

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ciencias Geológicas

Equinoideos mesozoicos de las cuencas andinas del centro-oeste de Argentina

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de
Buenos Aires en el área de Ciencias Geológicas
Tesis Doctoral

Débora L. Rodríguez

Director de Tesis y Consejero de estudios: María Beatriz Aguirre-Urreta

Departamento de Ciencias Geológicas, Área de Paleontología

Buenos Aires 2007

Equinoideos mesozoicos de las cuencas andinas del centro-oeste de Argentina

RESUMEN

En este trabajo de tesis se describen los equinoideos *Stomechinus kelu* y *Clypeus* sp. en la Formación Los Patillos (Caloviano temprano) de la cuenca de La Ramada.

En la cuenca Neuquina, se registraron en cada una de las formaciones los siguientes taxones Fm. La Manga: *Plegiocidaris* sp. y *Balanocidaris* sp. (Oxfordiano); Fm. Vaca Muerta: *Stomechinus pulchellus* y *Codechinus* sp. (Tithoniano); Fm. Picún Leufú: *Pygurus* (*Pygurus*) sp. (Tithoniano tardío) y *Pygurus* (*Mepygurus*) sp. (Tithoniano medio a tardío); Fm. Chachao: *Pygurus* (*Pygurus*) sp. (Berriasiano superior-Valanginiano) Fm. Mulichinco: *Pygopyrina gerthi* (Valanginiano temprano), *Coenholectypus planatus numismalis* (Valanginiano temprano); Fm. Agrio: *Coenholectypus planatus numismalis* (Hauteriviano temprano- Barremiano temprano), *Pygopyrina gerthi* (Valanginiano tardío - Hauteriviano temprano), *Clypeopygus robinaldinus* (Valanginiano tardío - Hauteriviano temprano), *Pygorhynchus obovatus* (Hauteriviano tardío - Barremiano temprano), *Codechinus* sp. (Hauteriviano tardío) y *Leptosalenia prestensis* (Hauteriviano tardío-Barremiano temprano). Todas las especies fueron estudiadas minuciosamente y en los casos en que fue posible se comparó con material depositado en el Museo de Historia Natural de Londres.

Clypeopygus robinaldinus es el único taxón con potencial uso bioestratigráfico, con un rango de edades acotado al Valanginiano tardío- Hauteriviano temprano.

No se observaron diferencias tafonómicas relevantes en el material proveniente de distintas facies. Se registraron, por primera vez en Argentina, trazas de bioerosión asignables a *Rogerella mathieui* en ejemplares de *Pygopyrina gerthi* en la localidad de Cerro Negro 1º nivel estratigráfico, Formación Agrio.

Los estudios paleoecológicos permitieron inferir los hábitos de vida de algunas de las especies estudiadas. *Leptosalenia prestensis* era un ramoneador de algas y habitante de arrecifes coralinos, en grietas o cavidades posiblemente como protección ante posible predación y energía del ambiente; *Stomechinus kelu* era un habitante de sustratos duros, ramoneador de algas y detritos orgánicos; *Coenholectypus planatus numismalis* habría habitado fondos arenosos, era un infaunal somero y epifaunal, detritívoro; *Pygopyrina gerthi* tenía hábitos infaunales someros y era detritívoro y *Pygorhynchus obovatus* era infaunal somero con capacidad de desplazamiento y detritívoro.

Palabras clave: equinoideos, Mesozoico, cuenca Neuquina, cuenca de La Ramada, Argentina.

Mesozoic Echinoids from the Andean Basins of west-central Argentina

ABSTRACT

In this thesis the echinoids *Stomechinus kelu* and *Clypeus* sp. from the Los Patillos Formation (Early Callovian) of the La Ramada Basin are described.

The following taxa were found in the Neuquén Basin: *Plegiocidaris* sp. and *Balanocidaris* sp. (Oxfordian) from the La Manga Formation; *Stomechinus pulchellus* and *Codechinus* sp. (Tithonian) from the Vaca Muerta Formation; *Pygurus* (*Pygurus*) sp. (Late Tithonian) and *Pygurus* (*Mepygurus*) sp. (Middle-Late Tithonian) from the Picún Leufú Formation; *Pygurus* (*Pygurus*) sp. (Late Berriasian - Valanginian) from the Chachao Formation; *Pygopyrina gerthi* and *Coenholectypus planatus numismalis* (Early Valanginian) from the Mulichinco Formation; *Coenholectypus planatus numismalis* (Early Hauterivian – Early Barremian), *Pygopyrina gerthi* and *Clypeopygus robinaldinus* (Late Valanginian – Early Hauterivian), *Codechinus* sp. (Late Hauterivian), *Pygorhynchus obovatus* and *Leptosalenia prestensis* (Late Hauterivian - Early Barremian) from the Agrio Formation.

All these species were studied in detail, and compared with material deposited in the Natural History Museum of London when possible.

Clypeopygus robinaldinus is the sole taxon with possible biostratigraphic value, being present from the Late Valanginian to the Early Hauterivian.

No relevant taphonomic differences were observed in material from different facies. Bioerosion traces assigned to *Rogerella mathieui* were registered for the first time in Argentina, on specimens of *Pygopyrina gerthi* collected at Cerro Negro Locality (1° stratigraphic level, Agrio Formation).

Paleoecological studies allow the inference of the life habit of some studied species. *Leptosalenia prestensis* would have been an algae browser and coral reef inhabitant, using cracks and cavities for environmental protection and to avoid predation. *Stomechinus kelu* would have been a hard substrate epifaunal, algae browser and detritivorous. *Coenholectypus planatus numismalis* would have been a shallow infaunal and epifaunal in sandy substrates, and with detritivorous habit. *Pygopyrina gerthi* would have shallow infaunal habits and would have been depositivorous. Finally, *Pygorhynchus obovatus* would have been a shallow infaunal with some mobility in the substrate and detritivorous.

Key words: echinoids, Mesozoic, Neuquén Basin, La Ramada Basin, Argentina.

INDICE

RESUMEN	ii
ABSTRACT	iii
I – INTRODUCCIÓN	1-9
OBJETIVOS	2
MATERIALES Y MÉTODOS	3
<i>Tareas de campo</i>	3
<i>Tareas de laboratorio</i>	3
ESTUDIOS PREVIOS	6
REFERENCIAS	9
II – GEOLOGÍA	10-64
CUENCA DE LA RAMADA	12
<i>Formación Los Patillos</i>	12
CUENCA NEUQUINA	16
<i>Ciclo Jurásico</i>	18
<i>Formación La Manga</i>	18
<i>Ciclo Andico</i>	22
<i>Formación Vaca Muerta</i>	24
<i>Formación Picún Leufú</i>	24
<i>Formación Quintuco</i>	24
<i>Formación Chachao</i>	26
<i>Formación Mulichinco</i>	29
<i>Formación Agrio</i>	41
REFERENCIAS	60
III – CONCEPTOS BÁSICOS DE EQUINOIDEA	65-97
ASPECTOS MORFOLÓGICOS	65
CLASE ECHINOIDEA	68
<i>Generalidades</i>	68
<i>Clasificación de Equinoideos</i>	87
<i>Historia evolutiva</i>	90
REFERENCIAS	95
IV – SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA	98-193
Subclase Perischoechinoidea	99
Orden Cidaroida	99
Familia Cidaridae	99
Subfamilia Cidarinae	100
Género <i>Plegiocidaris</i>	100
Familia Psychocidaridae	103
Género <i>Balanocidaris</i>	104
Orden Salenioida	107
Familia Saleniidae	108
Subfamilia Saleniinae	109

Género <i>Leptosalenia</i>	109
<i>Leptosalenia prestensis</i>	110
Subclase Euechinoidea	116
Orden Phymosomatoida	116
Familia Stomechinidae	116
Género <i>Stomechinus</i>	117
<i>Stomechinus pulchellus</i>	119
<i>Stomechinus kelu</i>	121
Género <i>Codechinus</i>	125
Familia Emiratiidae	128
Género <i>Trochotiara</i>	128
Orden Holoctypoida	132
Suborden Holoctypina	134
Familia Holoctypidae	134
Subfamilia Coenholoetypinae	134
Género <i>Coenholoetypus</i>	135
<i>Coenholoetypus planatus numismalis</i>	137
Orden Echinoneoidea	143
Familia Conulidae	144
Género <i>Pygopyrina</i>	144
<i>Pygopyrina gerthi</i>	149
Orden Cassiduloida	154
Familia Clypeidae	154
Género <i>Clypeus</i>	155
Género <i>Pygurus</i>	160
<i>Pygurus (Pygurus)</i>	164
<i>Pygurus (Mepygurus)</i>	167
Familia Nucleolitidae	170
Género <i>Clypeopygus</i>	171
<i>Clypeopygus robinaldinus</i>	173
Género <i>Pygorhynchus</i>	177
<i>Pygorhynchus obovatus</i>	181
REFERENCIAS	187

V – TAFONOMIA	194-230
GENERALIDADES	195
TAFONOMÍA DE EQUINODERMOS	203
ANÁLISIS TAFONÓMICO DE LOS FÓSILES ESTUDIADOS	205
<i>Disolución</i>	206
<i>Abrasión</i>	211
<i>Distorsión tafonómica</i>	215
<i>Necrocinesis</i>	219
<i>Incrustación</i>	220
<i>Bioerosión</i>	221
REFERENCIAS	229

VI – PALEOECOLOGÍA	232-248
CONCEPTOS BÁSICOS	232
LOS EQUINOIDEOS Y SUS ESTRATEGIAS DE VIDA A TRAVÉS DEL TIEMPO	232
MORFOLOGÍA FUNCIONAL	235
ANÁLISIS DEL MATERIAL	238
REFERENCIAS	249
 VII – BIOESTRATIGRAFÍA	249-258
REFERENCIAS	258
 CONCLUSIONES	259-263
AGRADECIMIENTOS	264-265

INTRODUCCIÓN

INTRODUCCIÓN

Los equinoideos representan un grupo de invertebrados deuterostomados que se halla muy bien representado en la actualidad, así como también en el registro fósil. A pesar de ello, el estudio de los equinoideos fósiles en Argentina se ha focalizado casi exclusivamente en las faunas cenozoicas, de modo tal que los representantes mesozoicos son muy poco conocidos.

En este trabajo de tesis se estudian los equinoideos jurásicos de la cuenca de La Ramada y los equinoideos del Jurásico superior y Cretácico inferior de la cuenca Neuquina.

Estas cuencas, y en especial la cuenca Neuquina, se caracterizan por las excelentes exposiciones de sus rocas sedimentarias mesozoicas lo que las convierte en excelentes lugares para el levantamiento de secciones estratigráficas de detalle y la colección de fósiles capa a capa. Desde el punto de vista paleontológico, diferentes grupos de organismos han sido estudiados en ambas cuencas. Entre ellos merecen destacarse los moluscos, especialmente amonoideos, bivalvos y nautilidos, aunque también han sido investigados los corales, braquiópodos y crustáceos decápodos entre otros. Con respecto a los equinoideos, se conocen registros de su presencia pero no hay estudios sistemáticos, paleoecológicos, tafonómicos, ni bioestratigráficos. Esto hace más importante abordar el estudio de este grupo de macroinvertebrados tan poco conocido.

OBJETIVOS

Sobre la base del escaso conocimiento que se tiene de los equinoideos mesozoicos de la Argentina, esta tesis doctoral se avocó al estudio de los equinoideos del Jurásico y el Cretácico inferior de las cuencas de La Ramada y Neuquina. Este análisis se llevó a cabo desde un punto de vista sistemático, paleoecológico, tafonómico y bioestratigráfico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los fósiles estudiados en este trabajo de tesis han sido en parte colectados por la autora, mientras que otros ejemplares se encontraban ya depositados en la colección de Departamento de Ciencias Geológicas de la Universidad de Buenos Aires (CPBA), en la colección de invertebrados fósiles del Museo Olsacher de la ciudad de Zapala, Neuquén (PI-MOZ) y en la colección de invertebrados fósiles del Museo de Ciencias Naturales de La Plata (MLP).

Este estudio comprendió tanto trabajos de campo como tareas de laboratorio.

Trabajos de campo

Mediante el análisis de la bibliografía y el material depositado en la colección de invertebrados fósiles del Departamento de Ciencias Geológicas de la Universidad de Buenos Aires, se establecieron las localidades fosilíferas de mayor interés.

Dado que los equinoideos jurásicos y cretácicos de Argentina no habían sido estudiados en detalle, sino que generalmente solamente se había registrado su presencia, se abordó este trabajo ubicando y recorriendo aquellas localidades en donde habían sido citados previamente. Con este objetivo se realizaron tres viajes de campo entre noviembre de 2002 y diciembre de 2004, en los que se colectó material de estudio y en algunas de estas localidades se levantaron perfiles sedimentológicos de detalle o se mejoraron perfiles tomados de la bibliografía. Las columnas sedimentarias fueron dibujadas en forma digital y son las que se presentan en el capítulo de Geología.

Tareas de laboratorio

Los fósiles coleccionados por la autora fueron procesados en el laboratorio de manera tal de poder observar los caracteres morfológicos de interés para su identificación.

En primer lugar el material fue separado según su estado de preservación para observar los caracteres diagnósticos en los diferentes especímenes. Se dividió en dos grandes grupos: el grupo más importante corresponde a los ejemplares que poseen la mayor parte del esqueleto en buen estado de preservación, en los que se pudieron identificar varios de los caracteres diagnósticos. Un segundo grupo formado por individuos parcialmente deformados, desgastados o fragmentados, fue subdividido en pequeños grupos, cada uno caracterizado por preservar alguno de los caracteres diagnósticos reconocibles.

Para realizar estas observaciones los especímenes debieron limpiarse; para ello el primer paso fue una limpieza mecánica utilizando un martillo neumático con punta de vidia y en segunda instancia se trabajó con pequeños formones y un torno manual de revoluciones variables y puntas intercambiables, para finalmente utilizar una cubeta de ultrasonido, la cual permitió la limpieza de los rasgos morfológicos más finos, como por ejemplo la forma de los poros ambulacrales. El instrumental utilizado en cada especimen dependió del tipo y cantidad de sedimento que lo cubría.

En algunos casos la limpieza mecánica no fue adecuada por la fragilidad del material, por lo que fue sustituida por un tratamiento químico con ácido acético diluido. El mismo permitió aflojar los sedimentos y posteriormente eliminarlos mecánicamente cuando fuera necesario. A pesar que el sedimento adherido a los fósiles es de composición carbonática, al igual que el esqueleto de los mismos, éstos no sufrieron alteraciones por el tratamiento químico.

Una vez que el material estuvo preparado, fue observado con un microscopio estereoscopio con aumentos desde 8 x hasta 50 x; esta gama de aumentos permitió observar la forma y disposición de los caracteres morfológicos desde el ejemplar completo hasta los detalles más pequeños, como por ejemplo la estructura de los tubérculos y del sistema apical, dependiendo del tamaño de los especímenes.

Los caracteres morfológicos observados fueron los siguientes:

- forma y posición del periprocto
- forma de los ambulacros
- forma de las placas ambulacrales
- forma y disposición de los poros ambulacrales
- forma y disposición de las placas del sistema apical
- presencia/ausencia y forma de filodos
- presencia/ ausencia de las placas accesorias
- presencia/ausencia de placas bucales
- presencia/ausencia de poros bucales
- presencia/ausencia y desarrollo de burreletes
- forma y distribución de los tubérculos
- estructura del sistema apical

Una vez realizada una detallada observación y un profundo análisis bibliográfico, se determinó el grupo de caracteres indispensables para la correcta identificación del material, los que se listan a continuación:

- forma y posición del periprocto
- forma de los ambulacros
- forma y disposición de los poros ambulacrales
- forma y disposición de las placas del sistema apical
- presencia/ausencia y forma de filodos
- presencia/ausencia y desarrollo de burreletes
- forma y distribución de los tubérculos
- estructura del sistema apical

Dada la escasez de material fósil de comparación disponible en Argentina, resultó vital para el desarrollo de esta tesis los estudios llevados a cabo en el Museo de Historia Natural de

Londres. En esta institución, en la cual se realizó una pasantía de seis meses bajo la dirección del Dr. Andrew Smith, durante el usufructo de la beca doctoral del CONICET en el año 2006, se contó con una excelente colección de referencia y una profusa bibliografía. Todo esto permitió mejorar sustancialmente las descripciones y comparaciones que se presentan en el capítulo Sistemática Paleontológica.

ESTUDIOS PREVIOS

La historia del estudio de los equinoideos jurásicos y cretácicos de las cuencas de La Ramada y Neuquina no es demasiado amplia, ya que en varias oportunidades han sido registrados pero no estudiados detalladamente. Los primeros estudios conocidos para las faunas de la cuenca Neuquina corresponden a Haupt (1907) quien registra, sin ilustrar, dos especies de equinoideos *Clypeopygus robinaldinus* y *Holactypus* sp. en la zona del Cerro Lotena, de edad neocomiana. Otro de los trabajos donde se indica la presencia de equinoideos en esta cuenca es el de Windhausen (1914), quien los identifica como pertenecientes al género *Echinobrissus* en su perfil del Cerro Negro de Covunco, cuya edad corresponde al Hauteriviano.

En 1931 se publica el trabajo monográfico de Weaver, mucho más amplio que todos los anteriores, ya que estudia la geología y la paleontología de la cuenca Neuquina a lo largo de su historia mesozoica. En este trabajo además de describir las unidades litoestratigráficas, realiza un estudio pormenorizado de la fauna de macroinvertebrados marinos. Describe numerosos bivalvos y cefalópodos, así como también equinodermos, corales, anélidos, bryozoos, braquiópodos, gastrópodos, unos pocos belemnoides y escasos vertebrados.

Entre los equinodermos, Weaver (1931) estudia las siguientes especies: dentro de los equinoideos regulares solamente describe espinas de *Cidaris* sp. de edad caloviana; entre los irregulares describe a *Holactypus* cf. *H. depressus* del Jurásico inferior y describe e ilustra *Holactypus planatus numismalis* y *Clypeopygus robinaldinus*. Crea además una especie nueva: *Pygaster gerthi*. Estas tres especies ocurren para Weaver (1931) en la sección cuspidal de la Formación Agrio y por lo tanto les asigna una edad barremiana-aptiana. Finalmente hace referencia a artejos de crinoideos que asigna a *Pentacrinus* sp. del Jurásico inferior.

Bernasconi (1959) estudia un ejemplar de equinoideo irregular, depositado en el Museo Argentino de Ciencias Naturales, proveniente de la zona de Covunco que es identificado como *Pygaster gerthi*.

Frenguelli (1944) da a conocer una nueva especie: *Stomechinus pulchellus* Frenguelli proveniente del Tithoniano de Neuquén.

Lo Forte (1996) indica la presencia de equinoideos regulares en la localidad de Puente del Inca, en la sección media de la Formación La Manga, de edad mesocaloviana a oxfordiana e ilustra un ejemplar que asigna al género *Balanocidaris*.

En la cuenca de La Ramada, Álvarez y Parma (1997) registran equinoideos en diferentes localidades donde aflora la Formación Los Patillos de edad caloviana y los identifican como *Holactypus* sp., *Psephechinus* sp. y *Clypeus* sp. Como este material se encuentra depositado en la Colección de Invertebrados del Departamento de Ciencias Geológicas de la Universidad de Buenos Aires ha sido incluido también en este trabajo de tesis.

Lorenzo (1997) reconoce equinoideos en la Formación Agrio del Hauteriviano tardío en la localidad de El Salado, en el centro de Neuquén, identificándolos como *Holactypus*

planatus, *Clypeopygus robinaldinus* y equinoideos regulares indeterminados. Este material fue estudiado en el presente trabajo de tesis.

Finalmente, Rodríguez (2002) y Rodríguez y Aguirre-Urreta (2005) identificaron material como perteneciente al género *Nucleolites* en diversas localidades de la provincia de Neuquén.

REFERENCIAS

- Álvarez, P.P y Parma S.G. 1997.** Litofacies y equinoideos asociados de la Formación Los Patillos (Caloviano), Alta Cordillera de San Juan, Argentina. *VIII Congreso Geológico de Chile, Actas* 1: 430-434.
- Bernasconi, I. 1959.** Equinoideos fósiles de la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales. *Physis* XXI (61): 137-176.
- Frenguelli, J. 1944.** *Stomechinus pulchellus* n. sp., nuevo equinodermo del Titonense del Neuquén. *Notas del Museo La Plata, Paleontología* 9(6): 1-11.
- 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.
- Lo Forte, G.L. 1996.** Los depósitos jurásicos de la Alta Cordillera de Mendoza. En: Ramos *et al.* (ed.) *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: 139-178.
- Lorenzo, M. 1997.** *Estudio geológico del anticlinal Pichi Mula-Villa El Salado, provincia del Neuquén, Argentina*. Trabajo Final de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires (inédito).
- Rodríguez, D.L. 2002.** Echinoideos del Cretácico inferior de Neuquén. *VIII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Resúmenes: 96. Corrientes.
- Rodríguez, D.L. y Aguirre-Urreta, M.B. 2005.** Equinoideos del Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina-Aconcagüina: su ubicación estratigráfica. *XVIº Congreso Geológico Argentino, Actas* III: 431-436. La Plata.
- Weaver, C. 1931.** Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of West Central Argentina. *Memoir University of Washington* 1: 1-469.
- 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 Geología, Mineralogía y Minería* 10: 7-59.

GEOLOGÍA

GEOLOGÍA

Los equinodermos fósiles estudiados en esta tesis comprenden tanto especies jurásicas como cretácicas. Las primeras proceden de sedimentitas de la cuenca de La Ramada, ubicada al suroeste de la provincia de San Juan y de la cuenca Neuquina que abarca desde el norte de Mendoza hasta el sur de Neuquén, mientras que las especies cretácicas se conocen de diversas formaciones de la cuenca Neuquina (Fig. 2.1).

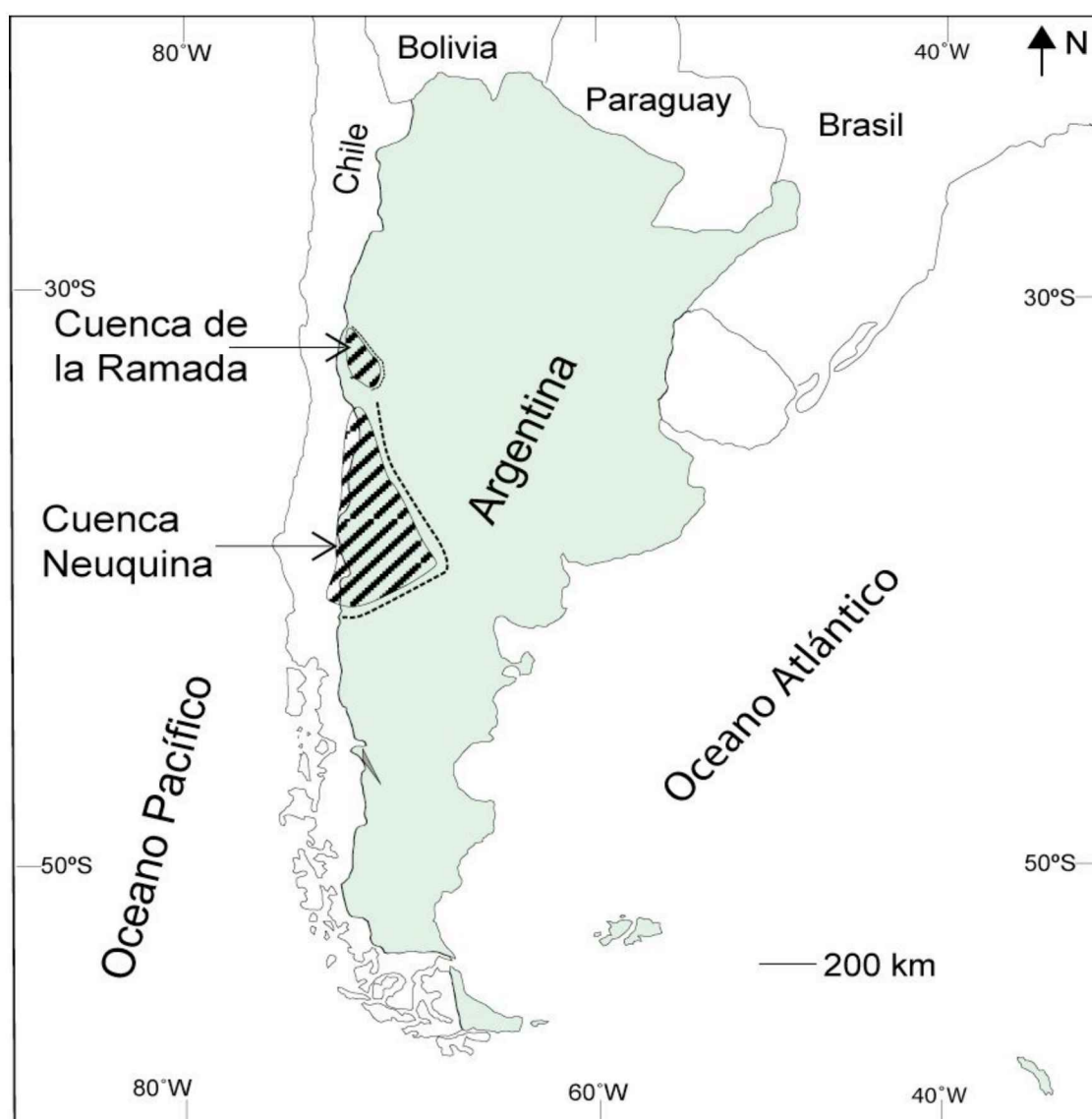


Figura 2.1: Mapa de ubicación de las cuencas de La Ramada y Neuquina.

CUENCA DE LA RAMADA

Esta cuenca se ubica en el suroeste de la provincia de San Juan y es una fosa alargada en dirección nor-noroeste, con un ancho máximo de 30 kilómetros limitada por fallas que se extiende desde las nacientes del río Yeso, en el norte, hasta el paso del Tigre en el sur (Fig. 2.1) (Álvarez, 1996). Corresponde a una cuenca de rift que para el Triásico-Jurásico medio se encontraba limitada hacia el sur por un importante alto topográfico ubicado entre el río Vacas al norte y el río Diamante al sur (Groeber, 1918). Esto permite delimitar dos cuencas para este intervalo temporal: una al norte, la de La Ramada (Álvarez, 1996a y b) y otra al sur, la cuenca Neuquina (Digregorio y Uliana, 1980). El relleno sedimentario de la cuenca de La Ramada comienza en el Triásico medio-superior con depósitos continentales de la Formación Rancho de Lata (Álvarez *et al.*, 1995). En discordancia sobre esta unidad se desarrolla la Formación Los Patillos, compuesta de areniscas calcáreas y calizas marinas de edad jurásica inferior a media. Traslapa a ésta la Formación La Manga (Caloviano medio-Oxfordiano), constituida en esta región por megabrechas calcáreas y sobre ella se localizan las evaporitas de la Formación Auquilco (Oxfordiano superior). Por encima de ésta y con una fuerte discordancia erosiva se desarrolla un ciclo sedimentario que corresponde a los depósitos del Grupo Mendoza (Kimmeridgiano-Barremiano).

A continuación se describe brevemente a la Formación Los Patillos portadora de los equinoideos estudiados.

Formación Los Patillos

Esta unidad definida por Álvarez *et al.* (1995) aflora en tres fajas de rumbo norte-sur. La faja oriental se extiende desde el arroyo de la Ramada Norte hasta el río de la Cerrada al sur, la

faja central abarca desde la laguna del Pelado hasta el arroyo Las Flores y por último la faja occidental se desarrolla en los alrededores de la mina Pachón (Fig. 2.2). El perfil tipo se encuentra en el arroyo Las Vegas y se caracteriza litológicamente por una alternancia de calizas bioclásticas, areniscas bioclásticas y micritas limolíticas.

Esta unidad presenta un espesor de aproximadamente 250 m, acunándose hacia el norte y hacia el sur, hasta desaparecer a la latitud del paso del Tigre. La Formación Los Patillos tiene una edad que abarca desde el Pliensbachiano superior al Caloviano medio, calibrada sobre la base de estudios bioestratigráficos de sus abundantes amonites (Álvarez, 1996b). Cronológicamente se correlacionaría en el ámbito del engolfamiento Neuquino con las Formaciones Molles y Lajas.

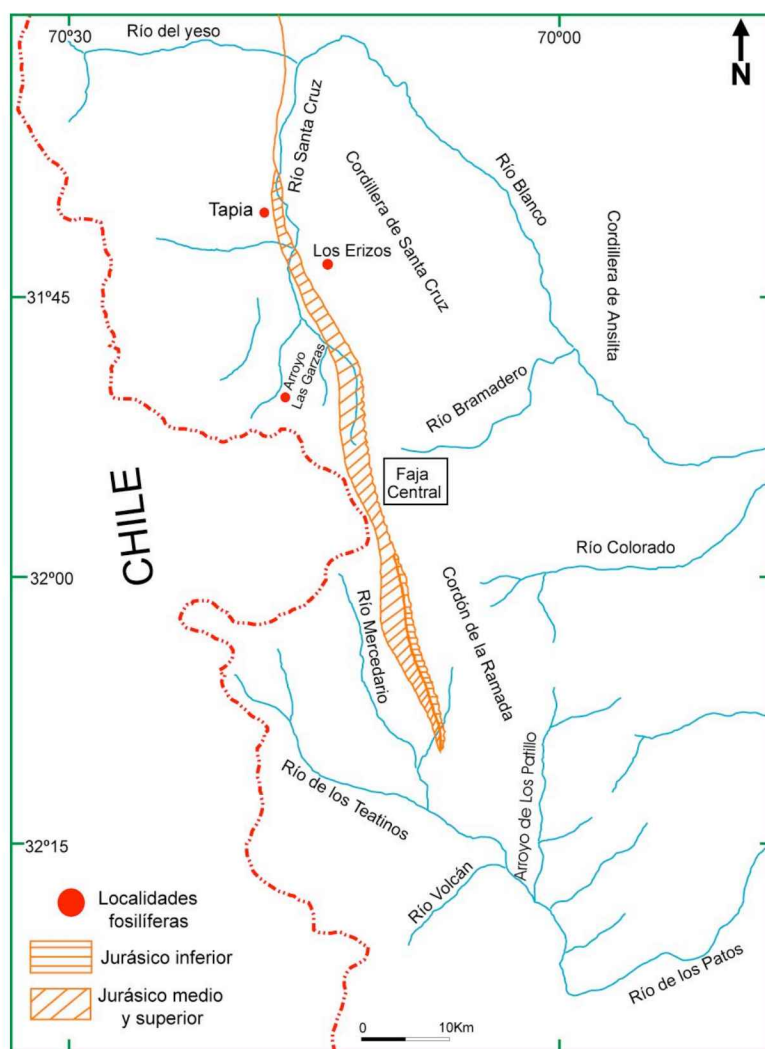


Figura 2.2: Mapa de los afloramientos de la Formación Los Patillos, con la ubicación de las localidades fosilíferas portadoras de equinoideos (modificado de Álvarez, 1996b).

Localidades fosilíferas

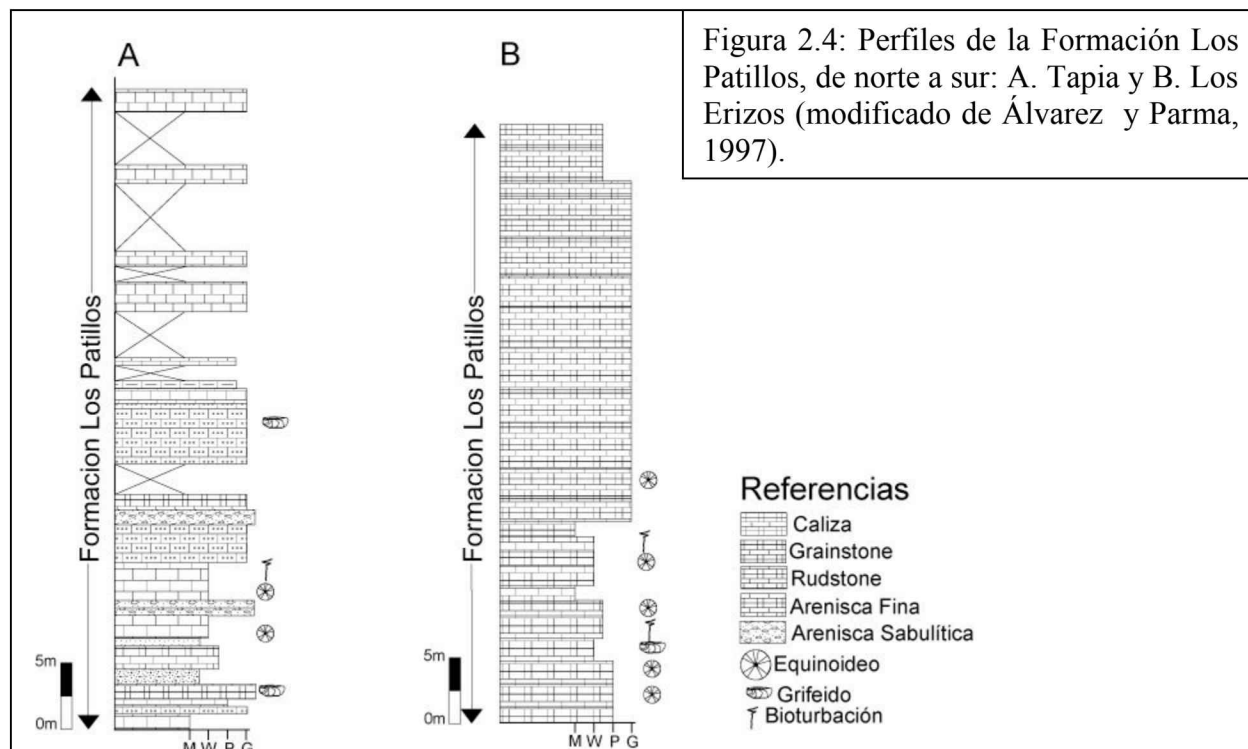
Se han reconocido en la faja central y corresponden de norte a sur a: Tapia, Los Erizos y Arroyo Las Garzas. La ubicación de las localidades se indica a continuación (Fig. 2.2) y en la Figura 2.3 se observan los afloramientos de la Formación Los Patillos en la clásica localidad de Los Erizos.



Figura 2.3: Afloramientos de la Formación Los Patillos en la localidad de Los Erizos.

- 1.- *Tapia*: Es la localidad portadora de equinoideos ubicada más norte. Se encuentra a unos 5 km aproximadamente al noroeste de la intersección de los ríos Santa Cruz y Carnicería.
- 2.- *Los Erizo*: Esta localidad, la más oriental de las tres, se ubica a 5 km aproximadamente al suroeste de la intersección de los ríos Santa Cruz y Carnicería.
- 3.- *Arroyo Las Garzas*: La última de las localidades fosilíferas, y la más austral, ubicada a 13 km al sur de la intersección de los ríos Santa Cruz y Carnicería.

Las litofacies portadoras de equinoideos han sido descriptas por Álvarez y Parma (1997) y en la Figura 2.4 se ilustran los perfiles de las localidades Tapia y Los Erizos.



- *Packstones* y *grainstones* oolíticos-esqueletales: esta litofacies está dividida en dos subfacies, la primera es un *packstone* castaño rojizo formado principalmente por bioclastos de equinoideos regulares (*Stomechinus kelu*) muy fragmentados con una matriz compuesta de restos de conchillas trituradas. La segunda subfacies es un *grainstone* amarillo claro cuyo componente principal son oolitas y pizolitas y bioclastos subordinados. Estos últimos corresponden a equinoideos regulares, *Stomechinus kelu* y a bivalvos, *Andivaugonia* sp.
- *Wackestones* y *packstones*: *packstones* gris rojizos caracterizados por la presencia de gran cantidad de material esquelético en la base del banco, los bioclastos son principalmente de ostreidos (*Gryphaea* sp.) desarticulados y en algunos sectores muy rotos, sin superar los 2

cm de tamaño. Esporádicamente aparecen bioclastos de amonites y equinoideos regulares con buena preservación. El tamaño de los bioclastos varía entre 3 y 10 cm. En la base de los bancos el empaquetamiento es muy denso y hacia el techo los componentes esqueletales se encuentran casi flotando en fango calcáreo. Esta subfacies presenta un alto grado de bioturbación (*Thalassinoides* isp.).

Las subfacies de *wackestones* son de color rojizo y los bioclastos corresponden principalmente a equinoideos regulares (*Stomechinus kelu*) bien preservados, ostreidos y amonites. El tamaño de los mismos varía entre 2 y 15 cm.

- *Rudstones*: carbonatos rojizos compuestos principalmente por fragmentos de colonias coralinas transportadas, de aproximadamente 15 cm de diámetro. Además son portadores en menor proporción de equinoideos irregulares y regulares, bivalvos perforantes (*Phola* sp.), gastrópodos enteros y muy esporádicamente amonites.

CUENCA NEUQUINA

La cuenca Neuquina abarca desde los 31° a los 39° de LS; en el norte se desarrolla en una faja relativamente angosta a lo largo de los Andes chileno-argentinos, mientras que hacia el sur se expande hacia el este formando el denominado engolfamiento Neuquino (Fig. 2.5). Se desarrolla sobre gran parte del territorio de la provincia de Neuquén, sudoeste de La Pampa y noreste de Río Negro y hacia el norte se extiende en el sur de Mendoza adelgazándose en sentido sur-norte en la región del Aconcagua hasta la provincia de San Juan.

Es una cuenca de retroarco cuya acumulación sedimentaria se inicia a mediados del Triásico en una serie de fosas independientes que coalescen en el Cretácico inferior, alcanzando los estratos jurásico-cretácicos hasta unos 7.000 metros de potencia (Legarreta y Uliana, 2000).

Ha sido ampliamente estudiada por ser una de las fuentes de hidrocarburos más importantes de Argentina.

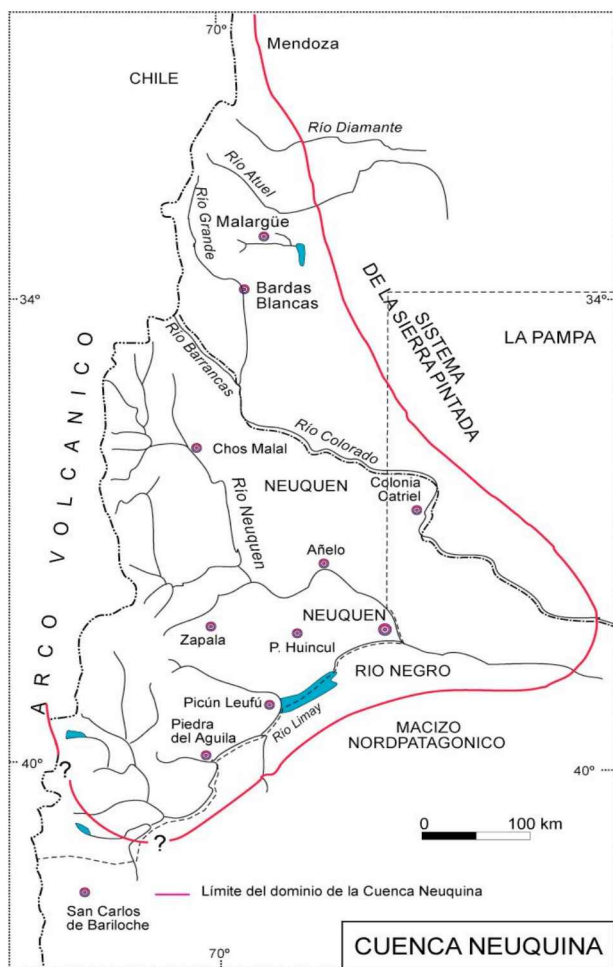


Figura 2.5: Mapa que muestra la ubicación de la cuenca Neuquina (modificado de Rodríguez, 2001).

Su relleno se caracteriza por su notable ciclicidad, evidenciada por la presencia de sedimentitas continentales y marinas, depositadas en numerosas etapas transgresivo-regresivas (Groeber, 1946) que muestran una alternancia de depósitos clásticos, carbonáticos y evaporíticos con marcados cambios de facies. Estos depósitos caracterizan tres ciclos de acumulación, denominados ciclo Jurásico (Lias-Dogger), ciclo Ándico (Kimmeridgiano superior-Albiano) y ciclo Riograndico (Cenomaniano-Paleoceno) por Groeber (1946). Los límites de cada uno de estos ciclos de acumulación se encuentran marcados por discontinuidades, expresadas como discordancias o cambios notorios del régimen de sedimentación. Dentro de los ciclos pueden

reconocerse unidades menores caracterizadas por cambios menos significativos correspondientes a fases de transgresión-regresión.

Weaver (1931) es quien realiza unos de los primeros estudios complexivos de la cuenca, reconociendo y describiendo varias unidades estratigráficas, entre ellas, las Formaciones Vaca Muerta, Quintuco, Mulichinco y Agrio, con edades que van desde el Tithoniano inferior al Barremiano. Estas unidades pertenecen al Grupo Mendoza, mayormente marino, que se desarrolla típicamente en el engolfamiento neuquino donde alcanza un espesor aproximado de 2400m, mientras que hacia el este unidades equivalentes al Grupo Mendoza son netamente continentales.

La fauna marina fósil de la cuenca ha sido estudiada por muchos naturalistas e investigadores desde fines del siglo XIX hasta la actualidad. Algunos de ellos son Steuer (1897), Haupt (1907), Douvillé (1910), Gerth (1925), Weaver (1931), Frenguelli (1944), Manceñido y Damborenea (1984), Aguirre-Urreta y Rawson (1997), Aguirre-Urreta (2001), Lazo (2003a y b) y Cichowolski (2003).

Los equinoideos estudiados en esta tesis corresponden a unos pocos del ciclo Jurásico que se registran únicamente en la Formación La Manga, mientras que del ciclo Ándico procede la mayoría de la fauna estudiada, reconocida en las Formaciones Vaca Muerta, Picún Leufú, Chachao, Mulichinco y Agrio.

Ciclo Jurásico

Formación La Manga

Esta unidad fue formalmente definida por Stipanovic (1952), con su localidad tipo en el arroyo La Manga de Mendoza para designar a la secuencia argoviana, que desde fines del siglo XIX, era tradicionalmente conocida en la literatura argentina como calizas azules con *Gryphaea*.

Groeber (1918) destaca la gran continuidad y homogeneidad facial que presentan estos depósitos desde Neuquén hasta el Paso del Espinacito en el sur de San Juan. Están usualmente representados por *grainstones* de ooides y rhodoides, asociados a arrecifes de corales, algas y esponjas (Legarreta, 1991), pudiendo alcanzar estos calcáreos 150 metros de potencia.

En la región del Aconcagua, la Formación La Manga presenta características bastantes similares en cuanto a sus facies y su espesor, que varía entre los 50 y 60 metros (Lo Forte, 1996), mientras que más al norte aún, en la cuenca de La Ramada esta unidad está básicamente representada por brechas calcáreas (Álvarez, 1996b).

