sustrato. En cambio, los factores intrínsecos se encuentran asociados a las características inherentes de los diferentes taxones, tales como la arquitectura tecal (*e.g.*, grosor), la cantidad de partes asociadas a tejidos conectivos y el modo de vida de estos organismos.

Centrándonos dentro del grupo de los equinoideos irregulares se observa una mayor resistencia tecal dentro del grupo de los clypeasteroideos. Presentan una corona gruesa y un alto grado de refuerzo interno a través de columnas calcáreas que unen y dan soporte a las regiones orales y aborales de la teca, haciéndolos más resistentes al transporte y al retrabajo (Seilacher, 1979). Contrariamente, los espatangoideos son mucho más sensibles a las alteraciones *post-mortem* de sus esqueletos y suelen desintegrarse rápidamente si son expuestos a los agentes tafonómicos de mayor energía. Por tal motivo, las acumulaciones de espatangoideos con ejemplares bien preservados reflejan condiciones ambientales que permiten reconocer depósitos de sepultamiento rápido (Mancosu *et al.*, 2014).

Dentro de la tafonomía de los casiduloideos, existen diferencias vinculadas a la variación del grosor tecal entre las distintas especies. Además, se ha observado que carecen de refuerzos internos que den mayor soporte a la corona, haciendo del grosor una

de las principales características que permiten su preservación en el registro fósil (Donovan *et al.*, 2006).

Algunas especies como *Nucleopygus cubensis* (Weisbord, 1934) poseen una elevada resistencia a los ambientes someros de alta energía. El análisis realizado por Donovan *et al.* (2006) sobre las concentraciones de esta especie en el Cretácico Superior de Jamaica arrojaron que su preservación se debe a la robustez de su estructura. Para llegar a dicha conclusión realizaron comparaciones con capas conglomerádicas delgadas conteniendo *Eurhodia matleyi* (Hawkins, 1927) presentes en la Formación Chapelton (Miller y Donovan, 1996). Observaron que estos organismos presentan tecas de grosores similares y que habrían habitado zonas por encima del nivel de olas de tormenta. Esto habría generado la acumulación de las carcasas y, posteriormente, que dichas estructuras fuesen cubiertas rápidamente por el sedimento, logrando una muy buena preservación.

Análisis tafonómico de *Mepygurus andinus*

Para el análisis del material de la presente tesis de licenciatura se utilizarán diferentes índices tafonómicos mencionados por Speyer y Brett (1986).

El análisis fue realizado sobre todos los ejemplares, cuyas regiones orales y aborales fueron limpiadas para su posterior estudio. Es importante aclarar que el martillo neumático no presentaba la suficiente potencia como para romper y disgregar al material techal original, permitiendo la realización del apartado sedimentológico de la estructura.

Los índices tafonómicos que se pudieron medir fueron fragmentación, desarticulación, abrasión y disolución.

Fragmentación

La fragmentación corresponde a uno de los índices tafonómicos que representa la división de una parte total en porciones más pequeñas a través de esfuerzo físico, generando fracturas en regiones del esqueleto que no representan planos de debilidad naturales en la estructura, como lo son las zonas de unión entre dos o más placas (Fernández-López, 2000).

Este índice se categorizó en los siguientes estados:

- 1) No fragmentado: las piezas esqueléticas se encuentran unidas entre sí sin bordes agudos (100%).
- 2) Poco fragmentado: las piezas esqueléticas se encuentran unidas entre sí pero con algunas zonas rotas (100%-75%).
- 3) Fragmentado: alguna de las regiones ha perdido una característica de interés (*e.g.*, periprocto, sistema apical, burreletes) (75%-50%).
- 4) Muy fragmentado: alguna de las regiones se encuentra muy dañada, perdiendo más de una característica de interés en las dos regiones de la teca (<50%).

Desarticulación

La desarticulación corresponde a uno de los índices tafonómicos que representa la separación de un esqueleto multielemental en los componentes más pequeños que articulan entre sí (Fernández-López, 2000). Contrariamente a la fragmentación, la desarticulación se produce sobre los planos de debilidad del esqueleto. Este índice se encuentra altamente influenciado por la biodegradación debido a que muchas áreas que articulan entre sí suelen presentar tejido blando que funciona como material cohesivo. Por tal motivo, si la biodegradación aumenta también lo hace la desarticulación (Gorzalak y Salamon, 2013).

Este índice se categorizó en los siguientes estados:

- 1) Articulado: las tecas no presentan separación alguna entre planos de debilidad.
- 2) Desarticulado: las tecas presentan separación entre uno o más planos de debilidad.

Abrasión

La abrasión hace referencia a la “acción y efecto de desgastar por fricción, que resulta en la pérdida de materiales superficiales” (Fernández-López, 2000, p. 141). Este índice tafonómico se encuentra relacionado con el transporte en la interfase agua-sedimento y la distancia recorrida por el material o el impacto de partículas sobre la estructura (e.g., granos de arena) (Nebelsick, 1995).

Dentro del análisis se utilizará el término “indeterminado” para categorizar las regiones orales que no pudieron ser clasificadas por ninguno de los estados previamente definidos.

Este índice se categorizó en los siguientes estados:

- 1) No desgastado: las tecas no presentan abrasión.
- 2) Modificado: las tecas muestran abrasión en algún segmento de la misma.

Disolución

La disolución se define como la “acción y efecto de separar o eliminar componentes químicos de un elemento tafonómico” (Fernández-López, 2000, p. 146). La disolución puede darse también por presión litológica, produciendo modificaciones en las suturas y en el relieve de ciertas estructuras (*i.e.*, base de espinas) (Fernández-López, 1999).

Este índice se categorizó en los siguientes estados:

- 1) Prístino: la teca presenta relieve de estructuras como las bases de las espinas con el mamelón.
- 2) Disuelto: una o más características se encuentran perdidas o resaltadas sobre la teca.

Resultados

Los índices tafonómicos fueron agrupados de a pares y descriptos para cada uno de los ejemplares encontrándose sintetizados en el Cuadro N°2 y Cuadro N°3.

Cuadro N°2: Representación de los índices tafonómicos “Fragmentación” y “Desarticulación” para cada ejemplar de *M. andinus* (indet.: indeterminado).

Ejemplar	Fragmentación (Región oral)	Fragmentación (Región aboral)	Desarticulación (Región oral)	Desarticulación (Región aboral)
CPBA 21815.1	Muy fragmentado	Poco fragmentado	indet.	Desarticulado
CPBA 21815.2	Fragmentado	Fragmentado	Desarticulado	Articulado
CPBA 21815.3	Muy fragmentado	Poco fragmentado	indet.	Desarticulado
CPBA 21815.4	Poco fragmentado	Poco fragmentado	Desarticulado	Desarticulado
CPBA 21815.5	Muy fragmentado	Fragmentado	Desarticulado	Desarticulado
CPBA 21815.6	Muy fragmentado	Muy fragmentado	indet.	Desarticulado
CPBA 21815.7	Poco fragmentado	Fragmentado	Desarticulado	Articulado
CPBA 21815.8	Muy fragmentado	Muy fragmentado	indet.	Desarticulado
CPBA 21815.9	Fragmentado	Muy fragmentado	Desarticulado	Desarticulado

Cuadro N°3: Representación de los índices tafonómicos “Abrasión” y “Disolución” para cada ejemplar de *M. andinus*.

Ejemplar	Abrasión (Región oral)	Abrasión (Región aboral)	Disolución (Región oral)	Disolución (Región aboral)
CPBA 21815.1	No desgastado	No desgastado	Diluido	Diluido
CPBA 21815.2	No desgastado	No desgastado	Diluido	Diluido
CPBA 21815.3	No desgastado	No desgastado	Diluido	Diluido
CPBA 21815.4	No desgastado	No desgastado	Diluido	Diluido
CPBA 21815.5	No desgastado	No desgastado	Diluido	Diluido
CPBA 21815.6	No desgastado	No desgastado	Prístino	Diluido
CPBA 21815.7	No desgastado	No desgastado	Diluido	Diluido
CPBA 21815.8	No desgastado	No desgastado	Diluido	Diluido
CPBA 21815.9	No desgastado	No desgastado	Diluido	Diluido

Las proporciones entre los distintos estados de los índices para toda la muestra fueron comparadas en las Figuras 21, 22, 23.

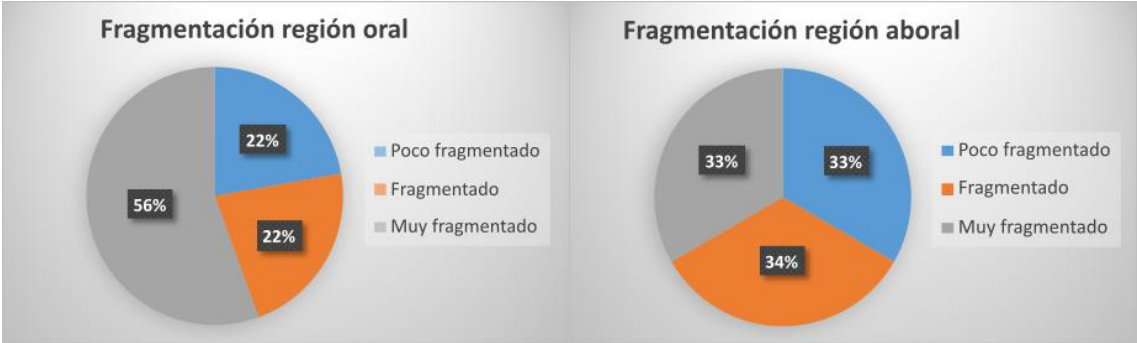


Figura N°21: Representación del índice “Fragmentación” en las regiones oral (izq.) y aboral (der.).



Figura N°22: Representación del índice “Desarticulación” en las regiones oral (izq.) y aboral (der.).



Figura N°23: Representación del índice “Disolución” en las regiones oral (izq.) y aboral (der.).

Discusión

Fragmentación y Desarticulación

En cuanto a la fragmentación de las tecas, se observa que la mayoría de los especímenes posee una región oral muy fragmentada (Figs. 16–18 y 21). Esto difiere en los ejemplares CPBA 21815.4 y CPBA 21815.7. El primero de ellos mantiene el relieve natural del piso tecal, con los filodes y los burreletes bien nivelados. Sin embargo, se observa una línea de fractura que atraviesa a la teca en un sentido antero-posterior, indicando que la distribución de la fuerza fue dispar a lo largo del esqueleto. Esta fractura pudo originarse sobre el margen anterior del cuerpo produciendo la pérdida del mismo, continuando por el área peristomal. El ejemplar CPBA 21815.7 presenta una pérdida importante de la teca, mientras que el resto de la región oral no fue afectada. Es muy probable que la presión litológica sea la causante de la ruptura, afectando al segmento donde la fractura limita el contorno tecal. No obstante, no se descarta que parte de la fragmentación haya sido efectuada por acción del transporte lateral. Sin embargo, se observa que esta región posee el piso tecal hundido al igual que el resto del material. Esto presenta dudas sobre el seguimiento en la secuencia de modificación del esqueleto (*i.e.*, soterramiento inicial, hundimiento del piso tecal, exhumación, transporte y posterior soterramiento final) dado por el contorno subpentagonal similar a la morfología del ámbito. Si el esqueleto hubiese sido modificado por transporte sería difícil determinar el tipo de impacto lo suficientemente preciso para producir una fractura similar a la presente en el ejemplar CPBA 21815.6. Además, se observan las bases de las espinas emplazadas próximas al peristoma y contorneando los filodes, incluyendo los márgenes del periprocto. Estas estructuras son sensibles a las modificaciones externas debido a su pequeño tamaño, siendo fácilmente desgastadas produciendo un fuerte contraste visual (Beu *et al.*, 1972). Además, las áreas con ruptura y sus componentes se

encuentran localizados dentro del contorno esquelético, indicando que las partes no fueron separadas una vez que se produjo la fragmentación, situación que se repite con todos los ejemplares que presentan la región oral preservada. Por los motivos citados anteriormente, se descarta que el material haya sufrido un transporte significativo sobre el sustrato.