Localidades fosilíferas

1.- Puente del Inca: Se ubica en la provincia de Mendoza, sobre la margen norte del río Cuevas, a la latitud de la población de Puente del Inca. En los afloramientos de la Formación La Manga, (Figs. 2.6 y 2.7) en esta localidad se pueden definir tres secciones: inferior, media y superior (Lo Forte, 1996). La primera está constituida por conglomerados y areniscas en bancos irregulares a lenticulares medianos a gruesos. Hacia arriba gradan a areniscas medianas a gruesas, en parte calcáreas, en bancos tabulares, o lenticulares, medianos a finos. Sobre ellas yacen facies calcáreas de la sección media representadas por un delgado nivel de *bindstones* algáceos que en el tope presenta brechamiento y cementación. Continúan depósitos con estratofábrica lenticular a irregular, de *rudstones* carbonáticos y conglomerados. Por encima se encuentran *mudstones* macizos y laminados junto a *wackestones* y *packstones* macizos, portadores de una abundante fauna de bivalvos, gastrópodos, amonites (*Rehmannia* sp. cf. *R. patagoniensis* en los niveles basales y *Euaspidoceras* sp. en los cuspidales), ocasionales equinoideos atribuibles a *Balanocidaris* sp. y restos de ictiosaurios. La secuencia continúa con potentes bancos de calizas macizas de la sección superior, constituidos por *floatstones* coralinos, con abundantes corales

escleractínidos bioerosionados por bivalvos, donde son comunes además espinas de equinodermos (*Balanocidaris* sp.). Culmina con *packstones* y *grainstones* oolíticos esqueléticos en los que abundan placas y espinas de *Balanocidaris* sp. (Lo Forte, 1996).



Figura 2.6: Vista de la margen norte del río La Cuevas a la latitud de Puente del Inca en la que se observa la secuencia mesozoica, incluyendo los afloramientos de la Formación La Manga.

2.- *La Vaina*: Esta localidad se ubica sobre la margen del Arroyo La Vaina, al suroeste de la ciudad de Bardas Blancas ($35^{\circ} 55' S$ - $70^{\circ} 00' O$), en el sur de la provincia de Mendoza (Fig. 2.8 B).

La sección aquí analizada comprende un pequeño intervalo, de una potencia de 11 m, compuesto principalmente por *wackestones-packstones* peloidales, bioclásticos y *packstones-grainstones* oncolíticos de espesores centimétricos (Fig 2.8 A). Las facies de esta sección corresponden a:

- *Wackestones*: dominan en la base de la sección, se presentan con espesores entre 0,1 y 0,5 m y la media es 0,32 m, láminas delgadas de pelitas arcillosas se intercalan entre los *wackestones*. Estas capas pueden presentarse en forma masiva ó con laminación paralela

discontinua; se hallaron fragmentos de valvas de grifeidos, gastrópodos, foraminíferos y amonites (*Perisphinctes* sp.) aislados, gran cantidad de restos de equinoideos (placas y espinas) y se reconocieron también oncoides aislados. El contenido amonitifero indica una edad oxfordiana. Esta facies presenta peloides de forma y tamaño variado y se presentan también como agregados micríticos sobre intraclastos de composición peloidal formando estructuras similares a los oncoides. Dentro de los *wackestones* se reconocieron dos tipos, aquellos formados por peloides y bioclastos y los formados solamente por bioclastos.

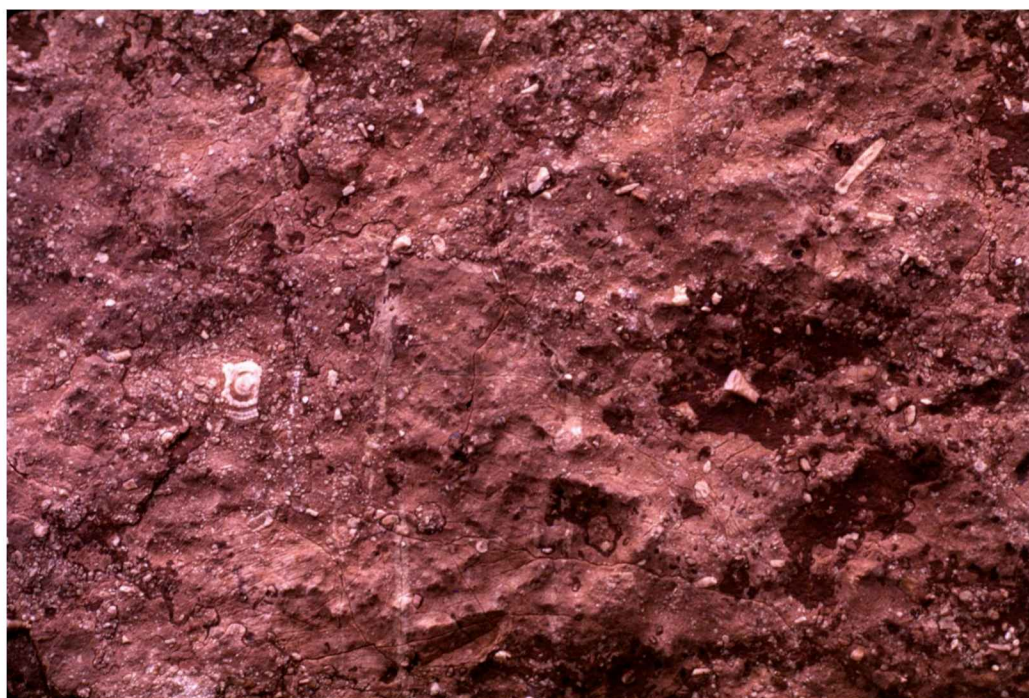


Figura 2.7: Vista de detalle de la la Formación La Manga a la latitud de Puente del Inca. Notéanse las placas y espinas de equinodermos.

- *Packstones*: dominan en la parte superior de la sección, poseen un espesor entre 0,25-170 cm, con una media de 0,90 cm y están interestratificadas con delgadas y discontinuas capas de pelitas. El análisis aloquímico permitió diferenciar *packstones* de naturaleza

peloidal-bioclástica y *packstones* biooncolíticos (Palma *et al.*, 2006). Estas facies se presentan en general en forma masiva y a veces con laminación paralela por la disposición de oncoides orientados y en caos, con gradación normal. Estas facies pueden considerarse verdaderas oncolitas (Teichert, 1970) o bien como *floatstone-rudstones* de oncolitos. En estas facies aparecen equinoideos regulares (*Plegiocidaris* sp.) y sus espinas esparcidas en excelente estado de preservación. También se registraron grifeidos desarticulados, fragmentados y anidados. Hacia el tope aparece interestratificada con los *packstones*, una delgada y discontinua capa estromatolítica de 15 cm de espesor. Su laminación es plana a ligeramente ondulada, discontinua, con espesores milimétricos y lateralmente variable. Estas láminas se encuentran definidas por cambios en el contenido de micrita más oscura, densa y en la concentración de peloides, además de valvas de ostrácodos esparcidas y cristales aislados de evaporitas. La sucesión finaliza con una brecha mantiforme discontinua, maciza, con grietas de desecación y fábrica variable entre clasto-sostén a matriz-sostén compuesta por abundantes intraclastos de composición similar a las facies descriptas, dispuestos caóticamente y sus formas varían de prolados a laminares, subangulosos y con tamaños que oscilan entre 1 y 3 cm.

Ciclo Ándico

Este ciclo está representado por un conjunto de sedimentitas continentales y marinas con ausencia casi total de manifestaciones volcánicas. Se encuentra dividido en dos subunidades correspondientes a los tradicionales Grupos Mendoza y Rayoso (Groeber, 1946), este último actualmente denominado Bajada del Agrio por Méndez *et al.* (1995).

En el engolfamiento Neuquino, el Grupo Mendoza alcanza unos 2.400 metros de espesor

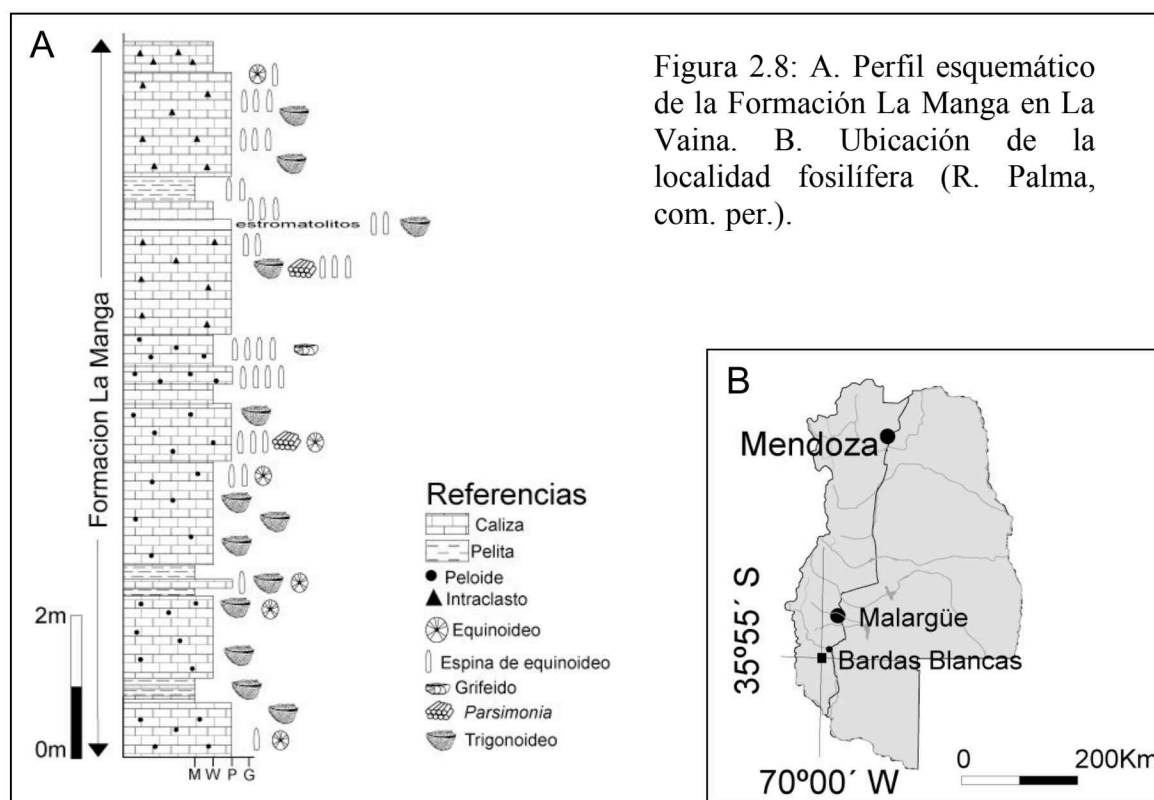


Figura 2.8: A. Perfil esquemático de la Formación La Manga en La Vaina. B. Ubicación de la localidad fosilífera (R. Palma, com. per.).

e incluye, en orden ascendente, a las Formaciones Vaca Muerta, Picún Leufú, Quintuco, Mulichinco y Agrio que se caracterizan por su persistencia litofacial, aunque presentan notables variaciones temporales (Weaver, 1931), mientras que en el sur de Mendoza la secuencia es menos potente y está representada por las Formaciones Vaca Muerta, Chachao y Agrio (Legarreta *et al.*, 1993). En la región del Aconcagua se pueden reconocer las mismas unidades formacionales que en el engolfamiento Neuquino, aunque aquí son menos espesas y se observan niveles volcánicos y volcanoclásticos en la Formación Mulichinco (Ramos, 1985). El Grupo Mendoza abarca desde el Tithoniano hasta el Barremiano; se apoya sobre la Formación Tordillo y es sobreyacido por la Formación Huitrín.

Formación Vaca Muerta

Esta unidad fue definida por Weaver (1931) con su localidad tipo en la sierra homónima en el centro-oeste de Neuquén. Está compuesta por centenares de metros de lutitas grises y negras, finamente estratificadas, con abundantes nódulos calcáreos, que alternan con calizas micríticas y margas bituminosas, caracterizando un contexto deposicional de cuenca marina con fondos euxínicos (Leanza *et al.*, 1977; Legarreta y Uliana, 2000). Su contenido fosilífero más abundante corresponde a amonoideos, lo que permite acotar su edad entre el Tithoniano inferior (zona de *Virgatosphinctes mendozanus*) y el Valanginiano inferior (zona de *Lissonia riveroi*) en el centro de la cuenca (Leanza, 1981; Aguirre-Urreta, 2001).

Localidades fosilíferas

El material perteneciente a la Formación Vaca Muerta, corresponde a las localidades de Cerro del Burro, próximo a la localidad de Zapala y El Overo ubicado en la zona de Catan Lil. Como este material se encuentra depositado en el Museo Olsacher, de la ciudad de Zapala, no se cuentan con más datos acerca de su recolección y no existen perfiles de las localidades.

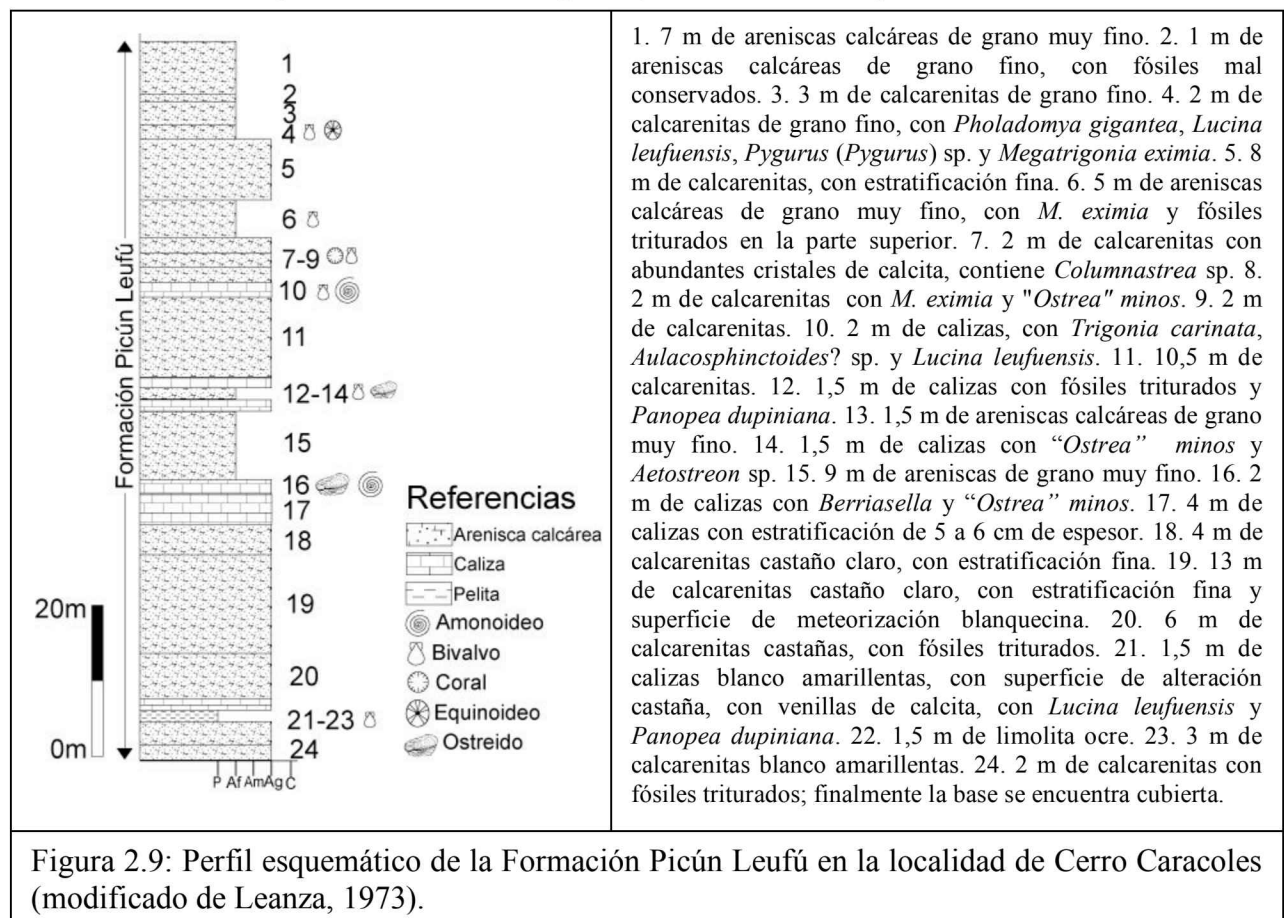
Formación Picún Leufú

Esta unidad fue definida por Leanza (1973) con su localidad tipo en la intersección de la ruta nacional 40 con el arroyo Picún Leufú donde alcanza 322 m de potencia. Se apoya y engrana lateralmente con la Formación Vaca Muerta y hacia arriba es sobreyacida por la Formación Mulichinco. Se caracteriza por una alternancia de areniscas calcáreas blanquecinas y verdosas y calizas macizas blanquecinas. Su edad, sobre la base de su fauna de amonites, corresponde a la parte alta del Tithoniano medio y al Tithoniano superior (Leanza, 1973).

Localidades fosilíferas:

1.- *Cerro Caracoles-Piedras Blancas*: Se encuentra aproximadamente unos 13 km al noroeste de la ciudad de Zapala, accediendo a la misma por la ruta provincial 22, en la intersección con el camino que conduce a la localidad de Mariano Moreno.

En esta localidad, el espesor de la Formación Picún Leufú es de 93 m y la base está compuesta por areniscas calcáreas blanquecinas, que conforman el contacto con la infrayacente Formación Vaca Muerta y el techo de la formación está compuesto por areniscas calcáreas de grano muy fino blanco amarillentas, la Formación Mulichinco suprayacente en esta localidad fue eliminada por erosión, por lo que las relaciones de base y techo no pudieron establecerse (Leanza, 1973). Su edad es tithoniana superior. Un perfil detallado realizado por Leanza (1973) fue el utilizado en este trabajo de tesis. En líneas generales la sección presenta una coloración blanco amarillenta. En la Figura 2.9 se muestra el perfil y se detalla la composición banco a banco.



2.- *Puente del río Picún Leufú*: se accede desde la ciudad de Zapala hacia el sur, unos 50 km a lo largo de la ruta nacional 40, en la intersección de dicha ruta y el arroyo Picún Leufú (Fig. 2.10).

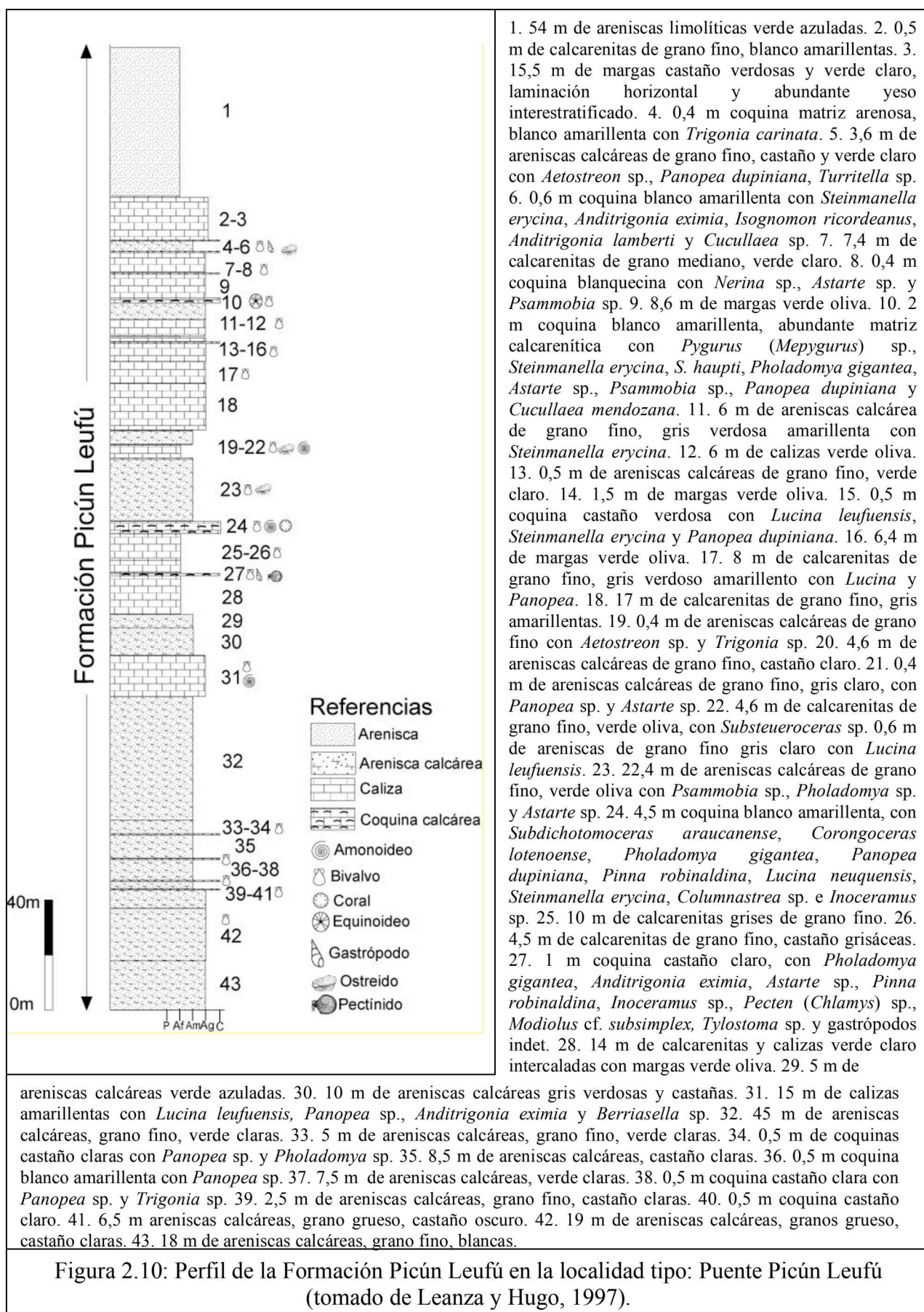
En esta localidad la Formación Picún Leufú muestra un predominio de micritas y arcilitas, coquinas, limolitas y raras dolomías, alcanzando los 322 m de potencia. Su contenido amonitifero indica una edad tithoniana media alta (zona *Windhauseniceras internispinosum*) a tithoniana superior (zonas de *Corongoceras alternans* y *Substeueroceras koeneni*), pudiendo abarcar parte del Berriasiano (Leanza y Hugo, 1997). Un perfil detallado de la misma ha sido realizado por Leanza y Hugo (1997) (Fig 2.10).

Formación Quintuco

La Formación Quintuco fue definida por Weaver (1931). Está conformada por arcilitas gris oscuras a negras en los sectores internos de la cuenca mientras que hacia los bordes, las facies de plataforma están caracterizadas por areniscas calcáreas, calizas margosas, oolíticas y estromatolíticas, a veces con nódulos evaporíticos. Estas facies neríticas poseen un abundante contenido fósil, principalmente de bivalvos, gastrópodos y amonoideos y no se han reconocido aún equinoideos. La edad de esta unidad varía entre el Tithoniano superior y el Berriasiano (Gulisano *et al.*, 1984; Aguirre-Urreta, 2001).

Formación Chachao

La Formación Chachao fue definida por Legarreta y Kozlowski (1979) y aflora principalmente en el centro-sur de la provincia de Mendoza. Su equivalente en edad en el engolfamiento Neuquino es la Formación Mulichinco y el tope de las Formaciones Vaca Muerta o Quintuco (Legarreta y Uliana, 1991; Aguirre-Urreta, 2001).



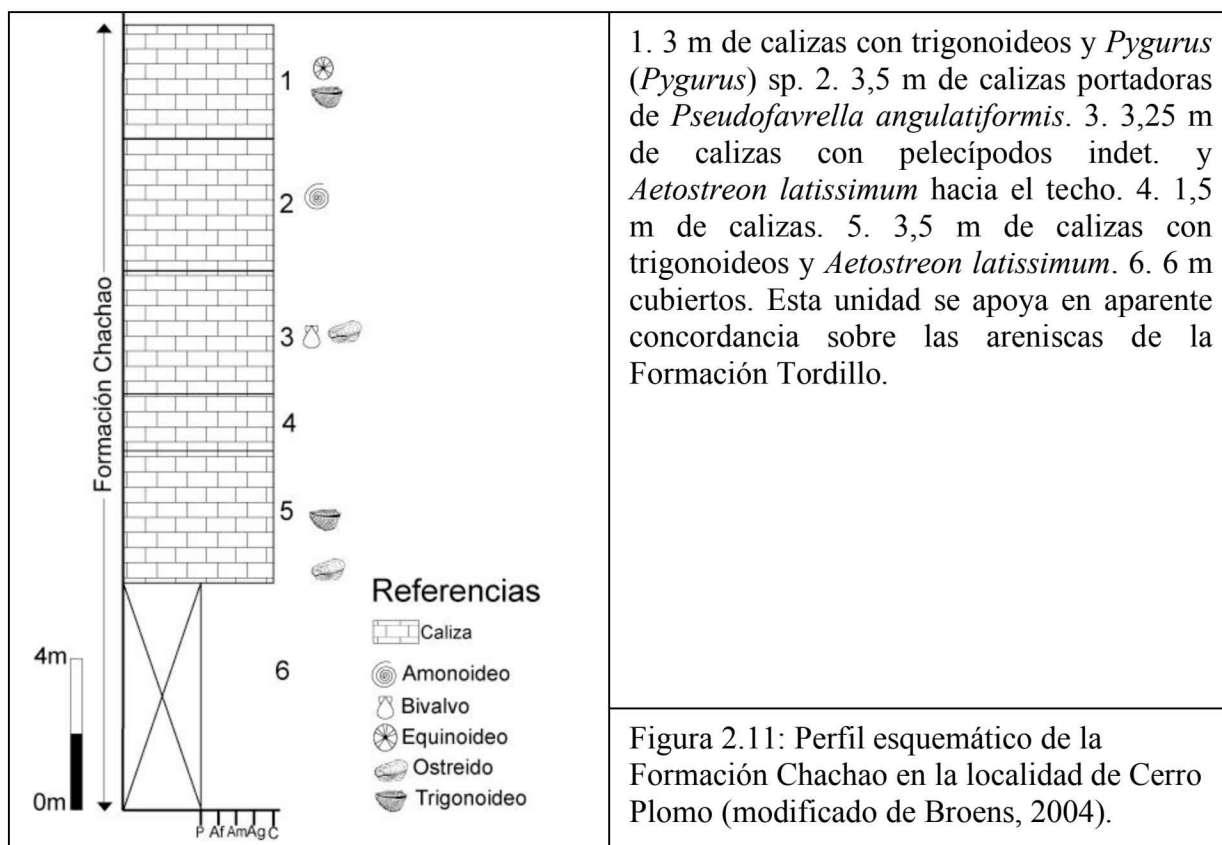
Litológicamente está caracterizada por unos 30 a 40 metros de *mudstones*, *packstones* y *wackestones* del Berriasiano –Valanginiano inferior (Legarreta y Kozlowski, 1981). Estos autores la dividen en tres miembros: inferior, medio y superior. La sección inferior está caracterizada por calizas masivas estériles, depositadas en un período de nivel relativo del mar bajo, mientras que hacia el tope aparecen intercalaciones de calizas laminadas. En la sección media aparecen pelitas negras, que solo presentan fragmentos de *Ceratostreon* sp., evidenciando una profundización de la cuenca. En la sección superior se observa una alternancia de calizas masivas estériles con calizas masivas fosilíferas (*Aetostreon* sp., *Ceratostreon* sp. y serpulidos coloniales) (Legarreta y Kozlowski, 1981).

Localidades fosilíferas

1.- *Cerro Plomo*: Esta localidad se ubica en la margen norte del río Diamante, en la provincia de Mendoza. Se accede desde la población de Las Aucas hasta La Mala Dormida en vehículo y luego a pie hasta el puente que cruza el río Diamante, aguas arriba de la desembocadura del río Negro. La secuencia está compuesta por caliza esqueléticas de tipo *packstones* de color gris claro, masivas y con abundantes restos fósiles. Es una sucesión estratocreciente con bancos tabulares de 0,2 a 1 m de espesor hasta llegar a 5 m en los niveles superiores. En su base se reconoce un nivel semicubierto de material muy fino blancoamarillento que se incluye en esta formación pero que podría pertenecer a facies de borde de la infrayacente Formación Vaca Muerta (Broens, 2004).

En esta localidad, un perfil detallado de la Formación Chachao fue realizado por Broens (2004) con un espesor de 28 m (Figura 2.11).

La edad de la formación en esta localidad sería berriasiana superior-valanginiana, sobre la base de su contenido amonitifero de acuerdo a la biozonación de Aguirre-Urreta (2001).



Formación Mulichinco

Fue definida por Weaver (1931) en la región del cerro homónimo del centro-oeste de Neuquén como conglomerados y areniscas masivas, con lutitas arenosas intercaladas, de origen continental, que alcanzan unos 200 metros de potencia. Mientras que en el centro de Neuquén está compuesta por sedimentitas netamente continentales, hacia el norte, al este del volcán Tromen, aparecen intercalaciones de calizas marinas que poseen una abundante fauna de bivalvos ostreáceos asociados a amonites. Más al norte aún, en Mendoza, estratos coetáneos a esta unidad corresponden a las calizas marinas de la Formación Chachao. Su edad es valanginiana inferior.

La Formación Mulichinco se apoya en forma discordante sobre las pelitas de plataforma de la Formación Vaca Muerta (discordancia intravalanginiana, Gulisano *et al.*, 1984; Legarreta y

Uliana, 1991) mientras que su techo es transicional a las pelitas oscuras de la Formación Agrio. Esta formación muestra una disposición de sedimentos con características fluvio-deltaicas hacia el sur de la cuenca y aportes marinos hacia el norte con influencia mareal (Zavala, 2000).

Schwarz (1999, 2003) estudia esta unidad en el norte de Neuquén, donde posee gran extensión lateral y continuidad vertical. Divide a la formación en tres secciones y las caracteriza de la siguiente manera: las secciones inferior y superior poseen una fuerte influencia de oleaje, ya sea de tormenta como de buen tiempo, desde la plataforma hasta el *shoreface* mientras que la sección media se caracteriza por un bajo aporte clástico, lo que permitió el desarrollo de cuerpos bioconstruidos de ostras en amplias proporciones en la plataforma, bajo la influencia de oleaje de buen tiempo y de tormenta.

Localidades fosilíferas

Las localidades fosilíferas de la Formación Mulichinco de norte a sur son: Vega de Escalone, Barranca de los Loros, Puerta Curaco, Pampa Tril y Cerro de la Parva (Fig. 2.12). A continuación se describe cada una de ellas y se presentan los perfiles columnares.

1.- Vega de Escalone: Para acceder a esta localidad fosilífera se parte de Chos Malal hacia el norte por la ruta nacional 40 y a unos 65 kilómetros, en el área de Pampa Tril, pocos kilómetros al norte del Chihuido del Tril (cuello basáltico cenozoico) se desvía unos cientos de metros hacia el oeste por un camino vecinal.

La Formación Mulichinco en esta localidad se caracteriza, fundamentalmente, por su contenido de trazas fósiles lo que llevó a realizar un relevamiento del área, donde se levantó el perfil del cual se describe aquí sólo una parte de la sección original relevada (Rodríguez *et al.*, en prensa), de una potencia de 20 m aproximadamente, donde se registra el conjunto de trazas (*Asteriacites lumbrichalis*, *Gyrochorte* isp., *Lockeia* isp., *Planolites* isp., *Ophimorpha* isp., trazas

de escape y tubos en J) y los equinoideos. En la Figura 2.13 se observan los afloramientos con el banco portador de equinoideos en primer plano.

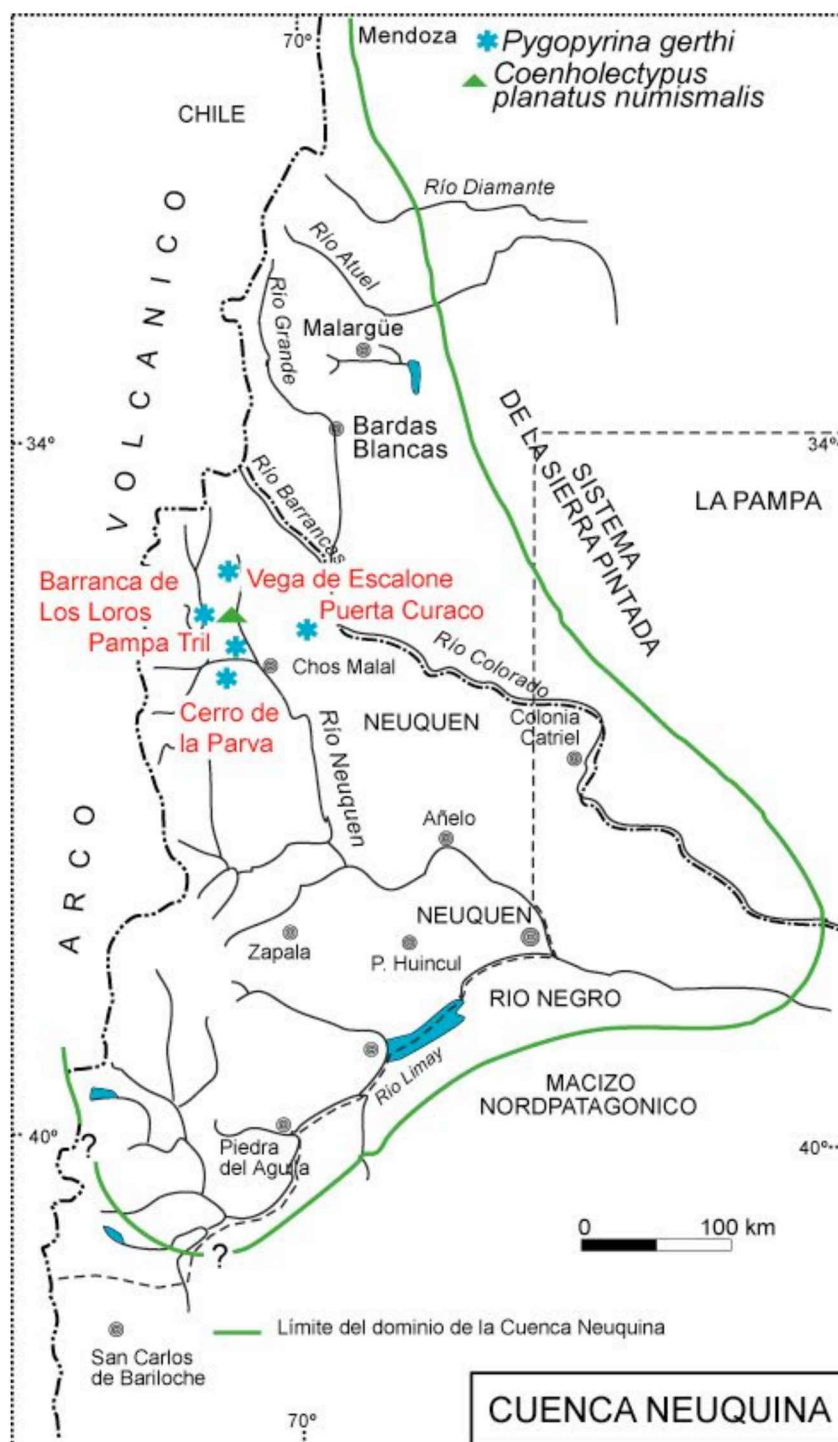


Figura 2.12: Localidades fosilíferas de la Formación Mulichinco, indicando las especies de equinoideos presentes.



Figura 2.13: Vista de los bancos portadores de *Pygopyrina gerthi* en la Formación Mulichinco en la localidad de Vega de Escalone.

La sucesión medida en esta localidad es granocreciente (Fig. 2.14), con cambios de coloración del gris y verde oscuro a tonos amarronados y amarillos hacia el techo. Comprende dos asociaciones de facies, la basal son facies de *shoreface* (asociación de facies A) y la superior son facies subtidales (asociación de facies B).

La asociación de facies A está compuesta por areniscas finas a medianas amalgamadas, decimétricas, con laminación paralela, ondulas asimétricas, óndulas de bajo ángulo, óndulas de interferencia y de marea. Cada capa está separada por un delgado intervalo pelítico; lateralmente estas capas son masivas y muestran intensa bioturbación. Entre las trazas se destacan abundantes trazas de estrellas, tubos inclinados, estructuras de escape y trazas de epichnias subcirculares preservadas como hiporelieves convexos. Hacia arriba se diferencian intervalos pelíticos con

óndulas heterolíticas y delgadas coquinas lenticulares portadoras de bioclastos fracturados, principalmente de *Pinna* sp., ostras o serpúlidos (*Parsimonia* sp.) muy bien conservados.

Sobre la base de las estructuras sedimentarias esta asociación se interpreta como un *shoreface* muy somero (Rodríguez *et al.*, en prensa). Las trazas de *Asteriacites* dominan en los senos de las óndulas, donde se registran particularmente entre niveles ondulíticos separados por delgados intervalos pelíticos. Estas trazas son cortadas por *Lockeia*, que se ubica únicamente en las crestas de las óndulas. Finalmente en algunos intervalos masivos se observaron restos de laminación ondulítica a pesar de la intensa bioturbación, dominada por trazas de escape y tubos inclinados, sugiriendo condiciones de *stress*, posiblemente relacionadas a cambios en la sedimentación o la salinidad.

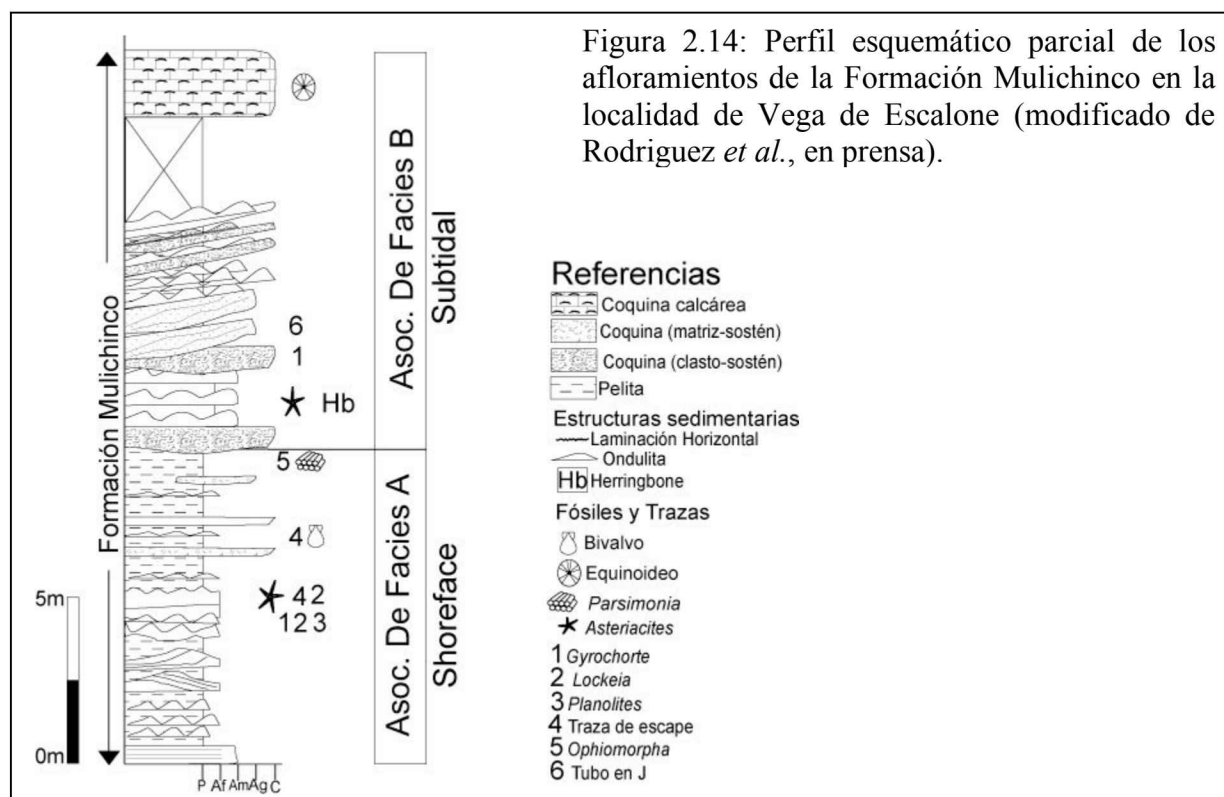
Las coquinas presentes en esta asociación, son interpretadas como canales pequeños desarrollados en un ambiente subácueo dominado por la marea. Estas coquinas están compuestas enteramente por serpúlidos gregarios (*Parsimonia* sp.), lo cual permite interpretar que son el resultado de un ambiente con fluctuaciones de salinidad (Ten Hove y Van der Hurk, 1993).

La asociación de facies B formada por areniscas amalgamadas y conglomerados bioclásticos, corresponde a la parte superior del perfil (Fig. 2.14). El arreglo interno de facies muestra que los conglomerados bioclásticos se encuentran en la parte basal, mientras que las areniscas finas a medianas son más comunes hacia el tope de la asociación. La presencia de pelitas es rara, pero son más comunes en el intervalo basal de mayor granulometría (conglomerados).

Los conglomerados bioclásticos de grano fino son portadores de artejos de crinoideos, espinas y fragmentos de placas de equinoideos regulares. En estos casos los bancos poseen una fábrica clasto-sostén, y matriz-sostén para las capas de tamaño arena, donde suelen hallarse

estructuras de tipo *herringbone*, o estratificación entrecruzada de tipo tabular bipolar. Los bancos pelíticos, milimétricos, suelen tener abundantes trazas de *Asteriacites*.

Esta asociación de facies tiene evidencias de acción mareal y aguas muy someras. Escasos rastros de exposición subaérea (polígonos de desecación) se preservan en el intervalo inferior y se encuentran rellenos de fragmentos bioclásticos. Se la interpretó como un ambiente subtidal, que registra los cambios de estado regresivos a transgresivos dentro de la Formación Mulichinco (Rodríguez *et al.*, en prensa). Hacia el tope de la sección, luego de un tramo cubierto se halla un banco coquinoideo dominado por ostras grandes (*Aetostreon* sp.) y donde se registran los equinoideos irregulares identificados como *Pygopyrina gerthi*. Estas capas tendrían una edad valanginiana temprana por la presencia de *Olcostephanus* (*O.*) *atherstoni* (Aguirre-Urreta y Rawson, 1997).