Por otro lado, la fragmentación en la región aboral presentó similitudes entre los diferentes valores del análisis. Se manifiesta que todas las tecas poseen un nivel mínimo de fragmentación, no encontrándose tecas enteras/completas (Cuadro N°2). Es importante destacar que el tamaño de los ejemplares parece no generar una diferencia en cuanto a la resistencia estructural del esqueleto. Los ejemplares de mayor tamaño (CPBA 21815.1 y CPBA 21815.2) comparten un mismo estado del índice tafonómico con ejemplares más pequeños (CPBA 21815.4 y CPBA 21815.5).

En cuanto a la desarticulación, se observan áreas desarticuladas en la mayoría de los ejemplares en la región oral de la teca (Fig. 2).

En la región aboral se observa que sólo dos ejemplares se encuentran articulados (CPBA 21815.2 y CPBA 21815.7). El primero de ellos presenta múltiples fracturas y pérdida de corpúsculos tecaes por fragmentación del esqueleto. El ejemplar CPBA 21815.7 presenta una situación similar. La teca se encuentra fragmentada, pero su región aboral no presenta placas desarticuladas sobre el área preservada.

Una característica llamativa en todos los ejemplares es la presencia de una fragmentación/desarticulación en la región oral de la corona que da como resultado el hundimiento del piso tecal (Fig. 24). Este hundimiento suele limitarse cerca del ámbito generando un patrón pentagonal.

Se ha observado la presencia de patrones de fragmentación circulares en tecas de clypeasteroideos del género *Parascutella*, del Mioceno de Australia, producto de la

compactación del sedimento (Nebelsick, 1999). Estas coronas presentan un hundimiento central sobre la región oral similar al observado en los ejemplares provenientes de Picún Leufú. Estos presentan fracturas radiales y una posterior implosión de las tecas en las áreas que no presentan refuerzos estructurales. Algo reiterativo en la comparación entre estos órdenes es la ya mencionada ausencia de pilares calcáreos en los casiduloideos (véase más arriba). Estos pilares dan un mayor soporte a las áreas del cuerpo, haciendo que las fracturas sean más restringidas (Nebelsick, 1999).

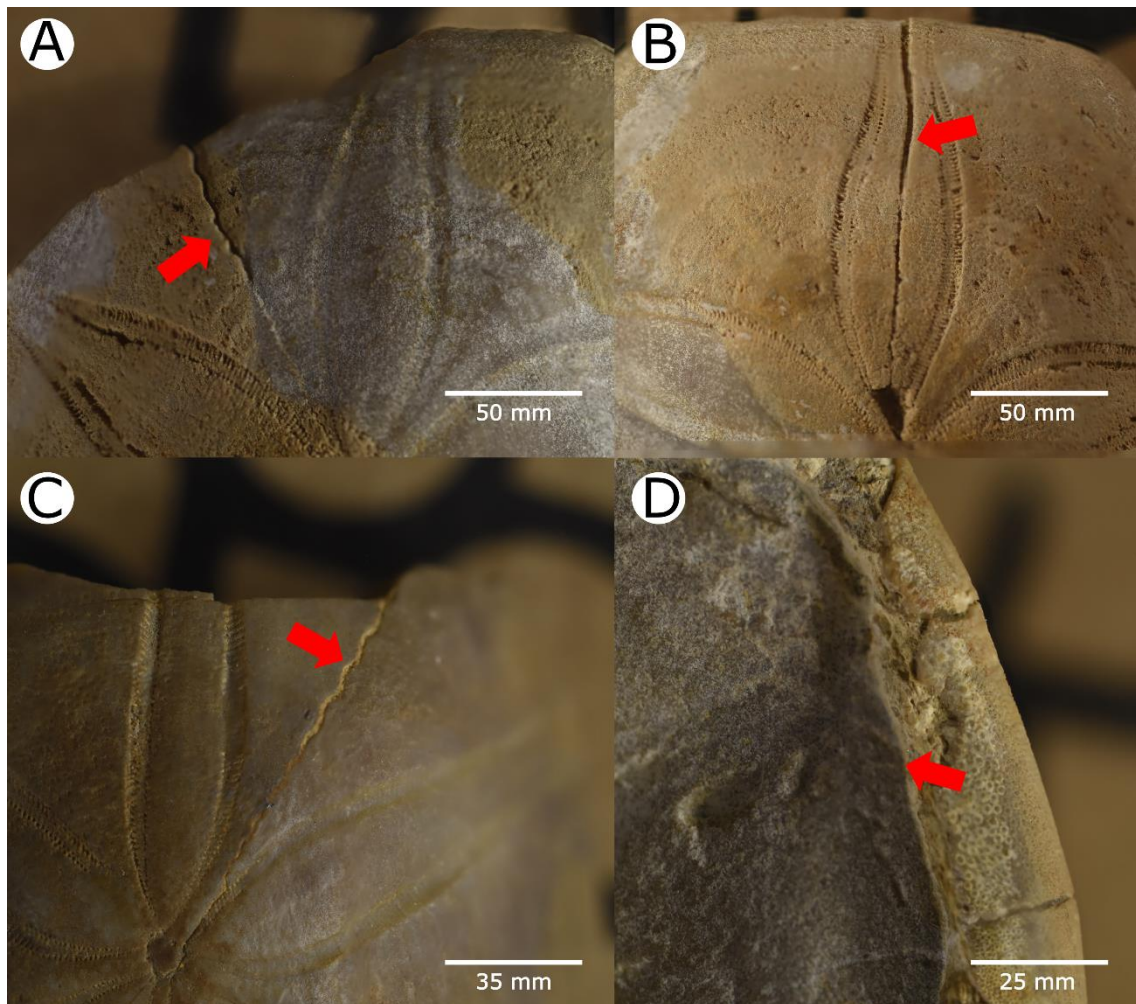


Figura N°24: Detalle de las zonas de debilitamiento de las tecas observándose diferentes líneas de desarticulación en la región aboral de los ejemplares CPBA 21815.1 (A-B), CPBA 21815.3

(C) y en la región oral del ejemplar CPBA 21815.2 (D). Las flechas rojas indican los lugares de desarticulación/fragmentación.

El relleno ingresaría a la cavidad de la teca una vez que las partes blandas se hayan descompuesto, a través de la boca y el ano. Esto explicaría el porqué de la obstrucción en esta región presente en casi todos los ejemplares.

Se ha observado que la destrucción post-depositacional es mayor cuando el tamaño de grano de las rocas sedimentarias portadoras es más pequeño (Smoke y Stahl, 2004). Sin embargo, esta información fue verificada sobre microesqueletos de vertebrados, dificultando la comparación con las tecas de CaCO_3 del material estudiado.

Otra característica a tener en cuenta sobre los casiduloideos aquí estudiados es la secuencia de ruptura del esqueleto. Es difícil contemplar si la desarticulación por compactación es previa a la fragmentación o viceversa. Nebelsick (1999) observó que la desarticulación de las placas de *Parascutella hoebarthi* se da en las áreas reforzadas de las tecas, observándose fragmentación en las regiones carentes de pilares. Por este motivo la zona apical es la primera en implosionar. En *M. andinus* la estructura de la teca es diferente a la de *P. hoebarthi*, haciendo que estas respondan de otra manera al esfuerzo externo. Sin embargo, las áreas de unión entre los componentes esqueléticos son más débiles que los componentes en sí mismos. Esto permite realizar una jerarquía general en la cual la desarticulación debería anteceder a la fragmentación de la estructura. Además, se establece el supuesto donde la presión del sedimento es constante por sección areal, variando la intensidad de la misma con la profundidad.

Teniendo en cuenta los supuestos mencionados anteriormente, es probable que la secuencia acontecida sobre los individuos de Picún Leufú haya sido: 1º) desarticulación y 2º) fragmentación. Esta idea se condice con los índices tafonómicos analizados, observándose fragmentación generalizada y desarticulación en por lo menos una de las

dos caras en todos los individuos (Cuadro N°2). Esta particularidad implicaría que los especímenes sufrieron una carga de compactación que indicaría un nivel de profundidad suficiente como para que las tecas se fracturasen. Es probable que, una vez colmatada la cavidad interna de la teca de sedimento, la presión por compactación terminase por hundir el piso tecal.

Se ha observado que la compactación sobre el esqueleto puede provocar la implosión de las tecas cuando estas no se encuentran completamente llenas de sedimento (Müller, 1957). El tiempo requerido para que esto ocurra debería variar dependiendo del espacio disponible en la estructura y de la presión que es ejercida por la columna de sedimento. Sin embargo, no hay trabajos que tomen esta dinámica como punto central. Las publicaciones existentes son muy pocas y la compactación es tomada como un punto secundario dentro del análisis (Müller, 1957; Nebelsick, 1999; Nebelsick y Mancosu, 2021). Por este motivo parte de lo expuesto anteriormente no puede ser esclarecido por el estudio realizado en esta tesis, pero servirá como antecedente para futuros estudios tafonómicos.

Abrasión y Disolución

La abrasión del material puede presentarse al observar regiones tecales de bordes romos producto del desgaste mecánico que sufren al ser transportados sobre el sustrato o por acción de las partículas que chocan con la estructura. Se evidencia que el material carece de regiones rectas o salientes donde la fricción pudiese actuar modificando su estructura (Figs. 16–18). Al observarse el material se evidencian saliencias de fracturas con contornos rectos como las pertenecientes a los ejemplares CPBA 21815.8 y CPBA 21815.9, implicando que dichos ejemplares carecieron de un transporte suficiente que permitiese el desgaste pre y post fracturamiento. También se evidencia que los contornos

tecales del resto del material no presentan regiones rectas abrasionadas, manteniendo la dinámica de poco o nulo transporte (Cuadro N°3). En los ejemplares mejor preservados de la especie (*e.g.*, CPBA 21815.4, MOZ PI 5580) se puede constatar que la teca es pentagonal con vértices redondeados.

La disolución del material se presenta con el deterioro químico de estructuras tales como los ambulacros, las espinas y sus bases. Es importante destacar que la pérdida de las espinas se produce rápidamente luego de la muerte del individuo, ocurriendo a los pocos días en los clypeasteroideos (Nebelsick y Mancosu, 2021). Debido a su pequeño tamaño, estas estructuras son rápidamente separadas de los esqueletos una vez muere el casiduloideo. Esto se constata al analizar las carcasas en ejemplares actuales donde una parte del material se encuentra con las espinas articuladas, representando una muy pequeña fracción del total del muestreo (Souto *et al.*, 2011; Souto y Martins, 2018).

No obstante, la pérdida del relieve en las bases de las espinas es algo común en los ejemplares fósiles, incluyendo al material aquí estudiado. En particular, la ausencia de relieve en estas estructuras se encuentra más asociada a procesos de disolución, ya que otras características son distinguibles sobre la corona, como los poros ambulacrales y los poros genitales.

Los ejemplares presentan una pérdida total de espinas y sus bases en ambas regiones de la teca. Sin embargo, el ejemplar CPBA 21815.7 es el único en presentar bases de espinas en la región oral del esqueleto, en el sector posterior del cuerpo próximo al periprocto (Fig. N°25).