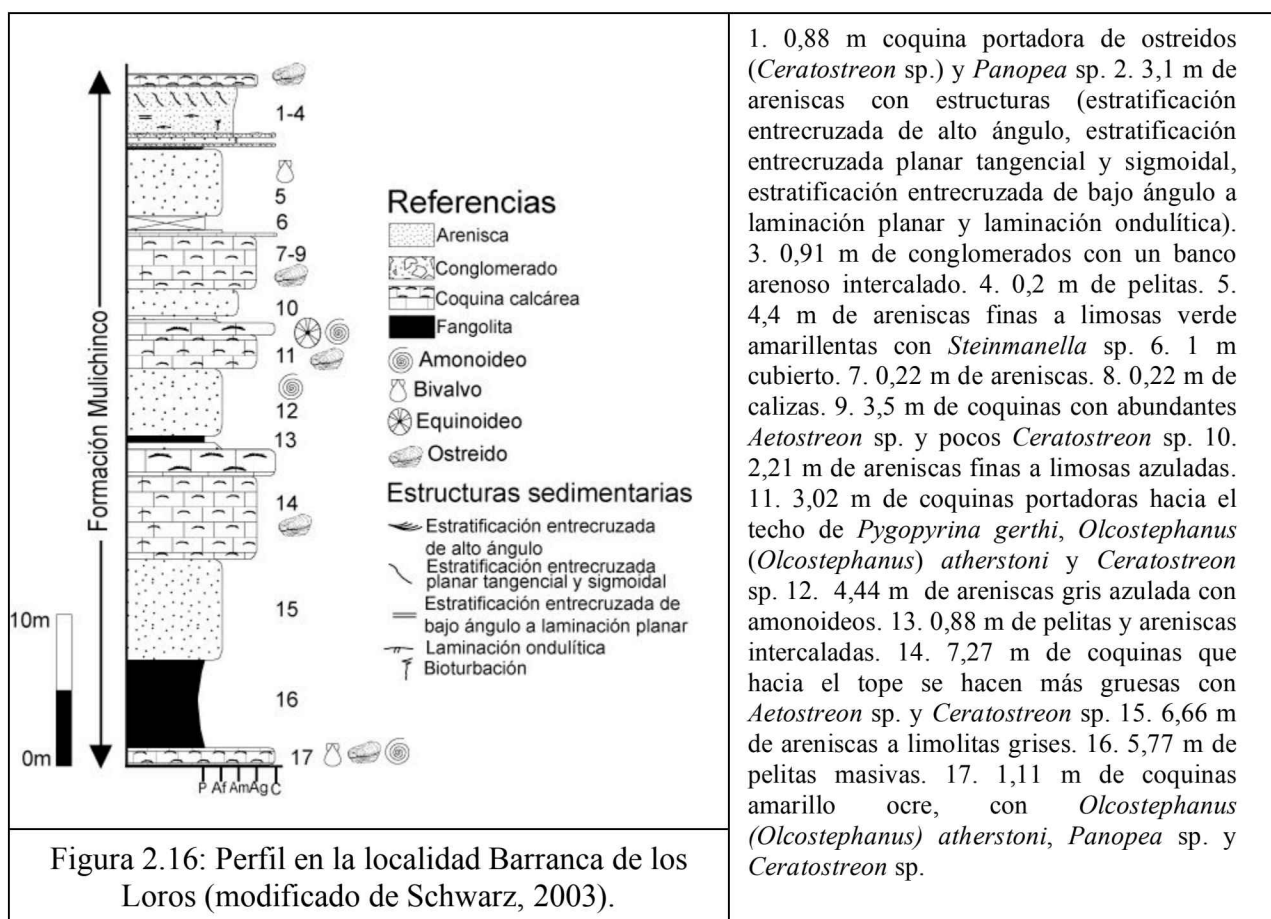


2.- *Barranca de Los Loros*: Esta localidad se encuentra unos 500 metros al sur de Vega de Escalone. En ella (Fig. 2.15) se tomó parte del perfil realizado por Schwarz (2003) en su tesis doctoral, que describe detalladamente a toda la Formación Mulichinco.



Figura 2.15: Afloramientos de la Formación Mulichinco en la localidad de Barranca de los Loros.

El perfil parcial estudiado está conformado por sucesiones carbonáticas o mixtas con una potencia que varía de 6 a 20 m, reconociéndose cinco ciclos que en conjunto poseen una potencia de cerca de 50 m (Schwarz, 2003). La sucesión se inicia con una alternancia de areniscas con calizas dominadas por ostras y sobre éstos un banco calcáreo donde se encuentran los equinoideos. Este conjunto de bancos representa la porción del perfil de mayor granulometría y afinidad clástica, que se presenta en capas menores a 1 m de espesor. En el banco con equinoideos predominan los bivalvos infaunales someros de valvas gruesas, ostras reclinales y es hacia el techo donde se registran los equinoideos (Fig. 2.16).

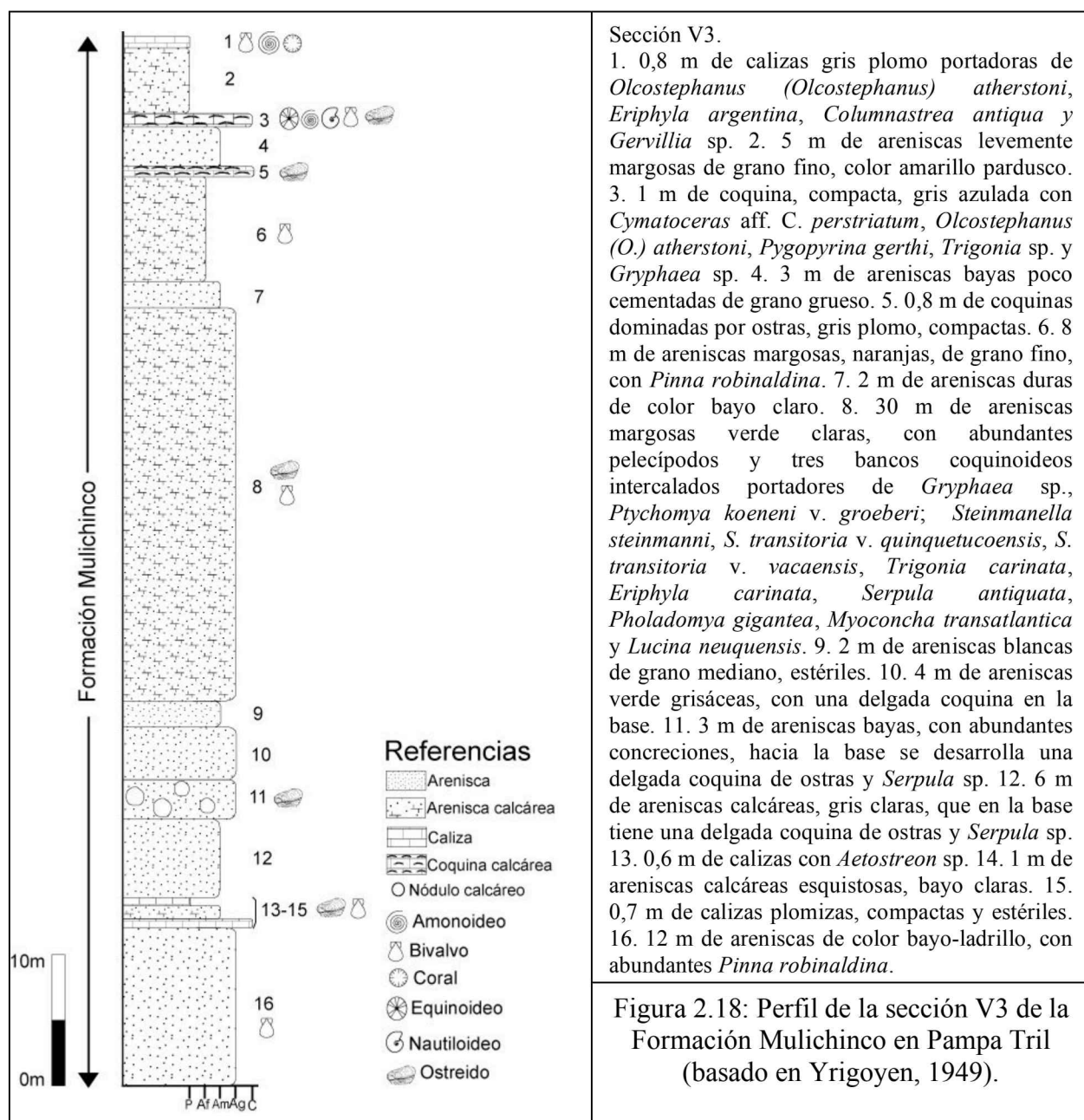


3.- *Pampa Tril*: Desde la ciudad de Chos Malal hacia el norte por la ruta nacional 40, luego de recorrer aproximadamente 55 kilómetros se observa al oeste el ala oriental del anticlinal de Pampa Tril, que se compone de las Formaciones Vaca Muerta, Mulichinco y parte basal del miembro inferior de la Formación Agrio (Figura 2.17).



Figura 2.17: Afloramientos del techo de la Formación Mulichinco y la base de la Formación Agrio en la localidad de Pampa Tril.

La Formación Mulichinco alcanza 250 metros de potencia y fue dividida en tres secciones por Yrigoyen (1949) identificadas como V1, V2 y V3, siendo la última sección donde se encuentran los equinoideos. En la Figura 2.18 se esquematiza y describe el perfil de la sección V3 realizado por Yrigoyen (1949).

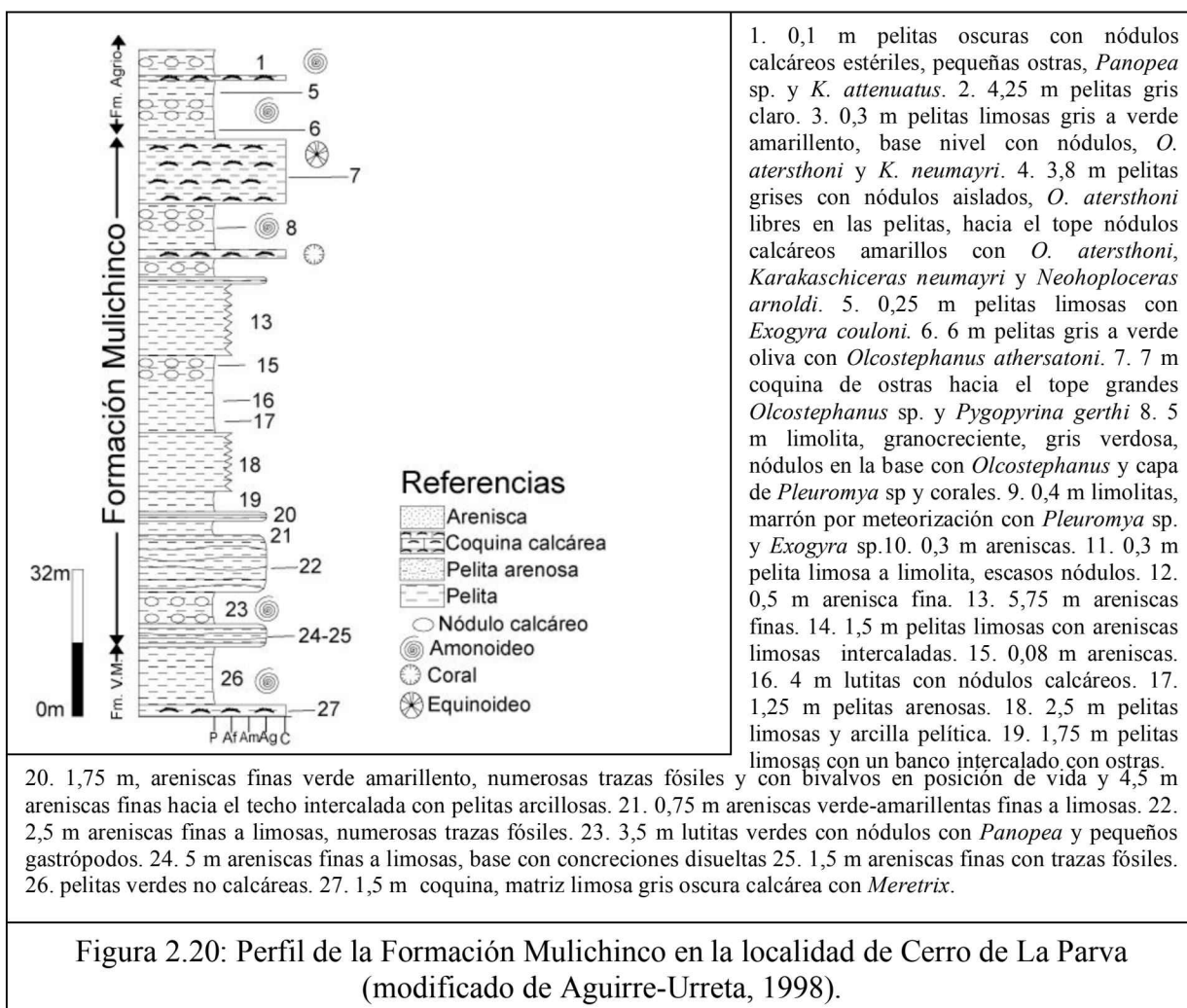


4.- *Cerro de La Parva*: Partiendo de la ciudad de Chos Malal por la ruta provincial 43 que conduce a la localidad de Andacollo, aproximadamente a unos 25 km de Chos Malal, se encuentra el Cerro de La Parva al norte del camino. Esta es una clásica localidad de la cuenca Neuquina, con excelentes exposiciones de las Formaciones Vaca Muerta, Mulichinco y Agrio (Fig. 2.19).



Figura 2.19: Afloramientos de las Formaciones Mulichinco y Agrio en la localidad de Cerro de la Parva.

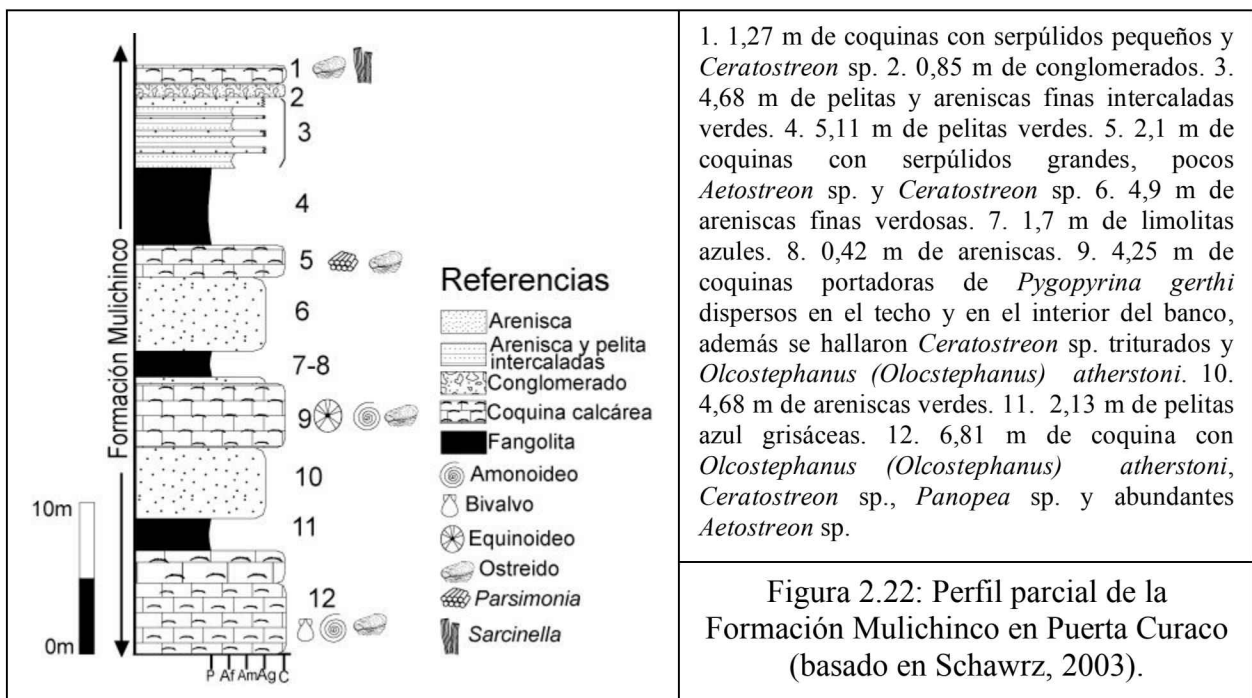
En esta localidad se utilizó un perfil previamente levantado (Aguirre-Urreta, 1998). Corresponde a una sección integrada por la Formación Mulichinco y parte de las formaciones Vaca Muerta en la base y Agrio en el techo, con una potencia de 144 m (Fig. 2.20).



5.- *Puerta Curaco*: Esta localidad se encuentra a 18 kilómetros al norte de la Escuela Curaco por la ruta provincial 9. Esta ruta corta los afloramientos de las Formaciones Vacas Muerta, Mulichinco y Agrio, permitiendo un fácil acceso y reconocimiento de los bancos portadores de equinoideos (Fig. 2.21). El patrón de apilamiento es muy similar al de Barranca de Los Loros (Fig. 2.16). En esta localidad se utilizaron los datos de Schwarz (2003), tomando una sección parcial de 39 m, que contiene los bancos portadores de equinoideos. El perfil fue revisado en el campo y se completo con más datos de interés para este trabajo (Fig. 2.22).



Figura 2.21: Afloramientos de la Formación Mulichinco en la localidad de Puerta Curaco, con vista de los bancos portadores de equinoideos.



Formación Agrio

Esta formación fue definida también por Weaver (1931) con su localidad tipo en las cercanías de la confluencia de los ríos Agrio y Salado, en el centro-oeste de Neuquén y está compuesta por una alternancia de lutitas oscuras, calizas y areniscas calcáreas. Su base suele estar marcada por una caliza azul-grisácea portadora de abundantes *Aetostreon* sp. Esta unidad se desarrolla transicionalmente sobre las areniscas de la Formación Mulichinco en Neuquén y norte de Mendoza (región del Aconcagua) o sobre las calizas coquinoideas de la Formación Chachao en el centro y sur de Mendoza. Es cubierta por las sedimentitas clásticas y las evaporitas de la Formación Huitrín. Su edad, obtenida sobre la base de su abundante contenido amonitifero abarca desde el Valanginiano inferior alto al Barremiano inferior (Aguirre-Urreta y Rawson, 1997; Aguirre-Urreta *et al.*, 2005).

En el engolfamiento Neuquino supera los 1.300 metros de espesor, adelgazándose tanto hacia el sur donde no sobrepasa los 250 metros en cerro Marucho al sur de Zapala, como hacia el norte, con espesores que no alcanzan los 400 metros en la región del río Diamante en el centro-oeste de Mendoza (Kim, 2004; Tunik *et al.*, 2005).

En su descripción original, Weaver (1931) divide a la Formación Agrio en tres miembros, Inferior, Avilé y Superior, siendo el primero y último muy potentes y de carácter netamente marino, mientras que el Miembro Avilé posee generalmente unos 40 a 60 metros de potencia y representa depósitos arenosos eólicos y fluviales (Gulisano y Gutiérrez Pleimling, 1988). Recientemente Leanza y Hugo (2001) han denominado a estos miembros Pilmatúe, Avilé y Agua de la Mula, respectivamente.

Las sedimentitas de la Formación Agrio muestran la expansión de la cuenca hacia el este y el sur con un régimen marcado por varios eventos de transgresión-regresión (Legarreta y Uliana, 2000). Las mismas han sido muy estudiadas en las últimas décadas desde el punto de

vista bioestratigráfico y la zonación utilizada en esta tesis es la de Aguirre-Urreta y Rawson (1997), actualizada en Aguirre-Urreta *et al.* (2005).

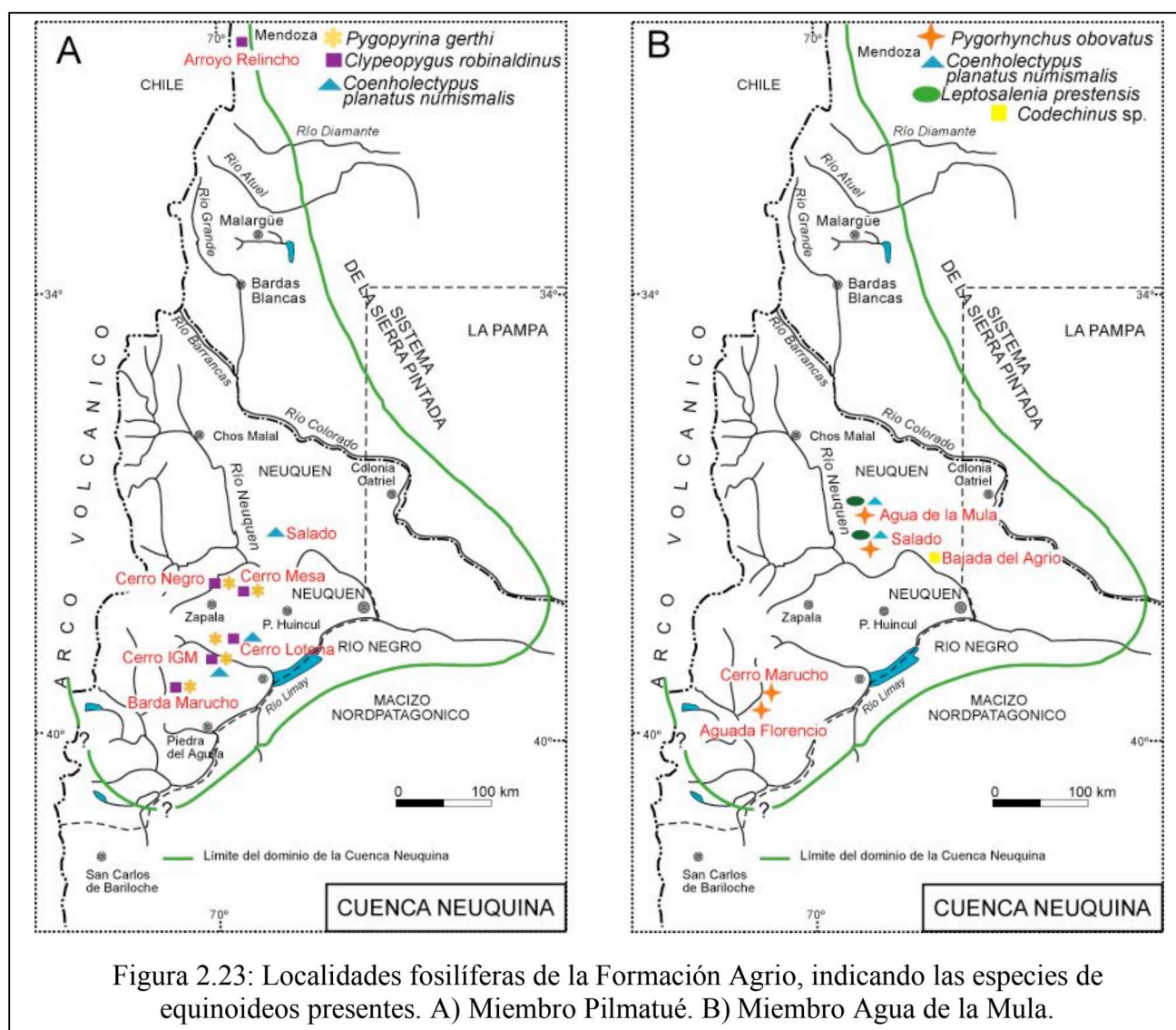
Localidades fosilíferas

Las localidades fosilíferas de la Formación Agrio de norte a sur son: Arroyo Relincho, Agua de la Mula, El Salado, Bajada del Agrio, Cerro Negro, Cerro Mesa, Cerro Lotena, Cerro IGM, Barda Marucho, Cerro Marucho y Aguada Florencio. En la Figura 2.23 se presentan las localidades y las especies de equinoideos presentes en cada una de ellas.

1.- Arroyo Relincho: Los afloramientos de la Formación Agrio en el área del Aconcagua, portadores de equinoideos se encuentran aproximadamente a 100 km al noroeste de la ciudad de Mendoza (Fig. 2.24).

La Formación Agrio en esta localidad fue descripta por Lo Forte y Pérez (1991). Cuenta con una potencia de 176 m y está compuesta de techo a base por: 63 m de *mudstones* bioturbados (*Thalassinoides paradoxicus* y *T. suevicus*), *wackestones* de ostreidos y *packstones* de bivalvos. Estos últimos bancos poseen alta biodiversidad con *Eryphila argentina*, *Steinmanella vacaensis*, *Rutitrigonia agrioensis*, *Ptychomia* sp., *Gervillaria alaeiformis*, *Cucullaea gabrielis*, *Pholadomya* cf. *P. gigantea*, "*Acanthodiscus*" sp. cf. *A. vaceki*, *Pseudofavrella garatei*, *Pseudofavrella* sp., "*Besairieceras*" sp., "*Besairieceras*" *pseudoregalae*, *Clypeopygus robinaldinus* y dientes de peces; 35 m de areniscas calcáreas y calizas micríticas con restos de conchillas finas trituradas con dos niveles de lavas amigdaloides intercalados de 1,5 m y 2 m de potencia; 13,5 m de pelitas de color azul verdoso y rojizo, con bancos de yeso intercalados, esta sección en su parte media es interrumpida por 2,5 m de conglomerados finos a medianos y areniscas medias a gruesas, culminando con un banco de brechas volcánicas de 1,5 m de

potencia; 30 m de *mudstones* gris oscuros a negros, macizos o con laminación fina e irregular, gradan a *wackestones* y *packstones* oolíticos, hacia el techo aparecen lentes conglomerádicas, más conspicuas hacia arriba finalizando la sección con un banco de conglomerados finos; 70 m cubiertos; siguen areniscas verdes y tobas pobremente expuestas.



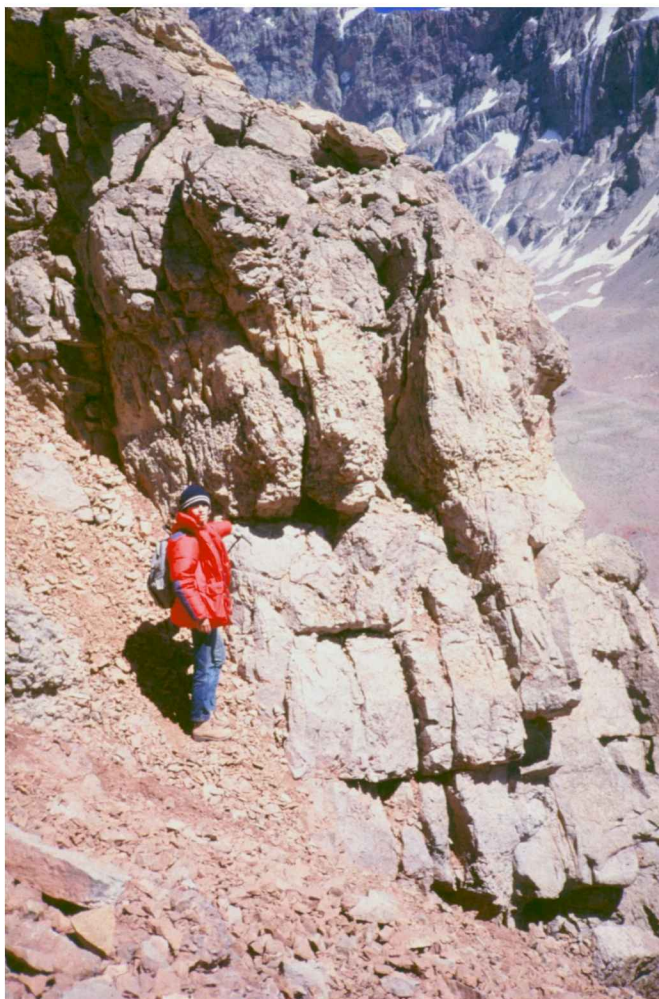


Figura 2.24: Afloramientos de la Formación Agrio en la localidad de Arroyo Relincho.

2.- *Agua de la Mula*: Desde Chos Malal hacia el sur por la ruta nacional 40 aproximadamente a 90 km se abre una huella vecinal a mano izquierda del camino y a unos 2 km hacia el este se encuentran los afloramientos de la Formación Agrio. Es en el miembro Agua de la Mula donde se han registrado los equinoideos, tanto regulares como irregulares. En la Figura 2.25 se presenta una vista de la localidad con el banco portador de equinoideos irregulares *Pygorhynchus obovatus* en primer plano.



Figura 2.25: Afloramientos portadores de equinoideos (*Pygorhynchus obovatus*) del Miembro Agua de la Mula de la Formación Agrio en la localidad de Agua de la Mula.

En la Figura 2.26 se esquematiza y describe el perfil parcial del miembro Agua de la Mula en la localidad del mismo nombre levantado por Lazo (com. per.). La potencia de la sección esquematizada es de 163 m.

3.- *El Salado*: A unos 15 km hacia el sur de la localidad de Agua de la Mula se encuentran la localidad de El Salado. En líneas generales en esta localidad la sucesión aflorante de la Formación Agrio (Fig. 2.27) está compuesta por pelitas negras o grises, areniscas macizas con ostreidos y otros bivalvos y amonites; pelitas con niveles arenosos intercalados; coquinas, pelitas y areniscas con concreciones, *wackestones* y *packstones*.





Figura 2.27: Afloramientos de la Formación Agrio en la localidad El Salado.

En esta localidad se utilizaron los datos del perfil del Miembro Agua de la Mula de Lorenzo (1996), que cuenta con una potencia de 575 m, en este caso se representó una sección parcial del mismo que contiene los bancos portadores de equinoideos, la misma tiene una potencia de 330 m y se esquematiza y describe en la Figura 2.28.

4.- *Bajada del Agrio*: Esta localidad se ubica a 60 km al norte de Zapala, entre las ciudades de Chos Malal y las Lajas. Esta localidad es cercana a la localidad tipo de la Formación Agrio (Fig. 2.29).

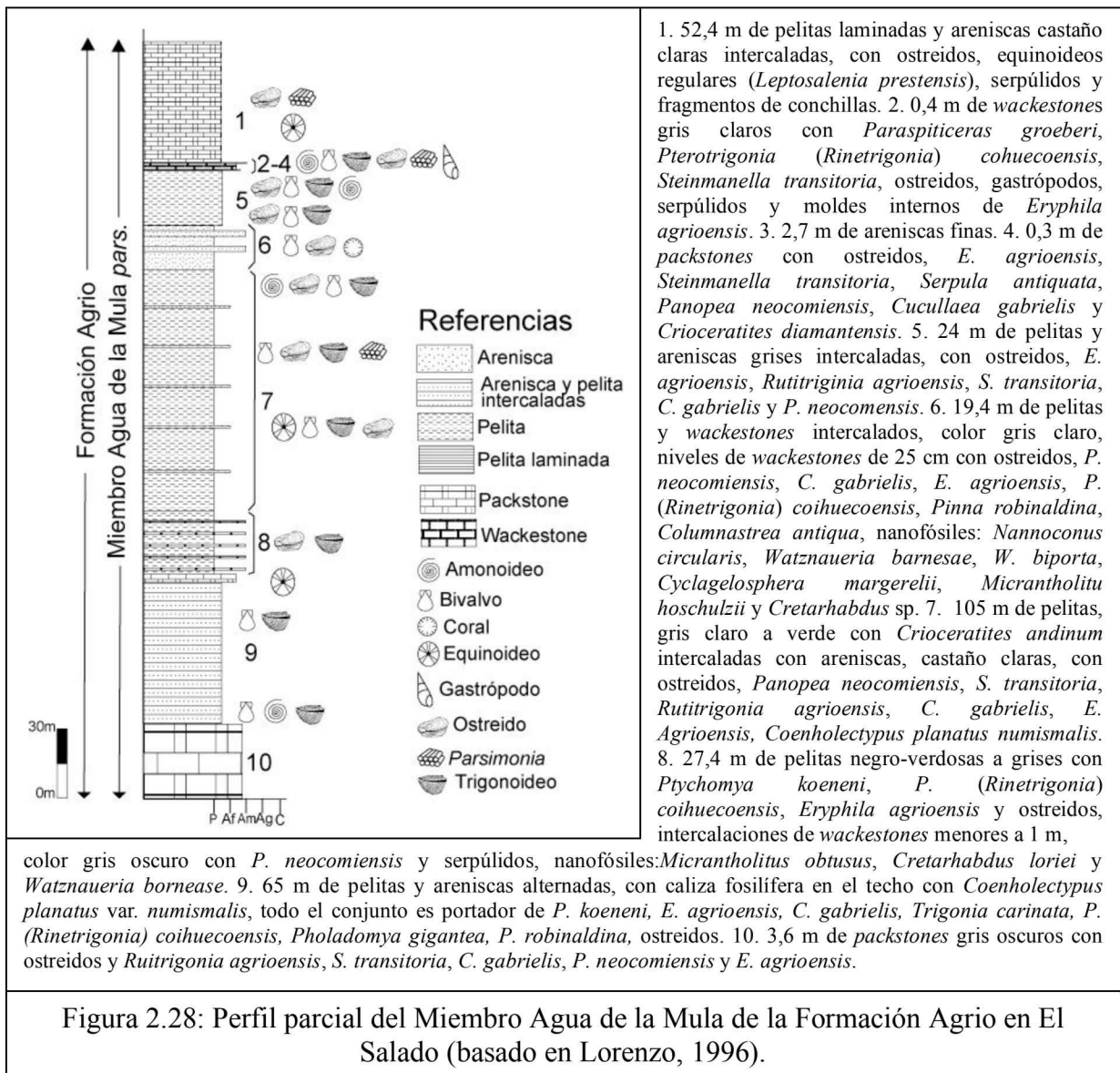
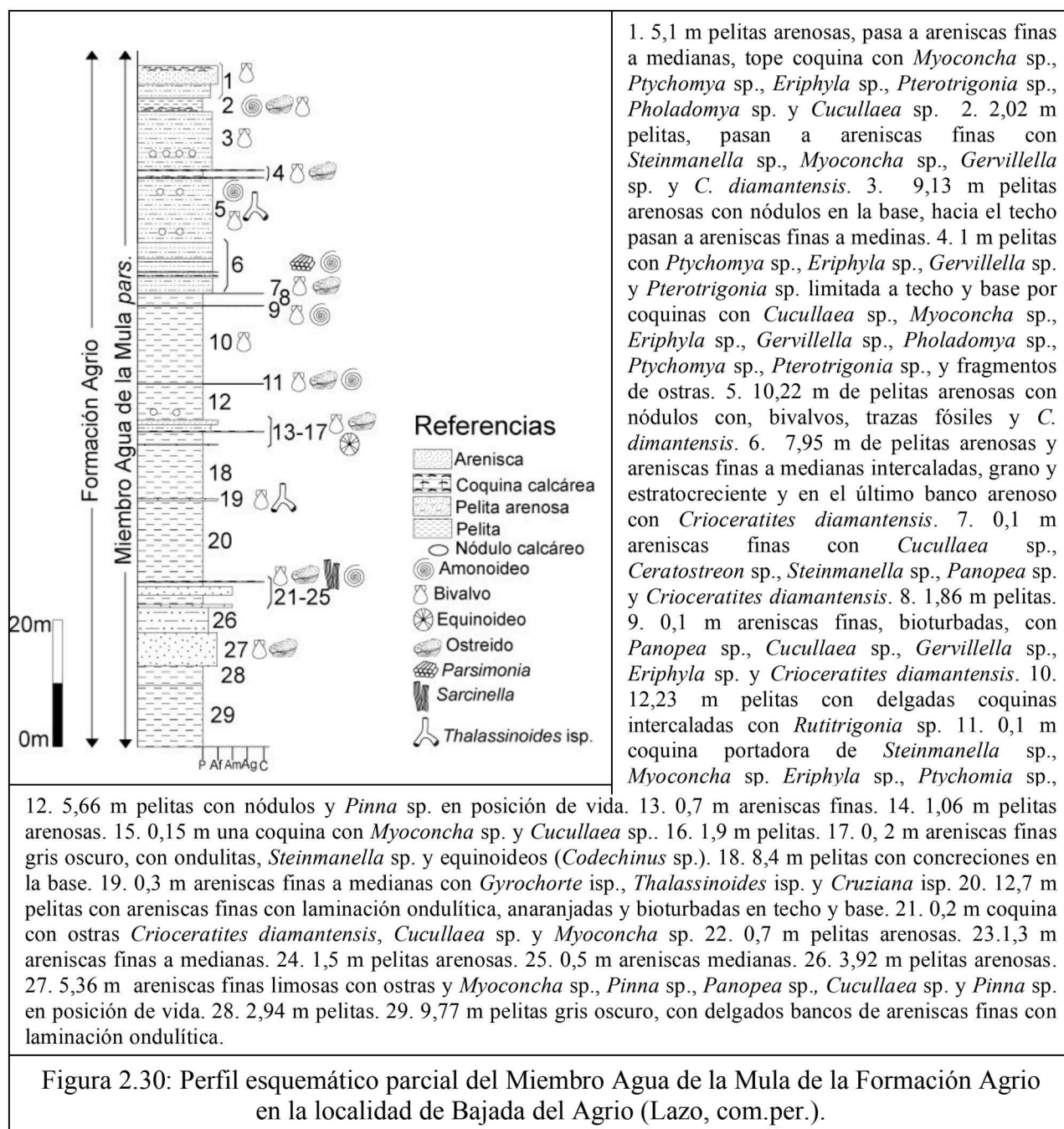


Figura 2.29: Afloramientos del Miembro Superior de la Formación Agrio, en la localidad de Bajada del Agrio.

Tanto el miembro inferior como el superior en esta localidad están compuestos por una alternancia de sedimentos clásticos y carbonáticos y han sido interpretados como un ambiente de *shoreface* a *offshore* en una rampa somera dominada por tormentas (Brinkmann, 1994; Spalletti *et al.*, 2001).

Se tomó para esta localidad una sección del perfil del Miembro Agua de la Mula (Lazo, com. per.) de una potencia de 108 m que se esquematiza y describe en la Figura 2.30.



En esta localidad, solo se halló un ejemplar de equinoideo perteneciente al género *Codechinus*.

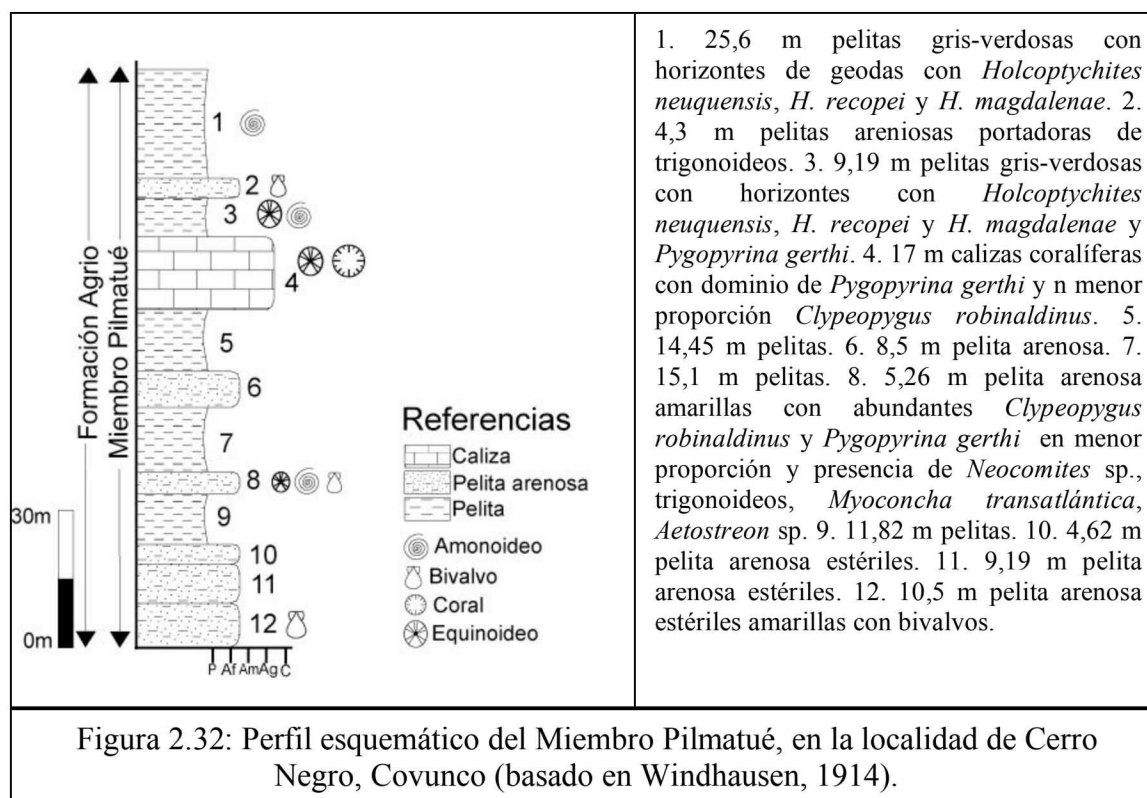
5.- *Cerro Negro*: Partiendo desde Zapala por la ruta nacional 40 hacia el norte, luego de recorrer aproximadamente 20 km, se encuentra hacia el este el Cerro Negro, antes de llegar al poblado de Covunco (Fig. 2.31). Esta localidad fue estudiada a principios del Siglo XX por Windhausen (1914) y luego por Weaver (1931).

La base aflorante de la Formación Agrio está compuesta por arcillas con y sin pequeñas geodas. Luego los bancos están formados por areniscas y areniscas calcáreas donde la biodiversidad es grande. En esta localidad se halla el banco portador de equinoideos descrito por Windhausen (1914), sin embargo nuestro trabajo ha permitido reconocer dos niveles adicionales portadores de equinoideos. El cerro muestra un banco coralífero, que se destaca y forma una extensa planicie en la parte media del cerro, cuyo tope se encuentra cubierto por basaltos cenozoicos.



Figura 2.31: Afloramientos de la Formación Agrio en la localidad de Cerro Negro de Covunco.

Windhausen (1914) describe un perfil de fácil reconocimiento en el campo al que se añadieron más datos en el campo; cuenta con una potencia de 123 m (Fig. 2.32).



6.- *Cerro Mesa*: El Cerro Mesa se encuentra al noreste de Zapala a 20 km aproximadamente y se llega por la ruta provincial 22 (Fig. 2.33). La sucesión sedimentaria en esta localidad es muy similar a la expuesta en el Cerro Negro (Aguirre-Urreta, com. per.). Aquí el material estudiado no fue colectado por la autora, sino que se encontraba ya en existencia en la colección de la UBA.

7.- *Cerro Lotena*: Saliendo de Zapala por la ruta nacional 22 hasta el cruce con la ruta provincial 34 se recorren por dicho camino aproximadamente 55 km y se encuentra un camino vecinal con tranquera que conduce al Cerro Lotena, al costado del camino se encuentra un pequeño cañadón donde pueden verse los afloramientos neocomianos (Fig. 2.34).



Figura 2.33: Afloramientos de la Formación Agrio en el Cerro Mesa.

En esta localidad el Cretácico inferior abarca desde el Berriasiano hasta el Hauteriviano y quizás Barremiano, según los estudios realizados por Suero (1942). En la falda noreste del cerro, el perfil muestra espesos afloramientos neocomianos con importantes anomalías tectónicas. Entre estas capas hay calizas arenosas fosilíferas de color marrón portadoras de *Neocomites* sp. y otros fósiles entre los que abundan los bivalvos como *Steinmanella transitoria*, *Perna militaris* y abundantes equinoideos. Estas calizas alternan con areniscas claras en apariencia carentes de fósiles. Por la presencia de *Olcostephanus* (*Olcostephanus*) *laticosta* puede atribuirse una edad hauteriviana temprana (Aguirre-Urreta y Rawson, 1997).

En la Figura 2. 35 se esquematiza un perfil parcial de los afloramientos neocomianos en la localidad de Cerro Lotena con una potencia 31,11 m.



Figura 2.34: Afloramientos neocomianos en la localidad de Cerro Lotena.

8.- *Cerro IGM*: Partiendo desde Zapala hacia el sur por la ruta nacional 40, a unos 45 km, donde se produce la intersección de dicha ruta con el camino que conduce a Paso Aguerre, se encuentra el Cerro IGM, también conocido como Cerro Birrete (Fig. 2.36). Esta localidad fue estudiada por Weaver y es aquí donde define una zona de equinoideos (zona de *Clypeopygus robinaldinus*), y dado que encuentra el banco portador en el tope del cerro le adjudica una edad aptiana. Esta edad está basada en que muy probablemente Weaver asumió que el tope del cerro correspondía a la sección cuspidal de la Formación Agrio, siendo en realidad la edad correcta valanginiana superior asignada por la presencia de amonites. Además se halló otro nivel con equinoideos en la base del cerro, pero éstos corresponden a una especie diferente.

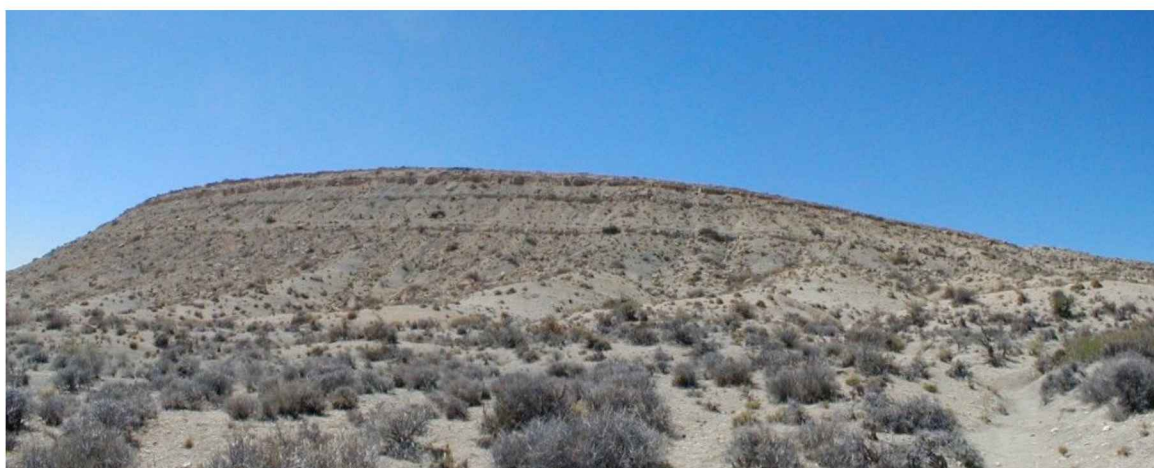
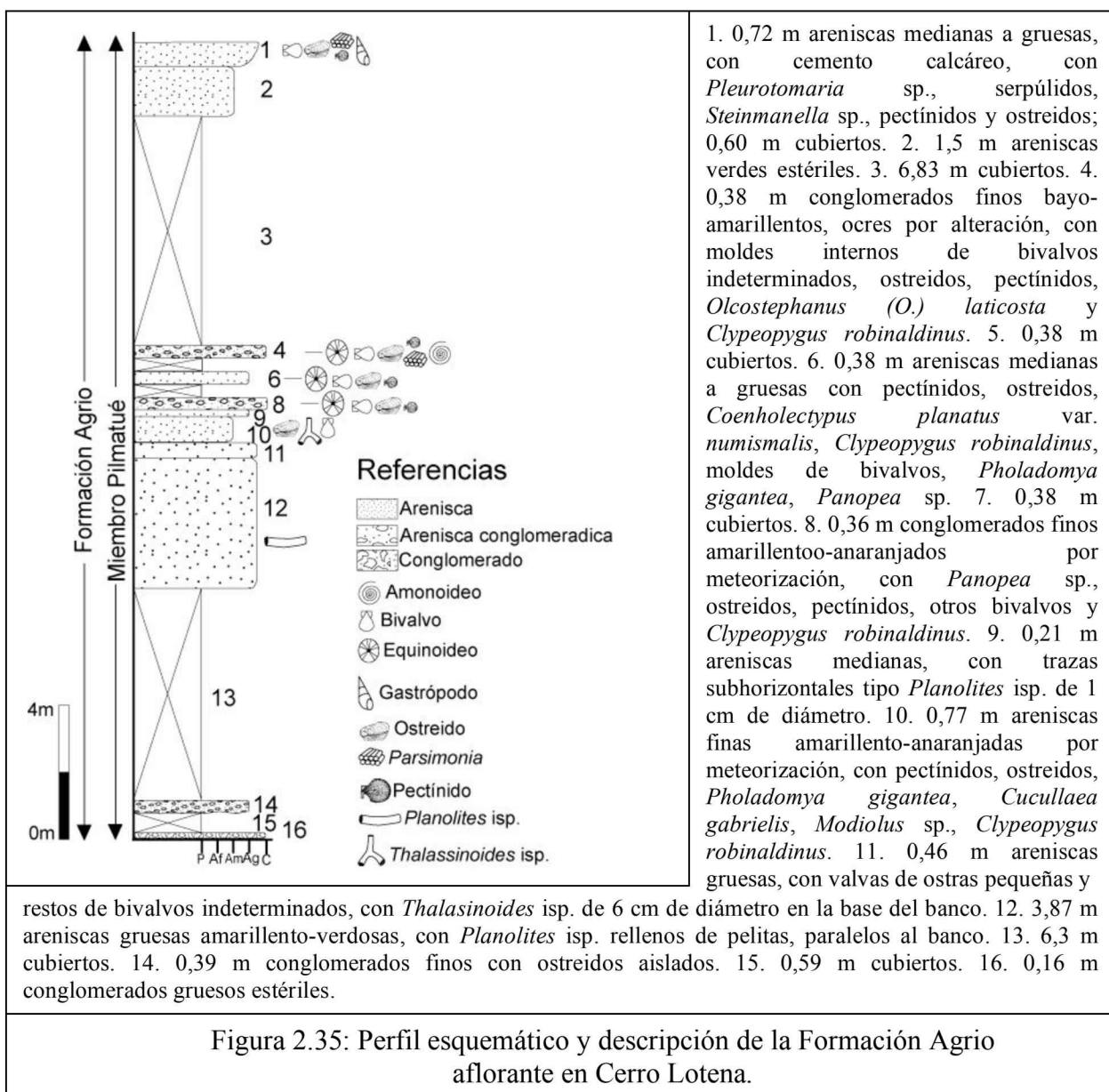
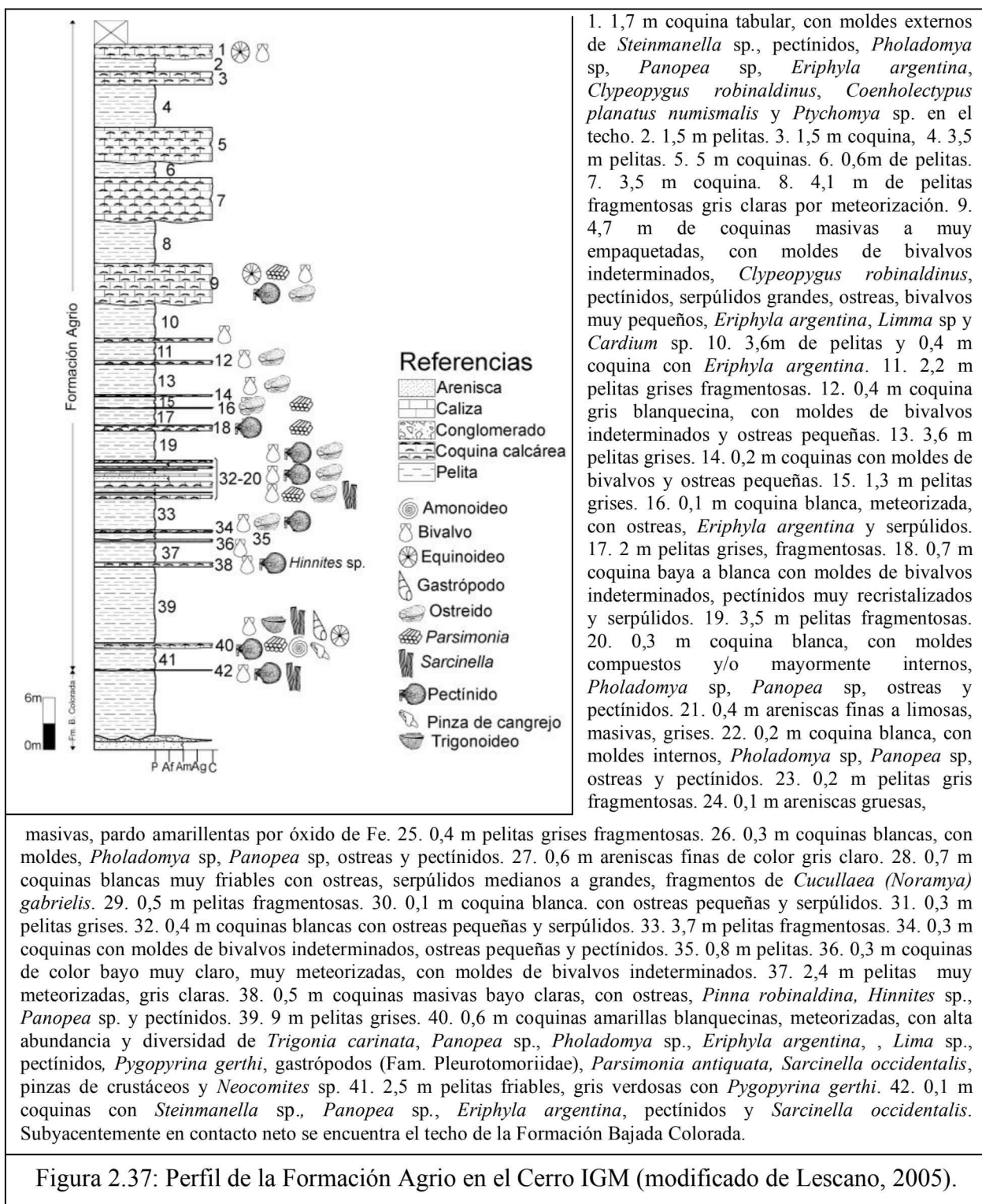


Figura 2.36: Afloramientos de la Formación Agrio en la localidad de Cerro IGM.



En esta localidad el perfil fue relevado por la autora y la Dra. Concheyro, desde el contacto con la infrayacente Formación Bajada Colorada hasta el tope del Cerro IGM. El mismo

cuenta con una potencia de 43,2 m (Fig. 2.37) y está formado por una alternancia de pelitas, coquinas y areniscas. El esquema que se presenta en este trabajo de tesis es una modificación del presentado por Lescano (2005).

9.- *Barda del Cerro Marucho*: Saliendo de Zapala hacia el sur por la ruta nacional 40, luego de recorrer aproximadamente 60 km, se encuentra a mano derecha una barda de color bayo, ubicada al oeste de la intersección del Arroyo Carrizal y la ruta nacional 40 y hacia el este el Cerro Marucho (Fig. 2.38) (Leanza y Hugo, 1997).

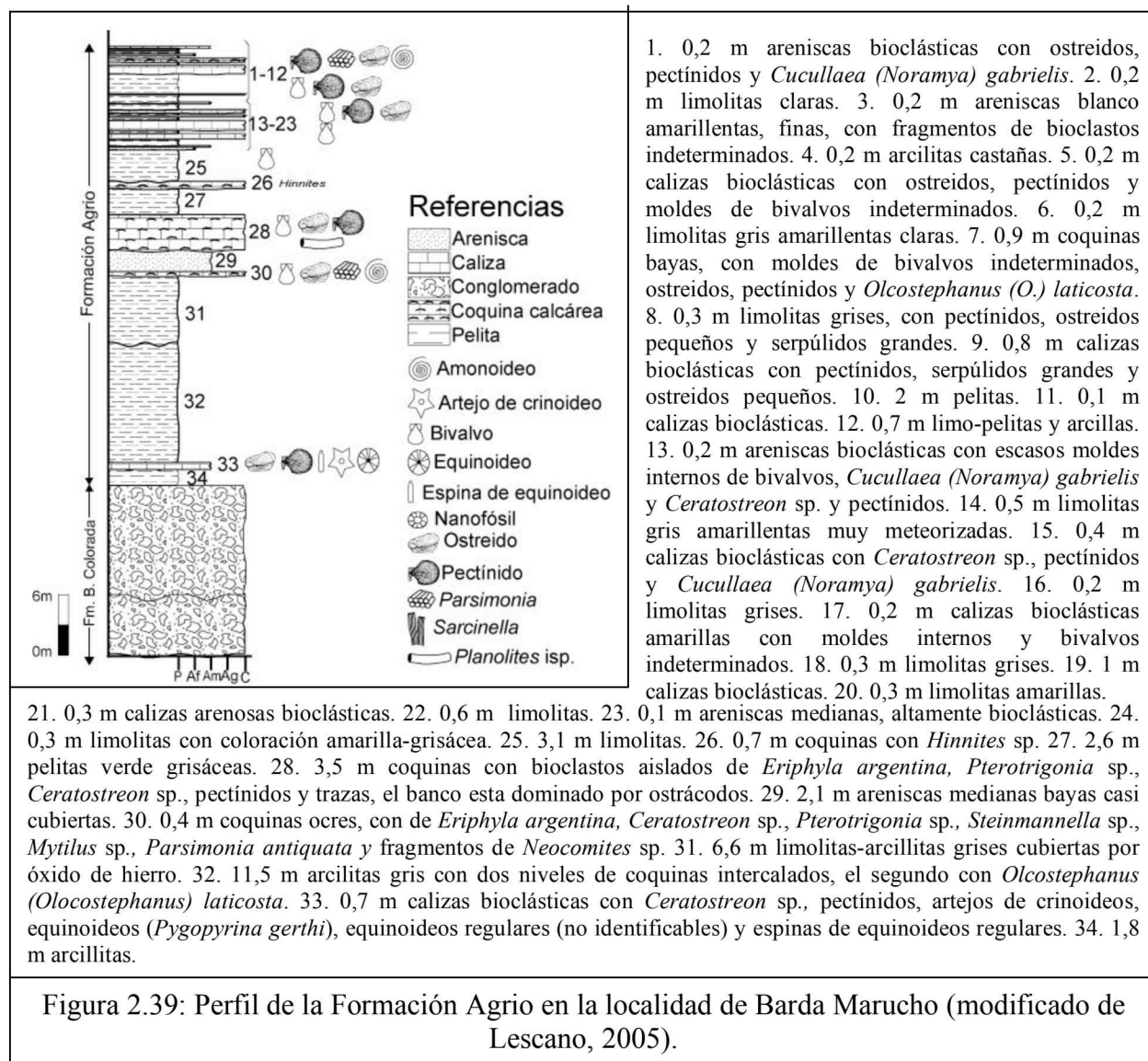
Sobre la margen izquierda del Arroyo Carrizal, a unos 4 km de su intersección con la ruta 40, comienzan los afloramientos de la Formación Agrio, apoyada sobre la Formación Bajada Colorada compuesta de areniscas y areniscas conglomerádicas de colores amarillentos y ocráceos (Leanza y Hugo, 1997). Casi la totalidad de la Formación Agrio se ve expuesta entre los afloramientos de la barda y los pertenecientes al cerro propiamente dicho. Los depósitos del Miembro Avilé al sur de la cuenca no se individualizan fácilmente por lo que la Formación Agrio no puede entonces dividirse en miembros.



Figura 2.38: Afloramientos de la Formación Agrio en la localidad de Barda Marucho.

En esta localidad se levantó un perfil con una potencia de 54 m que corresponde a la sección inferior de la unidad (Figura 2.39). En la base de dicho perfil subyacen los depósitos conglomerádicos de la Formación Bajada Colorada.

El banco portador de equinoideos se encuentra en la zona de *Pseudofavrella angulatiformis*, indicando una edad valanginiana tardía.



10.- *Cerro Marucho*: Ubicado hacia el este exactamente en frente a la Barda Marucho, cruzando la ruta nacional 40 (Fig. 2.40).



Figura 2.40: Afloramientos de la Formación Agrio en el Cerro Marucho.

En esta localidad se levantó un perfil con una potencia de 68,9 m (Fig. 2.41) correspondiente a la parte superior de la Formación Agrio. Este se encuentra en parte cubierto con derrubio volcánico. Al perfil descripto en la Figura 2.40 subyacen sedimentos cubiertos correspondientes a parte de los depósitos que se describieron en el perfil de Barda Marucho.

9.- *Aguada Florencio*: Saliendo desde Zapala hacia el sur por la ruta nacional 40 a unos 65 km cerca del paraje Aguada Florencio, hacia el este se encuentra un pequeño cañadón, en el que se halló el material de equinoideos. En este cañadón las exposiciones son pobres y sólo afloran unos pocos metros de sedimentitas asignables a la Formación Agrio.

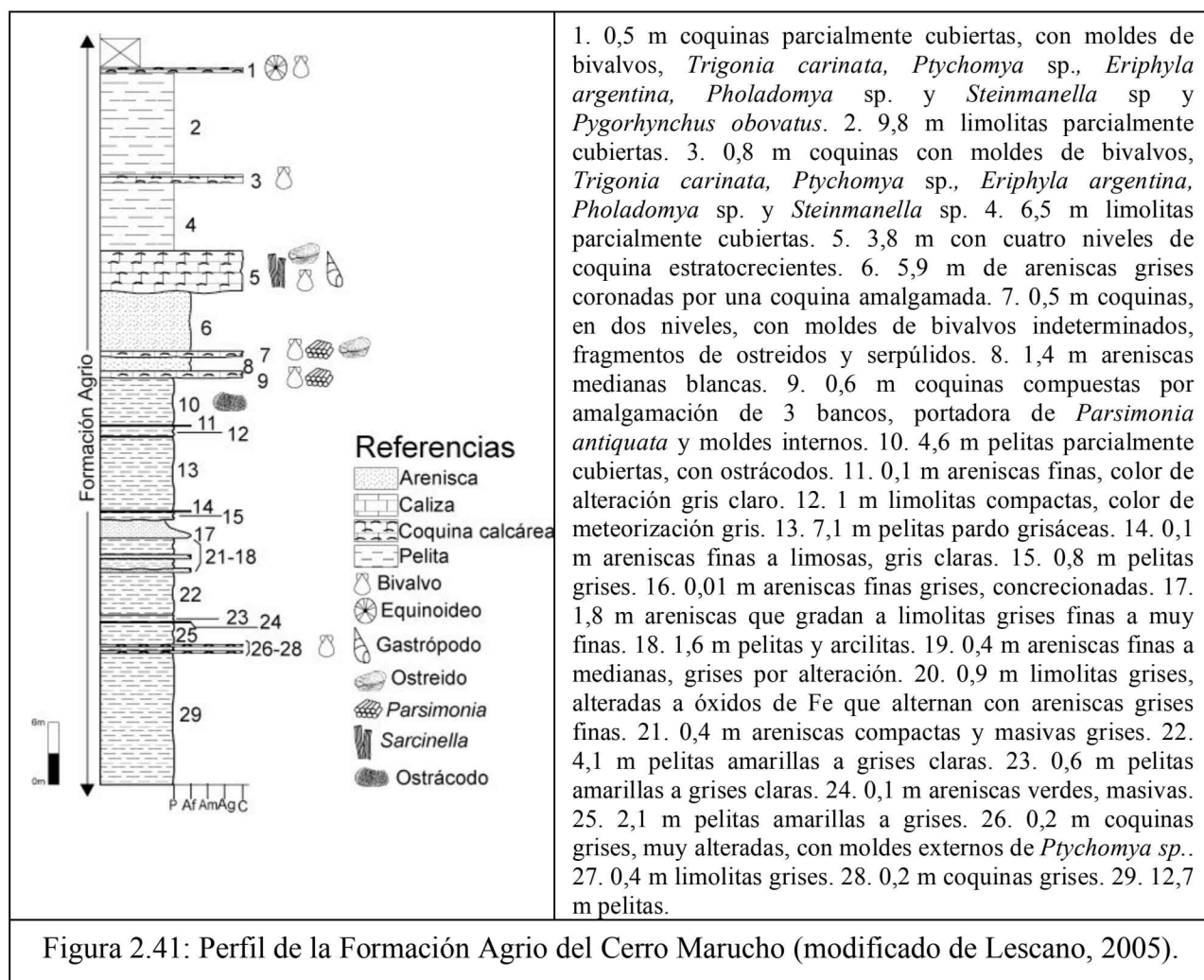


Figura 2.41: Perfil de la Formación Agrio del Cerro Marucho (modificado de Lescano, 2005).

El banco portador de equinoideos tiene un espesor de 1,4 m, son areniscas finas muy friables de color amarillo ocre, con cemento calcáreo, portadoras de serpúlidos y pectínidos, *Pinna* sp., *Panopea* sp., *Pholadomya gigantea*, *Ptychomya* sp., abundantes moldes de gastrópodos, pinzas de crustáceos y *Pygopyrina gerthi*, hacia el tope el banco grada a pelitas con un contacto neto.

REFERENCIAS

- Aguirre-Urreta, M.B. 1998.** The ammonites *Karakaschiceras* and *Neohoploceras* (Valanginian Neocomitidae) from the Neuquén Basin, west-central Argentina. *Journal of Paleontology* 72: 39-59.
- Aguirre-Urreta, M.B. 2001.** Marine Upper Jurassic-Lower Cretaceous stratigraphy and biostratigraphy of the Aconcagua- Neuquén Basin, Argentina and Chile. *Journal of Iberian Geology* 27: 71-90.
- Aguirre-Urreta, M.B. y Rawson, P.F. 1997.** The ammonite sequence in the Agrio Formation (Lower Cretaceous), Neuquén Basin, Argentina. *Geological Magazine* 134: 449-458.
- Aguirre-Urreta, M.B., Rawson, P.F., Concheyro, G.A., Bown, P.R. y Ottone, E.G. 2005.** Lower Cretaceous (Berriasian-Aptian) biostratigraphy of the Neuquén Basin, Argentina. En Veiga et al. (Eds.) *The Neuquén Basin, Argentina, A Case Study in Sequence Stratigraphy and Basin Dynamics*. Geological Society, Special Publication 252: 57-82.
- Álvarez, P.P. 1996a.** Jurassic ammonite assemblages of the Principal Cordillera of San Juan, Argentina. En A.C. Riccardi (ed.) *Advances in Jurassic Research, GeoResearch Forum* 1-2: 45-54, Transtec Publications Ltd. Zürich.
- Álvarez, P.P. 1996b.** Bioestratigrafía del Jurásico inferior de la Cuenca de la Ramada, Alta Cordillera de San Juan (Argentina). *Revista Española de Paleontología* 11: 35-47.
- Álvarez, P.P. y Parma, S.G. 1997.** Litofacies y equinoideos asociados de la Formación Los Patillos (Caloviano), Alta Cordillera de San Juan, Argentina. *VIII Congreso Geológico Chileno*, Actas I: 430-434. Antofagasta.
- Álvarez, P.P., Benoit, S.V. y Ottone, E.G. 1995.** Las Formaciones Rancho de Lata, Los Patillos y otras unidades mesozoicas de la Cordillera Principal de San Juan. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 49:123-142.
- Brinkmann, H.D. 1994.** Facies and sequences of the Agrio Formation (Lower Cretaceous) in the central and southern Neuquén Basin, Argentina. *Zentralblatt für Geologie und Palaeontologie* Teil I (1/2): 309-317.
- Broens, S. 2004.** *Geología de la Región del Morro de Cuero, Alto Río Diamante, Provincia de Mendoza*. Trabajo Final de Licenciatura, FCEyN, UBA (inédito), 83 pp., Buenos Aires.
- Cichowolski, M. 2003.** The nautiloid genus *Cymatoceras* from the Cretaceous of the Neuquén and Austral basins, Argentina. *Cretaceous Research* 24: 375-390.
- Digregorio, J.H. y Uliana, M.A. 1980.** Cuenca Neuquina. *Segundo Simposio de Geología Regional Argentina, Academia Nacional de Ciencias* II: 985-1032. Córdoba.

- Douvillé, R. 1910.** Céphalopodes argentins. *Mémoires de la Société Géologique de France* 43: 1-24.
- Frenguelli, J. 1944.** *Stomechinus pulchellus* n. sp. Nuevo equinodermo del Titoniense del Neuquén. Instituto del Museo de la Universidad Nacional de La Plata. *Notas del Museo La Plata, Paleontología* 9(6): 1-11.
- Gerth, E. 1925.** La fauna Neocomiana de la Cordillera Argentina en la parte meridional de la Provincia de Mendoza. En: Contribuciones a la Estratigrafía y Paleontología de los Andes Argentinos. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina* 9: 57-132.
- Groeber, P. 1918.** Estratigrafía del Dogger en la República Argentina. Estudio sintético comparativo. *Dirección Nacional de Minas, Geología a Hidrogeología, Boletín* 18 Serie B: 1-81.
- Groeber, P. 1946.** Observaciones geológicas a lo largo del meridiano 70°, I. Hoja Chos Malal. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 1: 177-208.
- Gulisano, C.A. y Gutierrez Pleimling, A.R. 1988.** Depósitos eólicos del miembro Avilé (Cretácico inferior) en el norte del Neuquén, Argentina. *Actas de la Segunda Reunión Argentina de Sedimentología* 1:120-124.
- Gulisano, C.A., Gutierrez Pleimling, A.R. y Digregorio, R.E. 1984.** Análisis estratigráfico del intervalo Titoniano-Valanginiano (Formaciones Vaca Muerta, Quintuco y Mulichinco) en el suroeste de la provincia de Neuquén. *IX Congreso Geológico Argentino*, Actas I: 221-235. Bariloche.
- 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.
- Kim, H.J. 2004.** *Estratigrafía y estructura de la región de Las Playas, provincia de Mendoza.* Trabajo Final de Licenciatura, FCEyN, UBA (inédito), Buenos Aires..
- Lazo, D.G. 2003a.** The genus *Steinmanella* (Bivalvia, Trigonioidea) in the Agrio Formation (Lower Cretaceous), Neuquén Basin, Argentina. *Journal of Paleontology* 77:1069-1085.
- Lazo, D.G. 2003b.** Bakevelliid bivalves from the Lower Cretaceous of the Neuquén Basin. *Cretaceous Research* 24:765-788.
- Leanza, H.A. 1973.** Estudio sobre los cambios faciales de los estratos limítrofes Jurásicos-Cretácicos entre Loncopué y Picún Leufú, Provincia Neuquén, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 28: 97-132.
- Leanza, H.A. 1981.** The Jurassic-Cretaceous boundary beds in best-central Argentina and their ammonite zones. *Nenes Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 161: 559-597.

- Leanza, H.A. y Hugo, C.A. 1997.** Hoja Geológica 3969 - I, Zapala, provincia del Neuquén, República Argentina. *Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín* 218: 1-135.
- Leanza, H.A. y Hugo, C.A. 2001.** Hoja Geológica 3969 - III, Picún Leufú, provincias del Neuquén y Río Negro, República Argentina. *Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín* 275: 1-128.
- Leanza, H.A., Marchese, H.G. y Riggi, J.C. 1977.** Estratigrafía del Grupo Mendoza con especial referencia a la Formación Vaca Muerta entre los paralelos 35° y 40° L.S., Cuenca Neuquina-Mendocina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 32: 190-208.
- Legarreta, L. 1991.** Evolution of a Callovian-Oxfordian carbonate margin in the Neuquén basin west-central Argentina: facies, architecture, depositional sequence and global sea-level changes. *Sedimentary Geology* 70: 209-240.
- Legarreta, L., Gulisano, C.A. y Uliana, M.A. 1993.** Las secuencias sedimentarias jurásico-cretácicas. En V.A. Ramos (Ed.) *Geología y Recursos Naturales de Mendoza*. 12° Congreso Geológico Argentino y 2° Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Relatorio 1(9): 87-114, Mendoza.
- Legarreta, L. y Kozlowski, E. 1979.** Estratigrafía, sedimentología y esquema prospectivo para la Formación Chachao. Provincia de Mendoza. *YPF (Informe inédito)*, Buenos Aires.
- Legarreta, L. y Kozlowski, E. 1981.** Estratigrafía y sedimentología de la Formación Chachao. Provincia de Mendoza. *VIII Congreso Geológico Argentino*, Actas II: 521-543. San Luis.
- Legarreta, L. y Uliana, M.A. 1991.** Jurassic-Cretaceous marine oscillations and geometry of back-arc basin fill, central Argentine Andes. En D.I.M. Macdonald (Ed.) *Sedimentation, Tectonics and Eustasy*, Internacional Association Sedimentologists, Special Publication 12: 429-450.
- Legarreta, L. y Uliana, M.A. 2000.** El Jurásico y Cretácico de la Cordillera Principal y la Cuenca Neuquina. En R. Caminos (Ed.) *Geología Argentina*. Subsecretaría de Minería de la Nación. Servicio Geológico Minero Argentino. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales 29: 399-418.
- Lescano, M. 2005.** *Estudio bioestratigráfico de la Formación Agrio (Cretácico Inferior), sector sudoccidental de Zapala, Provincia del Neuquén*. Trabajo Final de Licenciatura. Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de la Patagonia, San Juan Bosco, 125 pp.(inédito).
- Lo Forte, G.L. 1996.** Los depósitos Jurásicos de la Alta Cordillera de Mendoza. En Ramos *et. al.* *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.
- Lo Forte, G.L. y Pérez, D. 1991.** Geología de la Comarca del Arroyo Relincho, Aconcagua, Mendoza, Argentina. *6 Congreso Geológico Chileno*, Actas: 737-741.

- Lorenzo, M.I. 1996.** *Estudio geológico del anticlinal de Pichi Mula-Villa El Salado, provincia del Neuquén, Argentina.* Trabajo Final de Licenciatura, FCEyN, UBA, 57 pp. (inédito), Buenos Aires.
- Manceñido, M.O. y Damborenea, S.E. 1984.** Megafauna de invertebrados paleozoicos y mesozoicos. *Relatorio IX Congreso Geológico Argentino*, San Carlos de Bariloche, II(5): 413-465.
- Méndez, V., Zanettini, J.C y Zappettini, E. 1995.** *Geología y metalogénesis del orógeno andino central.* Secretaría de Minería de la Nación, 160 pp. Buenos Aires.
- Palma, R.M., Bressan, G.S. y Kietzmann, D.A. 2006.** Oncoides tipo Osagia en la Formación La Manga (Oxfordiano) y su significado paleoecológico, Arroyo La Vaina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* (en prensa).
- Ramos, V.A. 1985.** El Mesozoico de la Alta Cordillera de Mendoza: facies y desarrollo estratigráfico. *IV Congreso Geológico Chileno*, Actas I(1):492-513.
- Rodríguez, D. 2001.** *Echinoideos irregulares del Cretácico inferior de la Cuenca Neuquina.* Tesis de Licenciatura de la Facultad de Ciencias exactas y Naturales de la UBA, 56 pp. (inédito), Buenos Aires.
- Rodríguez, D.L., Pazos, P.J. y Aguirre-Urreta, M.B. en prensa.** Cretaceous Ophiuroid Trace Fossils From The Neuquén Basin, Argentina. En Bromley, R.G., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Genise, J.F. y Melchor, R.N. (Eds.) *Sediment-Organism Interactions: A Multifaceted Ichnology*. SEPM Special Publications 88.
- Schwarz, E. 1999.** Facies sedimentarias y modelo deposicional de la Formación Mulichinco (Valanginiano), Cuenca Neuquina Septentrional. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología* 6: 37-59.
- Schwarz, E. 2003.** *Análisis paleoambiental y estratigrafía secuencial de la Formación Mulichinco (Valanginiano), en el sector septentrional de la provincia de Neuquén, Argentina.* Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, (inédito), La Plata.
- Spalletti, L.A., Poire, D.G., Pierri, D., Matheos, S.D. y Doyle, P. 2001.** Respuesta sedimentológica a cambios en el nivel de base en una secuencia mixta clástica-carbonática del Cretácico de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Revista Sociedad Geológica España* 14: 57-74.
- Steuer, A. 1897.** Argentinische Jura-Ablagenungen. Ein Beitrag zur Kenntniss der Geologie und Palaeontologie der Argentinischen Anden. *Palaeontologische Abhandlungen* 7, Neue Folge 3(3): 1-222.
- Stipanovic, P.N. 1952.** Sobre la presencia del Oxfordense superior en el Arroyo de La Manga, provincia de Mendoza. *Revista de Asociación Geológica Argentina* 6:213-239.

Suero, T. 1942. *Sobre la tectónica del Jurásico Superior y del supracretácico en los alrededores del Cerro Lotena (Gobernación del Neuquén).* Tesis del Museo de La Plata N°4.

Teichert, C. 1970. Oolite, oolith, ooid: discussion. *American Association Petroleum Geologists Bulletin* 54: 1748-1749. .

Ten Hove, H.A. y Van der Hurk, P. 1993. A review of recent and fossil serpulid "reefs"; actuopalaontology and the "Upper Malm" serpulid limestones in NW Germany. *Geologie en Mijnbouw* 72: 23-67.

Tunik, M., Aguirre-Urreta, M.B. y Concheyro, G.A. 2005. El Grupo Mendoza a la latitud del río Diamante, cuenca Neuquina-Surmendocina. *XVI° Congreso Geológico Argentino*, Actas 1: 325-330, La Plata.

Weaver, C. 1931. Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of West Central Argentina. *Memoir University of Washington* 1: 1-469.

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 Geología, Mineralogía y Minería* 10(1): 7-59.

Yrigoyen, M. 1949. Estratigrafía y tectónica de los alrededores de Buta Ranquil (Neuquén). *Tesis Y7, Informe Geológico YPF* N° 2177 (inédito).

Zavala, C. 2000. Nuevos avances en sedimentología y estratigrafía secuencial de la Formación Mulichinco en la Cuenca Neuquina. *Boletín de Informaciones Petroleras*, Tercera época 63: 40-54.

CONCEPTOS BÁSICOS DE EQUINOIDEA

CONCEPTOS BÁSICOS DE EQUINOIDEA

El grupo de organismos estudiado en este trabajo pertenece al Phylum Echinodermata. Este phylum tiene cinco clases con cerca de 6000 especies vivientes, sin embargo es un grupo mucho menos diverso en la actualidad que otros phyla de invertebrados como los moluscos y los artrópodos. Poseen un amplio registro fósil con más especies de las existentes en la actualidad y un gran número de clases extintas.

En la actualidad, los equinodermos se registran en ambientes marinos normales, dada su baja tolerancia a las variaciones de salinidad (estenotópicos). Su rango de habitación abarca desde las zonas intertidales a los fondos oceánicos. Algunas clases de equinodermos como los asteroideos, equinoideos y crinoideos son comunes en ambientes de plataforma. Los holoturoideos y ofiuroideos no sólo se encuentran en aguas someras, pero son los macroinvertebrados dominantes en muchos ambientes profundos como son las planicies abisales y fosas oceánicas; en algunos de estos ambientes profundos estas clases de equinodermos llegan a cubrir el fondo oceánico (Sprinkle y Kier, 1987). La mayoría de los equinodermos posee hábitos bentónicos, epifaunales o infaunales, determinando así el tipo de alimentación.

Desde el punto de vista morfológico los equinodermos son el único grupo en el reino animal que desarrolla funciones respiratorias, de locomoción y alimentación basadas en el manejo de la presión de agua mediante el sistema vascular acuífero, carácter más representativo de los equinodermos (Hyman, 1955; Ubaghs, 1967; Nichols, 1969); este sistema es único en el reino animal. Este grupo engloba organismos con grandes diferencias morfológicas, los cuales son agrupados en distintos subphyla.

Algunas de esas diferencias morfológicas se encuentran en la simetría, la estructura del esqueleto relacionada con el movimiento y la distribución interna de los sistemas. Hay subphyla como el de los holoturoideos que poseen un cuerpo blando, el esqueleto se ha reducido sólo a

unos pocos elementos esqueléticos, mientras que el resto de los subphyla poseen un endoesqueleto rígido y completo.

Los equinodermos más antiguos, conocidos desde el Cámbrico temprano, pertenecen al subphylum Crinoidea; posteriormente surgen otros subphyla y algunos de ellos llegan hasta la actualidad. Se conocen 5 clases de equinodermos con representantes actuales, mientras que en el registro fósil se han registrado al menos 15 clases exclusivamente fósiles (Sprinkle y Kier, 1987). En el pasado, los equinodermos, han sido muy comunes y diversos en ambientes favorables, más que sus representantes actuales. Un ejemplo de esto son las unidades de calizas compuestas principalmente por elementos y fragmentos esqueléticos de equinodermos, como la caliza Burlington en el centro de Estados Unidos (Carbonífero inferior) que posee un espesor de 40 m. Esto implica que millones de equinodermos vivieron y murieron en dicha área durante miles de años, lo que permitió la generación de estos depósitos (Sprinkle y Kier, 1987).

Este grupo de organismos es muy útil para realizar estudios paleoecológicos, evolutivos y bioestratigráficos. En este último caso son empleados para realizar zonaciones locales del Mesozoico y Cenozoico especialmente, debido a que a partir del Triásico sufrieron una rápida evolución radiativa.

ASPECTOS MORFOLÓGICOS

La estructura general de un equinodermo se basa principalmente en la simetría pentámera de su cuerpo, organizada en cinco áreas ubicadas alrededor de un eje central que une las dos caras del organismo, oral y aboral.

Estos organismos poseen un esqueleto interno formado por un conjunto de placas rígidas articuladas entre sí, de calcita magnesiana y sujeto a él pueden encontrarse diferentes tipos de apéndices como espinas y pedicelarios. Dentro de la estructura interna de estos organismos se

encuentra el sistema vascular acuífero, compuesto por un conjunto de conductos por los que circula un medio de composición muy similar a la del agua de mar, dado que se encuentra comunicado con el medio externo mediante el canal pétreo por poros ubicados en la placa genital.

2. Su función principal es la de mantener extendidos los podios, proyecciones carnosas de los conductos internos del sistema vascular, de modo que estén en contacto con el medio externo, ya que son los encargados del intercambio de gases (función respiratoria) y además de realizar funciones de locomoción, alimentación, adherencia al sustrato y sensoriales.

Estas son las características principales de todos los equinodermos, pero como cada uno de los subphyla posee caracteres propios, a continuación se detallan las características de la clase Echinoidea a la que pertenece al material estudiado en este trabajo de tesis.

CLASE ECHINOIDEA

Generalidades

La clase Echinoidea está representada por organismos que poseen un endoesqueleto de forma globular hasta aplanado, compuesto por placas calcáreas rígidas articuladas entre sí. Sobre ellas pueden hallarse apéndices esqueléticos que poseen diferentes funciones, los pedicelarios, son como pequeñas pinzas con funciones de limpieza y defensa y las espinas utilizadas como protección ante predadores, para locomoción, para excavar y como soporte de partículas sedimentarias.

Los equinoideos poseen una amplia distribución, se han hallado desde los polos hasta el ecuador y desde zonas costeras a profundidades de 7000m (Smith, 1984). Hay especies altamente cosmopolitas pero la gran mayoría posee distribuciones más o menos restringidas, lo que puede deberse a la existencia de barreras geográficas y a sus hábitos bentónicos.

Los principales factores que intervienen en el patrón de distribución en los fondos oceánicos son, la estabilidad del sustrato, su contenido de materia orgánica, su porosidad y permeabilidad. Esto provoca que algunos grupos sean epifaunales ramoneadores o pastadores, mientras que otros sean infaunales detritívoros. Esta diferencia en la forma de vida también se encuentra íntimamente relacionada con la forma del esqueleto. Los equinoideos de hábitos epifaunales pertenecen al grupo de los “equinoideos regulares” mientras que los infaunales pertenecen al grupo de los “equinoideos irregulares”; esta es la primera división dentro del gran grupo de los equinoideos. Los equinoideos regulares son más frecuentes en sustratos rocosos y se alimentan sobre el sustrato por pastoreo o carroña y poseen esqueletos globosos. Mientras que los equinoideos irregulares son frecuentes en sustratos no consolidados, dentro de los cuales viven y se alimentan, tomando grandes cantidades de sedimento de modo de obtener la mayor cantidad posible de materia orgánica y su esqueleto es más aplanado.

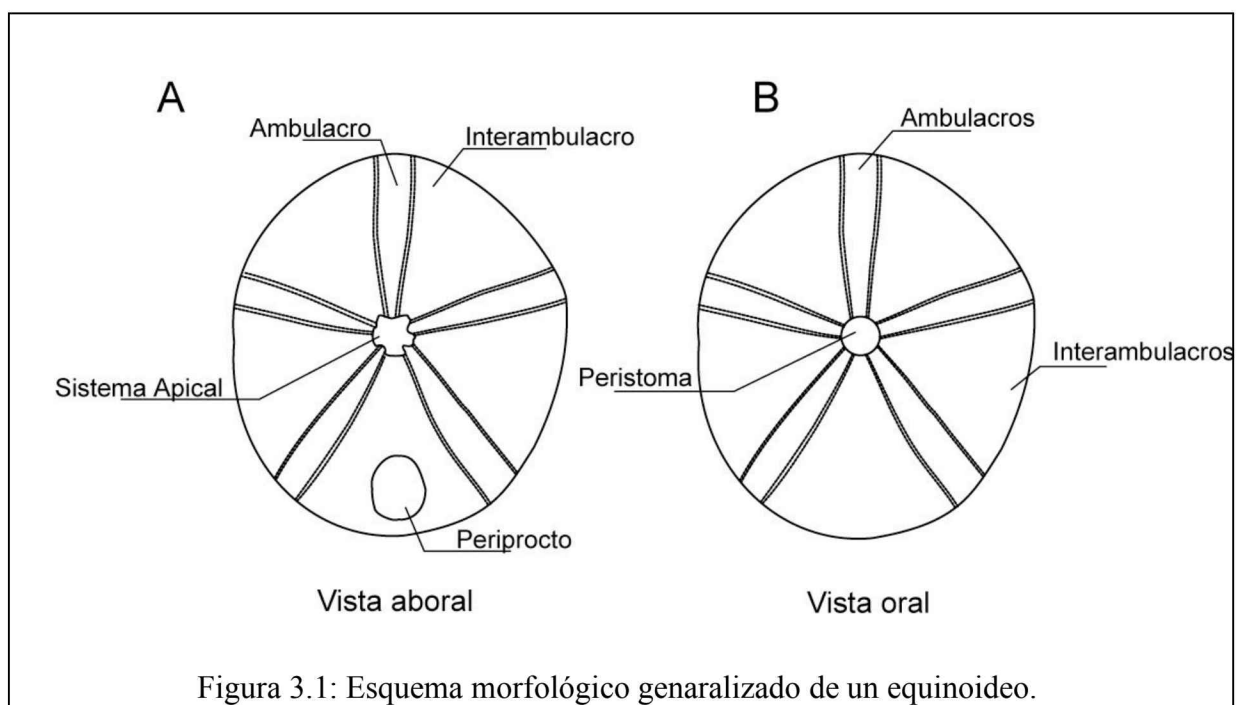
Como se dijo anteriormente la mayoría de los equinodermos son estenotópicos, sin embargo hay especies que pueden adaptarse a condiciones de hipo o hipersalinidad, lo que hace que la salinidad sea un factor que controla su distribución. Lo mismo sucede con la temperatura; las corrientes frías son el límite de distribución hacia los polos, afectando mayormente a los equinoideos de la zona ecuatorial. La desecación es otro de los factores que afecta la distribución, si los equinoideos son sometidos a exposición aérea quedan imposibilitadas muchas de las funciones vitales del organismos como por ejemplo la respiración, la locomoción y la alimentación, lo que provoca que no puedan colonizar la zona entre la alta y la baja marea.