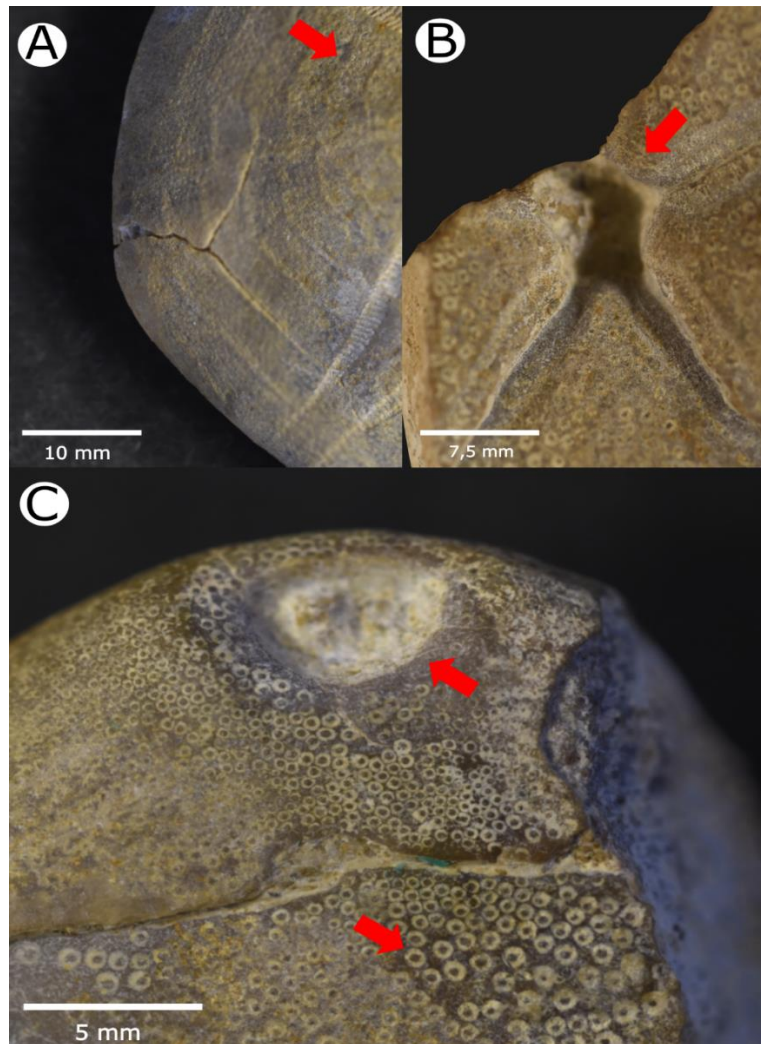


Figura N°25: Detalle del relieve en las diferentes regiones del ejemplar CPBA 21815.7 (A-C).

Las flechas rojas indican estructuras de placas interambulacrales con relieve positivo (A) y las bases de articulación de las espinas (B-C).

Todos los ejemplares presentan áreas con pérdida de detalle y desgaste, sobre todo en aquellas regiones cubiertas por sedimento y que, posteriormente, fueron removidos. Es importante destacar que las fracturas presentes en el material son las originales y no el producto de la preparación. Esto se constata al observar la coloración de los fragmentos, donde aquellos pertenecientes al material original son resistentes al movimiento vibratorio del martillo neumático, siendo estos de color marrón oscuro. La única

evidencia de modificación producto de la preparación se encuentra sobre el ejemplar CPBA 21815. 3, a través de un orificio de muy pequeño tamaño (Fig. 16, E-F).

Se observan regiones ambulacrales sin relieve ni separación entre los poros, suavizado en las duplicaduras próximas al ámbito y pérdida de integridad en las tecas. El caso del ejemplar CPBA 21815.6 es el que reviste de mayor interés para el análisis de este índice. Sobre la región aboral se observa una pérdida general de la teca, con áreas faltantes en el sistema apical y disgregación en los márgenes de la misma (Fig. 26). En la cara oral, la disolución eliminó el detalle del piso tecal y la limitación con el ámbito, dejando una capa de sedimento sin características observables. Esta condición es propia del ejemplar y no el producto del trabajo de preparación.

El resto del material presenta pequeñas zonas tecaes disueltas, como los poros en los petaloides.

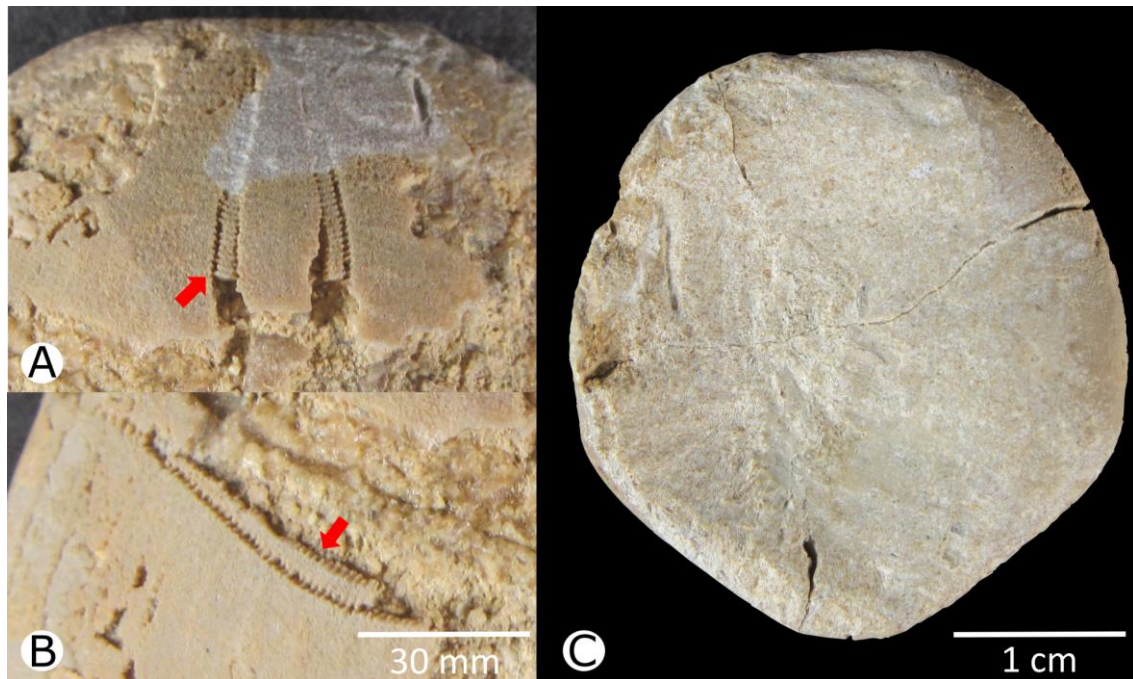


Figura N°26: Detalle de las áreas ambulacrales disueltas en la región aboral (A y B) y de la pérdida completa de relieve en la cara oral de la teca (C) en el ejemplar CPBA 21815.6.

El análisis tafonómico realizado solo permite mencionar dos posibles aspectos en la preservación del material: 1) los ejemplares parecen mostrar evidencia de poco transporte lateral o poca permanencia en la interfase agua-sedimento, al presentar tecas sin modificaciones por abrasión y la presencia del ámbito delimitado en la mayoría de los individuos, manteniendo una relación espacial del tipo autóctono/parautóctono con el ambiente depositacional; 2) las modificaciones tecales más conspicuas observadas involucran a la disolución (100% de los individuos en la región aboral) y la compactación post-depositacional, debido a la presencia de fracturas contorneando el piso tecal que indican el hundimiento del mismo, el elevado nivel de desarticulación (78% región aboral y 56% región oral) y de fragmentación (33% región aboral para cada estado y 56% muy fragmentado en la región oral) manteniendo la integridad corpórea (*i.e.*, pueden ser individualizados), indicando que los ejemplares fueron modificados fuertemente por los procesos diagenéticos.

PALEOECOLOGÍA

El término “Paleoecología” ha tenido diferentes significados a lo largo del tiempo y en conjunto con la disciplina que lo utilice. Desde un punto de vista geológico, el término ha sido utilizado para abarcar el estudio de todos los aspectos de los ambientes sedimentarios en el registro geológico (Lawrence, 1971). Dentro de la paleontología, representa toda la historia ambiental de los organismos fósiles y sus restos teniendo como objetivo principal reconstruir los sistemas ecológicos y evolutivos del pasado geológico (Seddon *et al.*, 2014).

Para lograr una comprensión efectiva del término se debe tomar noción de la ecología como ciencia. Definida por Ernst Haeckel, la ecología es una de las ramas de la biología que se encarga de estudiar la relación entre los seres vivos y su ambiente (Haeckel, 1869). Esto amplía la dimensión de la interacción entendiendo a los organismos y al ambiente como un sistema recíproco (Clarke, 1954). En este sistema pueden existir tres tipos de interacciones: 1) los organismos pueden afectar a otros organismos vivos; 2) los organismos afectan al medio abiótico y 3) el ambiente inorgánico afecta a los organismos.

Por tanto, la ecología y la paleoecología pueden definirse como la interacción entre los organismos y su entorno en alguno de los pares mencionados anteriormente, pudiendo ser analizadas y sintetizadas en todos los niveles de complejidad que abarquen su estudio. Es por esto que ambas ciencias pueden fraccionarse dependiendo del alcance de estas interconexiones, pudiendo clasificarse en el análisis de las especies (Ecología/Paleoecología), de las poblaciones de organismos (Autoecología/Paleoautoecología) y de las comunidades de organismos (Sinecología/Paleosinecología) (Tansley, 1947).

Es importante destacar que la paleoecología presenta asociaciones con otras disciplinas a diferentes niveles, como la tafonomía y la paleogeografía (Lawrence, 1971).

Todas las modificaciones pertinentes a los procesos de preservación permiten establecer los puntos de análisis primarios en la observación y reconstrucción de los ambientes y sus biotas (Fig. 27) (Lawrence, 1969).

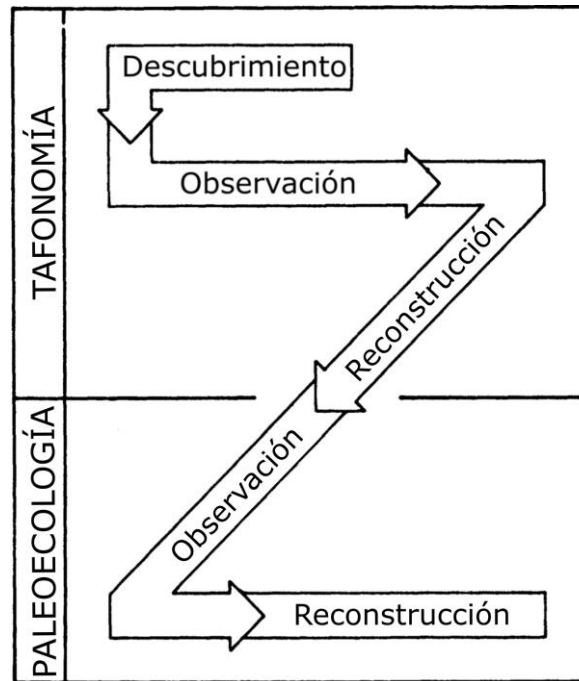


Figura N°27: Estadios de reconstrucción en un análisis Paleoecológico. Tomado y modificado de Lawrence (1969).

Las clasificaciones en las relaciones entre el organismo y el medio ambiente revisten de un carácter de diferenciación, procurando una distinción entre la adaptación ambiental, como la preferencia por el sustrato, de los aspectos morfológicos del organismo, siendo estos funcionalmente importantes en un entorno específico y en una escala trófica asociada a la posición que presente en el medio ambiente (West, 1977). Es por dicho motivo que existe la necesidad de diferenciar los términos “Medio” y “Sustrato”.

El primero de ellos es definido como el material que inmediatamente rodea al organismo y con el cual realiza su intercambio, haciendo hincapié en el estado termodinámico que presente (*e.g.*, gaseoso y/o líquido). Mientras que el “Sustrato” es la

superficie sobre la cual el organismo descansa o se mueve, o el material sólido dentro del cual vive en su totalidad o en parte (Clarke, 1954). Es importante destacar que algunos organismos pueden vivir dentro del medio sin interactuar en vida con el sustrato, como ocurre con algunos organismos marinos (*e.g.*, diatomeas, radiolarios y foraminíferos pelágicos). Sin embargo, también existen organismos que interactúan constantemente con ambos durante todo su ciclo vital (*e.g.*, animales y plantas terrestres) (Grabau, 1913). Esta separación terminológica permite ampliar el rango de interpretación ambiental para clasificar en mejor medida la interacción de los organismos con el medio que habitan, teniendo así las definiciones hoy utilizadas para posicionar a los diferentes taxones en un marco ambiental válido.

Ecología en casiduloideos actuales

Los casiduloideos, al igual que todo el phylum Echinodermata, representan un grupo de invertebrados exclusivamente marinos. Su diferencia con el clado Regularia radica en la capacidad de soterrarse someramente en diferentes sustratos con un tamaño de grano relativamente grueso (Kier, 1962). Si bien la gran mayoría de las especies actuales viven en aguas someras de climas cálidos (Mortensen, 1948), existen otros taxones que pueden ser encontrados en aguas profundas de climas templados (Ghiold, 1989). Además, los casiduloideos se caracterizan por presentar un fuerte endemismo debido al limitado desplazamiento lateral que presentan los adultos y al condicionante en el movimiento de las larvas por acción de las corrientes y las mareas (Cotins y Ventura, 2011; Emlet *et al.*, 1987). Es importante destacar que en los primeros días posteriores a la fertilización (aproximadamente al día seis) las larvas alcanzan su madurez como larvas lecitotróficas. Además, las larvas presentan cilios en su estadio pre-metamórfico que le permiten rotar sobre su propio eje, más no desplazarse con ellos (Cotins y Ventura, 2011). Esto permite

realizar análisis muy localizados sobre el comportamiento de un taxón específico en un área delimitada, observándose que los casiduloideos presentan un hábito de vida gregario (Caballero-Ochoa *et al.*, 2021).

Todas las especies actuales de casiduloideos tienen una alimentación depositívora, consumiendo las coberturas bacterianas que recubren los granos de arena o particulado de diferente tamaño, desplazándolas con los podios hacia el peristoma. Esto permite que los individuos mantengan siempre un continuo movimiento de sedimento dentro de su tracto digestivo, a la vez que mantienen una direccionalidad del transporte de los granos desde la región anterior del cuerpo hasta el peristoma (Gladfelter, 1978).

Una característica particular de los casiduloideos radica en el movimiento de los individuos hacia la interfase sustrato-agua. Esto ocurre cuando las condiciones dentro del sedimento se tornan nocivas, forzando a los casiduloideos a emerger hacia la superficie. Cuando esto ocurre, los organismos se desplazan verticalmente hasta quedar sin sedimento cobertor, encontrándose próximos a su muerte. El contenido de materia orgánica dentro del sedimento y la oxigenación en las aguas intersticiales representarían los factores más importantes en la supervivencia de los casiduloideos sin contar la actividad predatoria (Ventura y Oliveira, 2021).

Además, la actividad fosorial de estos organismos se encuentra limitada por el tamaño de grano. La disposición de los petaloides sobre la región aboral de la teca ha sido una de las características más analizadas para comprender este comportamiento (véase “SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA”). En sedimentos de tipo arenoso fino, los casiduloideos tienden a enterrarse someramente dentro del sustrato, dejando los petaloides al descubierto (Kier, 1966, 1974; Ventura y Oliveira, 2021). Cuando el tamaño es más grueso, el soterramiento es completo, incluyendo la cobertura de todo el sistema apical (Higgins, 1974; Mooi, 1990b) (Fig. 28). Esta variación en el comportamiento ante

los cambios del sustrato reviste importancia en la comprensión de la preservación de los casiduloideos en el registro fósil, además de ampliar el conocimiento sobre cómo estos animales interactúan con el sedimento en el que viven.

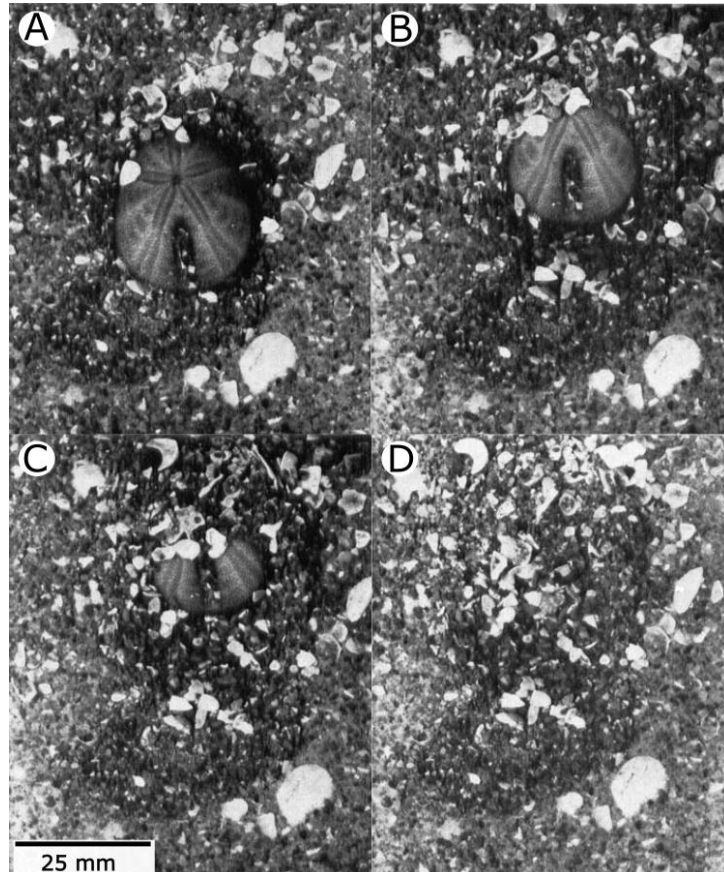


Figura 28: Secuencia de soterramiento en sustrato grueso de la especie actual *Apatopygus recens* (Milne Edwards, 1836) . (A) movimiento inicial con enterramiento del margen anterior de la teca, (B) soterramiento con los ambulacros II, III y IV, (C) soterramiento casi total con exposición del periprocto y (D) soterramiento total dentro del sustrato. Tomado y modificado de Higgins (1974).

Paleoecología de *Mepygurus andinus*

El material proveniente de la Formación Picún Leufú presenta algunas características morfológicas que permiten clasificar a los ejemplares como semi-infaunales (*i.e.*, tecas bajas, petaloides continuos hasta los márgenes). Esto implicaría que los individuos

habrían permanecido dentro del sustrato solo con los márgenes levemente inmersos, exponiendo gran parte de la corona a la interfase. El tamaño de grano del banco portador es arenisca calcárea fina. El banco portador de *M. andinus* en la Formación Baños del Flaco posee un tamaño granulométrico similar, *i.e.*, arenoso fino (Bed 85, Larrain y Biró-Bagóczy, 1985). Como se ha descripto anteriormente, los casiduloideos presentan un hábito cavador completo cuando el sedimento presenta un tamaño de grano relativamente grueso, evitando que las partículas se aglomeren con el tejido respiratorio del ambulacro. Además, se observa que los petaloides de *Mepygurus andinus* llegan hasta los márgenes tecales, presentando una gran área para el intercambio gaseoso. Lo observado en el material fósil se condice con lo expuesto por Kier (1962) con relación a la profundidad de soterramiento de los casiduloideos, donde el espacio ubicado por debajo de los ambulacros sería el límite hasta el cual el organismo podría enterrarse en el sustrato. Sin embargo, la relación entre el largo de los petaloides y el soterramiento parece encontrarse asociado directamente al tamaño de grano y no a la morfología ambulacral, observándose como en la especie *Apatopygus recens* (Milne Edwards, 1836) la infaunalización es completa aunque sus ambulacros sean largos y continuos hasta el ámbito (Fig. 29). A esto se suma la infaunalización total que pueden realizar los especímenes de *Cassidulus mitis* Krau, 1954 teniendo ambulacros más cortos que los presentes en *Mepygurus andinus*, observándose que el tamaño de grano de las costas donde habitan es del tipo arena gruesa (Ventura y Oliveira, 2021). El enterramiento más somero interpretado para la especie *Mepygurus andinus* no quiere decir que su comportamiento difiere con respecto a las especies actuales. Muy probablemente los ejemplares de *M. andinus* mantuvieron los petaloides expuestos en la interfase agua-sedimento en las condiciones normales en las que habitaban, cambiando a un soterramiento total si las condiciones ambientales se modificaban y el sustrato se tornaba más grueso. Por tanto, es probable que los individuos

presentaran un hábito semi-infaunal siempre y cuando el sedimento mantuviese su granulometría fina.

En relación con la alimentación, es probable que estos organismos presentaran el mismo tipo de circulación de sedimento que sus análogos actuales, iniciando el recorrido desde la parte anterior de la teca en dirección al peristoma, a través del movimiento de los podios y de la corriente generada por las espinas próximas a los filodes (Gladfelter, 1978).

Es difícil constatar si los ejemplares de menor tamaño corresponden a estadios juveniles de la especie, dada la pérdida de las estructuras reproductivas (Cotins y Ventura, 2011; Smith, 1984).

Hábito gregario

Todos los ejemplares de *Mepygurus andinus* aquí estudiados han sido recolectados en asociación con la matriz del banco portador. Del análisis tafonómico se desprendió la baja probabilidad de que haya ocurrido transporte lateral considerable dentro del ambiente (véase “TAFONOMÍA”).

El gregarismo dentro de Cassiduloida ha sido registrado en especies actuales como *Cassidulus mitis* (Buitron-Sanchez *et al.*, 2019), *Cassidulus caribaeorum* (Caballero-Ochoa *et al.*, 2017), *Rhyncholampas pacifica* (Caballero-Ochoa *et al.*, 2021) y en *Apatopygus recens* (Higgins, 1974). En todas las especies citadas se observa una distribución a lo largo de parches poblacionales con cantidades que varían desde los 10 hasta los 70 ejemplares por m² (Higgins, 1974; Thum y Allen, 1975; Varotto, 2001). Estas poblaciones suelen ser difíciles de encontrar debido al pequeño tamaño de los ejemplares, muchos de ellos con largos similares a los de *M. andinus*. No hay forma de inferir si *M. andinus* presentó o no hábito gregario como las mencionadas especies actuales.

Relación de *Mepygurus andinus* con el ambiente depositacional

Los ejemplares de *Mepygurus andinus* han sido hallados en asociación con otros invertebrados marinos, como corales, amonoideos, bivalvos y gastrópodos. Los corales presentan formas ramosas y son parte fundamental de las asociaciones de parches arrecifales en las zonas protegidas de la plataforma descriptas para la localidad de Cerrito Caracoles, al norte del área de estudio (Armella *et al.*, 2008). El análisis de facies y microfacies realizado por Armella *et al.* (2007) en la localidad tipo de la unidad les permitió definir un ambiente de plataforma carbonática interna con desarrollo de facies de *lagoon* y barras progradantes disectadas por canales de marea. Este ambiente de aguas templadas, someras y bien oxigenadas (Armella *et al.*, 2007) habría permitido el desarrollo de la biota encontrada en la unidad. En particular, en base a las microfacies descriptas e interpretadas por estos autores, el subambiente aproximado inferido para el nivel portador de *M. andinus* se encontraría entre el cara de playa inferior y la plataforma interna. También han sido descriptas huellas de dinosaurio en la unidad, halladas en la sección de Picún Leufú, cerca del límite Tithoniano-Berriasiano. Estas se preservan en depósitos intermareales y representan el registro más antiguo de rastrilladas de ornitópodos en Argentina (Calvo *et al.*, 2011).

Dentro del marco ambiental, cabe mencionar la interpretación de las facies carbonáticas pertenecientes a la Formación Baños del Flaco, unidad de la cual procede el material tipo de *Mepygurus andinus*. En base a la biozonación de amonoideos (*i.e.*, presencia de *Windhauseniaceras* sp., *Micracanthoceras microcanthum* y *Substeueroceras* sp.), la unidad se encuentra comprendida entre el Tithoniano y el Berriasiano inferior, según Salazar y Stinnesbeck (2015).

Los sedimentos constituyentes de la unidad varían entre calizas, calizas arenosas, areniscas calcáreas y, en menor cantidad, conglomerados, areniscas y lutitas calcáreas

(Klohn, 1960). Representa un ambiente marino costero con predominancia de la cara de playa inferior, encontrándose en menor medida en la cara de playa superior y en la zona de transición de la plataforma (Salazar, 2012). Además, en la ladera sur del valle del río Tinguiririca, se hallaron huellas de dinosaurios y una asociación arrecifal, interpretándose un ambiente de laguna costera en una plataforma somera carbonática de clima tropical a subtropical (Moreno y Pino, 2002).