Los dos grandes grupos de equinoideos ya mencionados se diferencian fundamentalmente por la simetría, pues los equinoideos regulares mantienen una simetría pentámera, característica del phylum, mientras que los equinoideos irregulares poseen una simetría bilateral caracterizada por el desplazamiento del ano, que se halla fuera del eje vertical que se forma entre el sistema

apical ubicado adapicalmente y la boca en la cara adoral. En los equinoideos irregulares el periprocto puede hallarse adapicalmente entre el sistema apical y el ámbito, marginalmente ubicado exactamente sobre el ámbito o adoralmente entre el peristoma y el ámbito.

Comparando la forma del esqueleto, los equinoideos regulares poseen un esqueleto globoso, en tanto que los irregulares son más deprimidos, pero igualmente diversificados, ya que existen algunos cónicos, ovalados y aún algunos globosos.

El primer paso en la descripción de un equinoideo debe ser el reconocimiento de las diferentes partes del esqueleto. Se debe ubicar el peristoma (área que rodea e incluye a la boca), el periprocto (área que rodea e incluye al ano) y determinar la distribución de las diferentes partes del sistema vascular acuífero (Fig. 3.1).



Para comprender claramente la distribución de las diferentes zonas del esqueleto es necesario definir un sistema de simetría. El sistema más usado en paleontología es el de Loven (en Melville y Durham, 1966), que determina la siguiente nomenclatura para cada zona (Fig. 3.2).

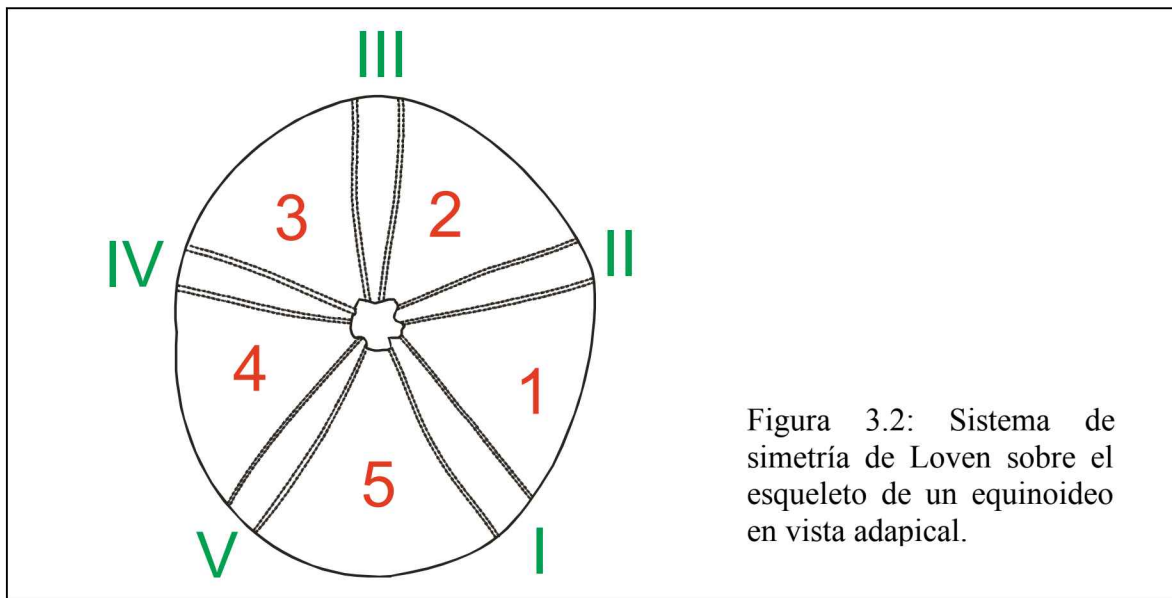


Figura 3.2: Sistema de simetría de Loven sobre el esqueleto de un equinoideo en vista adapical.

Los números romanos indican las zonas ambulacrales o radios, en tanto que los números arábigos indican las zonas interambulacrales o interradios.

Como se ve en la figura 3.1 la boca se encuentra en la cara oral o adoral en contacto con el sustrato, mientras que el periprocto se halla en la cara opuesta (aboral o adapical), pudiendo sin embargo ubicarse en la cara adoral. En el centro del esqueleto sobre la cara adapical se ve un conjunto de placas con perforaciones que componen lo que se conoce como sistema apical. Este sistema está formado por un número variado de placas, que pueden separarse en dos tipos: oculares y genitales. Las primeras parecen no tener ninguna función particular mientras que en las segundas es donde se encuentra la comunicación del sistema reproductor y en la genital 2 la del sistema vascular acuífero con el exterior. Las gónadas se comunican con el medio externo mediante un orificio, en el caso de los equinoideos irregulares puede haber una sola placa genital portadora de todos los gonoporos o un gonoporo por placa, el número de placas y gonoporos es variable según los diferentes grupos, mientras que en los equinoideos regulares hay un gonoporo por placa.

El peristoma, área ubicada entre el margen adoral y la abertura de la boca propiamente dicha, está cubierto por una membrana más o menos cubierta por placas que no poseen una forma particular. Estas placas pueden o no pertenecer a la corona, si lo hacen, serán placas ambulacrales e interambulacrales que se incorporan sobre la membrana; en muchos equinoideos irregulares no hay incorporación de placas de la corona sobre la membrana o sólo unas pocas y pequeñas placas de origen incierto se encuentran entre las placas de la corona y diez placas denominadas placas bucales que si son de origen ambulacral. Estas placas unidas a la membrana raramente se conservan, ya que los tejidos blandos al ser los primeros en desaparecer por descomposición provocan la pérdida de las placas que sujetan (Melville y Durham, 1966).

El esqueleto propiamente dicho, se encuentra formado por placas ambulacrales e interambulacrales que llevan diferentes apéndices y estructuras. Las características en cuanto a la forma, distribución de placas y apéndices, etc., de cada uno de estos sistemas de placas pueden utilizarse para clasificar a los organismos en grandes grupos.

Básicamente se determinan cuatro grupos diferentes de placas, que en conjunto describen una zona o sistema particular:

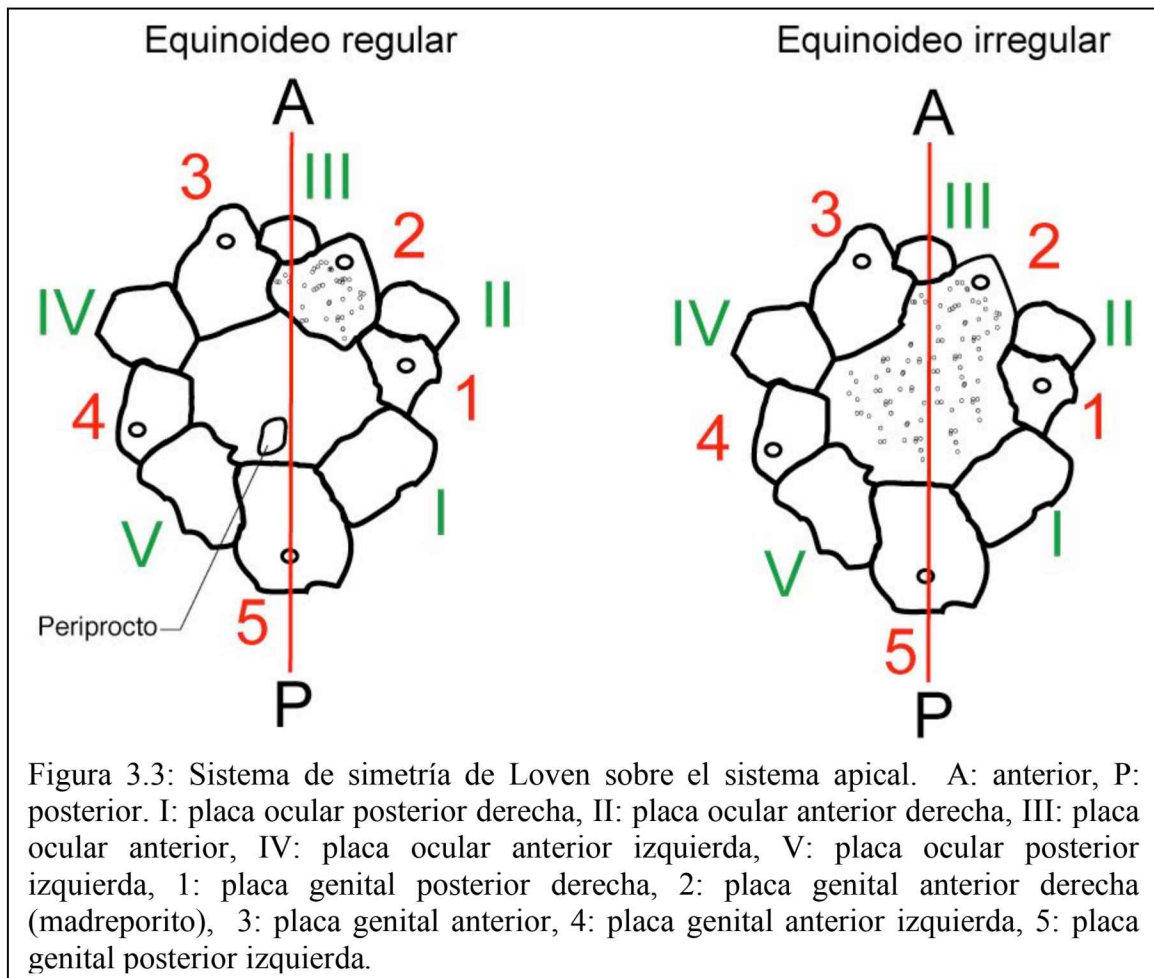
- 1) placas del sistema apical.
- 2) placas de la corona.
- 3) placas del peristoma.
- 4) placas del periprocto.

1) **Sistema apical:** se encuentra en el ápice del esqueleto (cara adapical) y puede ubicarse en su centro (en equinoideos regulares y algunos irregulares) o levemente desplazado hacia delante (en equinoideos irregulares). Sus placas, durante la metamorfosis del organismo, son las primeras en

formarse, e indican el lugar de origen de las placas de la corona, que se describirán más adelante (Melville y Durham, 1966).

Las placas oculares indican los cinco radios (ambulacros) del esqueleto y las genitales se alinean con los cinco interradios (interambulacros) de la corona. El número de placas genitales es de cinco, pero se observan variantes en equinoideos regulares del Paleozoico. En muchos géneros de equinoideos irregulares, es más común hallar desde cinco a una gran placa genital, la cual lleva todos los poros genitales. La presencia de poros genitales indica la madurez sexual de los individuos, pudiendo identificarse así a ejemplares adultos. La única placa genital que presenta poros en los individuos juveniles, es la placa genital 2, que lleva el o los hidroporos del sistema vascular acuífero (Melville y Durham, 1966). La presencia de uno o más poros del sistema vascular acuífero le da a dicha placa una denominación diferente: en el caso de tener uno se denomina hidroporo y si son numerosos poros se denomina madreporito. En el caso de los equinoideos irregulares esta placa es más grande que el resto y puede extenderse posteriormente llegando a separar las placas genitales 1 y 4 y hasta las oculares posteriores I y V, mientras que en los equinoideos regulares todas placas genitales tienen un tamaño similar (Fig. 3.3). Para la identificación de las placas de este sistema también se aplica el sistema de simetría de Loven, mencionado anteriormente, que se detalla a continuación en un esquema general de un equinoideo (Fig. 3.3). Los números romanos indican las placas oculares y los arábigos las genitales.

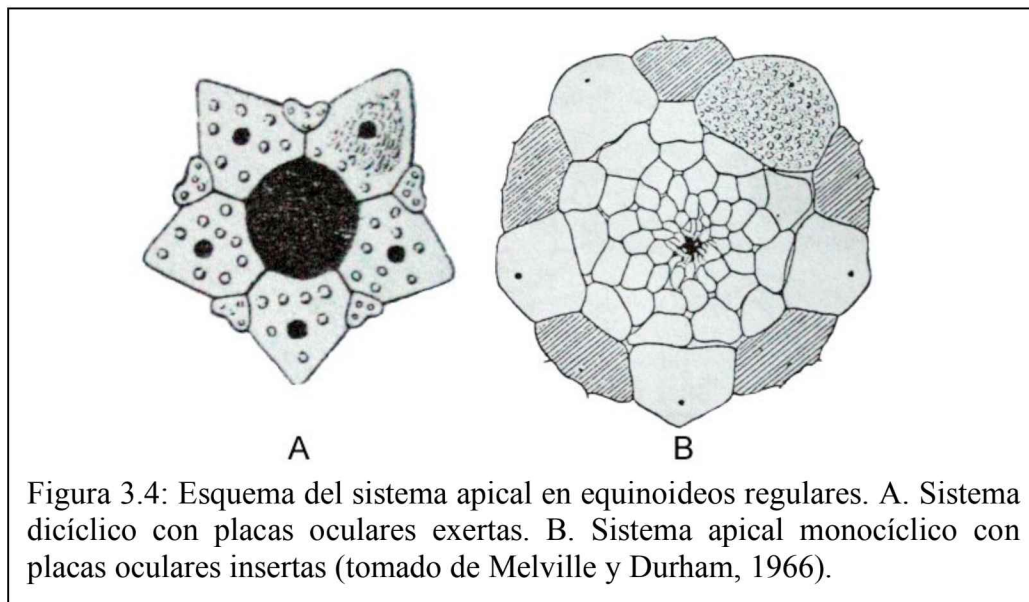
El plano de simetría del sistema de Loven, que define el eje anteroposterior, pasa por la placa ocular III y la genital 5, cuando esta última está presente; en los equinoideos irregulares con cuatro placas genitales, el eje de simetría pasa por la misma zona, pero en ella pueden hallarse las placas genitales 1 y 4 o parte de la gran placa genital en el caso de aquellos grupos con una sola placa.



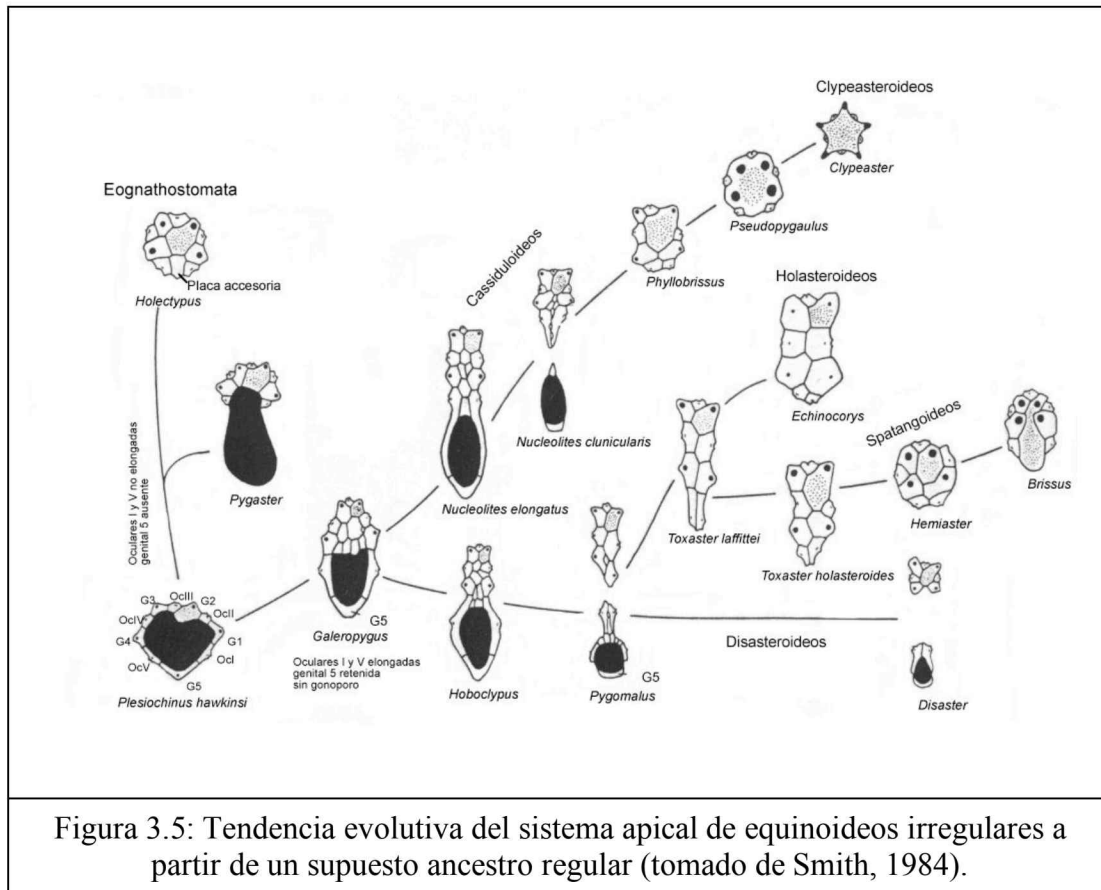
En el caso de los equinoideos irregulares la placa genital 5 desaparece por el desplazamiento del periprocto hacia la parte posterior del esqueleto. Esta parte posterior queda definida por la posición del periprocto. Sin embargo, en algunos grupos la genital 5 puede conservarse formando parte del periprocto, como es el caso del suborden Holoctypina (Smith, 2006), el gonoporo puede estar ausente, por lo que la gónada correspondiente se pierde (Familia Holoctypidae: *Holoctypus*, *Philoctypus* y Subfamilia Discodinae: *Discoidea* y *Camerogalerus*), o puede estar presente, conservándose la gónada (Subfamilia Coenholoetypinae: *Coenholoectypus*,

Coptodiscus, *Lanieria* y *Temnholectypus*). Entre los equinoideos irregulares lo más común es la pérdida de la placa genital 5 con la consecuente desaparición de la gónada correspondiente.

Dentro del sistema apical, las placas oculares generalmente son de menor tamaño que las genitales y poseen pequeños poros más o menos desarrollados y su número es siempre de cinco placas. En los equinoideos regulares el conjunto de placas oculares y genitales pueden formar un anillo simple o doble alrededor de la membrana periproctal. Cuando las placas oculares están en contacto con el periprocto se describen como insertas y el sistema apical se denomina monocíclico, todas las placas, oculares y genitales, están en contacto con el periprocto. Cuando las genitales solamente están en contacto con el periprocto, las placas oculares se describen como excertas, entonces el sistema apical se denomina dicíclico (Fig. 3.4).



La distribución de las placas que conforman el sistema apical puede variar, particularmente dentro de los equinoideos irregulares, llegando a ser un carácter diagnóstico. En la figura 3.5 puede apreciarse como es la evolución del sistema apical en los equinoideos irregulares y se muestra el desplazamiento del periprocto fuera del mismo (Smith, 1984).



Para los equinoideos irregulares que pueden tener entre 3 y 4 poros genitales, el sistema apical se denomina tetrabasal cuando posee cuatro placas genitales claramente diferenciadas e igual número de gonoporos, mientras que un sistema apical con una sola placa genital grande, se denomina monobasal (común en el grupo de los Clypeasteroideos) (Melville y Durham, 1966). Es en este último caso que los poros del sistema vascular acuífero cubren toda la superficie de la única placa existente y los poros genitales se encuentran en los extremos de dicha placa, alineados con los interambulacros. No se sabe si esta única placa se genera por fusión de todas las placas genitales, por reabsorción de todas menos la 2 o por falta de desarrollo de estas (véase *Clypeaster* en Figura 3.5).

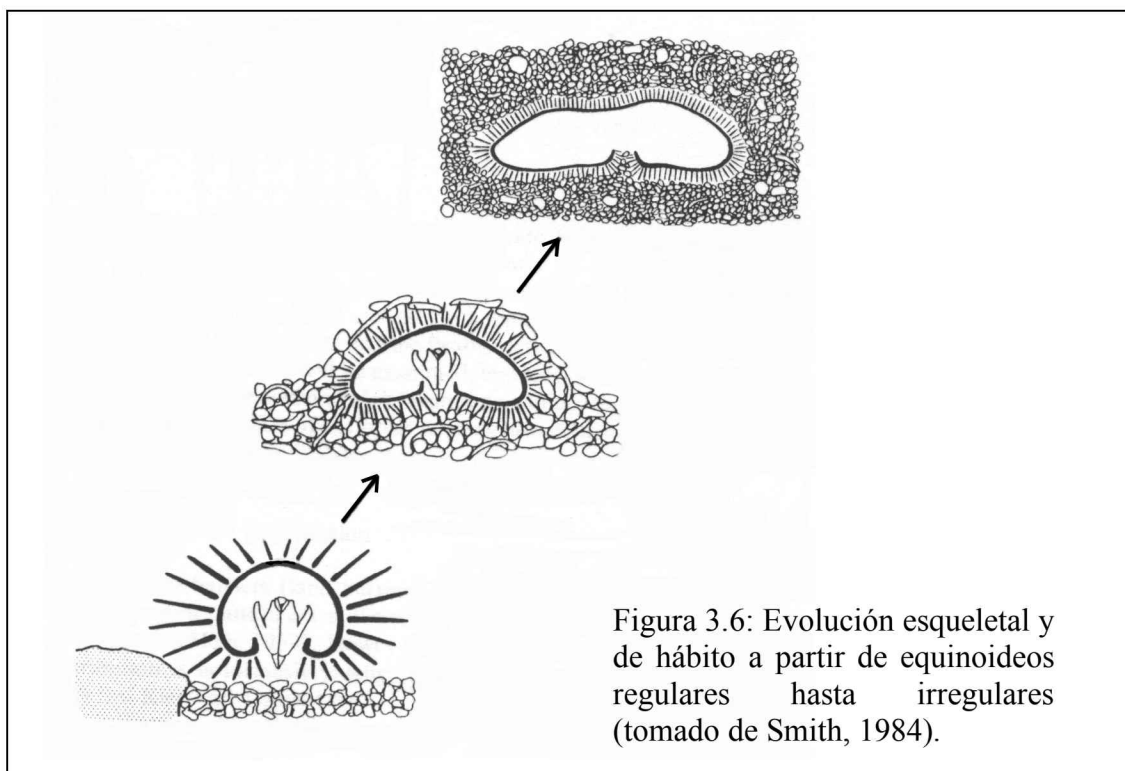
En los equinoideos irregulares el desplazamiento del periprocto determina una marcada simetría bilateral, pero dicho desplazamiento es progresivo, ya que se encuentran especies donde está levemente desplazado, pero aún en contacto con el sistema apical, por ejemplo el suborden Pygasterina. El espacio dejado por el periprocto es ocupado por la placa genital 2 que se extiende posteriormente. Cuando el periprocto se aleja más y más del sistema apical pueden aparecer placas accesorias entre ambos, denominadas complementarias o catenarias, ubicadas sobre el eje anteroposterior. El desplazamiento del periprocto hacia la parte posterior del organismo alcanza una ubicación sobre la cara oral, como es el caso del orden Clypeasteroidea.

2) **Sistema Corona:** son las placas que forman el esqueleto propiamente dicho. Constituyen diez áreas compuestas por columnas de placas, que van desde el borde del sistema apical hasta el borde del peristoma. De estas diez áreas, cinco corresponden a los ambulacros (radios) y son las que irradian desde las placas oculares y las cinco restantes componen los interambulacros (interradios) que nacen en las placas genitales.

El número de columnas de placas que forma cada una de las áreas ambulacrales o interambulacrales, es de dos, a excepción de algunos géneros paleozoicos y algunos postpaleozoicos aberrantes; por lo tanto el número total de columnas de la corona es de 20. Todas las placas de la corona poseen diferente ornamentación debido a los apéndices que se desarrollan sobre ellas. Generalmente los más abundantes son los tubérculos y gránulos. Los tubérculos son los portadores de las espinas móviles y los gránulos, de menor tamaño, sostienen los pedicelarios, (Melville y Durham, 1966).

Las espinas no suelen hallarse unidas en los individuos fósiles ya que en vida están sujetas al tubérculo mediante tejidos blandos (músculos y tejido conectivo) que se descomponen al morir el organismo (Fig. 3.11).

La distribución de los tubérculos es diferente entre ambas caras de la corona, oral y aboral, lo que se relaciona con los hábitos de vida del organismo, ya sea epifaunal o infaunal. Los equinoideos regulares, de hábitos epifaunales o cavadores de sustratos duros, por desgaste de la roca con sus espinas y mandíbula, cuentan con una distribución homogénea de espinas en toda la corona, mientras que los equinoideos irregulares de hábitos semi o infaunales, poseen una distribución heterogénea de espinas en la corona. Un esquema de esta condición, que además muestra la evolución del hábito epifaunal a infaunal se muestra en la figura 3.6.

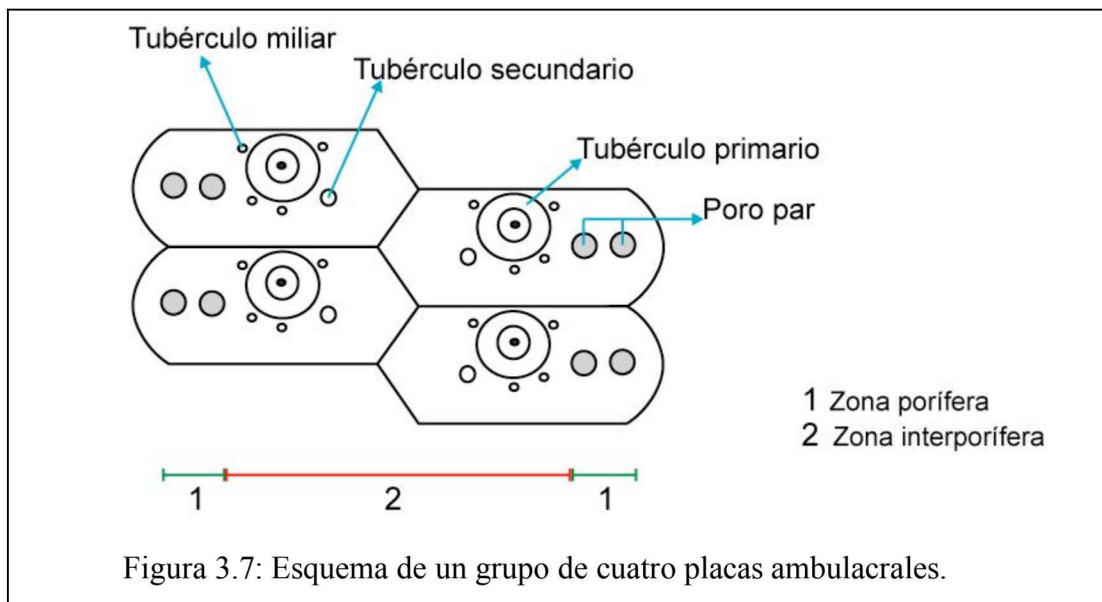


Los ambulacros, como es indicó anteriormente, están formados por dos o más columnas de placas. Todas las placas ambulacrales (Fig. 3.7) están perforadas por un par de poros, el conjunto de dos poros se denomina poro par y es el conducto por el que se expanden los podios hacia el exterior; sin embargo existen grupos donde dichos poros se fusionan, dejando sólo un poro, a pesar de lo cual sigue utilizándose la nomenclatura de poro par. Estos poros pueden adquirir diferentes distribuciones, desde estar totalmente separados hasta fusionados. Además

pueden tomar formas diferentes: circulares, ovalados, piriformes o elongados y pueden tener los dos poros del par la misma forma o formas diferentes. Si los poros están claramente separados se dice que son no conjugados, pero si están juntos sin llegar a fusionarse se denominan conjugados.

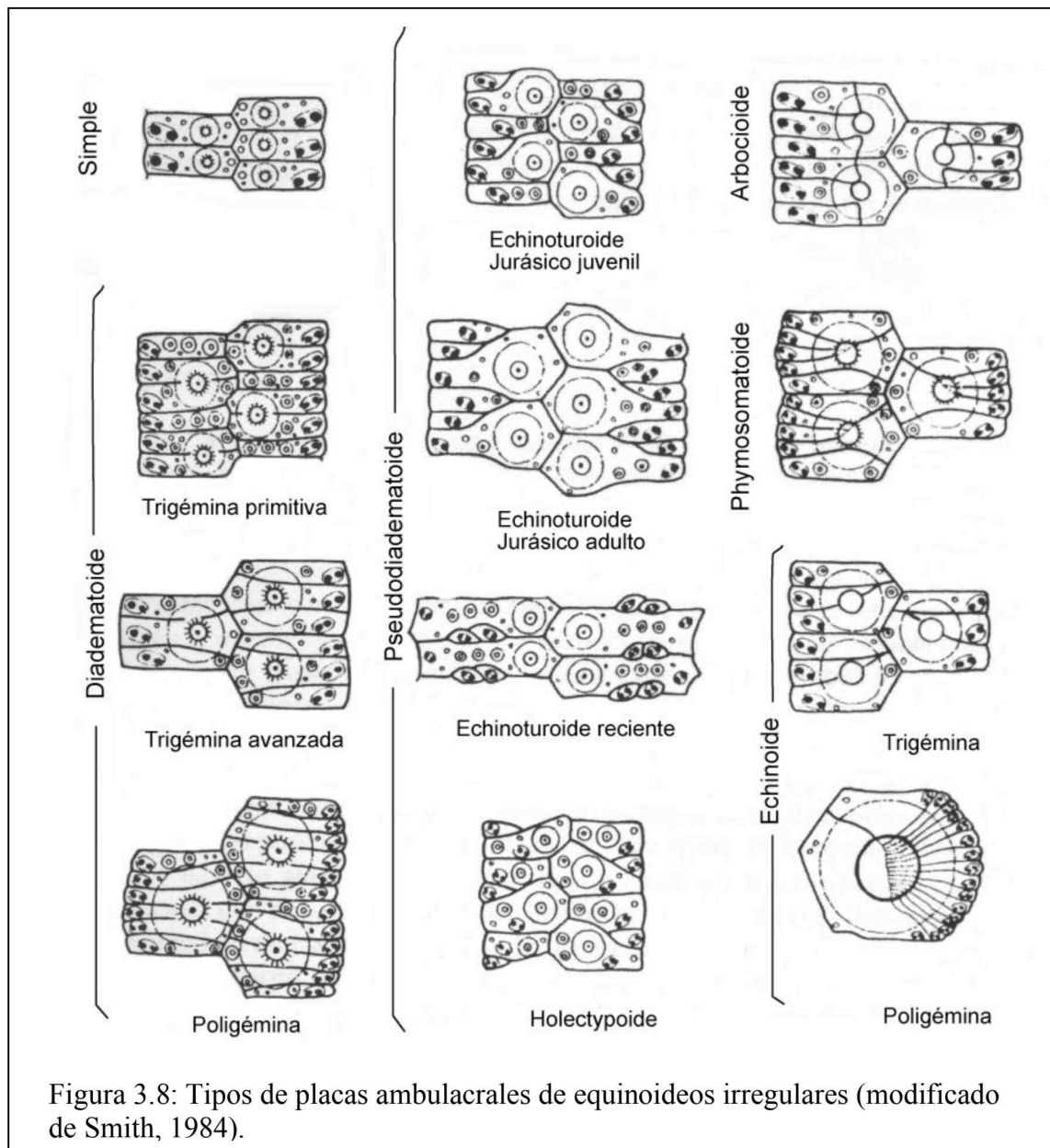
Los podios atraviesan los poros pares para contactarse con el medio externo, ya que cumplen funciones respiratorias. Por esto la placa ambulacral inician su crecimiento alrededor del podio, lo que implica que la placa crece desde la zona más externa hacia el centro de la zona ambulacral, donde se encontrará con la placa que crece enfrentada de ella. En cada placa pueden reconocerse diferentes áreas:

- a) área externa o porífera (es la portadora del poro par).
- b) área interna o interporífera (zona donde se desarrollan los tubérculos).



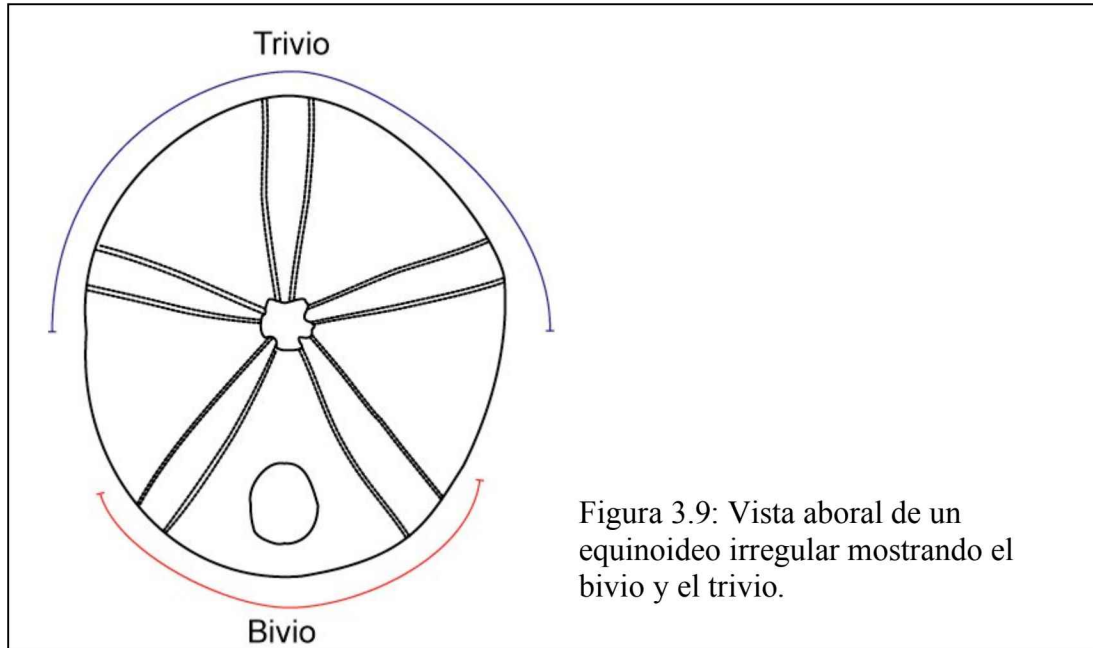
La forma de las placas puede utilizarse como un carácter para identificar grandes grupos pero no permite realizar clasificaciones. La disposición de los poros y de los tubérculos genera diferentes arreglos, que en algunos grupos son característicos mientras que en otros no hay una

disposición particular. Los tipos de placas se generan por la fusión, reducción o reabsorción de placas y los más representativos se muestran en la figura 3.8.



La distribución de los ambulacros sobre el esqueleto es otro signo de la simetría bilateral. La migración del periprocto acentúa esta característica, que puede apreciarse, pero en menor medida, también en equinoideos regulares. La distribución de tres de los cinco ambulacros queda hacia la parte anterior y a dicho arreglo se lo denomina trivio, en tanto que la de los dos restantes

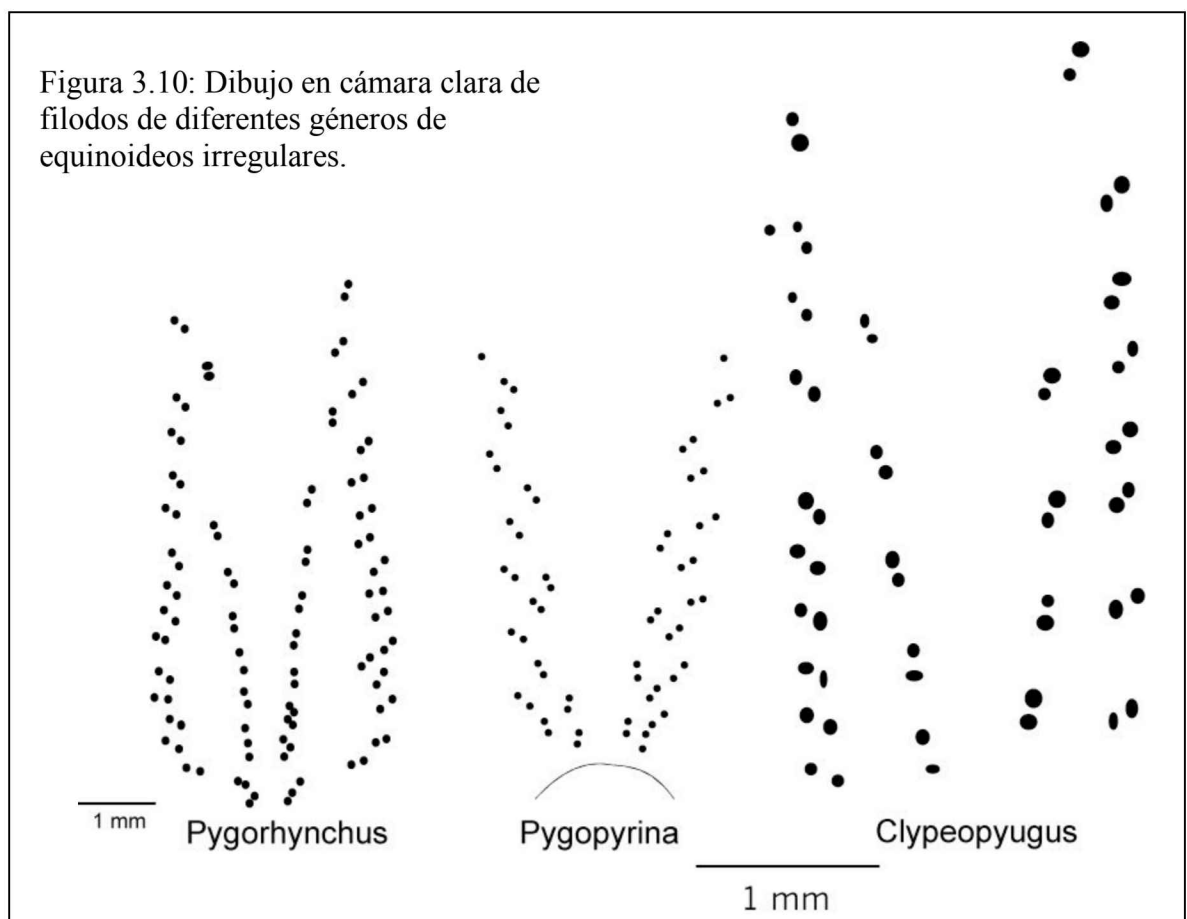
queda hacia la parte posterior y se lo denomina bivio (Fig.3.9); entre estos últimos ambulacros se ubica el periprocto en el caso de los grupos de equinoideos irregulares que tienen el periprocto en la cara adapical.



La forma de los ambulacros también aporta información, pero al igual que la forma de las placas ambulacrales es muy variada y no puede usarse para clasificaciones. Sin embargo, pueden definirse algunas formas características que son claramente distinguibles entre sí. Si los ambulacros son como cintas continuas desde el sistema apical hasta el peristoma se dice que son abiertos; en cambio si se estrechan o cierran en su extremo distal, respecto del sistema apical, se dice que son pétalos. Generalmente este estrechamiento sucede antes de llegar al ámbito (máximo perímetro del esqueleto) ubicado en el margen de la corona. A estos ambulacros se los denomina petaloides o directamente se dice que son pétalos; si no está claramente definida su forma de pétalo se dice que son subpetaloides. Si más allá de los pétalos los ambulacros pierden definición y no pueden distinguirse claramente, se describe en forma separada la distribución de los poros pares entre el final de los pétalos y el peristoma. Algunos géneros perdieron los poros en dicha

zona, lo que parece relacionarse con su modo de vida infaunal, ya que los podios de dicha zona habrían perdido toda función respiratoria por estar cubiertos de sedimento.

En algunos órdenes de equinoideos, regulares e irregulares, los ambulacros desarrollan alrededor del peristoma una distribución particular de los poros pares a la que se denomina filodo (Fig. 3.10). Esta distribución es muy variada dentro de los diferentes órdenes: desde muy sencilla hasta muy compleja donde pueden apreciarse figuras claras generadas por su distribución.



Las características descriptas anteriormente son las que permiten reconocer los diferentes tipos de ambulacros en cada grupo de equinoideos, regulares o irregulares, por lo que en sus

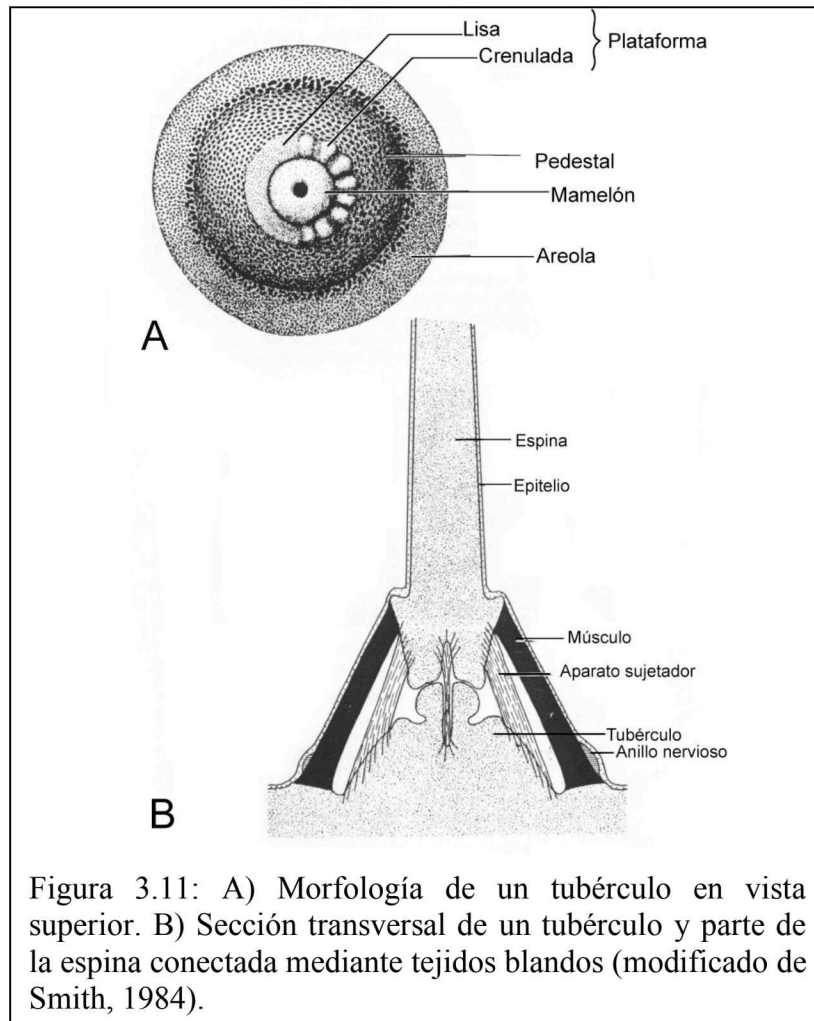
descripciones hay que considerar la forma y distribución de los poros pares, así como la forma general del ambulacro y el desarrollo o no de filodos.