En su localidad tipo, *Mepygurus andinus* fue hallado 240 m por encima de la base de la Formación Baños del Flaco, en un banco de areniscas calcáreas limitado en base y techo por calizas (Larrain y Biró-Bagóczy, 1985; Salazar y Stinnesbeck, 2015). Este sector ha sido interpretado como parte de la cara de playa inferior, encontrándose compuesto por areniscas calcáreas y calizas arenosas con un alto contenido fosilífero (Salazar, 2012). Este subambiente es similar al interpretado para el nivel portador de *M. andinus* en la Formación Picún Leufú.

La presencia de *M. andinus* en estas unidades se relaciona con la relativa continuidad de ambientes someros de plataforma en la Cuenca Neuquina-Aconcagüina.

Es importante destacar que el material proveniente de Chile no ha sido analizado desde un punto de vista tafonómico. Sin embargo, el holotipo de *M. andinus* muestra una integridad casi total de su corona (Larrain y Biró-Bagóczy, 1985), manteniendo un estado similar al observado previamente a la preparación mecánica de los ejemplares de la presente tesis (*i.e.*, región oral cubierta por sedimento), vislumbrándose posibles patrones de preservación similares, a grandes rasgos, en los materiales de ambas localidades.

Relación espacial con Cuenca Neuquina

Como se ha detallado más arriba, la Cuenca Neuquina presenta su parte norte en continuidad con la cuenca de Chile Central (Leanza *et al.*, 2011). La presencia de *Mepygurus andinus* en ambas cuencas representa el desplazamiento de las larvas, por acción de las corrientes, a través de aguas someras de plataforma.

En las especies actuales, como *Cassidulus mitis*, los adultos presentan interacción con su descendencia, estableciéndose un comportamiento de cuidado parental (Freire *et al.*, 1992). Esto les permite a las larvas permanecer entre las espinas de las hembras durante un período de 18 días posteriores a su eclosión, completando su desarrollo como larvas lecitotróficas (Cotins y Ventura, 2011). En estos momentos, la larva presenta una linterna de Aristóteles completamente funcional pero no posee la capacidad de nadar. Se desconoce cuanta distancia pueden migrar estas larvas, aunque se observan parches poblacionales de otras especies ocupando distancias costeras de más de 400 km (Buitrón-Sánchez *et al.*, 2019).

Estos parches pueden producirse por la migración de las larvas a lo largo de la costa, estableciendo un nuevo núcleo próximo al anterior (Fig. 29). Así, la sucesión de núcleos poblacionales mantendría una continuidad en el desplazamiento de los casiduloideos a lo largo del sistema costero, pudiendo abarcar grandes áreas de la plataforma en contraposición a la poca movilidad de los adultos (Gladfelter, 1978; MacCord y Ventura, 2004; Higgins, 1974).

Muy probablemente, la aparición de *Mepygurus andinus* en ambas cuencas sea el producto de una “migración” en este sistema de parches, existiendo una o más concentraciones entre ambas. Sin embargo, no se puede establecer la ruta migratoria exacta entre las localidades donde se ha registrado la especie.

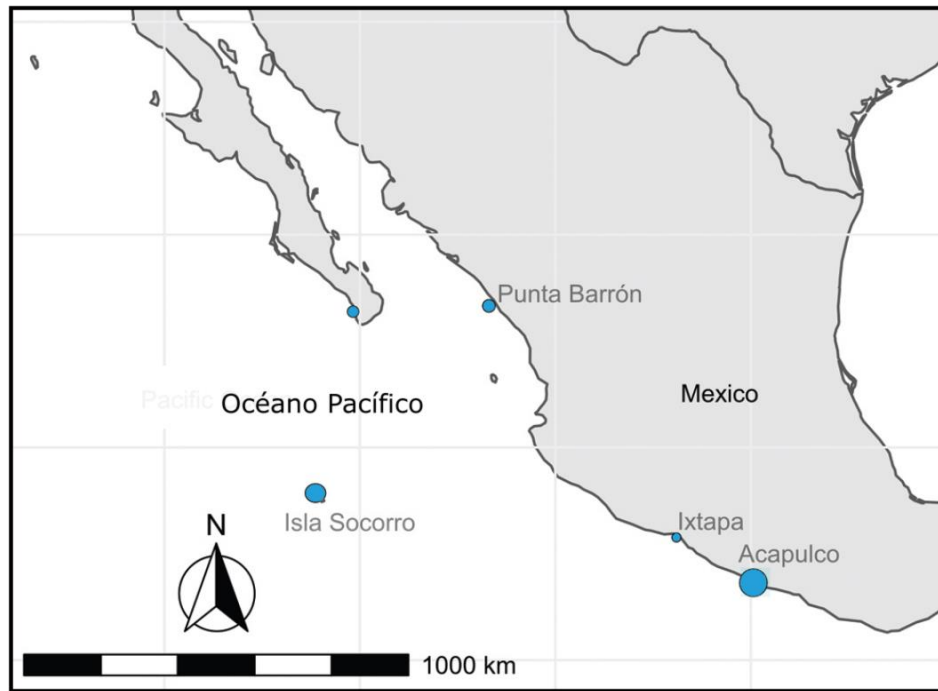


Figura N°29: Áreas de recolección de *Rhyncholampas pacifica*. Los puntos azules representan las zonas del muestreo. Tomado y modificado de Caballero-Ochoa *et al* (2021).

Para el Jurásico Tardío se interpretó una continuidad en la disposición de los distintos subambientes de plataforma en la Cuenca Neuquina, manteniéndose un sistema de poca profundidad sobre el margen oriental de la misma (Leanza *et al.*, 2011). Esta continuidad se mantendría hasta alcanzar la Formación Baños del Flaco, permitiendo establecer un corredor para el desplazamiento de las larvas (Fig. 30).

Se desconoce si los hallazgos provenientes de Neuquén representan las primeras apariciones de estos casiduloideos en la región o si la especie tiene su origen en la vertiente chilena; los dos registros serían prácticamente coetáneos. Además, la aparente ausencia de ejemplares en otras localidades restringe la interpretación de su origen y el rango de dispersión de la especie a lo largo de la plataforma.

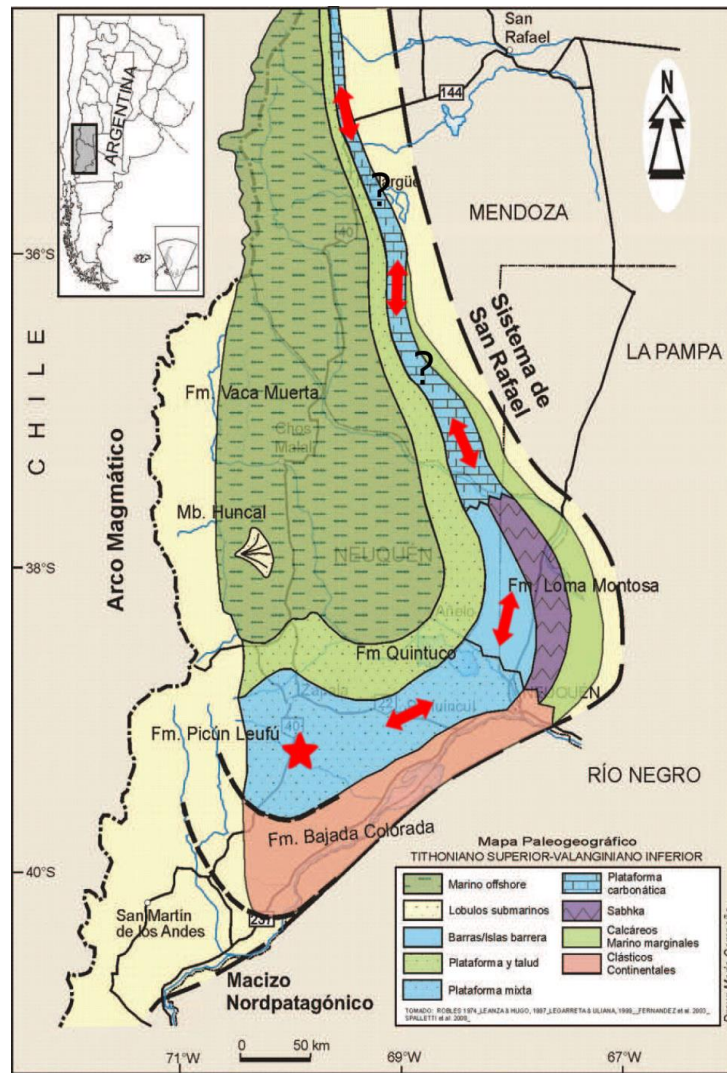


Figura N°30: Representación del desplazamiento hipotético de las larvas pertenecientes a *Mepygurus andinus* desde y hacia la Formación Picún Leufú. Las flechas rojas indican la dirección hipotética del desplazamiento. Tomado y modificado de Leanza *et al.* (2011).

CONCLUSIONES

En base a lo expuesto y discutido anteriormente, se pueden establecer las siguientes conclusiones:

1) Los ejemplares descritos de la Formación Picún Leufú no representan una nueva especie, pero sí un registro novedoso para la Cuenca Neuquina. La especie a la que fueron asignados fue descrita con antelación en la vertiente chilena, en base a ejemplares procedentes de niveles de edad tithoniana de la Formación Baños del Flaco. Con la especie aquí estudiada se extiende el rango estratigráfico del género *Mepygurus* hasta, por lo menos, el Tithoniano.

El estudio taxonómico realizado ha permitido establecer la nueva combinación *Mepygurus andinus* para la especie en base a la morfología de sus burreletes (*i.e.*, redondeados y poco desarrollados), la forma y longitud de sus filodes (*i.e.*, rectos y continuos hasta los márgenes), la posición y contorno del periprocto (submarginal y subtriangular) y a las similitudes respectivas con el material proveniente de la Formación Baños del Flaco (*i.e.*, contorno subpentagonal y ambulacros petaloides continuos hasta los márgenes). Además se realizaron comparaciones con el género *Astrolampas*, concluyendo que el desplazamiento y morfología del periprocto es condición suficiente para separar ambos géneros.

Además, se estableció que existe variabilidad morfológica dentro de la especie, evidenciado por la presencia de una fosa que rodea al periprocto, observado en el ejemplar CPBA 21815.2 y en el espécimen MOZ PI 5580. La falta de un mayor número de ejemplares imposibilita indagar más sobre el significado de esta variabilidad.

2) El estudio aquí realizado no es concluyente respecto del significado de las modificaciones tafonómicas sufridas por los individuos de la Formación Picún Leufú. La ausencia de abrasión sobre las diferentes estructuras tcales parecería indicar que el

material no sufrió considerable transporte lateral y podría presentar una relación espacial autóctona/parautóctona con el ambiente depositacional. El alto porcentaje de tecas fracturadas y desarticuladas permiten inferir que los ejemplares se encontraron sujetos a fuerzas externas dentro del sedimento que propiciaron su modificación, muy probablemente por acción de la compactación post-depositacional. La presencia de un elevado nivel de disolución implica modificaciones sufridas en procesos diagenéticos.

3) Se infiere que el modo de vida de la especie *M. andinus* habría sido semi-infaunal en aquellos sustratos de granulometría fina, dejando la región aboral con los ambulacros expuestos sobre la interfase agua-sedimento. Sin embargo, el hábito podría haber cambiado a infaunal somero cuando las condiciones ambientales permitiesen el ingreso de sedimento arenoso grueso dentro del sistema, como se observa en el comportamiento de especies actuales (*e.g.*, *Apatopygus recens*). Además, el modo de alimentación sería del tipo depositívoro al igual que el resto de sus análogos contemporáneos.

4) La presencia de *M. andinus* en la Cuenca Neuquina amplía el conocimiento de los equinoideos irregulares en los sistemas costeros de poca profundidad durante el Jurásico Tardío, aportando a la interpretación de una continuidad espacial de las plataformas someras en la región.

BIBLIOGRAFÍA

Agassiz, L. (1836a). Notice sur les fossiles du terrain Cretace du Jura Neuchatelois.

Memoires de la Société des Sciences Naturelles de Neuchâtel, 1, 126-145.

Agassiz, L. (1836b). Prodrome d'une Monographie des Radiaires ou Echinodermes.

Mémoires de la Société des Sciences naturelles de Neuchâtel, 1, 168-199.