Los interambulacros están compuestos por placas enteras sin perforaciones y sobre ellas se desarrolla una ornamentación más densa que en la zona ambulacral, con tubérculos y gránulos, que generan un efecto de rugosidad en la superficie del esqueleto. Todas las formas postpaleozoicas poseen 2 columnas de placas por interambulacro, pero las paleozoicas tienen 14 columnas, cuyas placas se encuentran distribuidas de manera continua desde las placas genitales hasta el borde del peristoma. En la mayoría de las placas interambulacrales, se pueden encontrar diferentes ornamentaciones, los tubérculos son las más comunes. Estos indican la existencia de espinas móviles en el organismo vivo. La estructura básica de un tubérculo y una espina es la que se muestra a continuación en la figura 3.11.

El tubérculo primario está formado por un mamelón hemisférico, con una perforación central, por la que pasa tejido conectivo que sostiene a la espina; este orificio puede ser circular o elíptico. El mamelón, sobre el cual también se inserta tejido conectivo que sostiene a la espina periféricamente, se encuentra apoyado sobre una plataforma, que puede ser lisa o crenulada, la cual a su vez se eleva sobre un pedestal que está rodeado por la areola o escrobícula. La areola es la zona en la que se anclan los músculos que sostienen a la espina periféricamente. La areola puede estar rodeada por un anillo escrobicular, formado por tubérculos de menor tamaño, llamados tubérculos escrobiculares, que no siempre son perforados (Fig. 3.11). Todas estas características de los tubérculos se tornan difusas cuando aumenta su densidad y disminuye su tamaño, lo que provoca que su estudio en detalle se torne dificultoso. Esto sucede comúnmente entre los equinoideos irregulares de hábitos infaunales.

En la mayoría de los equinoideos irregulares los tubérculos son abundantes y no presentan una distribución determinada que defina patrones característicos, como suele suceder en el caso

de los equinoideos regulares, que poseen pocos tubérculos por placa, generalmente entre uno y dos tubérculos.



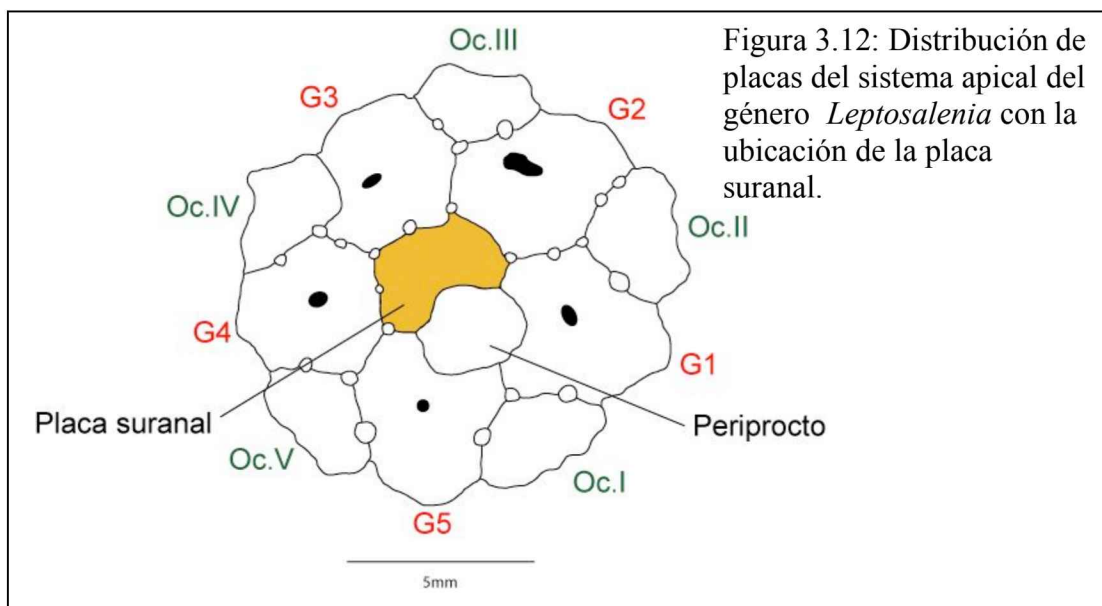
Sobre la base de las descripciones anteriores se puede concluir que en las áreas interambulacrales el carácter más importante a tener en cuenta es la presencia y forma de los tubérculos primarios, secundarios y escrobiculares.

3) **Sistema periproctal:** En los equinoideos regulares está compuesto por una membrana, por la que abre el ano, que se encuentra desnuda en algunos equinoideos, pero generalmente está

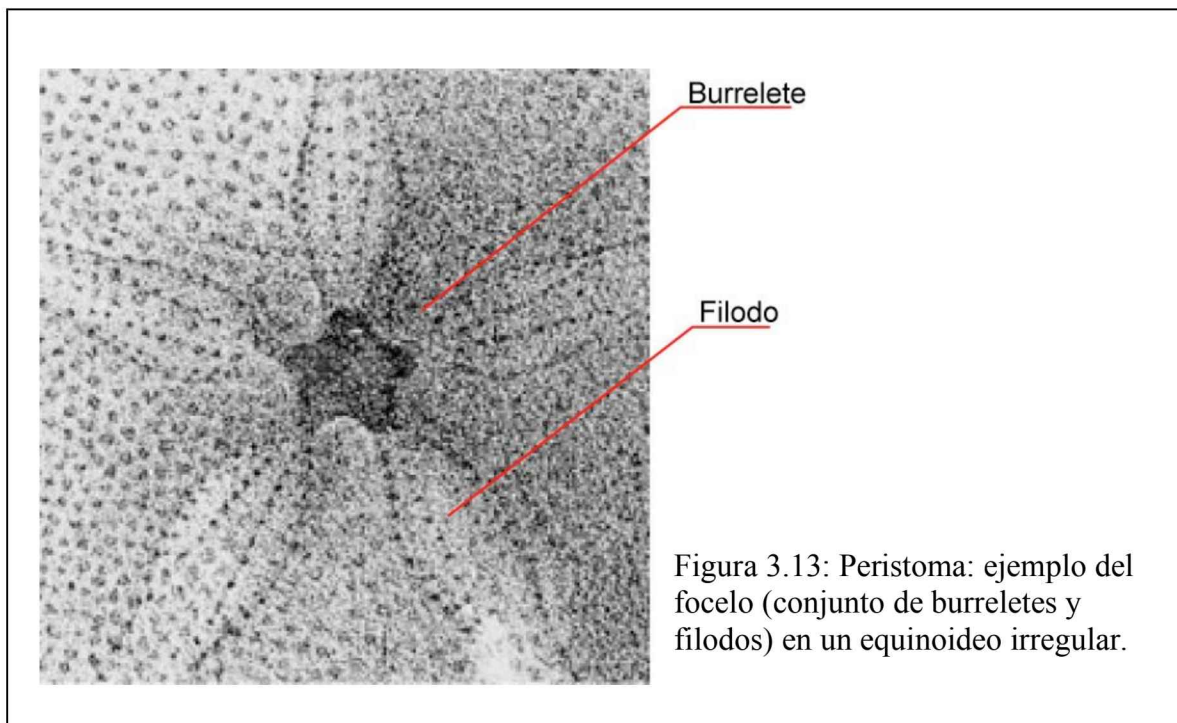
cubierta por placas, que se distribuyen en círculos irregulares o en espiral y disminuye su tamaño hacia el centro. Existen algunas excepciones entre los equinoideos regulares en esta distribución. En el suborden Salenioda y en los juveniles de otros grupos aparece una placa complementaria denominada placa suranal, que genera un desplazamiento de la abertura anal del centro hacia el interambulacro 5 y el ambulacro I.

Entre los equinoideos irregulares, las placas son muy pequeñas y poseen un arreglo en círculos indefinido, pero es un carácter difícil de reconocer entre los especímenes fósiles dado que se desarticulan rápidamente por la descomposición de la materia orgánica que las mantiene unidas.

En los equinoideos regulares, en general, las placas del periprocto no se preservan por estar unidas entre sí mediante una membrana, la excepción se encuentra en el suborden Salenioda, que sí conserva la placa suranal ya que se encuentran unida al sistema apical como una placa más del mismo, como se observa en la Figura 3.12.



4) **Sistema peristomial:** es el área que rodea la boca. En los equinoideos regulares está cubierta por un conjunto de placas que continúan con las correspondientes placas de cada una de las áreas de la corona. Las que se encuentran alineadas con las ambulacrales suelen llevar dos poros, alineados vertical o radialmente. En este último caso el poro externo puede reducirse tanto que llega a desaparecer, en tanto que el poro interno se alarga. En muchos equinoideos las placas ambulacrales continúan sobre la membrana bucal y son denominadas placas bucales, que en la mayoría de los equinoideos son diez y sus poros están dispuestos radialmente; en los equinoideos irregulares estas placas pueden ser muy pequeñas o estar ausentes. En el caso de las placas que se alinean con las placas interambulacrales, éstas no poseen características particulares. Las placas de la corona que rodean al peristoma son abultadas y convexas. Este abultamiento se denomina burrelete y en los diferentes órdenes se encuentra más o menos desarrollado, no siendo determinante para la clasificación. Un ejemplo en equinoideos irregulares se presenta en la figura 3.13.



Entre los equinoideos regulares, la estructura asociada al área peristomial es el aparato masticador, denominado Linterna de Aristóteles, presente en algunos pocos equinoideos irregulares. Las piezas fundamentales que la conforman son sus cinco dientes que protuyen a través de la boca sujetos por la membrana perignática que además controla sus movimientos (Melville y Durham, 1966). El material estudiado no presenta entre sus estructuras Linterna de Aristóteles, por lo que no se describe en detalle su estructura.

Este es el conjunto de descripciones de las estructuras esqueléticas que definen los diferentes grupos de equinoideos con los caracteres más relevantes para su clasificación, las cuales son analizadas y utilizadas en este trabajo de tesis, en el capítulo Sistemática Paleontológica.

Clasificación de Equinoideos

La primera clasificación de equinodermos conocida es la de Klein (1734), quien reconoce tres grandes categorías entre los equinoideos basadas en la posición del ano: Anocysti, ano supramarginal; Pleurocysti, ano marginal; Catocysti, ano inframarginal. Klein además propone el término Echinodermata sólo para los equinoideos, por su “piel espinosa”, pero posteriormente se extendió a todo el phylum. Pero este trabajo no contaba con nombres válidos y fue Leske en su trabajo de 1778 que le da validez nomenclatorial a los nombres de Klein. Los primeros aportes luego del trabajo de Leske fueron los de Lamarck (1801 y 1816) donde incorpora nuevos géneros; luego Parkinson (1811) utiliza la clasificación de Klein y valida más de sus nombres. La que reconoce las diferencias entre regulares e irregulares fue la de Gray en 1825 y Latreille, en el mismo año, propone el nivel de familia para ambos grupos con los nombres de Regularia e Irregularia, respectivamente.

Es en 1835 donde comienza una nueva época en el estudio de los equinoideos y es L. Agassiz quien la funda con su trabajo *Prodrome d'une monographie des radiates ou échinodermes*. Su influencia continúa y se acentúa con su trabajo *Catalogue raisonné des*

Échinides, realizado con Desor (1846-47); esta escuela equinológica continua con su hijo A. Agassiz.

L. Agassiz en su primer trabajo reconoce dentro del orden Echinides, tres familias: Spatangues, Clypeástres y Cidarites, latinizadas posteriormente en 1840 (Spatangoidea, Clypeastroidea y Cidaroida) manteniendo la jerarquía de familia. En la clasificación de L. Agassiz y Desor (1846-47) se agrega la familia "des Cassidulides", que incluye los grupos Echinoneides y Nucleolides y dentro de "Cidarids" reconocen cuatro grandes grupos: Cidarides, Salenies, Echinides y Echinometres. Estos autores reconocen 101 géneros y subgéneros y más de 1000 especies. Sin embargo, recién en 1851 d'Orbigny latiniza los nombre de Agassiz y Desor y reconoce siete familias (Ananchytidae, Spatangidae, Nucleolitidae, Galeritidae, Clypeasteridae, Echinidae y Cidaritidae) dentro de su orden Echinoidea.

Para 1855-58, Desor en su trabajo *Synopsis des Echinides fossiles* reconoce "Echinides reguliers ou endocycliques" con dos familias (Tessellés y Cidarides) y "Echinides irréguliers ou exocycliques" con cinco familias (Galéridées, Dysastéridées, Clypéastroïdes, Cassidulides y Spatangoides). Además su clasificación se basa en un conjunto bastante completo de caracteres que incluye: carácter endocíclico o exocíclico del periprocto, ambulacros, posición del peristoma y del aparato masticador, estructura del sistema apical, posición del periprocto, forma y estructura de tubérculos y espinas y fasciolas.

Los equinodermos británicos fueron detalladamente estudiados por Wright entre 1855 y 1860 quien reconoce cinco familia en su orden Endocyclica y ocho familias en su orden Exocyclica.

Siguiendo el camino de su padre, A. Agassiz publica en 1872-74 *Revision of the Echini*, donde además suma una gran cantidad de información acerca de la morfología y distribución de los equinoideos vivos. La clasificación que utiliza es una versión actualizada de la publicada

por Agassiz y Desor, donde agrega subfamilias y la utilización de los subórdenes Desmosticha (ambulacros rectos y abiertos) y Petalosticha (ambulacros petaloides) del orden Echini creado por Haeckel en 1896.

Zittel en 1876-80 estudia las subclases Palechinidea y Euechinoidea de la clase Echinoidea. Palechinidea se caracteriza por su corona formada normalmente por más de 20 columnas y reconoce los órdenes Cystocidaridae, Bothriocidaridae y Perischoechinidae. Mientras que Euechinoidea fue dividida en los órdenes Regulares e Irregulares (haciendo referencia a la posición del ano), los Regulares con cuatro familias y los Irregulares con dos subórdenes (Gnathostomata, con mandíbula y Atelostomata, sin mandíbula) y seis familias.

Duncan en 1889 revisa la clasificación de los equinoideos y muestra una clasificación donde no utiliza la división de regulares e irregulares, pero reconoce cinco órdenes dentro de la subclase Euechinoidea (Cidaroida, Diadematoida, Holoctypoida, Clypeasteroida y Spatangoida) y dentro de la subclase Perisoechinoida el nuevo orden Plesiocidaroida.

Algunas de las clasificaciones conocidas son la de Munier-Chalmas (1895), que se basa en la posición y características del aparato masticador, del peristoma, número de columnas interambulacrales y características del sistema apical. Haeckel (1896) presenta una nueva clasificación donde da una nueva nomenclatura, Gregory (1900) reconoce tres subclases, las dos primeras caracterizadas por la posición interna o externa de las branquias y la tercera por el periprocto fuera del sistema apical. Delage y Hérouard (1903) basan la primera división de su clasificación en las subclases Regulares e Irregulares, teniendo en cuenta la posición del periprocto respecto del sistema apical. Döderlein (1906) realiza una clasificación de equinoideos actuales basada en los pedicelarios, como carácter más importante. Lambert y Thiéry (1909-1925), se ocupan fundamentalmente de listar, evaluar y asignar una edad a cada especie conocida y dar una referencia a una descripción adecuada de cada una. A pesar de los errores y

contradicciones que presenta fue de gran utilidad por su abarcabilidad, pero genera muchos nombres nuevos para categorías por encima de nivel de especie. Mortensen (1951) describe especies actuales y revisa los registros de fósiles y actuales conocidos. Analiza la posición sistemática de cada género, sus relaciones y sugiere donde se produjeron las divergencias. Uno de los aportes más importantes de Mortensen fue indicar que Irregularia se originó a partir de más de un ancestro de Regularia. Durham y Melville (1957) presentan su clasificación basada en estudios filogenéticos; en su árbol filogenético muestran relaciones sugeridas en la monografía de Mortensen. Ellos consideran que la condición de irregularidad surge al menos de tres linajes diferentes y sugieren el uso de regular e irregular como término morfológico únicamente.

En la actualidad varios investigadores han realizado estudios cladísticos; algunos abarcan todo el phylum, como Janies (2001) que se ocupa de las relaciones entre las clases de equinodermos actuales, así como el de Littlewood *et al.* (1997). Sin embargo, un análisis detallado de los grupos fósiles de equinoideos presentando una clasificación abarcativo no se ha desarrollado aún. Sí se han presentado estudios de algunos órdenes como por ejemplo Cassiduloida como los de Suter (1994a y b) y el de Smith (2001) sobre el origen de los clypeasteroideos. Así, en este trabajo de tesis se ha utilizado básicamente la clasificación de Durham y Melville (1957) pero como algunos de los grupos han cambiado su ubicación sobre la base de estos nuevos estudios cladísticos, a veces se han utilizado los datos presentados por Smith (2006).

Historia evolutiva

Los primeros equinoideos se registran en el Ordovícico tardío (450 Ma) y durante el resto del Paleozoico fue un grupo poco diverso, pero hacia el Mesozoico fue aumentando su diversidad. En el Devónico aparecen formas con gran cantidad de podios alrededor del peristoma,

detritívoros especializados y paralelamente surge *Archaeocidaris*, precursor de todas las formas modernas. La fauna paleozoica muestra una gran variabilidad en la estructura de las placas de la corona. Durante el Carbonífero superior se produce una marcada disminución de la diversidad de equinoideos, por reducción del número de especies en todos los grupos existentes y por la extinción de algunos linajes como los Paleoechinoideos. Esta tendencia continua hasta el Pérmico donde sólo se conocen seis especies de equinoideos (Smith, 1984).

La raíz de la fauna de equinoideos actuales se encuentra en el Pérmico (259 Ma), con la aparición del primer cidaroideo, éste y los ancestros de los euechinoideos superan el límite Paleozoico-Mesozoico, pero poco se conoce del grupo en esta época. Durante el Triásico ambos grupos comienzan a diversificarse, pero es recién durante el Jurásico temprano que se produce la gran radiación de los equinoideos. Aquí se origina la diferenciación de los principales linajes de equinoideos y aparecen los principales órdenes de equinoideos regulares e irregulares. Se registran por primera vez y se diversifican rápidamente los equinoideos depositívoros. A partir de Jurásico los equinoideos serán el constituyente principal de la fauna marina bentónica de aguas someras. Los cassiduloideos serán quienes durante el Jurásico y el Cretácico dominarán los ambientes someros clásticos y los atelostomatos dominarán en ambientes de *offshore*.

La extinción de finales del Cretácico (hace 65Ma) tuvo gran influencia en la estructura de las comunidades de equinoideos y para el Terciario comienzan a dominar los clypeasteroideos sobre los cassiduloideos, los espatangoideos sobre los holasteroideos y los camarodontes sobre los stirodotes. En la actualidad los equinoideos son más diversos que en el pasado (Smith, 2006).

Equinoideos regulares: sólo *Miocidaris* sobrevive la era Paleozoica y alcanza la Mesozoica, permitiendo la continuidad de la clase; solamente tres especies se conocen para el Triásico inferior y medio y las tres son miocidaroideos. Hacia el Triásico superior comienza a

aumentar muy lentamente el número de especies (Kier, 1977), aparecen los primeros cidaroideos, acroechinoideos y pleciocidaroideos. Hacia el Triásico superior surgen los primeros echinaceos y para finales del Triásico los miocidaroideos tienen una increíble radiación adaptativa, donde se establecen los principales linajes de equinoideos regulares post-paleozoicos. Esta radiación continúa durante el Jurásico y es donde aparecen la mayoría de los órdenes de equinoideos regulares y los irregulares tienen su primer registro.

Los cidaroideos no sufren demasiados cambios luego del Paleozoico y continúan ocupando el mismo nicho ecológico. Los acroechinoideos desarrollan una linterna más liviana y maniobrable que en los cidaroideos lo que les permite colonizar nuevos hábitats.

Hacia comienzo del Jurásico, los pedinoideos y echinaceos fueron muy similares, pero luego se diferenciaron por sus linternas, los echinaceos tuvieron una linterna más fuerte lo que les proporcionó ventaja sobre los pedinoideos.

Durante la evolución de los echinaceos hay una diversificación de los grupos con linterna de tipo stirodonte durante el Jurásico, que colonizan diversos nichos, luego una segunda radiación en el Cretácico superior donde surge la linterna de tipo camarodonta y lentamente los grupos stirodonte son desplazados.

La diversificación de los echinaceos continúa durante el Cretácico pero en menor medida, uno de las innovaciones importantes es el surgimiento de la linterna tipo camarodonta en temnopleuridos, mucho más fuerte que la tipo stirodonta y para finales del Cretácico los temnopleuridos desplazaron a los grupos previos, pseudodiadematoideos, hemiciidaroideos y acrosaleniididos, los cuales se extinguieron. Los camarodontes dominaron la escena durante el Terciario y continuaron diversificándose con la aparición de los Echinoida, estos últimos adaptados para habitar ambientes someros de fondos rocosos donde compitieron directamente con stomechinidos y arbaciidos.

Equinoideos irregulares: se cree que descienden de equinoideos regulares oportunistas tal como *Eodiadema*. Estos equinoideos serían quienes pudieron migrar y adaptarse a vivir y alimentarse en sedimentos blandos móviles en el Jurásico inferior. A partir de aquí la diversificación fue explosiva dentro de este hábitat (Smith, 1984). Los primeros equinoideos irregulares, como pygasteroideos y holoctypoideos sólo podrían enterrarse en sedimentos gruesos o vivir semiinfaunalmente, estos podrían forrajear en la superficie utilizando su linterna.

Hacia finales del Jurásico inferior surge el grupo de los galeropygoideos que desarrollaron podios succionadores, adaptados para alimentación, con los que podrían tomar las partículas orgánicas del sustrato, en conjunto con el aumento de la densidad de espinas, lo que le permitiría moverse dentro de sedimentos más finos de los que habitaban hasta el momento (Smith, 1984). A partir de aquí se produce un período de diversificación morfológica donde aparecen los linajes de cassiduloideos y disasteroideos. En primera instancia, ambos linajes competirían por el mismo nicho, pero rápidamente se especializarían evitando así la competencia.

Los cassiduloideos desarrollarían burreletes y filodos, los que le permitirían tragar grandes cantidades de partículas tamaño arena, y por esto pudieron colonizar áreas donde el contenido de materia orgánica en el sedimento era bajo.

Los disasteroideos no adoptaron técnicas de alimentación donde debieran ingerir grandes cantidades de sedimentos, en cambio desarrollaron podios tipo penicilados, lo que les permitió coleccionar material muy fino mediante adhesión por mucus, haciéndolos más selectivos en su alimentación pero dejando un amplio rango de tamaños de partículas alimenticias en su dieta.

La aparición de podios penicilados permitió la radiación de los disasteroideos durante el Jurásico tardío-Cretácico temprano, que produjo los linajes de espatangoideos y holasteroideos. Ambos linajes se adaptaron mucho mejor a cavar y pudieron colonizar fondos de sedimentos muy finos y hasta fangosos. Los caracteres morfológicos que permitieron esta colonización fueron las

espinas espatuladas en sus extremos, que permiten mantener las paredes de la cueva; fasciolas y un conjunto suranal de espinas. La colonización de sedimentos tan finos llevó a la evolución de nuevas técnicas de alimentación, en algunos grupos se observa que el ambulacro frontal se transforma en un camino para transportar el detrito de la superficie hacia la boca.

Otros linajes se adaptaron independientemente para cavar en sedimentos finos y fangosos, incluso algunos holasteroideos, pero no fueron muy exitosos. Los holasteroideos son epifaunales o viven enterrados en sedimentos más permeables donde o necesitan tubos respiratorios especiales.

Hacia el Cretácico-Paleoceno disminuye la diversidad de los espatangoideos (Stokes, 1979) y durante el Eoceno surgen la mayoría de los grupos modernos.

En el Paleogeno se produce una nueva radiación adaptativa donde surgen los clypeasteroideos, quizás a partir de algunas formas de cassiduloideos durante el Paleoceno. Rápidamente los clypeasteroideos comenzaron a utilizar corrientes ciliares para mover el agua oxigenada a través de los podios respiratorios y transportar partículas finas hacia la boca, llevando al grupo a especializarse en la alimentación con este tipo de partículas. Esta nueva estrategia de alimentación condujo a cambios morfológicos grandes, entre ellos el más importante es un esqueleto más aplanado, un sistema de surcos para coleccionar detrito de la periferia y un aumento del perímetro por el desarrollo de hendiduras y lúnulas, aumentando así la eficiencia de recolección (Smith, 1984).

REFERENCIAS

- Agassiz, A. 1872-74.** Revision of the Echini. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology* 3: 1-762, 38 pls.
- Agassiz, L. 1835.** Prodrome d'une monographie des radiates ou échinodermes. *Société Helvétique des Sciences Naturelles Neuchâte*, Mémoire 1:168-199.
- Agassiz, L. y Desor, P.J.E. 1846-47.** Catalogue raisonné des familles, des genres, et des espèces de la classe des échinodermes. *Annales des Sciences Naturelles* 3 Série, VI-VIII, 167 pp., 1 pl.
- Delage, Y. y Hérouard, E. 1903.** *Les échinodermes: Traité de zoologie concrète*, v. 3, 405 pp., 53 pls., Ch. Reinwald, Paris.
- Desor, E. 1855-58.** *Synopsis des échinides fossiles*: 490pp., 44 pls., Paris.
- Döderlein, L. 1906.** Die Echinoiden der deutschen Tiefsee-Expedition. *Deutsche Tiefsee-Expedition. 1898-99*, v. 5: 63-290, 9-50 pl.
- D'Orbigny, A. 1851.** *Cours élémentaire de paléontologie et de géologie stratigraphique* . v. 2, 382 pp., Victor Masson, Paris.
- Duncan, P.M. 1889.** A revision of the genera and great groups of the Echinoidea. *Journal of Zoological Linnean Society of London* 23 : 1-311.
- Durham, J.W. y Melville, R.V. 1957.** A classification of echinoids. *Journal of Paleontology* 31: 242-272.
- Gray, J. E. 1825.** An attempt to divide the Echinida, or sea eggs, into natural families. *Annals of Philosophy* New serie, 10: 423-431.
- Gregory, J.W. 1900.** Echinoidea. En E.R. Lankester (Ed.) *A treatise on zoology*, Part III, The Echinoderma, p. 282-332, text figs. 1-47, A & C Black, London.
- Haeckel, E. 1896.** *Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere (Invertebrata)* v. 2, 720 pp., George Reimer, Berlin.
- Hyman, L.H. 1955.** *The invertebrates: Echinodermata, the coelomate Bilateria*. McGraw-Hill, New York.
- Janies, D. 2001.** Phylogenetic relationships of extant echinoderm classes. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1232-1250.
- Kier, M.P. 1977.** The poor fossil record of the regular echinoid. *Paleobiology* 3: 168-174.

Klein, J.T. 1734. *Naturalis dispositio echinodermatum. Accessit lucubrationum de aculeis echinorum marinorum, cum spicilegio de belemnitis.* - pp. [1-2], 1-78, [1], Tab. I-XXXV [= 1-35]. Gedani, Schreiber.

Lamarck, J.P.B.A. de Monet 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'Hist. 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.* - pp. j-viii [= 1-8], 1-432, tables [1-6]. Paris.

Lamarck, J.P.B.A. de Monet 1816. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; précédée d'une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'exposition des principes fondamentaux de la zoologie.* Tome troisième. - pp. [1-3], 1-586. Paris.

Lambert, J. y Thiéry, P. 1909-25. *Essai de nomenclature raisonnée des échinides*, 607 pp., 15 pls., Chaumont.

Latreille, P.A. 1825. *Familles naturelles du règne animal*. 570 pp., Paris.

Leske, N.G. 1778. *Iacobi Theodori Klein naturalis dispositio echinodermatum. Accesserunt lucubrationum de aculeis echinorum marinorum et spicilegium de belemnitis.* - pp. [1-4], I-XX [=1-20], 1-278, [1-3], Tab. I-LIV [= 1-54]. Lipsiae, Gleditsch.

Littlewood, D.T.J., Smith, A.B., Clough, K.A. y Emson, R.H. 1997. The interrelationships of the echinoderm classes: morphological and molecular evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 61: 409-438.

Melville, R.V. y Durham, J.W. 1966. Skeletal Morphology. En R.C. Moore (Ed.) *Treatise on invertebrate paleontology. Part U Echinodermata* 3, vol. 2: U220-U257. The Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.

Mortensen, T. 1928-1951. *A monograph of the Echinoidea*, v. 1-5. Copenhagen.

Nichols, D. 1969. *Echinoderms*. Hutchinson University Library, 192 pp., London.

Parkinson, J. 1811. *Organic remains of a former world*: v. 3, 479 pp. Sherwood, Neely & Jones, London.

Smith, A.B. 1984. *Echinoid Palaeobiology*. George Allen y Unwin, 190 pp., London.

Smith, A.B. 2001. Probing the cassiduloid origins of clypeasteroid echinoids using stratigraphically restricted parsimony analysis. *Paleobiology* 27(2): 392-404.

Smith, A.B. (editor) 2006. The Echinoid Directory. World Wide Web electronic publication. <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/echinoid-directory/index> (septiembre 2006).

Sprinkle, J. y Kier, P.M. 1987. Phylum Echinodermata. En R.S. Boardman, A.H. Cheetham, and A.J. Rowell (Eds.) *Fossil Invertebrates*, p. 550-611. Blackwell Scientific Publications, Palo Alto.

Stokes, R.B. 1979. An analysis of the ranges of spatangoid echinoid genera and their bearing on the Cretaceous/Tertiary boundary. En W.K Christensen y T. Kirklund (Eds.) *Cretaceous-Tertiary boundary events*, p. 78-82. Copenhagen University.

Suter, S.J. 1994a. Cladistic analysis of cassiduloid echinoids: trying to see phylogeny for the trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 53: 31-72.

Suter, S.J. 1994b. Cladistic analysis of living cassiduloids (Echinoidea), and the effects of character ordering and successive approximations weighting. *Zoological Journal of the Linnean Society* 112: 363-387.

Ubaghs, G. 1967. General characteristics. En R.C. Moore (Ed.) *Treatise on invertebrate paleontology. Part 5. Echinodermata* 1, vol. 1: S3-S60. The Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.

Wright, T. 1855-60. A monograph on the British fossil Echinodermata of the Oolitic Formations. *Palaeontographical Society of London*, Monograph 1: 1-469, 43 pls.

Zittel, K.A. von 1876-80. *Handbuch der Paläontologie*, v.1, 765 pp. R. Oldenbourg, München y Leipzig.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Clase Echinoidea Leske 1778

Subclase Perischoechinoidea M'Coy 1849

Orden Cidaroida Claus 1880

Diagnosis: Esqueleto subesférico, radialmente simétrico, rígido o con placas imbricadas; ambulacros con poros pares simples, no presentan placas unidas ni compuestas, aunque en algunos casos están agrupadas en díadas o tríadas; interambulacros mucho más anchos que los ambulacros; cada placa interambulacral lleva un tubérculo primario con una gran areola normalmente delimitada por anillo escrobicular de tubérculos secundarios; peristoma cubierto por placas imbricadas, no tiene branquias ni hendiduras branquiales (Fell, 1966).

Comentarios: El tipo de pedicelarios que poseen los cidaroideos es muy utilizado en las clasificaciones de los equinoideos actuales, pero en el caso de los equinoideos fósiles, se dejan de lado ya que su fosilización es muy rara.

Según Fell (1966) este orden cuenta con seis familias, en este trabajo de tesis se estudiarán fósiles de las familias Cidaridae y Psychocidaridae.

Familia Cidaridae Gray 1825

Diagnosis: Esqueleto rígido, interambulacros con dos columnas; tubérculos primarios perforados; ambulacros con poros pares uniseriados aboralmente, con tendencia a ser pluriseriales en la región adoral, nunca desarrollan placas compuestas (Fell, 1966).

Comentarios: Esta familia está compuesta por seis subfamilias y los fósiles aquí estudiados pertenecen a la subfamilia Cidarinae Gray 1825.

Subfamilia Cidarinae Gray 1825

Diagnosis: Corona sin perforaciones suturales o hendiduras; tubérculos primarios crenulados o no crenulados; espinas primarias cortas y gruesas. Poros horizontales no conjugados (Fell, 1966).

Comentarios: Sus primeros registros son del Triásico superior y llegan a la actualidad. De acuerdo a Fell (1966) esta subfamilia está compuesta por catorce géneros y en este trabajo de tesis se estudia material correspondiente al género *Plegiocidaris* Pomel 1883.

Género *Plegiocidaris* Pomel 1883

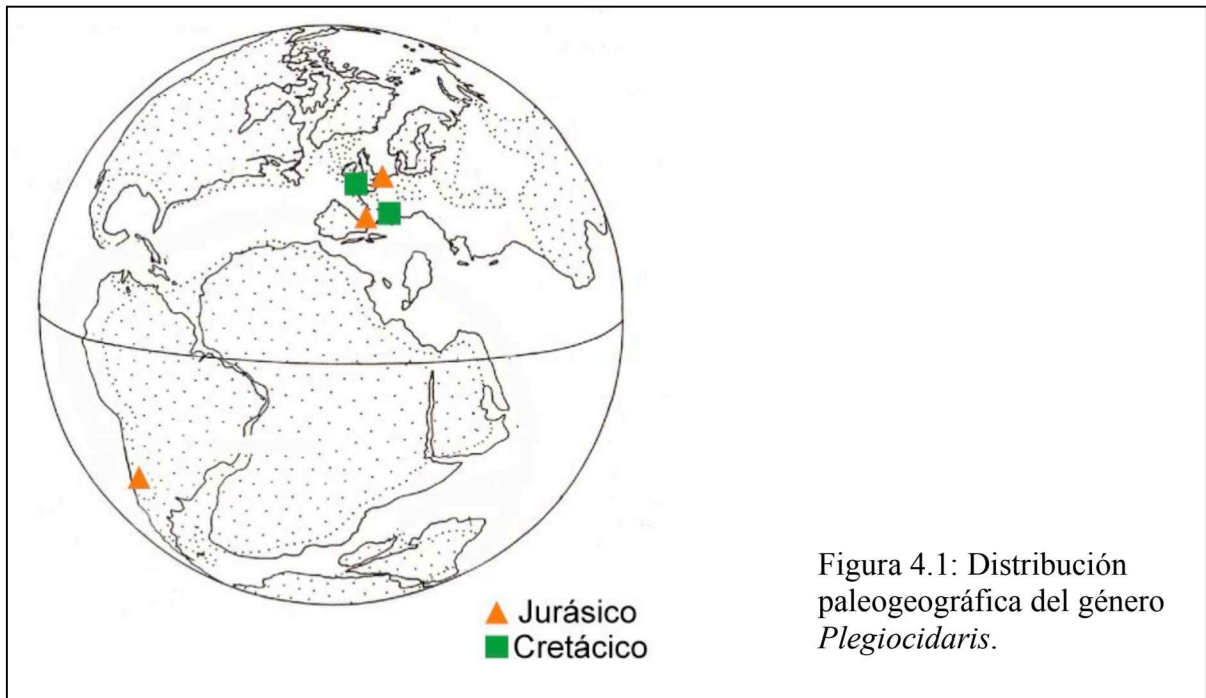
Especie tipo: *Echinus coronata* Schlotheim 1820, p. 313, por designación subsiguiente de Savin 1903, p. 154.

Diagnosis: Placas ambulacrales simples a lo largo de toda la corona, pluriseriales sólo sobre el peristoma; tubérculos primarios perforados y crenulados con areolas redondeadas, bien separadas, tubérculos escrobiculares más grandes que los secundarios; espinas primarias gruesas, se expanden hacia el extremo o culminan en punta, espínulas uniformes en serie longitudinal regular (Pomel, 1883 y Fell, 1966).

Comentarios: El biocrón del género *Plegiocidaris* abarca desde el Bajociano al Aptiano (Smith, 2006). Especies de este género han sido reconocidas en el oeste de Europa (Francia e Inglaterra) y América del Sur (Argentina) (Fig. 4.1).

Plegiocidaris* sp.*Figura 4.2**

Material: Formación La Manga: 2 ejemplares CPBA 20183 y espinas CPBA 20252, de la localidad La Vaina, Mendoza.



Descripción

Esqueleto: circular, globoso (diámetro 33 mm, alto 22,6 mm), zona apical y oral aplanadas (Fig. 4.2 A-B).

Sistema Apical: no preservado.

Ambulacros: levemente sinuosos, poro par conjugado, zona porífera amplia, levemente más pequeña que la zona interporífera, tubérculos miliares en zona interporífera, zona porífera con un tubérculo muy pequeño en cada placa (Fig. 4.2 C).

Interambulacros: con 6 a 8 placas, tubérculos perforados, crenulados con las areolas no confluentes, hacia los extremos rodeadas de un anillo escrobicular de tubérculos secundarios.

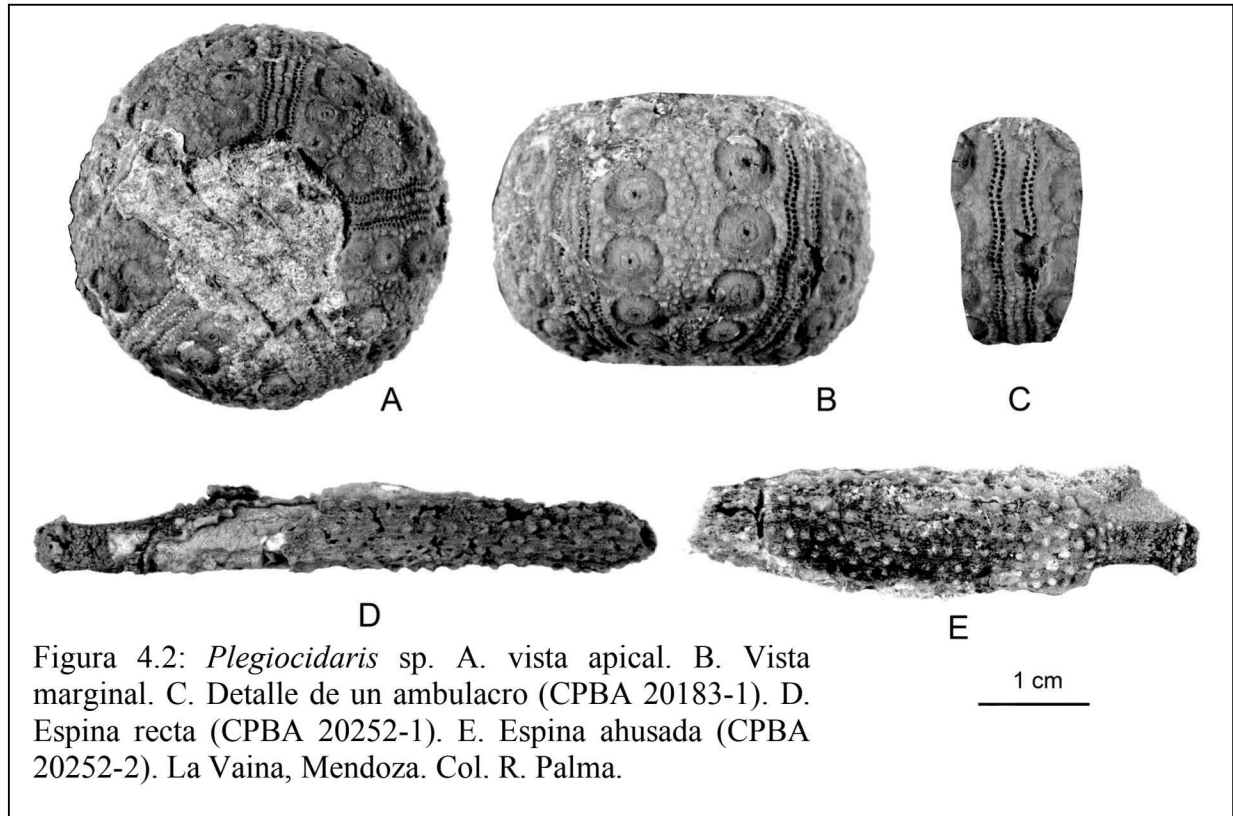
Periprocto: no se observa por falta de conservación.

Peristoma: cubierto por sedimentos.

Floscelo: área cubierta por sedimento.

Tuberculación: homogénea en toda la superficie.

Espinas: rectas, largas y ornamentadas con costillas verticales formadas cada una por una hilera de pequeñas protuberancias (Fig. 4.2 D-E).



Comentarios: Este género puede confundirse con *Histocidaris*, perteneciente a la subfamilia Histocidarinae pero se diferencia por sus areolas confluentes.

Al compararlo con otros géneros de edades afines se observa que *Paracidaris* es bastante similar pero tiene grandes tubérculos primarios en cada placa interambulacral, perforados y crenulados, las areolas son amplias y están bien separadas entre si (E10381, Sequianiano, Chassigny, Francia, ejemplar del Museo de Historia Natural de Londres). En *Plegiocidaris* los tubérculos primarios de los interambulacros son más pequeños y las areolas se encuentran menos separadas. Las placas ambulacrales son simples pero tienden a formar tríadas y los ambulacros

son bastante sinuosos, mientras que en *Paracidaris* esto no sucede ya que son simples en toda la extensión del ambulacro.

Balanocidaris se caracteriza por sus tubérculos no crenulados, sus espinas con forma globosa y sus ambulacros con zona interporífera densamente tuberculada con los tubérculos ordenados en líneas horizontales, a diferencia de *Plegiocidaris* que tiene sus tubérculos crenulados, sus espinas largas ornamentadas con hileras de pequeñas protuberancias y la zona interporífera con un par de tubérculos, más estrecha que la de *Balanocidaris* (Fell, 1966).

Entre el material estudiado hay espinas sueltas que no se hallaron sujetas a las coronas de los especímenes pero provienen del mismo banco portador, un tipo es recto con una ornamentación de costillas con pequeñas protuberancias como pequeñas espinas (Fig. 4.2 D). El otro tipo, de forma ahusada, muestra una ornamentación alternada de pequeñas espinas sobre toda la superficie de la espina, como si fuera el tallo de una rosa. Las muestras de espinas son fragmentos entre 5 y 20 mm de longitud (Fig. 4.2 E). Según la diagnosis de *Plegiocidaris* estas espinas pertenecerían al mismo por lo que fueron incluidas en la descripción.

Dada la escasez del material no es posible llegar a una identificación a nivel específico, por lo que se deja en nomenclatura abierta como *Plegiocidaris* sp.