Agassiz, L. (1839). Description des Échinodermes fossiles de la Suisse; première partie,

Spatangoides et Clypeasteroides. Nouveaux Mémoires de la Société helvétique des Sciences naturelles, 3, i-viii, 1-101.

Agassiz, A. y Desor, E. (1847). Catalogue raisonné des familles, des genres et des espèces

de la classe des Echinodermes. *Annales des Sciences Naturelles*, 3e ser., Zoologie, 7, 129-168.

Aguirre-Urreta, M.B., Mourgues, F.A., Rawson, P.F., Bulot, L.G. y Jaillard, E. (2007).

The Lower Cretaceous Chañarcillo and Neuquén Andean basins: Ammonoid biostratigraphy and correlations. *Geological Journal*, 42(2), 143-173.

Aguirre-Urreta, M.B., Casadío, S., Cichowolski, M., Lazo, D.G., y Rodríguez, D.L.

(2008). Afinidades paleobiogeográficas de los invertebrados cretácicos de la Cuenca Neuquina. *AMEGHINIANA*, 45 (3), 593–613.

Aguirre-Urreta, M.B., Pazos, P.J., Lazo, D.G., Fanning, C.M. y Litvak, V.D. (2008a).

First U–Pb SHRIMP age of the Hauterivian stage, Neuquén Basin, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 26, 91-99.

Aguirre-Urreta, M.B, Lazo, D.G, Griffin, M., Vennari, V., Parras, A.M., Cataldo, C.,

Garberoglio, R. y Luci, L. (2011). Megainvertebrados del Cretácico y su importancia bioestratigráfica. *Relatorio 18º Congreso Geológico Argentino* (pp. 65-489).

Aguirre-Urreta, M.B. y Rawson, P.F. (1999a). Stratigraphic position of Valanginites,

Lissonia and Acantholissonia in the Lower Valanginian (Lower Cretaceous)

- sequence of the Neuquén Basin, Argentina. En: Olóriz, F. & Rodriguez-Tovar, F.J. (Eds.): Advancing research on living and fossil cephalopods, *Plenum Press* (pp. 521–529). New York.
- Aguirre-Urreta, M.B. y Rawson, P.F. (1999b). Lower Cretaceous ammonites from the Neuquén Basin, Argentina: *Viluceras*, a new Valanginian subgenus of *Olcostephanus*. *Cretaceous Research*, 20, 343-357.
- Álvarez, P.P. (1996). Los depósitos triásicos y jurásicos de la Alta Cordillera de San Juan. Geología de la Región del Aconcagua, Provincias de San Juan y Mendoza. *Dirección Nacional del Servicio Geológico. Anales*, 24, 59-137.
- Álvarez, P.P. y Parma, S.G. (1997). Litofacies y equinoideos asociados de la Formación Los Patillos (Calloviano), Alta Cordillera de San Juan, Argentina. *VIII Congreso Geológico de Chile. Actas* (pp. 430-434).
- Armella, C., Cabaleri, N. y Leanza, H.A. (1999). Paleoambientes de la Formación Picún Leufú (límite Jurásico-Cretácico) en su localidad tipo, Cuenca Neuquina, Argentina. 5th Simposio sobre o Cretáceo do Brasil. *1st Simposio sobre el Cretácico de América del Sur, Serra Negra, Brasil* (pp. 357-358).
- Armella, C., Cabaleri, N. y Leanza, H.A. (2007). Tidally dominated, rimmed-shelf facies of the Picún Leufú Formation (Jurassic/Cretaceous boundary) in southwest Gondwana, Neuquén Basin, Argentina. *Cretaceous Research*, 28, 961-979.
- Armella, C., Cabaleri, N. y Leanza, H.A. (2008). Facies de patch reefs en la Formación Picún Leufú (límite Jurásico/Cretácico) en la región de Zapala, Cuenca Neuquina. *Revista Museo Argentino Ciencias. Naturales*, 10(1), 63-70.
- Barras, C.G. (2006). British Jurassic irregular echinoids. *Monograph of the Palaeontographical Society* no. 625, 1-273, pls 1-14.

- Behrensmeyer, A.K. y Kidwell, S.M. (1985). Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology* 11(1), 105-11.
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M. y Gastaldo, R.A. (2000). Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology*, 26(4), 103-147.
- Belaústegui, Z., De Gibert, J.M., Nebelsick J.H., Domènech, R. y Martinell, J. (2013). Clypeasteroid Echinoid Tests as Benthic Islands for Gastrochaenid Bivalve Colonization: Evidence from the Middle Miocene of Tarragona, North-East Spain. *Palaeontology*, 56(4), 783-796.
- Bernasconi, I. (1959). Equinoideos fósiles de la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales. *Physis*, XXI (61), 137-176.
- Beu, A.G., Henderson, R.A. y Campbell, S.N. (1971). Notes on the Taphonomy and Paleoecology of New Zealand Tertiary Spatangoida. *Journal of Geology and Geophysics*, 15(2), 275-286.
- Beurlen, K. (1933). Revision der Seeigel aus dem Norddeutschen Jura. *Preussische Geologische Landesanstalt*, 152, 1-98, 16 figs.
- Beurlen, K. (1966). Novos equinoides no Cretaceo do Nordeste do Brasil. *Anais Academia Brasileira de Ciencias*, 38(3/4), 455-464.
- Buitrón-Sánchez, B.E., Solís-Marín, F.A., Conejeros-Vargas, C.A., y Caballero-Ochoa, A.A. (2019). Equinodermos de las familias Echinolampadidae Gray, 1851 y Cassidulidae L. Agassiz y Desor, 1847 fósiles y recientes de México: estudio comparativo con base en macro y microestructuras. *Paleontología Mexicana*, 8(1), 51-63.
- Caballero-Ochoa, A.A., Martínez-Melo, A., Conejeros-Vargas, C.A., Solís-Marín, F.A. y Laguarda-Figueras, A. (2017). Diversidad, patrones de distribución y “hotspots”

- de Los equinoideos irregulares (Echinoidea: Irregularia) de México. *Revista Biología Tropical*, 65(1), 42-59.
- Caballero-Ochoa, A.A., Buitrón-Sánchez, B.E., Conejeros-Vargas, C.A., Esteban-Vázquez, B.L., Ruiz-Nava, M.P., Jiménez-López, J.C., Solís-Marín, F.A. y Laguarda-Figueras, A. (2021). Morphological variability of recent species of the order Cassiduloida (Echinodermata: Echinoidea) of Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 69(1), 423-437.
- Calvo J.O, Porfiri J. y Garrido, A. (2011). Hallazgo de Huellas de Ornitópodo en la Formación Picún Leufú, Tithoniano - Berriasiano de la Cuenca Neuquina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes*, 48(4).
- Carter, B.D. y McKinney, M.L. (1992). Eocene echinoids, the Suwanee Strait, and biogeographic taphonomy. *Paleobiology*, 18, 299–325.
- Clarke, G. L. (1954). Elements of ecology. John Wiley, New York. 534 p.
- Cooke, C.W. (1955). Some Cretaceous Echinoids from the Americas. *Geological Survey Professional Paper*, 264, 87-111, pls 23.
- Cotteau, G. H. (1849). Études sur les Echinides Fossiles de département de l'Yonne: première partie: terrain Jurassique. III Étage de la Grande Oolite. *Bulletin de la Société des Sciences historiques et naturelles de L'Yonne*, 3, 221-246.
- Cotteau, G.H. (1851). Catalogue méthodique des échinides néocomiens de L'Yonne. *Bulletin Société Sciences Historie Naturelle Yonne*, 5, xxx-xxx.
- Cottreau, J. (1908). Paléontologie de Madagascar. VI - Les échinides. *Annales de Paléontologie*, 3, 145-188.
- Cotins, M. y Ventura C.R. (2011). Embryonic, larval, and post-metamorphic development of the sea urchin *Cassidulus mitis* (Echinoidea; Cassiduloida): an

- endemic brooding species from Rio de Janeiro, Brazil. *Marine Biology*, 158, 2279–2288.
- Currie, E.D. (1925). The collection of fossils and rocks from Somaliland. Pt. 5. Jurassic and Eocene Echinoidea. *Monographs of the Geological Department of the Hunterian Museum*, 1, 46-76.
- Del Río, C., Martínez, S., Griffin, M. y De Francesco, C. (2022). D.15 Moluscos y equinodermos del Paleógeno- Neógeno. *Relatorio XXI Congreso Geológico Argentino, Geología y Recursos Naturales de la Provincia del Chubut*, 950-975.
- Donovan, S.K., Mitchell, S.F. y Lewis, D.N. (2006). The irregular echinoid *Nucleopygus* from the Upper Cretaceous of western Jamaica. *Cretaceous Research*, 27, 577-583.
- Emlet, R.B., McEdward, L.R. y Strathmann, R.R. (1987). Echinoderm larval ecology viewed from the egg. En: Jangoux M, Lawrence JM (eds), *Echinoderm studies*. A. A. Balkema, Rotterdam (pp. 55–136).
- Ernst, G. y Seibertz, E. (1977). Concepts and methods of echinoid biostratigraphy. En E. G.K. Kauffman y J.E. Hazel (ed), *Concepts and Methods of Biostratigraphy*. Stroudsburg, PA: Dowden, Hutchinson, and Ross Inc. (pp. 541–66).
- Erwin, D.H. (1993). The Great Paleozoic Crisis: Life and Dead in the Permian. *Columbia University Press*, 327 pp.
- Fernández-López, S.R. (1991). Taphonomic concepts for a theoretical biochronology. *Revista Española de Paleontología*, 6, 37-49.
- Fernández-López, S.R. (1999). Tafonomía y fosilización. Tratado de Paleontología, tomo I (Ed. B. Meléndez, 1998). *Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid*, 51-107, 438-441.
- Fernández-López, S.R. (2000). Temas de Tafonomía. *Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid*, 167 pp.

- Freire, C.A., Santos, P.J.P., Fontoura N.F., Magalhães, R.A.O. y Grohmann, P.A. (1992). Growth and spatial distribution of *Cassidulus mitis* (Echinodermata: Echinoidea) on a sand beach in Southeastern Brazil. *Marine Biology*, 112, 625–630.
- Galván-Villa C.M., Rubio-Barbosa, E. y Martínez-Melo, A. (2018). Riqueza y distribución de equinoideos irregulares (Echinoidea: Cassiduloida, Clypeasteroida, Holasteroida y Spatangoida) del Pacífico central mexicano. *Hidrobiológica*, 28(1), 83-91.
- Gasparini, Z. y Fernández, M. (2011). Reptiles marinos mesozoicos. *Relatorio del 18º Congreso Geológico Argentino: Geología y Recursos Naturales de la provincia del Neuquén*, p. 529-538.
- Ghiold, J. (1989). Species distributions of irregular echinoids. *Biological Oceanography*, 6, 79-162.
- Gladfelter, W.B. (1978). General Ecology of the Cassiduloid Urchin *Cassidulus caribbearum*. *Marine Biology*, 47, 149-160.
- Grabau, A. W. (1913). Principles of Stratigraphy (1ra ed.). *New York, Seiler* (pp. 414-1087).
- Gorzela, P. y Salamon, M.A. (2013). Experimental tumbling of echinoderms — Taphonomic patterns and implications. *Palaeo*, 386, 569-574.
- Gray, J.E. (1825). An attempt to divide the Echinida, or sea eggs, into natural families. *Annals of Philosophy, Series 2*, 10(4), 423-431.
- Greyling, E.H. y Cooper, M.R. (1993). A new cassiduloid echinoid from the Lower Cretaceous (Upper Albian) of Zululand. *Durban Museum Novitates*. 18, 13-20, pls 6.
- Groeber, P. (1946). Observaciones geológicas a lo largo del meridiano 70°. Hoja Chos Malal. *Revista de la Sociedad Geológica Argentina*, 1(3), 177-208.