Ubicación estratigráfica y edad: Formación La Manga, Oxfordiano.

Familia Psychocidaridae Ikeda 1936

Diagnosis: Interambulacros con tubérculos primarios grandes con un mamelón masivo y grande que aumenta su tamaño adapicalmente. Frecuentemente, pero no siempre, los tubérculos son no perforados y no crenulados; poros pares estrechos y no conjugados; espinas fuertes, fusiformes, en forma de clava o glandiforme (Smith, 2006).

Comentarios: Las placas no ambulacrales en el peristoma comúnmente no se preservan, sólo se conocen para *Tylocidaris*. Los amplios mamelones aborales que típicamente poseen perforaciones rudimentarias son lo que diferencian a los representantes de Psychocidaridae de las familias Cidaridae y Rhabdocidaridae (Smith, 2006).

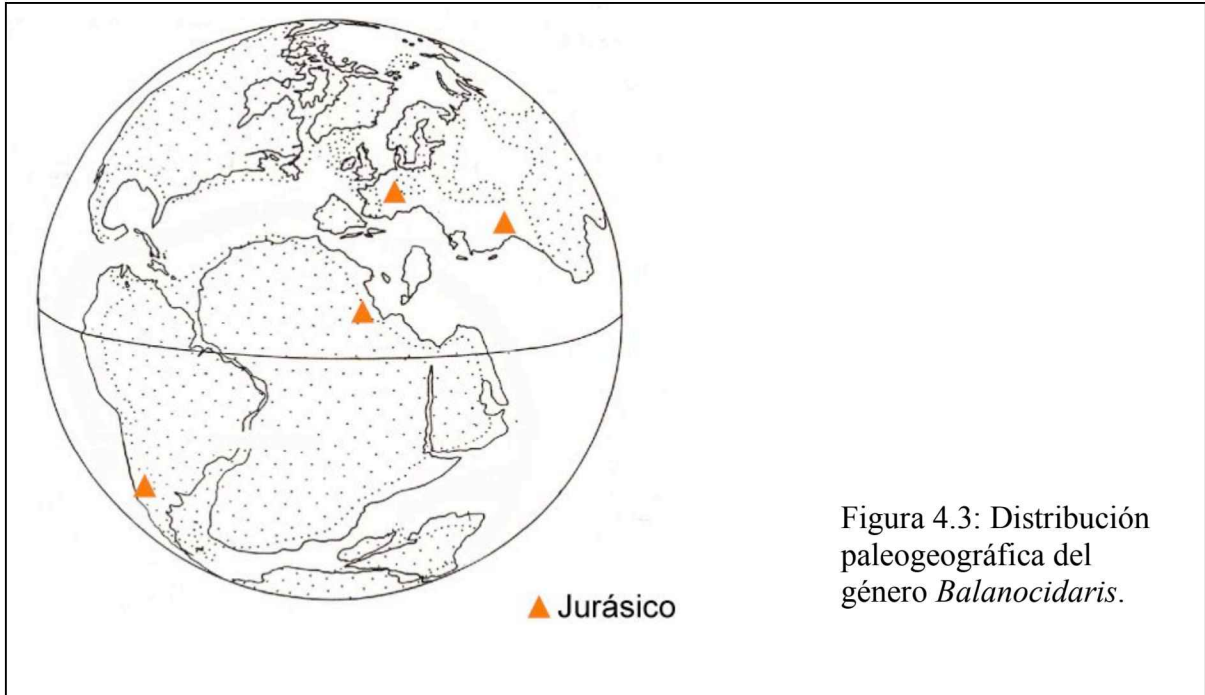
Género *Balanocidaris* Lambert 1910

Especie tipo: *Cidaris glandifera* Munster en Goldfuss, 1829, p. 120, lám. 40, figs. 3a-d por designación original.

Diagnosis: Tubérculos primarios no crenulados. Espinas primarias glandiformes. Ambulacros sinuosos, zona porífera estrecha, área interporífera amplia, densamente tuberculada, tubérculos ordenados en hileras horizontales y longitudinales uniformes (Fell, 1966).

Comentarios: Este taxón fue establecido originalmente sobre la base de la morfología de espinas y aún sigue siendo un taxón válido. Vadet y Wille (2002) describieron un esqueleto completo. *Caenocidaris* difiere solamente en que sus espinas culminan más en punta y poseen una ornamentación más gruesa, sus tubérculos escrobiculares son más finos y con areolas más incisas. *Tylocidaris* difiere de *Balanocidaris* en su mayor desarrollo de la zona extraescrobicular. Es raro que los tubérculos adapicales de *Tylocidaris* retengan rastros de perforaciones rudimentarias, mientras que en los de la zona ambital de *Balanocidaris* siempre tiene una pequeña perforación (Smith, 2006).

El biocrón del género *Balanocidaris* abarca del Triásico superior al Cretácico superior (Fell, 1966). Especies de este género han sido reconocidas en Europa, Norte de Africa, Cercano Oriente y Argentina (Fig. 4.3).



Balanocidaris sp.

Figura 4.4

1996 *Balanocidaris* sp. Lo Forte, pag. 151, fig. 9.

Material: Formación La Manga: 1 ejemplar CPBA 18104 de Puente del Inca, Mendoza.

Descripción

Esqueleto: deformado, diámetro aproximado 60 mm (Fig. 4.4 A-B).

Sistema Apical: no preservado.

Ambulacros: estrechos y sinuosos, con un tubérculo por cada placa ambulacral, muy próximo al poro par con la zona media desnuda.

Interambulacros: 6 a 7 placas por cada uno, con un tubérculo primario por placa con perforación rudimentaria, areolas no confluentes, anillo escrobicular bien definido; el resto de la

placa está cubierta por pequeños tubérculos. Mamelones cubiertos por sedimento por lo que no se observa si son crenulados o no.

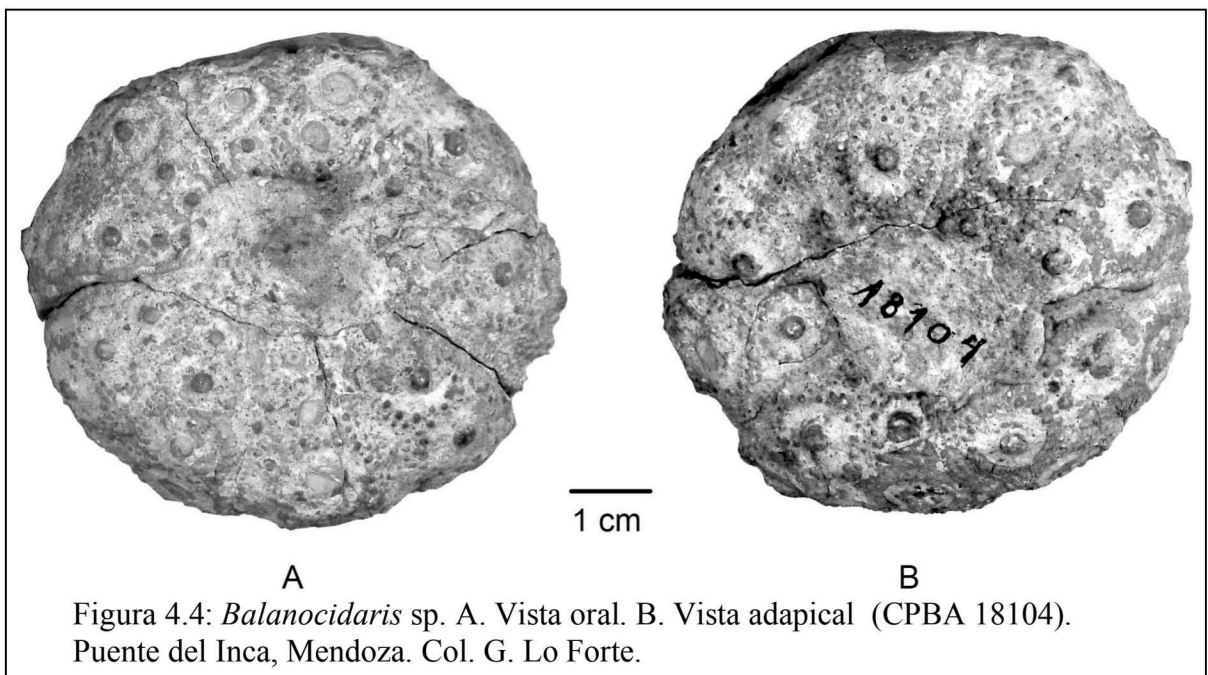
Periprocto: no se observa por falta de conservación.

Peristoma: no preservado.

Floscelo: área cubierta por sedimento.

Tuberculación: homogénea en toda la superficie.

Espinas: no se hallaron asociadas



Comentarios: Se comparó este material con tres especímenes de la especie tipo *Balanocidaris glandifera*, provenientes de Albarracín, provincia de Teurel, España, de edad kimmeridgiana (EE8551, EE8557-8 Museo de Historia Natural de Londres). Estos especímenes son de menor tamaño (aproximadamente 25 mm), mientras que el material estudiado posee un diámetro de 60 mm. *B. glandifera* y el material aquí estudiado, poseen tubérculos no crenulados y perforados,

las areolas no son confluentes y poseen un anillo escrobicular bien definido, sus ambulacros son estrechos, sinuosos y simples.

Otra especie conocida del género es *B. propinqua*, la cual se diferencia muy bien por sus pequeñas areolas y su anillo escrobicular con tubérculos de mayor tamaño respecto de *B. glandifera*; dado que las areolas son más pequeñas cuenta con una mayor superficie de las placas interambulacrales, que se encuentra cubierta por gránulos. Los ambulacros de *B. propinqua* cuentan con una zona interporífera más amplia respecto de *B. glandifera* y nuestro material, allí se observa un tubérculo primario y el resto de la placa está cubierto por gránulos, en mayor proporción que en *B. glandifera* y que en nuestro material.

La preservación del material de *B. glandifera* es muy buena lo que permitió observar con detalle los caracteres que definen la especie, pero la pobre preservación del ejemplar estudiado en esta tesis no permite asignar con seguridad su pertenencia a esta especie, por lo cual se deja la asignación en nomenclatura abierta como *Balanocidaris* sp.

Ubicación estratigráfica y edad: Formación La Manga, Oxfordiano.

Orden Salenioida Delage y Herouard 1903

Diagnosis: Corona de estilo cidaroideo; interambulacros con un tubérculo primario por placa, crenulado, muchos tubérculos secundarios; ambulacros simples diadematoideos; sistema apical dicíclico, con una o varias placas suranales; periprocto posterior, desplazado hacia la placa genital 5 o hacia la ocular I (Fell y Pawson, 1966; Smith y Wright, 1989).

Comentarios: En la actualidad los salenioideos están confinados a ambientes profundos, entre los 100 y 3.000 m aunque la mayoría de las especies se hallan entre los 100 y 500 m. Son exclusivamente epifaunales y poseen espinas de tipo aguja para su defensa ante los predadores. Sobre la base de estudios del contenido estomacal surge que su dieta es mixta e incluye

sedimentos con organismos bentónicos, pudiendo clasificarse como carroñeros y carnívoros oportunistas (Smith, 2006).

Los primeros representantes aparecen en el Jurásico temprano y habitan aguas someras; durante el Cretácico medio algunos grupos se desplazan a ambientes de plataforma más profundos y para el Cretácico tardío hay linajes adaptados a condiciones de bajo contenido de nutrientes de los mares de creta. Después del Paleoceno tardío los fósiles de este orden se hacen raros; aparentemente a partir de ese momento migran de la plataforma hacia ambientes más profundos, donde se los encuentra actualmente (Smith, 2006).

Una de las características distintivas de este orden es la estructura de su sistema apical. El mismo se encuentra superpuesto al resto de la corona, como una tapa y cuenta con una placa suranal, que puede ser única o un conjunto de tres a ocho elementos (Wright, 1856). Esta estructura se conserva aún en el adulto y en las suturas entre las placas del sistema apical se desarrollan pequeñas perforaciones.

Según Smith y Wright (1989) este orden comprende únicamente a la Familia Saleniidae.

Familia Saleniidae L. Agassiz 1838

Diagnosis: Esqueleto pequeño, globular a deprimido, sistema apical grande en forma de gorra sobre la corona, plano a subcónico, diferentes patrones de perforación en las suturas entre placas, formado por las placas genitales, oculares y suranales anteriores al periprocto, dependiendo del género estas últimas varían en número; ambulacros estrechos, rectos a moderadamente sinuosos, placas ambulacrales uni, bi o trigeminadas; interambulacros formados por una columna de pocas placas de gran tamaño, tubérculos crenulados no perforados, rodeados por tubérculos escrobiculares (Fell y Pawson, 1966; Smith y Wright, 1989).

Las subfamilias que componen esta familia son Saleniinae e Hiposaleniinae. En este trabajo de tesis se estudian fósiles pertenecientes a la subfamilia Saleniinae.

Subfamilia Saleniinae L. Agassiz 1838

Diagnosis: Periprocto desplazado hacia la placa ocular I, limitado anteriormente por una placa suranal, placas genitales 1 y 5, placa ocular I normalmente exserta pero puede ser inserta en los adultos. La condición del desplazamiento del periprocto parece ser una condición derivada y es lo que caracteriza a la subfamilia (Smith y Wright, 1989).

Comentarios: El carácter que identifica a esta subfamilia es el periprocto desplazado hacia la placa ocular I. Posee registros desde el Jurásico tardío (Oxfordiano) hasta la actualidad (Smith y Wright, 1989).

Género *Leptosalenia* Smith 1989

Especie tipo: *Salenia prestensis* Desor, 1856, p. 151 (no ilustrada).

Diagnosis: Sistema apical grande, redondeado y superpuesto a la corona, ocupa entre el 50% y el 75% del diámetro del esqueleto, sin ornamentaciones, con pequeños orificios en las suturas entre las placas; placas interambulacrales con tubérculos primarios grandes rodeados por 5 o 7 tubérculos escrobiculares distribuidos en las esquinas de las placas; los tubérculos primarios de ambulacros continuos en serie vertical y rodeados de tubérculos miliares; ambulacros estrechos con placas bigeminadas (Smith y Wright, 1989).

Comentarios: Este género se diferencia básicamente de *Salenia*, en sus ambulacros más amplios y con tubérculos primarios, secundarios y miliares y su sistema apical circular a levemente pentagonal.

Si consideramos las especies cretácicas del género *Salenia*, se puede hallar una gran variedad de estructuras del disco apical. Dentro del género se han creado subgéneros pero dentro de ellos también hay grandes diferencias en las estructuras del sistema apical. Las diferencias se basan en la cantidad de perforaciones en las suturas, el tamaño del periprocto y su ubicación; en los ambulacros varían el ancho de la columna y la presencia de tubérculos secundarios y miliars. Las columnas interambulacrales varían en la cantidad de placas por cada una, por ejemplo *Salenia ammonitorum* Bandel y Geys, tiene tres placas en cada columna interambulacral, *Salenia depressa* Gras cuatro placas por columna, *Salenia batnensis* Cotteau, Peron y Gauthier, siete a nueve placas por columna y *Salenia gibba* Agassiz seis placas por columna.

La diferencia entonces entre *Salenia* y *Leptosalenia* radica en la estructura de los ambulacros, que en *Leptosalenia* posee tubérculos primarios muy próximos entre si y según la especie puede o no haber tubérculos miliars.

El biocrón del género *Leptosalenia* abarca desde el Barremiano inferior al Cenomaniano (Smith, 2006). Especies de este género han sido reconocidas en Oriente medio, India, Europa (Inglaterra, Francia), Egipto, América del Norte y América del Sur (Argentina y Brasil) (Fig. 4.5).

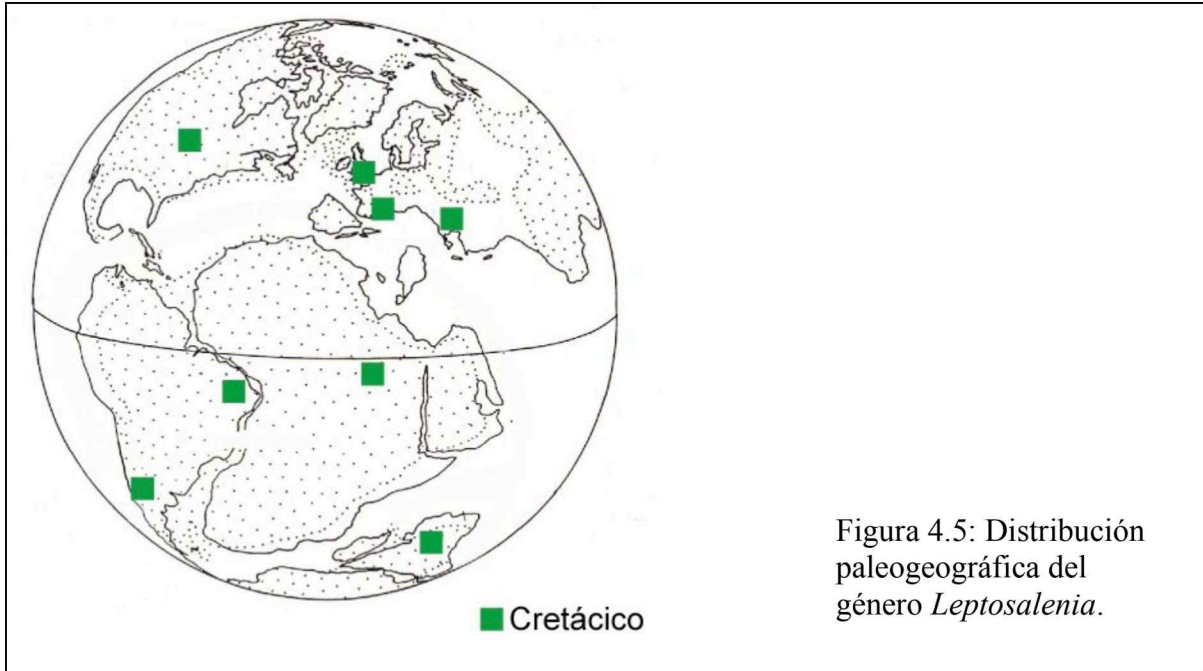
Leptosalenia prestensis (Desor 1856)

Figura 4.7

1848 *Salenia presonata* Agassiz; Gras, Description des oursins fossiles du département de l'Isère, p. 28, lám. 1, fig. 16.

1856 *Salenia prestensis* Desor, Sinopsis des Échinides fossiles, p. 151.

1856 *Salenia triboleti* Desor, Sinopsis des Échinides fossiles p. 151.



1858 *Salenia prestensis* Desor; Pictet y Renevier, Descriptiones des fossiles du Terrain Aptien de la Perte de Rhône et des environs de Sainte-Croix, p. 159, lám. 22, fig. 6.

1858 *Salenia triboleti* Desor; Pictet y Renevier, Descriptiones des fossiles du Terrain Aptien de la Perte de Rhône et des environs de Saint-Croix, p. 160, lám. 22, figs. 7, 8.

?1861 *Salenia mamillata* Cotteau, Paléontologie Francaise; Terrain Crétacé. Tomo VII, p. 136, lám. 1032, figs. 9-17.

1861 *Salenia prestensis* Desor; Cotteau, Paléontologie Francaise; Terrain Crétacé. Tomo VII, p. 137, lám. 1032, figs. 1-10, 13-19 (non figs. 11-12 = *S. faringdonensis*); lám. 1033, figs. 1-9.

1873 *Salenia prestensis* Desor; de Loriol, *Échinologie Helvétique, description des oursins fossiles de la Suisse*, pt 2, Échinides de la period Crétacée, p. 82, lám. 12, figs 5-7.

1905 *Salenia prestensis* Desor; Savin, Supplément au catalogue des Echinides fossiles du Département de l'Isère, p. 210.

?1908 *Salenia mamillata* Cotteau; Savin, Supplément au catalogue des Echinides fossiles du Département de l'Isère, p. 60.

non 1943 *Salenia prestensis* Desor; Wright y Wright. Some British Cretaceous echinoids, p. 126 [= *S. faringdonensis*]

1989 *Leptosalenia prestensis* Desor, Smith y Wright, British Cretaceous echinoids. Part 2. Echinothurioida, Diadematoidea and Stirodonta (1, Calycina), p. 135, lám. 36, figs. 1,2; figs-texto 31, 32 A, C.

Tipos: Especímenes sobre los que Desor basó sus descripciones originales se encuentran en las colecciones de Cotteau, Campiche, Gras y en el Museo de Neuchâtel y Zurich. No hay lectotipo seleccionado.

Material: Formación Agrio, Miembro Agua de la Mula: 83 ejemplares CPBA 20143 y 13 ejemplares PI-6920-MOZ de Agua de la Mula, 3 ejemplares CPBA 18267 y 2 ejemplares CPBA 20145 de El Salado. Ambas localidades en la provincia del Neuquén.

Diagnosis: Sistema apical redondeado, grande, suturas con perforaciones moderadamente pequeñas ovaladas a subangulares; ambulacros estrechos, tubérculos miliares sólo en zona perradial, zona interr radial miliar también estrecha. Interambulacro formado por 5 o 6 placas. Tuberculación ambulacral primaria muy fina y uniforme en tamaño (Smith y Wright, 1989).

Descripción

Esqueleto: redondeado; diámetro promedio de 16,1 mm (Fig. 4.7).

Sistema apical: superpuesto a la corona, ocupa el 61% del diámetro del esqueleto; redondeado, grande, plano, con perforaciones circulares en las suturas entre placas, una en cada unión triple y

una en el medio de la sutura (Fig. 4.8); las placas genitales son irregulares, su tamaño es el doble del tamaño que las placas oculares, gonoporo casi central, el madreporito es de forma irregular central, en bajo relieve, en ocasiones se aproxima demasiado al gonoporo y forman una sola depresión; las placas oculares son subtriangulares.

Ambulacros: rectos a levemente ondulados, estrechos con poros pares uniseriados, ambos poros redondos con partición interporal elevada; con tubérculos primarios pequeños a lo largo de todo el ambulacro, continuos en una serie vertical con 15 a 17 tubérculos.

Interambulacros: con un tubérculo primario en cada placa, 5 a 6 por cada columna, pocos tubérculos escrobiculares, la placa más adapical no posee tubérculo; tubérculos primarios crenulados, no perforados, llegan hasta el peristoma con una pequeña reducción de su tamaño.

Periprocto: ovoide, subcentral con eje menor alineado con ambulacro I, una placa suranal anterior al mismo.

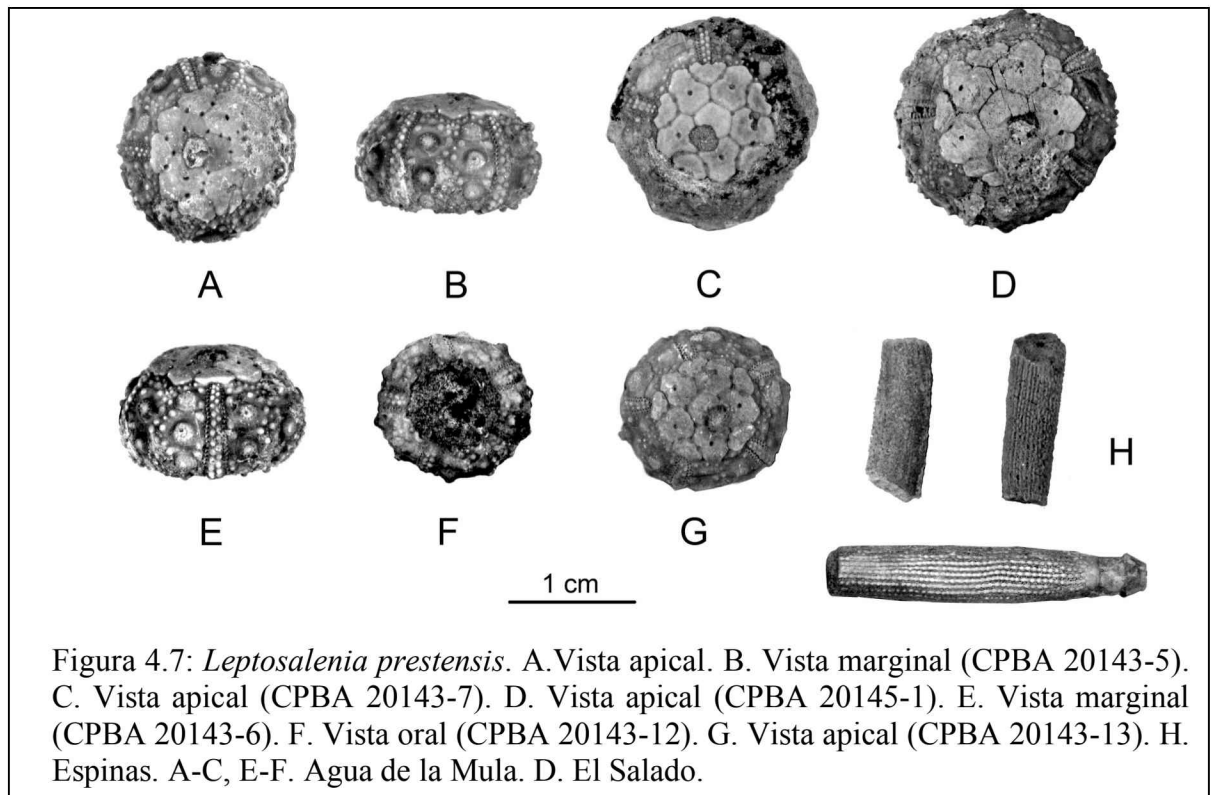
Peristoma: circular con pequeñas hendiduras, que limitan cada ambulacro.

Espinas: rectas con costillas (Fig. 4.7 H)

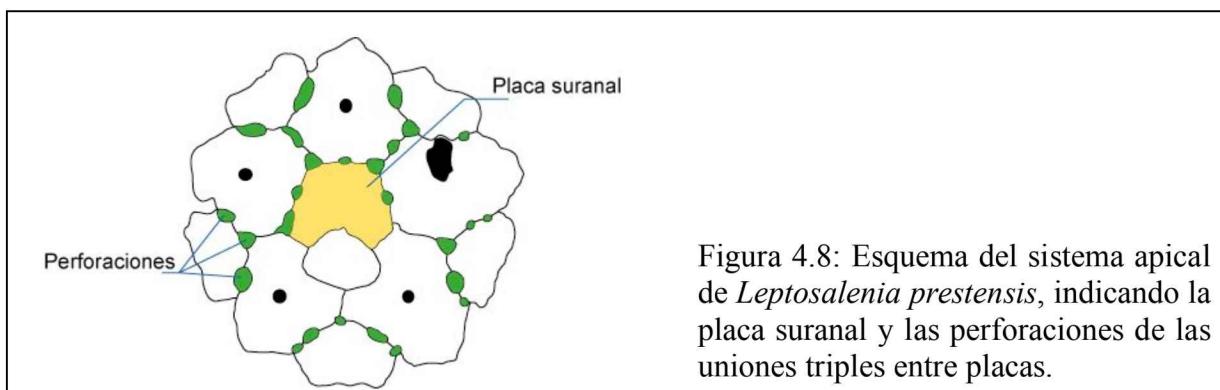
Floscelo: filodos bien desarrollados con tres series de poros pares que al llegar al peristoma se van aproximando entre sí.

Tuberculación: homogénea en toda la superficie de la corona.

Comentarios: El material estudiado fue asignado a esta especie comparándolo con las descripciones originales de Smith y Wright (1989) y material de la colección del Museo de Historia Natural de Londres. Entre ellos se comparó con el holotipo de *Leptosalenia faringdonensis* (E82847), proveniente de Coxwells Pit Faringdon, Berkshire, UK correspondiente a la zona de *Parahoplites nutfieldensis* del Aptiano superior y los paratipos E79226 y E78961 de Sponge Gravels, Faringdon, Berkshire, UK, zona de *P. nutfieldensis*.



La diferencia entre las especies se basa en la forma del sistema apical. *L. faringdonensis* posee un sistema apical levemente cónico, pentagonal, con sus vértices alineados radialmente mientras que el de *L. prestensis* es más redondeado y plano. Ambas especies poseen igual distribución de perforaciones en las suturas entre placas del sistema apical, tres perforaciones en cada unión triple y una placa suranal. En *L. faringdonensis* las columnas interambulacrales cuentan con cuatro o cinco tubérculos primarios, mientras que *L. prestensis* tiene cinco o seis. Los ambulacros de *L. faringdonensis* son amplios con grandes tubérculos primarios y sin tubérculos miliares entre ellos, mientras que en *L. prestensis* los ambulacros son muy estrechos y con tubérculos miliares entre los tubérculos primarios.



L. mexicana (E82964-5 del Cretácico inferior de Texas) se distingue de *L. prestensis* por los orificios entre las placas del sistema apical y el periprocto, en *L. mexicana* tienen forma de ranuras mientras que en *L. prestensis* son circulares. En *L. mexicana* el periprocto se encuentra levemente elevado, las placas que lo delimitan forman una pared a su alrededor, dándole forma de cono, mientras que en *L. prestensis* las placas no están elevadas.

L. sergipensis (White 1887) del Albiano-Cenomaniano de Brasil, posee mayor cantidad de perforaciones en las uniones entre placas genitales y oculares, los gonoporos tienen una posición casi marginal y sus ambulacros son rectos, respecto de *L. prestensis* con menos perforaciones, gonoporos casi centrados en cada placa genital y ambulacros levemente ondulados (Smith y Bengtson, 1991, p.19-20, fig.9B, fig.10A-C, fig.11A) .

Se comparó también el material estudiado de *L. prestensis* con ejemplares de la misma especie de la colección del Museo de Historia Natural de Londres, lo que permitió confirmar la identificación. Los especímenes utilizados en dicha comparación (40071, 34314 ambos de Rimet, Isère, Francia, EE8560-62 de Valdelinares, España, E82869, de Atherfield, Isla de Wight, Inglaterra) corresponden a registros del Aptiano de Europa, por lo que con el material de la cuenca Neuquina-Aconcagüina se amplía el rango de la especie desde el Hauteriviano tardío - Barremiano temprano.

Ubicación estratigráfica y edad: Formación Agrio, Miembro Agua de la Mula: zona de *Paraspiticeras groeberi*, Hauteriviano tardío- Barremiano temprano.

Subclase Euechinoidea Bronn, 1860

Orden Phymosomatoida Mortensen, 1904

Diagnosis: Sistema apical monocíclico, grande, constituido por placas imbricadas no unidas firmemente a la corona, sin placas suranales; tubérculos primarios sin perforar; ambulacros con placas simples, diadematoideas, trigéminas o polygeminadas; tubérculos ambulacrales tan grandes como los interambulacrales hasta el ámbito, crenulados; linterna tipo stirodonta. Periprocto grande con placas periproctales angulosas que se introducen en el disco apical (Fell y Pawson, 1966; Smith y Wright, 1993; Smith, 2006).

Comentarios: Los integrantes de este orden tienen sus primeros registros en el Jurásico inferior y llegan a la actualidad. Los miembros más antiguos del orden poseen caracteres primitivos como por ejemplo sistema apical dicíclico y tubérculos primarios perforados (Fell y Pawson, 1966).

Este orden está compuesto por dos familias de acuerdo a Fell y Pawson (1966); los ejemplares estudiado en esta tesis pertenecen a la familia Stomechinidae.

Familia Stomechinidae Pomel, 1883

Diagnosis: Sistema apical mono o dicíclico, generalmente pequeño, raramente se extiende hacia atrás, peristoma grande, con hendiduras branquiales bien reconocibles, tubérculos primarios no crenulados, tubérculos ambulacrales de igual tamaño que los interambulacrales. Ambulacros de tipo diplopodo adapicalmente o en toda su extensión, con placas compuestas de tipo diadematoide o trigémina (Fell y Pawson, 1966).

Esta familia, según Fell y Pawson (1966) comprende a 21 géneros, en este trabajo de tesis los géneros estudiados son *Stomechinus* y *Codechinus*.

Género *Stomechinus* Desor, 1856

Especie tipo: *Echinus bigranularis* Lamarck, 1816, por designación subsiguiente de Lambert, 1901, p. 237.

Diagnosis: Esqueleto de tamaño moderado a grande, semiesférico, tubérculos primarios medianos, no crenulados, los interambulacrales levemente más grandes que ambulacrales; poros ambulacrales en conjuntos de a tres formando arcos, placas ambulacrales trigéminas; sistema apical pequeño, dicíclico; peristoma grande pentagonal (Desor, 1856; Fell y Pawson, 1966).

Comentarios: El material estudiado ha sido comparado con géneros del Jurásico medio y superior. *Jennetia* Mercier, 1936 presenta placas ambulacrales de estructura simple adapicalmente, a diferencia de *Stomechinus* que tiene placas de tipo trigéminas; además *Jennetia* posee interambulacros con tubérculos primarios grandes en la zona adapical, el resto de la placa interambulacral está desnuda o con unos pocos tubérculos secundarios, que hacia el peristoma aumentan. En *Stomechinus* el resto de la placa interambulacral está cubierta por tubérculos miliares en toda su extensión, sólo que hacia el sistema apical disminuye levemente su densidad.

En *Polycyphus* L.Agassiz y Desor 1846 adapicalmente los tubérculos primarios se confunden por su tamaño con los secundarios, no hay diferencia entre los ambulacrales y los interambulacrales, mientras que adoralmente son de gran tamaño tanto en los ambulacros como en los interambulacros. En *Stomechinus* la diferencia entre los tubérculos primarios y secundarios es clara en todo el esqueleto.

Thyerechinus Lambert, 1910, posee esqueleto subcónico respecto del globoso de *Stomechinus*, los ambulacros con tres tubérculos primarios por placa y en los interambulacros los tubérculos primarios y secundarios de un tamaño muy semejante, mientras que en *Stomechinus*, ambos tipos de tubérculos se diferencian claramente.

En líneas generales las diferencias entre los géneros se basan en la tuberculación, la forma de la corona y el tipo de placas ambulacrales, dependiendo del género con que se compara uno u otro carácter difiere.

El biocrón del género *Stomechinus* abarca desde el Aaleniano al Aptiano (Smith, 2006). Especies de este género han sido reconocidas en Europa (Francia y Suiza), Norte de África y América del Sur (Argentina) (Fig. 4.9).

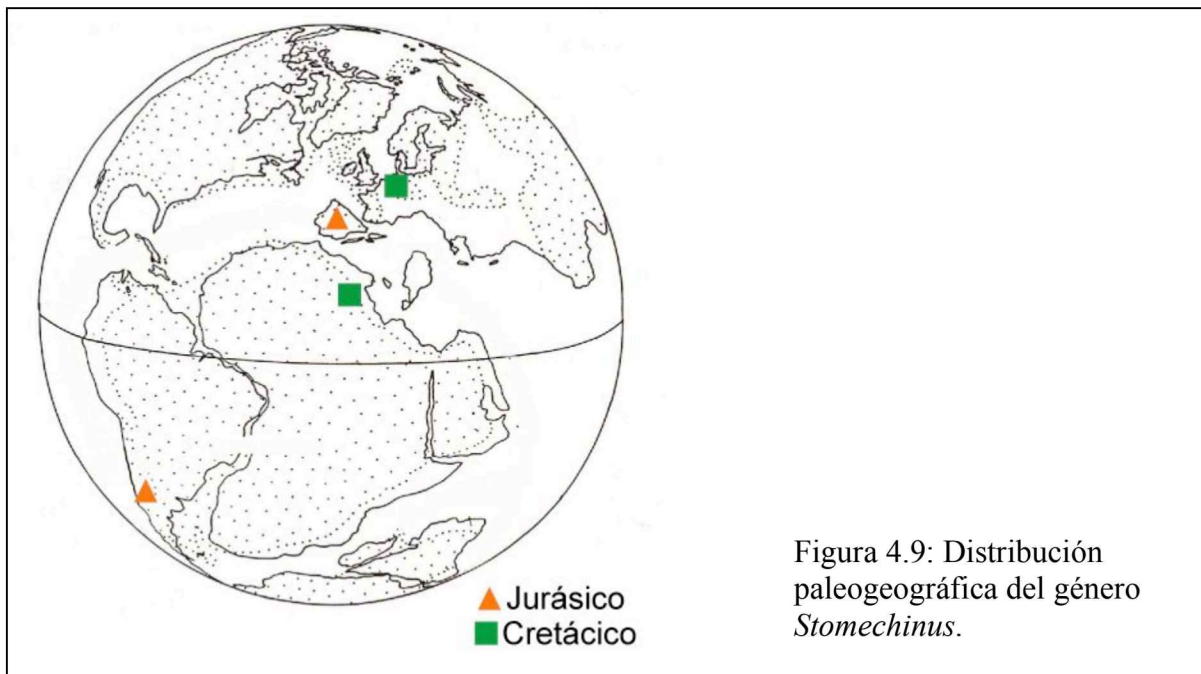


Figura 4.9: Distribución paleogeográfica del género *Stomechinus*.

Stomechinus pulchellus Frenguelli, 1944

Figura 4. 10

Holotipo: El ejemplar N° 5484 depositado en el Museo de Ciencias Naturales de La Plata. Frenguelli 1944, Nuevo equinodermo del Titoniense del Neuquén, lám. 1.

Material: Formación Vaca Muerta: 1 ejemplar PI-5807-MOZ de Cerro del Burro, 1 ejemplar PI-3091-MOZ de El Overo, ambas localidades en la provincia del Neuquén.

Diagnosis: Forma subdiscoidal, superficie adapical levemente convexa, adoral cóncava; sistema apical pequeño, dicíclico; ambulacros angostos con poros transversalmente elípticos, bigeminados triasociados, zona porífera pseudotrigeminada; interambulacros anchos, sólo con un tubérculo primario por placa; tubérculos primarios no perforados ni crenulados; placas coronales sin fosetas; periprocto levemente elíptico (Frenguelli, 1944).

Descripción

Esqueleto: pequeño (19 mm), circular (Fig. 4.10)

Sistema Apical: central, pequeño, forma un anillo delgado ya que el periprocto ocupa casi toda el área central del sistema apical, dicíclico. No se observan los gonoporos. Ocupa el 22% del diámetro de la corona.

Ambulacros: estrechos con poro pares ubicados en tríadas, por cada tríada hay un tubérculo, placa de tipo trigémina.

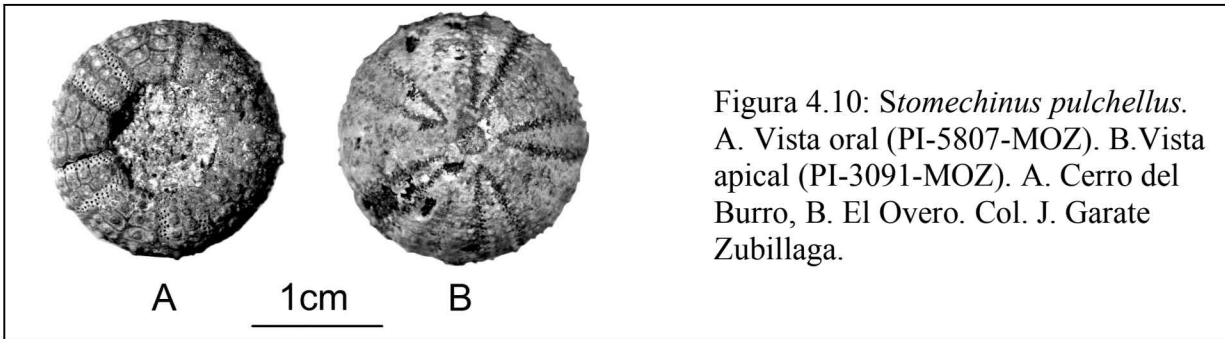
Interambulacros: amplios con un tubérculo primario por placa.

Periprocto: central y circular.

Peristoma: central, circular, ocupa el 45% de la cara adoral.

Filodos: no hay desarrollo, hacia el peristoma las dos últimas tríadas de poros se acercan pero el resto de los poros no presenta algún patrón particular para formar filodos.

Tuberculación: los tubérculos primarios se encuentran bastante desgastados. No presentan perforaciones y no se observan rastros de crenulación.



Comentarios: El material estudiado es identificado como perteneciente a la misma especie descrita por Frenguelli (1944) en la zona de Picún Leufú.

En *Stomechibus bigranularis* (Lamark 1816) (E2934, Bajociano, Calvados, Francia) se observa que los ejemplares disponibles son bastante más grandes (40 mm) que el material aquí estudiado (17,4 mm); su perímetro es subpentagonal y el ancho máximo es anterior; mientras que *S. pulchellus* posee un perímetro circular y su ancho máximo es central.

Stomechinus intermedius (Agassiz) (E12427, Bathoniano, *Great Oolite*, Ranville, Calvados, Francia) tiene un esqueleto levemente más globoso y de mayor tamaño, interambulacros con mayor cantidad de tubérculos miliares y hacia el margen aparecen uno o dos tubérculos secundarios.

Stomechinus miliaris (E261, 56918, E34077, E3028, 56951, 23063, E3159, del Jurásico superior de Europa) tiene un esqueleto bastante más grande que *S. pulchellus*. En esta especie los ambulacros son amplios, los poros pares se ordenan en tríadas y por cada una de ellas hay un tubérculo primario y uno secundario; este último aumenta su tamaño hacia el margen y desaparece hacia el sistema apical. Hacia el peristoma los poros pares no se aproximan tanto

como en las especies anteriores, mantienen la distribución en tríadas formando filodos estrechos respecto de las especies precedentes. La distribución de tubérculos en ambulacros e interambulacros se hace difícil de comparar dado el estado de preservación del material de Argentina.

Ubicación estratigráfica y edad: Formación Vaca Muerta, Tithoniano.

Stomechinus kelu sp. nov.

Figura 4.11

Holotipo: El ejemplar CPBA 19506-1 designado aquí.

Etimología: del mapuche kelú (colorado). Se eligió esta denominación ya que los sedimentos portadores son rojizos y el material ha tomado dicha coloración.

Material: Formación Los Patillos: 10 ejemplares CPBA 19507 de Las Garzas, 61 ejemplares CPBA 19506 de Tapia, 14 ejemplares CPBA 19525 de Los Erizos. Todas las localidades en la provincia de San Juan.

Diagnosis: Esqueleto circular, tamaño mediano, semiesférico, los interambulacros poseen el doble del tamaño de los ambulacros, los tubérculos son de tamaño mediano, perforados no crenulados, los poros ambulacrales se disponen en arcos de a tres en toda la superficie de la corona; sistema apical central y pequeño y dicíclico, peristoma amplio.

Descripción

Esqueleto: circular, globoso, tamaño moderado, diámetro promedio 31,3 mm (Fig. 4.11).

Sistema apical: central, pequeño, ocupa aproximadamente un 19% del diámetro del esqueleto, placas oculares y genitales pequeñas, forman un anillo delgado ya que el periprocto ocupa casi toda el área central del sistema apical, dicíclico, en algunos ejemplares las placas oculares posteriores se insertan entre las genitales posteriores, no sucede lo mismo con las anteriores, por lo que podría decirse que es hemicíclico; las placas oculares no están perforadas.