- Gulisano, C.A. y Gutiérrez Pleimling, A. (1995). Field guide: The Jurassic of the Neuquén Basin. a) Neuquén province. *Asociación Geológica Argentina, Serie E*, 2, 1-111. Buenos Aires.
- Gutiérrez-Pleimling, A., Olea, G., Suarez, G. y Valenzuela, M. (2011). El Miembro Chorreado de la Formación Huitrín (Cretácico Temprano). *Relatorio del 18° Congreso Geológico Argentino. Cap. 15*, p. 175-180.
- Haeckel, E. (1869). Ueber Entwicklungsgang u. Aufgabe der Zoologie. *Jenaische Zeitschrift*, 5, 353–370.
- Haupt, O. (1907). Beiträge zur fauna des oberen Malm und der unteren Kreide in der Argentinischen Kordillere. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Beilage-Band*, 23, 187-236.
- Hawkins H.L. (1920). Morphological Studies on the Echinoidea Holoctypoida and their Allies: X. On *Apatopygus* gen. nov. and the affinities of some recent Nucleolitoida and Cassiduloida. *Geological Magazine*, 57, 393-401.
- Hawkins, H.L. (1927). Descriptions of new species of Cainozoic Echinoidea from Jamaica. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology. Harvard*, 5, 76-84.
- Higgins, R.C. (1974). Observations on the biology of *Apatopygus recens* (Echinoidea: Cassiduloida) around New Zealand. *Journal of Zoology*, 173, 505-516.
- Howell, J.A., Schwarz, E., Spalletti, L.A y Veiga, G.D. (2005). The Neuquén Basin: an overview. *Geological Society, London, Special Publications*, 252: 1-14.
- Kier, P.M. (1962). Revision of the cassiduloid echinoids. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 144(3): IV + 1–262.
- Kier, P.M. (1966). Cassiduloids. In *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata* 3, 2, U492-U523.

- Kier, Porter M. (1972). Tertiary and Mesozoic Echinoids of Saudi Arabia. *Washington, D.C.: Smithsonian Institution*. <https://doi.org/10.5479/si.00810266.10.1>.
- Kier, P.M. (1974). Evolutionary trends and their functional significance in the Post-Paleozoic Echinoids. *The Paleontological Society*, 48, 1-95.
- Klohn, C. (1960). Geología de la Cordillera de los Andes de Chile Central. Provincias de Santiago, O'Higgins, Colchagua y Curicó. *Instituto de Investigaciones Geológicas, Santiago, Boletín* 8, 1-95.
- Koch, F.K.L. y Dunker, W. (1837). Beiträge zur kenntniss des Norddeutschen Oolithgebildes und dessen Versteinerungen. *Oehme und Muller, Braunschweig*, 64 pp., 7 pls.
- Kowalewski, M., Casebolt, S. y Hua, Q. (2018). One fossil record, multiple time resolutions: Disparate time-averaging of echinoids and mollusks on a Holocene carbonate platform. *Geology*, 46, 51–54.
- Krau, L. (1954). Nova espécie de ouriço do mar: *Cassidulus mitis*, ordem cassiduloidea, Echinoidea, capturado na Baía de Sepetiba. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 52, 455–475.
- Kroh, A. y Nebelsick, J.H. (2003). Echinoid assemblages as a tool for palaeoenvironmental reconstruction an example from the early Miocene of Egypt. *Palaeo*, 201, 157–77.
- Kroh, A. y Mooi, R. (2022). World Echinoidea Database. *Mepygurus* Pommel, 1883. Accessed at: <http://www.marinespecies.org/echinoidea/aphia.php?p=taxdetails&id=834320> on 2022-09-02
- Kroh, A. y Smith, A.B. (2010). The phylogeny and classification of post-Paleozoic echinoids. *Journal of Systematic Paleontology*, 8(2), 147–212.

- Lamarck, J.B. (1801). *Système des animaux sans vertèbres, ou tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux; Présentant leurs caractères essentiels et leur distribution, d'après la considération de leurs rapports naturels et de leur organisation, et suivant l'arrangement établi dans les galeries du Muséum d'Histoire Naturelle, parmi leurs dépouilles conservées; Précédé du discours d'ouverture du Cours de Zoologie, donné dans le Muséum National d'Histoire Naturelle l'an 8 de la République. Published by the author and Deterville, Paris: viii + 432 pp.*
- Larrain, A. P. y Biró-Bagóczy, L. (1985). New *Pygurus* (Echinodermata: Echinoidea) from the Tithonian of Central Chile: First Record from the Jurassic of the Southern Hemisphere. *Journal of Paleontology*, 59(6), 1409–1413.
- Latreille, P.A. (1825). *Familles naturelles du règne animal. Paris*, 570 pp.
- Lawrence, D.R. (1969). Taphonomy and Information Losses in Fossil Communities. *Geological Society of America Bulletin*, 79(10), 1315-1330.
- Lawrence, D.R. (1971). The Nature and Structure of Paleoecology. *Journal of Paleontology*, 45(4), 593-607.
- Lazo, D.G. (2006). Análisis tafonómico e inferencia del grado de mezcla temporal y espacial de la macrofauna del Miembro Pilmatué de la Formación Agrio, Cretácico Inferior de Cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana*, 43(2), 311-326.
- Lazo, D.G. (2007). Análisis de biofacies y cambios relativos del nivel del mar en el Miembro Pilmatué de la Formación Agrio, Cretácico Inferior de cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana*, 44(1), 73-89.
- Leanza, H.A. (1973). Estudio sobre los cambios faciales de los estratos limítrofes Jurásico – Cretácicos entre Loncopué y Picún Leufú, provincia del Neuquén, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 28(2), 97-132.

- Leanza, H.A. (1981). The Jurassic/Cretaceous boundary beds in west central Argentina and their ammonite zones. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 161, 62-92.
- Leanza, H.A. y Garate Zubillaga, J.I. (1987). Faunas de trigonias (Bivalvia) del Jurásico y Cretácico inferior del Neuquén, Argentina, conservadas en el Museo Juan Olsacher de Zapala. En: Volkheimer, W. (ed.), *Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, 1, 201-255.
- Leanza, H.A. y Zeiss, A., (1990). Upper Jurassic lithographic limestone from Argentina (Neuquén Basin): stratigraphy and fossils. *Facies*, 22, 169-186.
- Leanza, H.A. y Hugo, C.A. (1997). Programa Nacional de Cartas Geológicas de la República Argentina. *Hoja Geológica 3969- III Picún Leufú, Boletín 218*, 1-41.
- Leanza, H.A., Hugo, C.A y Repol, D. (2001). Hoja Geológica 3969-I- Zapala, provincia del Neuquén. *Instituto de Geología y Recursos Naturales. SEGEMAR, Boletín 275*, 1-128.
- Leanza, H.A. (2003). Las sedimentitas Huitrinianas y Rayosianas (Cretácico inferior) en el ámbito central y meridional de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Servicio Geológico Minero Argentino. Serie Contribuciones Técnicas Geología*, 2, 1-31.
- Leanza, H.A. (2009). Las Principales discordancias del Mesozoico de la Cuenca Neuquina según observaciones de superficie. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales*, 11(2), 145-184.
- Leanza, H.A., Sattler, F., Martínez, R.S y Carbone, O. (2011). La Formación Vaca Muerta y equivalentes (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano) en la Cuenca Neuquina. *Relatorio 18º Congreso Geológico Argentino* (pp. 9-37).
- Leske, N.G. (1778). Klein's Naturalis dispositio echinodermatum. 278 pp., 54 pls.

- Littlewood, D.T.J. y Smith, A.B. (1995). A combined morphological and molecular Phylogeny for sea urchins (Echinoidea: Echinodermata). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, 347(1320), 213–234.
- Llambías, E.J. y Sato, A.M. (2011). Ciclo Gondwánico: La Provincia Magmática Choiyoi en Neuquén. *Relatorio 18º Congreso Geológico Argentino* (pp. 53-62).
- Lo Forte, G.L. (1996). Los Depósitos Jurásicos de la Alta Cordillera de Mendoza. *Geología de la región del Aconcagua, provincias de San Juan y Mendoza. Subsecretaría de Minería de la Nación, Dirección Nacional del Servicio Geológico. Anales*, 24(6), 139-178.
- MacCord, F.S. y Ventura, C.R.R. (2004). Reproductive cycle of the endemic cassiduloid *Cassidulus mitis* (Echinoidea: Cassiduloida) on the Brazilian coast. *Marine Biology*, 145, 603–612.
- Mancosu, A., Nebelsick, J.H., Kroh, A. y Pillola, G.L. (2014). The origins of echinoid shell beds in siliciclastic shelf environments: three examples from the Miocene of Sardinia, Italy. *Lethaia*. DOI: 10.1111/let.12090.
- Mancosu, A. y Nebelsick, J.H. (2016). Echinoid assemblages from the early Miocene of Funtanazza (Sardinia): A tool for reconstructing depositional environments along a shelf gradient. *Palaeo*, 454, 139-160.
- Martínez-Melo, A., De Luna, E. y Buitrón-Sánchez, B.E. (2017). Morfometría de los equinoideos de la Familia Cassidulidae (Echinoidea: Cassiduloida). *Revista Biología Tropical*, 65(1), 233-243.
- Melville, R.V. y Durham, J.W. (1966). Skeletal Morphology. In *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata* 3, 2, U220-U257.

- McKinney, M.L. y Oyen, C.W. (1989). Causation and nonrandomness in biological and geological time series: temperature as a proximal control of extinction and diversity. *Palaios*, 4, 3-15.
- Miller, D.J. y Donovan, S.K. (1996). Geomorphology, stratigraphy and palaeontology of Wait-a-Bit Cave, central Jamaica. *Tertiary Research*, 17, 33-49.
- Milne Edwards, H. (1836-1849). Les Zoophytes. En: G. Cuvier, ed., *Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux, et d'introduction à l'anatomie comparée* (Éd. 3). Tome 11 Atlas, 97 lám.
- Moffat, H.A. y Bottjer, D.J. (1999). Echinoid concentration beds two examples from the stratigraphic spectrum. *Palaeo*, 149, 329-348.
- Mooi, R. (1990a). Living Cassiduloids (Echinodermata, Echinoidea): A Key And Annotated List. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 103, 63-85.
- Mooi, R. (1990b). A new "Living Fossil" Echinoid (Echinodermata) And The Ecology And Paleobiology Of Caribbean Cassiduloid. *Bulletin of Marine Science*, 46(3), 688-700.
- Mongiardino-Koch, N. y Thompson, J.R. (2020). A Total-Evidence Dated Phylogeny of Echinoids and the Evolution of Body Size across Adaptive Landscape. Accessed at <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2020.02.13.947796v1.full>.
- Moreno, K. y Pino, M. (2002). *Huellas de dinosaurios en la Formación Baños del Flaco (Tithoniano-Jurásico Superior), VI Región, Chile: Paleoecología y paleoambiente. Revista Geológica de Chile*, 29(2), 191-206.
- Mortensen, T. (1948). A monograph of the Echinoidea: 4(1): Holoctypoida, Cassiduloida. *Reitzel, Copenhagen*, 363 pp., 14 pls.

- Mosquera, A. y Ramos, V.A. (2005). Intraplate foreland deformation in the Neuquén embayment. *6° Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos, Mar del Plata Actas en CD*, 28 págs.
- Müller, A.H. (1957). *Lehrbuch der Paläozoologie. Band 1: Allgemeine Grundlagen. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag.*
- Mutti, E., Gulisano, C.A. y Legarreta, L. (1994). Anomalous systems tracts stacking patterns within 3rd. Order depositional sequences Jurassic–Cretaceous backarc Neuquén Basin, Argentina Andes. En: Posamentier, H.W. & Mutti, E. (eds.): *Second High Resolution Sequence Stratigraphy Conference, Abstracts* (pp. 137-143). Trempt.
- Nebelsick, J.H. (1995). Actuopaleontological investigations on echinoids: The potential for taphonomic interpretation. *Echinoderm Research: Balkema, Rotterdam*, 209-214.
- Nebelsick, J.H. (1999). Taphonomic comparison between Recent and fossil sand dollars. *Palaeo*, 149, 349-358.
- Nebelsick, J.H. y Kroh, A. (2002). The Stormy Path from Life to Death Assemblages: The Formation and Preservation of Mass Accumulations of Fossil Sand Dollars. *Palaios*, 17, 378-393.
- Nebelsick, J.H., y Mancosu, A. (2021). The Taphonomy of Echinoids: Skeletal Morphologies, Environmental Factors, and Preservation Pathways (Elements of Paleontology). *Cambridge: Cambridge University Press*. Doi: 10.1017/9781108893411.
- Oji, T. y Amemiya, S. (1998). Survival of crinoid stalk fragments and its taphonomic implications. *Paleontological Research*, 2(1), 67-70.

- d'Orbigny, A. (1842). Coquilles et Echinodermes fossiles de Colombie (Nouvelle-Grenade), recueillis de 1821 à 1823 par M. Boussignault. *Paris and Strassbourg*, pp. 64.
- d'Orbigny, A. (1856). Paléontologie Française description des animaux Invertébrés. *Terrains Crétacés: Echinoïdes irréguliers. Tomo VI, Texto*, 596 pp.
- Parma, S. y Casadío, S. (2005). Upper Cretaceous–Paleocene echinoids from northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology*, 79(6), 1072-1087. DOI:10.1666/0022-3360(2005)079[1072:UCEFNP]2.0.CO;2.
- Pons, J.M., Gallemi, J., Höfling, R. y Moussavian, E. (1994). Los Hippurites del Barranc del Racó, microfacies y fauna asociada (Maastrichtiense Superior, sur de la provincia de Valencia). *Cuadernos de Geología Ibérica*, 18, 271-307.
- Pommel, M.A. (1883). Classification méthodique et Genera des Échinides vivantes et fossiles. *Thèses présentées à la Faculté des Sciences de Paris pour obtenir le Gradé de Docteur ès Sciences Naturelles 503, Adolphe Jourdan, Alger*, pp. 131.
- Radwanska, U. y Jain, S. (2020). First Late Jurassic echinoid record of *Pygurus meslei* Gauthier from the Antalo (Blue Nile Basin, Ethiopia). *Journal of African Earth Sciences*. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2020.103898>.
- Rapalini, A.E., Lopez de Luchi, M., Martínez Dopico, C., Lince Klinger F., Giménez M. y Martínez, P. (2010). Did Patagonia collide with Gondwana in the Late Paleozoic? Some insights from a multidisciplinary study of magmatic units of the North Patagonian Massif. *Geologica Acta*, 8(4), 349-371.
- Riccardi, A.C., Damborenea, S.E., Manceñido, M.O., Scasso, R., Lanés, S. e Iglesia Llanos, M.P. (1997). Primer registro de Triásico marino fosilífero de la Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 52(2): 228-234.

- Riccardi, A.C., Leanza, H.A., Damborenea, S.E., Manceñido, M.O., Ballent, S.C. y Zeiss, A. (2000). Marine Mesozoic Biostratigraphy of the Neuquén Basin. *Zeitschrift für Angewandte Geologie Sonderheft, 1*, 103-108.
- Riccardi, A.C., Damborenea, S.E., Manceñido, M.O. y Leanza, H.A. (2011). Megainvertebrados del Jurásico y su Importancia Geobiológica. *Relatorio del 18° Congreso Geológico Argentino, Neuquén* (pp. 441-464).
- Riccardi, A.C. (2015). Remarks on the Tithonian–Berriasian ammonite biostratigraphy of west central Argentina. *Volumina Jurassica, 13*(2), 23–52.
- Rodríguez, D. L. (2007). *Equinoideos mesozoicos de las cuencas andinas del centro-oeste de Argentina* (Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires).
- Rose, E.P.F. (1982). Holoctypoid echinoids and their classification. En: Lawrence, J.M., (ed.) *International Echinoderm Conference, Tampa Bay.. AA Balkema: Rotterdam*. pp. 145-152.
- Salazar, C. (2012). *The Jurassic-Cretaceous Boundary (Tithonian-Hauterivian) in the Andean Basin of Central Chile: Ammonites, Bio- and Sequence Stratigraphy and Palaeobiogeography*. Tesis de doctorado, Universidad Der Rupecht-Karls, Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas, 389 pp.
- Salazar, C. y Stinnesbeck, W. (2015). Tithonian–Berriasian ammonites from the Baños del Flaco Formation, Central Chile. *Journal of Systematic Palaeontology, 14*, 149-182.
- Saucède, T., Mooi, R. y David, B. (2007). Phylogeny and origin of Jurassic irregular echinoids (Echinodermata: Echinoidea). *Geological Magazine, 144*(2), 333-359.
- Seddon, A., Mackay, A., Baker, A., Birks, H., Breman, E., Buck, C., Ellis, E., Froyd, C., Gill, J., Gillson, L., Johnson, E., Jones, V., Juggins, S., Macias-Fauria, M., Mills, K.,

- Morris, J., Nogués-Bravo, D., Punyasena, S., Roland Witkowski, A. (2014). Looking forward through the past: Identification of 50 priority research questions in palaeoecology. *Journal of Ecology*, 102, 256-267.
- Smith, A.B. (1981). Implications of lantern morphology for the phylogeny of post-Paleozoic Echinoids. *Palaeontology*, 24, 779-801.
- Seilacher, A. (1979). Constructional morphology of sand dollars. *Paleobiology*, 5(3), 191-221.
- Seilacher, A., Reif, W.E., Westphal, F., Riding, R., Clarkson, E.N.K. y Whittington, H.B. (1985). Sedimentological, Ecological and Temporal Patterns of Fossil Lagerstätten [and Discussion]. *Philosophical Transactions Royal Society of London, B* 331, 5-24.
- Smith, A.B. (1984). *Classification of the Echinodermata*. *Palaeontology*, 27, 431-460.
- Smith, A.B. y Wright, C.W. (2000). British Cretaceous Echinoids. Part 6, Neognathostomata (cassiduloids). *Palaeontographical Society Monographs*, 154, 391-439.
- Smith A.B. (2001). Probing the cassiduloid origins of clypeasteroid echinoids using stratigraphically restricted parsimony analysis. *Paleobiology*, 27, 392-404.
- Smoke, N. D y Stahl, P. W. (2004). Post-burial fragmentation of microvertebrate skeletons. *Journal of Archaeological Science*, 31(8), 1093–1100.
- Spalletti, L.A., Franzese, J.R., Matheos, S.D. y Schwarz, E. (2000). Sequence stratigraphy of a tidally dominated carbonate-siliciclastic ramp; the Tithonian-Early Berriasian of the southern Neuquén Basin, Argentina. *Journal of the Geological Society*, 157, 433-446.
- Spalletti, L., Poiré, D., Pirrie, D., Matheos, S. y Doyle, P. (2001). Respuesta sedimentológica a cambios de nivel de base en una secuencia mixta clástica –

- carbonática del Cretácico de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 14, 57-74.
- Speyer, S.E., y Brett, C.E. (1986). Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies. *Palaios*, 1, 312–327.
- Souto, C., Manso, C.L., y Martins, L. (2011). Rediscovery and redescription of *Cassidulus infidus* (Echinoidea: Cassidulidae) from Northeastern Brazil. *Zootaxa*, 3095, 39–48.
- Souto, C. y Martins, L. (2018). Synchrotron micro-CT scanning leads to the discovery of a new genus of morphologically conserved echinoid (Echinodermata: Cassiduloida). *Zootaxa*, 4457(1), 70–92.
- Souto, C., Mooi, R., Martins, L., Menegola, C. y Marshall, C. R. (2019). Homoplasy and extinction: the phylogeny of cassidulid echinoids (Echinodermata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, XX, 1–39.
- Stipanovic, P.N. (1969). El avance en los conocimientos del Jurásico argentino a partir del esquema de Groeber. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 24(4), 367-388.
- Suter, S. J. (1994a). Cladistic analysis of the living cassiduloids (Echinoidea) and the effects of character ordering and successive approximations weighting. *Biological Journal the Linnean Society*, 112, 363-387.
- Suter, S.J. (1994b). Cladistic analysis of cassiduloid echinoids: trying to see the phylogeny or the trees. *Biological Journal the Linnean Society*, 53, 31–72.
- Suter, S.J. (1988). The decline of the cassiduloids: merely bad luck? En: Burke, R.D., Mladenov, P.V., Lambert, P., Parsley, R.C., (eds.) *Echinoderm biology: proceedings of the sixth International Echinoderm Conference* (pp. 91-96). Rotterdam: Balkema.

- Schwarz, E., Spalletti, L.A. y Howell, J.A. (2006). Sedimentary response to a tectonically induced sea-level fall in a shallow backarc basin: the Mulichinco Formation (Lower Cretaceous), Neuquén Basin, Argentina. *Sedimentology*, 53, 55-81.
- Tanaka, K. (1965). Cretaceous echinoids from the Sanchu Graben, Central Japan. *Transactions and proceedings of the Paleontological Society of Japan New series*, 59, 126-142.
- Tanaka, K. (1984). Some Cretaceous Echinoids from Japan. *Bulletin of the Geological Survey of Japan*, 35, 189-202.
- Tansley, A.G. (1947). The Early History of Modern Plant Ecology in Britain. *Journal of Ecology*, 35(1/2), 130-137.
- Thompson, J.R., Crittenden, J., Schneider, C.L. y Bottjer, D.J. (2015). Lower Pennsylvanian (Bashkirian) echinoids from the Marble Falls Formation, San Saba, Texas, USA. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 276, 79–89.
- Thum, A.B. y Allen, J.C. (1975). Distribution and Abundance of the Lamp Urchin *Echinolampas crassa* (Bell) 1880 in False Bay Cape. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 41(4), 359-373.
- Thum, A.B. y Allen, J.C. (1976). Reproductive ecology of the lamp urchin *Echinolampas crassa* (Bell, 1880) from a subtidal biogenous ripple train. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 42(1), 23-33.
- Vadet, A., Nicolleau, P. y Pineau, J. P. (1981). Echinides du Callovien de la Sarthe et de l'Orne II-B: Les échinides irréguliers. *Mémoires de la Société Académique du Boulonnais Série Histoire Naturelle*, 19, 93-102.
- Varotto, R.S. (2001). Modelagem matemática do crescimento somático e mortalidad de dourico-do-mar *Cassidulus mitis* Krau, 1954 (Echinoidea: Cassidulidae).

Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-graduação em Zoologia, Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

Vergani G., Selva, G. y Boggetti, D. (2002). Estratigrafía y Modelo de Facies del Miembro Troncoso Inferior, Formación Huitrín (Aptiano), en el noroeste de la Cuenca Neuquina, Argentina, Cuenca Neuquina, Argentina. *15º Congreso Geológico Argentino. Actas (Versión en CD Room). El Calafate.*

Vermeij, G.J. (1977). The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. *Paleobiology*, 3, 245-258.

Vidal-Murillo, L.C. (2016). *Petrografía, Paleontología Y Ambientes Sedimentarios de la Formación Baños del Flaco, Norte del río Tinguiririca, VI Región, Chile Central.* Departamento de Ciencias de la Tierra Universidad EAFIT, Tesis doctoral, Proyecto Fondecyt N°11140176, titulado “Global warming or cooling during the Jurassic – Cretaceous transition”.

Wagner, C.D. y Durham, J.W. (1966). Holotypoids. En R.C. Moore (Ed.). *In Treatise of Invertebrate Paleontology, (U) Echinodermata 3 vol. 2: U440-U450.* The Geological Society America and University of Kansas Press, Lawrence.

Weaver, C.E. (1931). Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of West Central Argentina. *Memoirs of the University of Washington*, 1, 1-596.

Weisbord, N.E. (1934). Some Cretaceous and Tertiary echinoids from Cuba. *Bulletins of American Paleontology*, 20(70C), 1-103.

West, R.R. (1977). Organism-substrate relations: terminology for ecology and palaeoecology. *Lethaia*, 10, 71-82.

Windhausen, A. (1914). Contribución al conocimiento geológico de los territorios del Río Negro y Neuquén, con un estudio de la región petrolífera de la parte central del

Neuquén. *Anales del Ministerio de Agricultura. Sección Geológica. Mineralogía y Minería*, 10(1), 7-59.

Wright, V.P. y Burchette, T.P. (1996). Shallow-water carbonate environments. En: H.G. Reading (ed.), *Sedimentary Environments: Processes, Facies and Stratigraphy*, Blackwell Scientific publications (pp. 325-394). Oxford.