Ambulacros: poros pares distribuidos en tríadas, un tubérculo primario por tríada, placas compuestas de tipo trigéminas, según lo que se observa en el material son trigéminas avanzadas (Fig. 4.11 K).

Interambulacros: tubérculos primarios bien desarrollados sin perforar, uno en cada placa, superficie restante cubierta con tubérculos miliares. Aumenta el tamaño de los tubérculos hacia el margen y luego disminuye hacia el peristoma.

Periprocto: circular a ovoide, ocupa aproximadamente el 50% de la superficie del sistema apical (Fig. 4.11C).

Peristoma: grande, central, circular con pequeñas hendiduras branquiales, ocupa aproximadamente el 37% de la cara oral (Fig. 4,11 E).

Filodos: sólo se produce un acercamiento de los poros pares hacia el peristoma, manteniendo la distribución en tríadas.

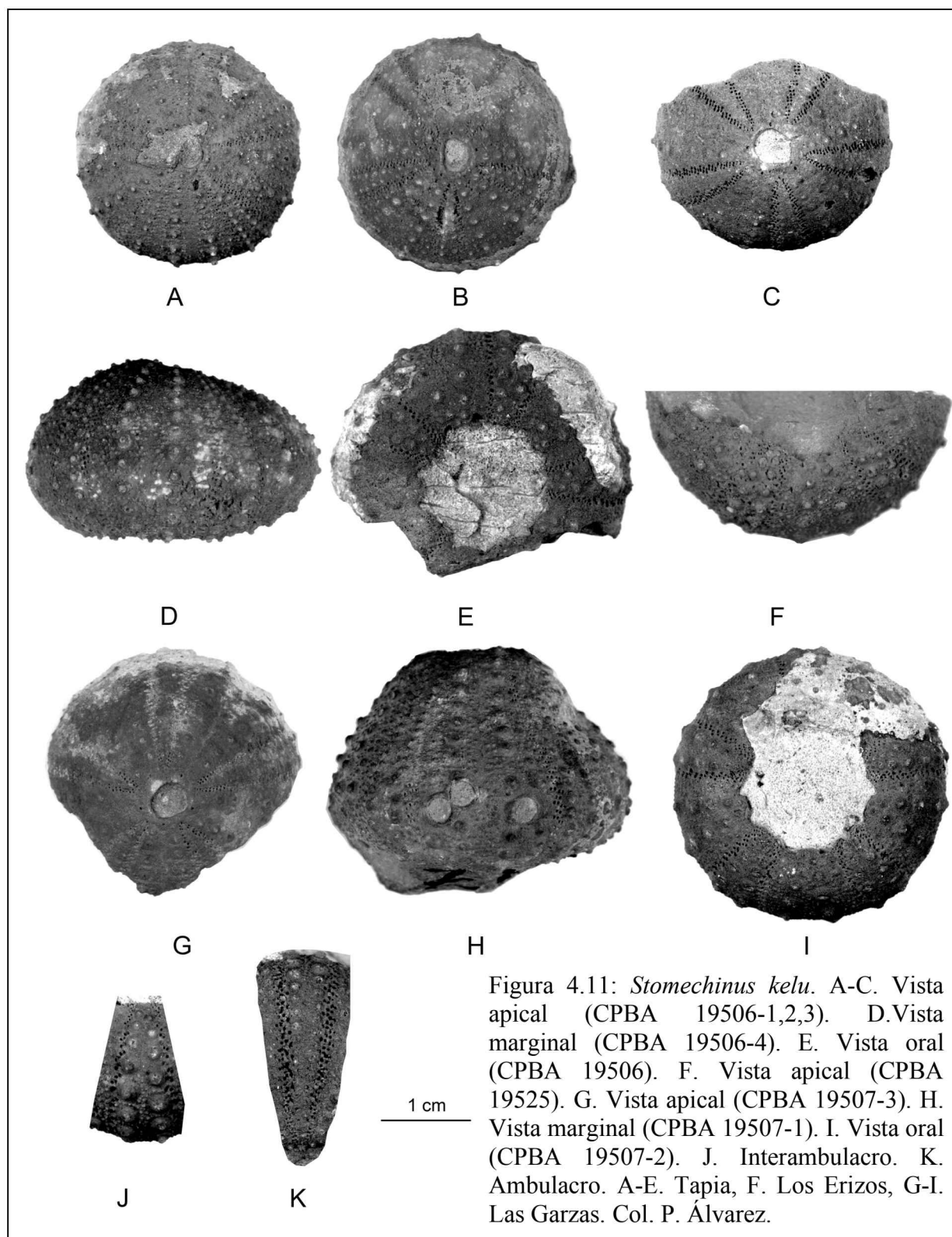
Tuberculación: homogénea en toda la superficie.

Comentarios: *Stomechinus pulchellus* Frenguelli posee un esqueleto circular y pequeño, con un diámetro medio de 19 mm y su perfil bajo, mientras que *Stomechinus kelu* posee un diámetro medio de 31,3 mm, circular también y con un perfil más elevado; algunos ejemplares son levemente cónicos. El sistema apical en líneas generales es similar, pero no puede compararse con precisión ya que en *S. pulchellus* está bastante desgastado. Los ambulacros en ambas especies son similares, con poros ordenados en tríadas y por cada una de ellas un tubérculo

primario, son placas de tipo trigéminas. Los interambulacros, en ambas especies cuentan con un tubérculo primario por placa y la diferencia se encuentra en *S. kelu* que posee el resto de la placa cubierta por tubérculos miliars.

S. miliaris (E261, 56918, E34077, E3028, 56951, 23063, E3159, del Jurásico superior de Europa) tiene un esqueleto circular y globoso, su sistema apical es de mayor tamaño, ocupa 25% del diámetro del esqueleto, el periprocto es más pequeño, ocupa menos del 50% del diámetro de sistema apical. *S. kelu* posee un esqueleto más aplanado y circular, su sistema apical ocupa sólo el 19% del diámetro del esqueleto; el periprocto es circular a ovoide y ocupa el 50% o más del diámetro del sistema apical. En *S. miliaris* los ambulacros son amplios, los poros pares se ordenan en tríadas y por cada una de ellas hay un tubérculo primario y uno secundario; este último aumenta su tamaño hacia el margen y desaparece hacia el sistema apical. Hacia el peristoma los poros pares no se aproximan tanto como en las especies anteriores, mantienen la distribución en tríadas formando filodos estrechos respecto de las especies precedentes. Mientras que en *S. kelu* los ambulacros son levemente más estrechos, la distribución de poros pares es la misma que en *S. miliaris*, con un tubérculo primario por cada tríada pero no tiene tubérculos secundarios desarrollados; hacia el peristoma los poros pares mantienen la distribución en tríadas pero no se ensanchan y no se observa un filodo definido. Los interambulacros de *S. miliaris* están formados por placas que portan un tubérculo primario y dos o tres tubérculos secundarios. *S. kelu* se diferencia ya que posee un tubérculo primario por cada placa interambulacral, hacia el margen aparece un tubérculo secundario y el resto de la placa está cubierta por tubérculos miliars, que aumentan su densidad hacia la cara oral.

Ubicación estratigráfica y edad: Esta nueva especie se registra en la Formación Los Patillos en las siguientes zonas de amonites: zona estándar Vergarensis, zona estándar Bodenbenderi y zona estándar Proximum todas correspondientes al Caloviano temprano (Álvarez, 1996).



Género *Codechinus* Desor, 1856

Especie tipo: *Echinus rotundus* Gras 1848, p. 853, lám. 1198, Aptiano.

Diagnosis: Esqueleto subglobular, tamaño pequeño a moderado. Placas ambulacrales trigéminas con poros pares ubicados en arcos de tres oblicuos, con tendencia a formar tres series verticales. Tubérculos pequeños, imperforados y no crenulados, más grandes y numerosos adoralmente, peristoma pequeño (Desor, 1856; Fell y Pawson, 1966).

Comentarios: El biocrón del género *Codechinus* abarca desde el Aptiano al Eoceno (Smith, 2006). Con el material aquí estudiado se ampliaría el rango comenzando en el Tithoniano. Especies de este género han sido reconocidas en Europa (España), norte de África y América del Sur (Argentina) (Fig. 4.12).

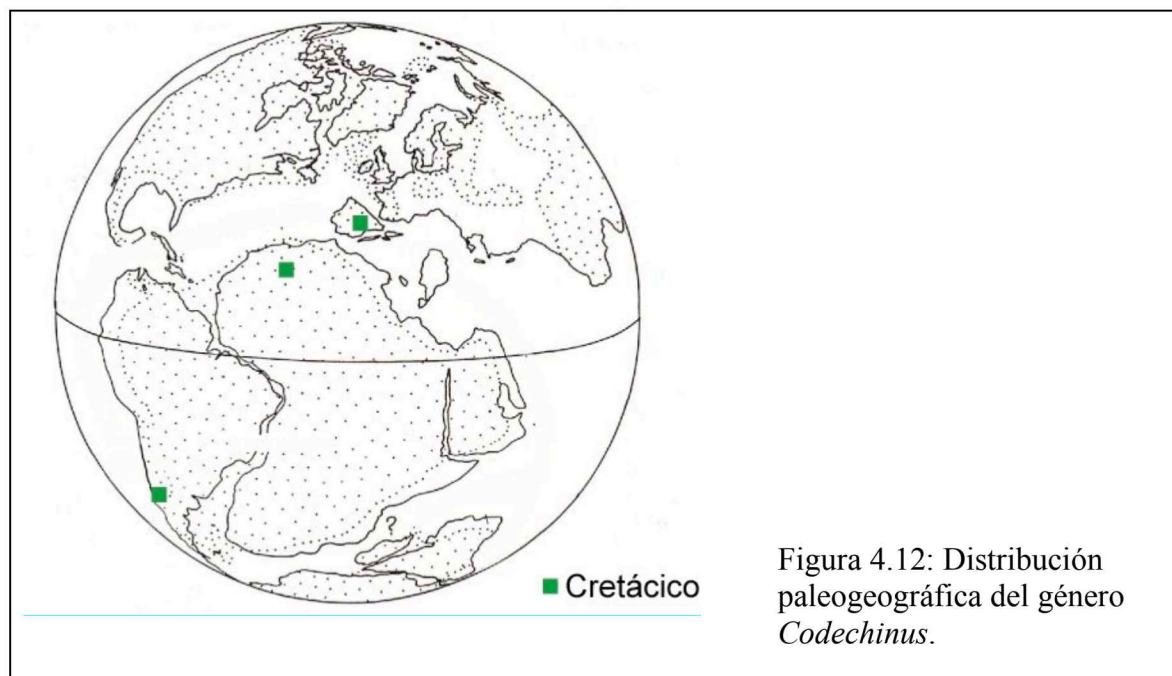


Figura 4.12: Distribución paleogeográfica del género *Codechinus*.

Codechinus sp.

Figura 4.13

Material: Formación Vaca Muerta: 1 ejemplar PI-5085-MOZ de El Overo, Catan Lil, Neuquén.
Formación Agrio: Miembro Agua de la Mula 1 ejemplar CPBA 20251 de Bajada del Agrio, Neuquén.

Descripción

Esqueleto: tamaño mediano subglobular, diámetro 35,5 mm (Fig.4.13).

Sistema apical: dicíclico, central, ocupa el 28% del diámetro de la corona.

Ambulacros: con placas trigéminas, con un tubérculo primario y miliares en el resto de la superficie, adapicalmente, adoralmente con dos tubérculos primarios por placa.

Interambulacros: amplios, uno o dos tubérculos primarios por placa hacia el margen y hasta cuatro tubérculos por placa adoralmente.

Periprocto: cubierto por sedimento.

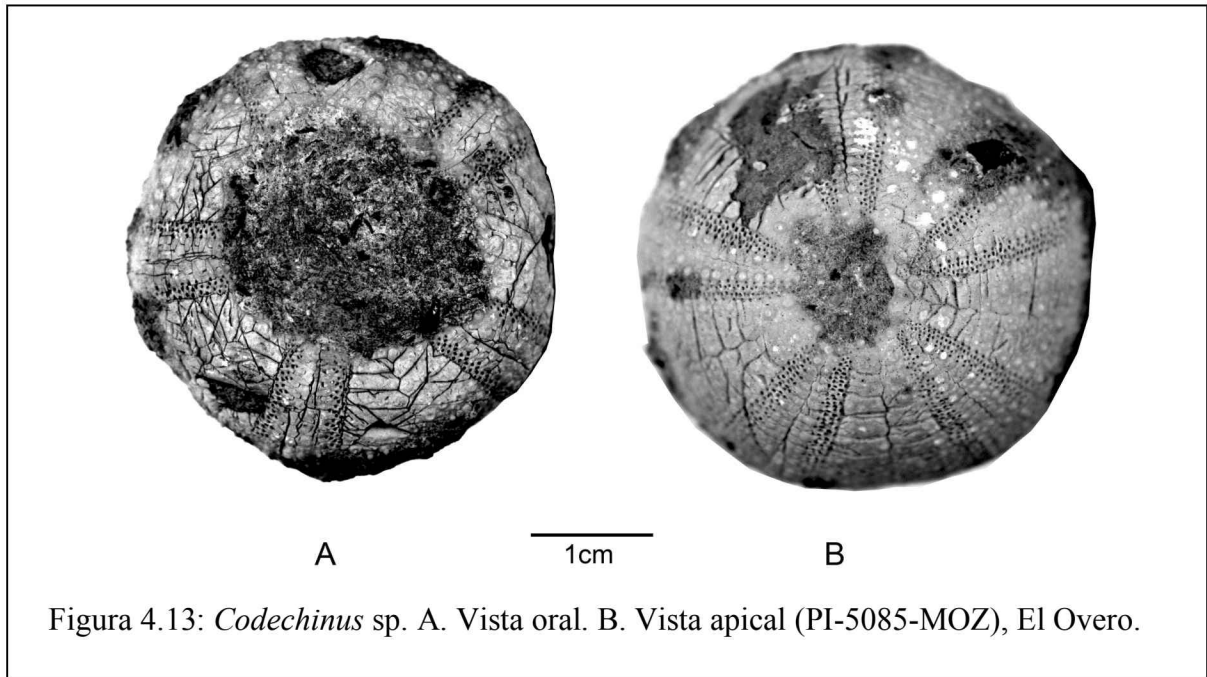
Peristoma: cubierto por sedimento.

Floscelo: sin filodos ni burreletes.

Tuberculación: tubérculos de mayor tamaño y en mayor cantidad en la cara oral, en la cara apical se observan pocos.

Comentarios: *Stomechinus* posee ambulacros con placas de tipo trigéminas avanzadas sin placas ocluidas (Fig. 4.11K), o sea un tubérculo primario por cada tríada de poros pares, los poros pares en este caso no se encuentran demasiado inclinados formando arcos en la cara adapical y hacia el peristoma (dependiendo de la especie), las tríadas se inclinan más y forman filodos más amplios. *Codechinus* se distingue por tener una disposición más inclinada de las tríadas en la cara adapical

haciendo que la zona porífera sea más ancha, y por cada tríada hay dos placas ocluidas a lo largo de todo el ambulacro hasta el peristoma.



En *Codechinus*, adapicalmente, los ambulacros poseen uno o dos tubérculos primarios pequeños por cada tríada, en cambio en *Stomechinus* los ambulacros cuentan con un tubérculo primario por tríada y el resto del conjunto posee tubérculos miliare. *Codechinus* tiene un sistema apical central que ocupa el 28% del diámetro de la corona, esta proporción es mayor que en las dos especies de *Stomechinus* estudiadas y las utilizadas en las comparaciones (19% al 25%).

Echinotiara Pomel 1883 se diferencia de *Codechinus* por la estructura más simple de sus ambulacros. En *Echinotiara*, adapicalmente, las placas ambulacrales se disponen en una línea vertical, son placas simples, pero adoralmente se desarrollan placas compuestas de tipo trigéminas.

El material disponible para comparaciones en el Museo de Historia Natural de Londres pertenece a la especie *Codechinus rotundus* (Gras) (E11180-1, 34315). Esta especie posee un

esqueleto muy globoso, más alto que ancho, su sistema apical es central, pequeño, dicíclico, el periprocto ocupa casi el 50% del diámetro del sistema apical, es circular y casi central. Adapicalmente la ornamentación interambulacral consiste de tubérculos primarios esparcidos en cada placa interambulacral, hacia el margen la densidad aumenta y adoralmente cada placa está cubierta en su totalidad por tubérculos primarios. Los ambulacros son rectos y los poros pares se disponen en tríadas, desde el sistema apical hasta el peristoma. Mientras que el material aquí estudiado posee un esqueleto aplanado; su sistema apical es central y ocupa el 28% del diámetro de la corona. Los ambulacros de la especie argentina tienen la zona porífera de tipo diplopoda. Los interambulacros son amplios y poseen uno o dos tubérculos primarios por placa hacia el margen y hasta cuatro tubérculos adoralmente.

Debido a la falta de material fósil y bibliográfico para comparaciones y a la escasez y pobre preservación del material estudiado, éste no se ha identificado a nivel específico, por lo que se deja en nomenclatura abierta como *Codechinus* sp.

Ubicación estratigráfica y edad: El material proveniente de la localidad de El Overo posee una edad tithoniana y el ejemplar de Bajada del Agrio ha sido coleccionado en la zona de *Crioceratites diamantensis* del Hauteriviano tardío.

Familia Emiratiidae Ali 1990

Diagnosis: Ambulacros trigeminados a polygeminados con placas compuestas de tipo diadematoide; todos los elementos se extienden desde la sutura adradial hasta la perradial; tubérculos primarios perforados y crenulados (Smith, 2006).

Género *Trochotiara* Lambert 1901

Especie tipo: *Diadema priscum* Agassiz 1840, por designación original p. 21.

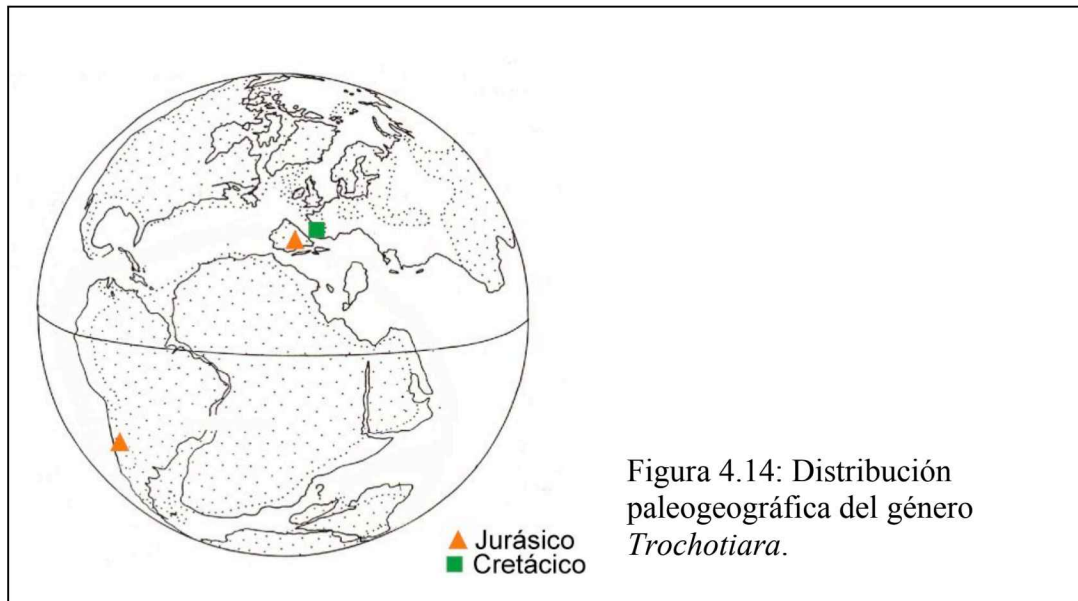
Diagnosis: Esqueleto aplanado en ambas superficies; ámbito redondeado. Disco apical pentagonal, grande, ocupa un poco menos del 50% del diámetro del esqueleto, placas caducas, monocíclico. Ambulacros rectos, placas trigéminas, poros pares uniformes e indiferenciados, hasta el ámbito más o menos uniseriados, desarrollando filodos cortos, un tubérculo primario por cada tríada de placas ambulacrales. Placas compuestas de tipo diadematoide, cada uno de los tres elementos llegan a la sutura perradial y están superpuestos por un tubérculo primario en el ámbito. Placas interambulacrales levemente más anchas que altas, cada una con un tubérculo primario ubicado centralmente, su tamaño disminuye adapical y adoralmente. Zona interracial estrecha con tubérculos secundarios y gránulos que se ensanchan levemente adapicalmente. Zona interracial desnuda se distingue en cada interambulacro adapicalmente. Tubérculos ambulacrales e interambulacrales de tamaño similar, perforados y crenulados. Peristoma ocupa el 50% del diámetro del esqueleto, hendiduras bucales pequeñas pero diferenciabiles (Smith, 2006).

Comentarios: *Diplopodia* McCoy 1848 se distingue de *Trochotiara* por sus poros de estilo diplopodo adapicalmente, mientras que *Trochotiara* posee poros uniseriados en toda la extensión de sus ambulacros y sus placas ambulacrales son de tipo trigéminas, a lo largo de todo el ambulacro.

Tiaromma Pomel 1883 y *Tetragamma* Agassiz 1838 se diferencian de *Trochotiara* por sus ambulacros cuadrigeminados adapicalmente, formados por cuatro poros pares por cada tubérculo primario. *Colpotiara* Pomel 1883 tiene placas simples adoralmente sin tubérculos primarios.

Loriola Neumayr 1881 tiene un disco apical pentagonal alargado anteroposteriormente que se introduce en el área interambulacral, el mismo es de mayor tamaño que su peristoma, mientras que *Trochotiara* posee un disco apical circular o pentagonal pero más pequeño que su peristoma.

Este género ha sido registrado desde el Toarciano al Cenomaniano (Smith, 2006). Se conoce en el oeste de Europa y en América del Sur (Argentina) (Fig. 14).



Trochotiara sp.

Figura 4.15

Material: 1 ejemplar PI-1124-MOZ de Estancia Campo Grande, Catan Lil, Neuquén.

Descripción

Esqueleto: tamaño mediano a grande, subpentagonal, diámetro 41,8 mm (Fig. 4.15)

Sistema apical: no se conservó completamente, pero es central y amplio.

Ambulacros: con un tubérculo primario perforado y tubérculos miliares en la sutura perradial, adapicalmente, poros uniseriados distribuidos en triadas adapicalmente.

Interambulacros: un tubérculo primario perforado y no crenulados en cada placa y tubérculos secundarios y miliares, areolas confluentes; 5 a 6 placas interambulacrales hasta el ámbito.

Periprocto: no preservado.

Peristoma: cubierto por sedimento.

Floscelo: cubierto por sedimento.

Tuberculación: adapicalmente homogénea, adoralmente cubierto por sedimento.

Comentarios: Algunos de los caracteres descriptos en la bibliografía, tales como la distribución de poros ambulacrales y tubérculos y la forma y tamaño del peristoma, no pueden distinguirse en el material estudiado por su estado de preservación, por lo que las comparaciones se basarán en los caracteres que pudieron observarse en el ejemplar estudiado.

Trochotiara depressa (E8444) del Aaleniano de Rodborough Hill, Inglaterra posee un esqueleto mediano, levemente pentagonal, mientras que en nuestro material es claramente pentagonal y su tamaño es levemente mayor. En *T. depressa* los tubérculos primarios interambulacrales son crenulados, mientras que en nuestro material no lo son. En *T. depressa* los poros ambulacrales tienen una distribución recta en toda su extensión y sólo alrededor del peristoma forman tríadas, mientras que en nuestro material adapicalmente se disponen en tríadas.

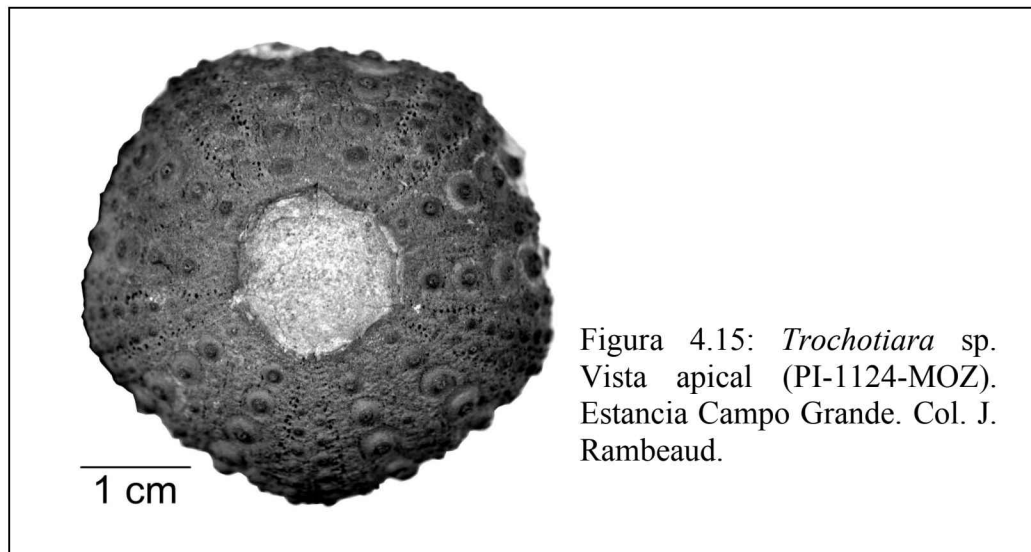


Figura 4.15: *Trochotiara* sp. Vista apical (PI-1124-MOZ). Estancia Campo Grande. Col. J. Rambeaud.

Trochotiara indecisum Hawkins (E43251 del Portlandiano, isla de Portland, Dorset, Inglaterra) posee un esqueleto pequeño a mediano, a diferencia del nuestro material que es de

mayor tamaño; sus tubérculos primarios interambulacrales son perforados y crenulados, las areolas no son confluentes en general, mientras que nuestro material posee tubérculos no crenulados y sus areolas son confluentes. En *T. indecisum* aparece un tubérculo secundario hacia el ámbito que también se observa en nuestro material, el resto de la superficie de las placas interambulacrales está cubierto por tubérculos miliars que hacia el sistema apical disminuyen su densidad, dejando a la zona próxima al sistema apical casi desnuda, en cambio, en nuestro material el resto de la placa está cubierta por tubérculos miliars pero no se observa la disminución de la densidad de los mismos hacia el sistema apical. Los tubérculos primarios ambulacrales son casi de igual tamaño que los interambulacrales en *T. indecisum*, mientras que en nuestro material los tubérculos ambulacrales son más pequeños; las placas ambulacrales son de tipo trigéminas, con leve tendencia de los poros pares a ubicarse en tríadas, esta tendencia se acentúa alrededor del peristoma, el resto de la placa está cubierto por tubérculos miliars, en nuestro material los poros se distribuyen también en tríadas. Es *T. indecisum* la más similar a nuestro ejemplar, pero dado que su preservación no permite observar la cara oral, es dudoso asignarlo a este especie y se prefiere dejarlo en nomenclatura abierta como *Trochotiara* sp.

Ubicación estratigráfica y edad: Tithoniano.

Orden Holoctypoida Duncan, 1889

Diagnosis: Corona circular a levemente pentagonal; tubérculos primarios perforados y crenulados, menos densos en cara adapical; ambulacros rectos y abiertos, poro pares redondeados; peristoma circular, grande y central, linterna de Aristóteles; periprocto inframarginal en forma de gota; sistema apical con cuatro a cinco placas genitales, la quinta puede o no estar perforada; pilares internos no en todas las familias; sin filodos ni burreletes (Smith y Wrigth, 1999).

El orden Hololectypoida aparece durante el Jurásico temprano (Pliensabachiano) y se hace importante y común en las comunidades marinas someras desde el Jurásico medio (Smith y Wright, 1999) extinguiéndose a finales del Cretácico (Maastrichtiano).

Comentarios: Es un grupo de gran interés ya que despliega un conjunto de caracteres donde se mezclan condiciones primitivas y derivadas. Entre las primitivas se encuentra la presencia de un poderoso aparato masticador (linterna de Aristóteles) con dientes en forma de cuña, así como la distribución de tubérculos primarios, los adapicales son de menor tamaño y se encuentran en baja densidad, mientras que adoralmente aumenta el tamaño y la densidad de los mismos. Esto se debería que las espinas adorales se utilizarían durante la excavación quitando el sedimento en el que se apoyan, en forma radial (Smith, 1984). Estas dos características, presencia de un aparato masticador y distribución de tubérculos orales, permitirían a estos organismos buscar su alimento sobre y dentro de los fondos marinos, utilizando la linterna como una cuchara para ingerir sedimentos no selectivamente; esto provocaría una gran descarga de desechos y los tubérculos le permitirían enterrarse someramente para protegerse de los predadores y buscar el alimento (Smith, 1984).

Este conjunto de caracteres restringiría al grupo a habitar sedimentos finos, aunque sin embargo podrían habitar dentro de sedimentos más gruesos a poca profundidad, pudiendo extender los podios a la interfase agua sedimento (Smith, 1984).

Dentro de los caracteres derivados, el más conspicuo entre los equinoideos irregulares es el desplazamiento del periprocto; en los hololectypoideos el periprocto se ubica en la cara oral.

Según Wagner y Durham (1966) este orden comprende 3 subórdenes: Hololectypina, Echinoneina y Conoclypina. En este trabajo de tesis se estudian miembros del suborden Hololectypina.

Suborden Holoctypina Duncan, 1889

Diagnosis: Ambulacros no petaloideos; aurículas radiales; hendiduras branquiales; ornamentación interambulacral ordenada; cinco placas genitales excepto en el género *Anorthopygus* (Wagner y Durham, 1966). Su biocrón es Jurásico inferior a Cretácico superior.

Este suborden está formado por 3 familias y en esta tesis se estudia material perteneciente a la familia Holoctypidae (Wagner y Durham, 1966).

Familia Holoctypidae Lambert, 1900

Diagnosis: Esqueleto circular; periprocto grande inframarginal separado del margen y del peristoma sólo por unas pocas placas interambulacrales; sistema apical compacto, compuesto por cinco placas genitales, placa genital posterior con o sin gonoporo (Smith y Wright, 1999).

Comentarios: El biocrón de la familia abarca desde el Jurásico temprano (Pliensbachiano) al Cretácico tardío (Maastrichtiano).

El género tipo de esta familia (*Holoctypus* Desor, 1842) no posee gonoporo en la placa genital cinco. De este género parecen derivar todos los géneros de la familia, incluso los jurásicos (Smith y Wright, 1999).

Esta familia se compone de dos subfamilias, los ejemplares estudiados en esta tesis pertenecen a la subfamilia Coenholoetypinae (Smith y Wright, 1999).

Subfamilia Coenholoetypinae Smith y Wright, 1999

Diagnosis: Holoctypidos con 5 placas genitales perforadas, madreporito domina en tamaño sobre el resto de las placas genitales, corona con perfil levemente cónico y sin pilares internos. La presencia del poro genital en la quinta placa es lo que distingue a la subfamilia (Pomel, 1883; Smith y Wright, 1999).

Esta subfamilia, según Smith y Wright (1999) se compone de los siguientes géneros: *Coenholectypus*, *Coptodiscus* Cotteau y Gauthier 1895 y *Lanieria* Duncan 1889. En este trabajo se estudia al género *Coenholectypus* Pomel 1883.

Género *Coenholectypus* Pomel, 1883

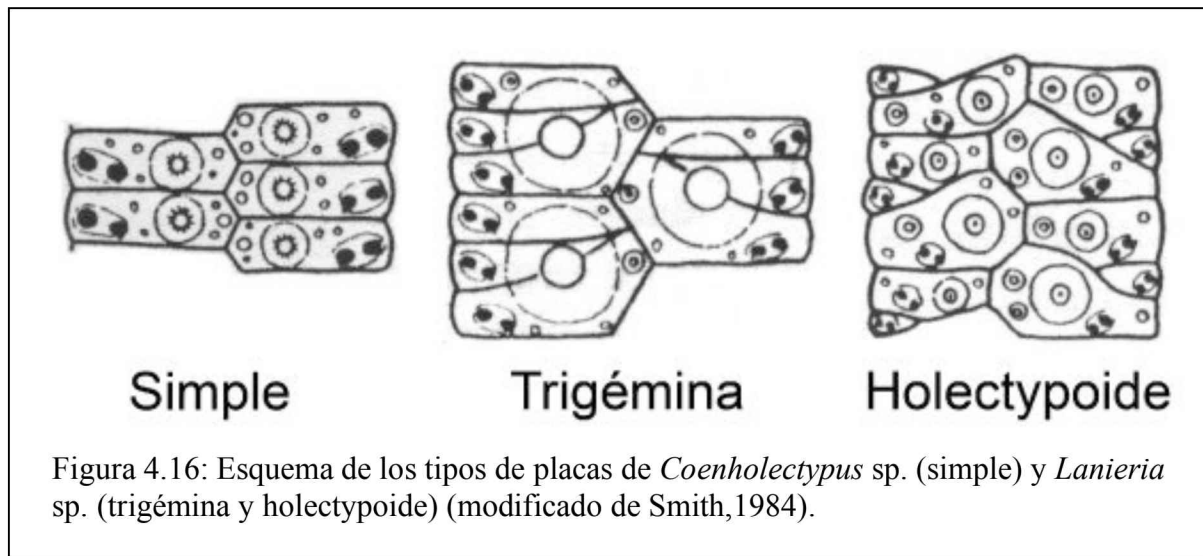
Especie tipo: *Holectypus macropygus* Desor 1842, por designación subsiguiente de Hawkins, 1912, p. 450.

Diagnosis: Corona circular a levemente pentagonal, perfil subcónico y bajo; sistema apical monocíclico con 5 placas genitales perforadas. Periprocto inframarginal, en surco anal en forma de gota; ambulacros rectos, abiertos y continuos desde el sistema apical hasta el peristoma, placas simples, más allá del ámbito pueden aparecer placas ocluidas, ambos poros redondos; tubérculos primarios pequeños en cara adapical, homogéneamente distribuidos, uno por placa interambulacral, resto de la placa cubierto por gránulos (Smith, 1984; Smith y Wright, 1999).

Comentarios: Los tres géneros que componen la subfamilia Coenholectypinae tienen grandes similitudes, sin embargo cada uno de ellos posee un carácter que lo hace claramente distinguible del resto.

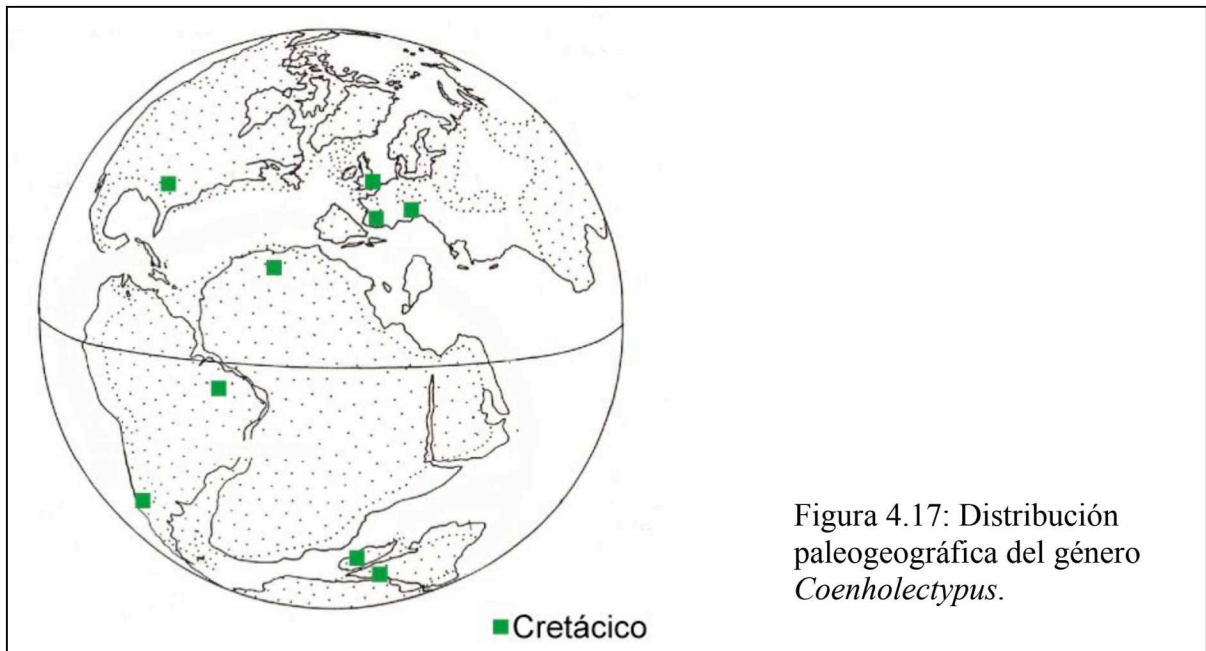
Lanieria Duncan 1889 posee una corona muy globosa y su perímetro es circular, diferenciándose de *Coenholectypus* que tiene un perímetro circular a levemente pentagonal. Los ambulacros son similares, abiertos, rectos y continuos hasta el peristoma, la diferencia se encuentra en las placas ambulacrales: *Lanieria* tiene placas ocluidas en todo el ambulacro, este tipo de ambulacros se denominan trigeminados, al aproximarse al peristoma las placas pasan a ser de tipo holectypoideas (Fig 4.16), mientras que *Coenholectypus* posee ambulacros con placas simples, ocasionalmente aparecen placas ocluidas debajo del ámbito (Smith y Wright, 1999).

Lanieria y *Coenholectypus* tienen el periprocto inframarginal, ovalado y el peristoma central y circular, levemente más grande que el periprocto; *Lanieria* tiene un peristoma más pequeño que *Coenholectypus* (Wagner y Durham, 1966).



Coptodiscus Cotteau y Gauthier 1895 es fácil de distinguir ya que posee una corona muy ornamentada apicalmente, tanto los ambulacros como los interambulacros se encuentran cubiertos por perforaciones. Los caracteres restantes son similares a los de *Coenholectypus*, los ambulacros son iguales en la estructura de sus placas y la distribución de poros; su peristoma es central circular y pequeño y el periprocto se ubica entre el peristoma y el margen y es más pequeño que en *Coenholectypus* (Wagner y Durham, 1966).

El biocrón del género *Coenholectypus* abarca desde el Valanginiano al Maastrichtiano (Smith, 2006). Especies de este género han sido reconocidas en Medio Oriente (Irán, Turquía y Península Arábig), India, Paquistán, Europa (Francia, España, Islas Canarias, Bélgica), América del Norte (México y sur de USA), América Central (Cuba), América del Sur (Brasil y Argentina) y Madagascar (Fig. 4.17).



Coenholectypus planatus Roemer var. *numismalis* (Gabb, 1877)

Figura 4.18

1862-67 *Holectypus depressus* d'Orbigny. Paléontologie Francaise description des animaux Invertébrés. Terrains Crétacés: Echinides. Tomo 7: 47.

1877 *Discoidea numismalis* Gabb, Description of a Collection of Fossils made by Dr. A. Raimondi in Perú: Journal of Academy Natural of Science, Philadelphia, New Series, vol. 8, p. 300, pl. 43, figs. 3a-b.

1903 *Holectypus numismalis* Gabb, Paulcke, Über die Kreideformation in Suedamerika und ihre Beziehungen zu anderen Gebieten: Neues Jahrbuch für Mineral, etc. Beilage-Band 17, p. 261.

1913 *Holectypus planatus* Roemer var. *numismalis* Gabb, Sommermeir, Die fauna des Aptien und Albien in Nordlichen Perú. Neues Jahrbuch für Mineral, etc. Beilage-Band 36, p.394, pl.15, figs.1-3. 1931 *Holectypus planatus* Roemer var. *numismalis* Gabb, Weaver. Paleontology of the

Jurassic and Cretaceous of West Central Argentina. Memoir University of Washington 1: 170-171, lám. 12, figs. 20-21.

Material: Formación Mulichinco: 5 ejemplares CPBA 20158 de Barranca de Los Loros. Formación Agrio, Miembro Pilmatué: 1 ejemplar CPBA 20146 de Cerro Lotena, 5 ejemplares CPBA 20157 de Cerro IGM. Formación Agrio, Miembro Agua de la Mula: 19 ejemplares CPBA 20161 de Agua de la Mula, 1 ejemplar (equinoidita) CPBA 20155 de Agua de la Mula, 38 ejemplares CPBA 20144 de El Salado, 62 ejemplares CPBA 20189 de El Salado. Todas las localidades en la provincia de Neuquén.

Diagnosis: Perímetro subcircular a levemente pentagonal, subcónico deprimido, levemente más ancho que largo, ancho máximo anterior al sistema apical. Margen moderadamente delgado a veces redondeado, superficie oral cóncava. Ambulacros largos rectos, con ancho máximo en el margen, donde la media es de $1/3$ del ancho del interambulacro. Zona porífera extremadamente estrecha con poros circulares y pequeños. Con 6 filas de tubérculos sobre el margen, que disminuyen gradualmente en número hacia el sistema apical donde sólo se observan 2 filas y próximo al peristoma sólo hay una fila. En la cara adoral los tubérculos son del doble de tamaño de los de la cara adapical. Hay gránulos de forma irregular entre los tubérculos en las placas interambulacrales, los mamelones son perforados y poseen un anillo escrobicular. El sistema apical es pequeño con 5 placas genitales moderadamente grandes, el madreporito es mucho más grande que el resto. El peristoma es de tamaño moderado y levemente decagonal. Periprocto suboval, en cara adoral más cercano al margen que al peristoma (Weaver, 1931).

Descripción

Esqueleto: circular a subpentagonal, en algunos individuos con perímetro claramente pentagonal con el borde posterior se desarrolla levemente en punta, perfil subcónico, a veces más alto; cara adoral casi plana (Fig. 4.18).

Sistema apical: cinco gonoporos, monocíclico, placas oculares perforadas, placa genital 5 se extiende posteriormente, alrededor de la misma se disponen el resto de las placas genitales y oculares (Fig. 4.18 A, C, E).

Ambulacros: rectos, abiertos y continuos desde el sistema apical hasta el peristoma, zona porífera muy estrecha, interporífera muy amplia, todos los poros dobles redondos, conjugados y uniseriados, placas ambulacrales simples (Fig. 4.18 F).

Interambulacros: amplios, con tubérculos primarios pequeños.

Periprocto: inframarginal ubicado en un surco anal en forma de gota (Fig. 4.18 B).

Peristoma: peristoma grande circular con pequeñas incisiones (Fig. 4.18 B).

Floscelo: sin filodos ni burreletes.

Tuberculación: heterogénea, con mayor densidad y tamaño en cara oral.

Comentarios: Un carácter muy importante dentro del orden es la presencia de un aparato masticador y membrana perignática, pero como su estructura es mantenida por tejidos blandos, igual que en los equinoideos regulares, rápidamente se desarticula de la corona cuando el organismos muere, por lo que no se encontraron restos en el material estudiado.

La presencia de pilares internos es típica dentro de la familia, pero no se desarrolla en *Coenholectypus* (Smith y Wright, 1999). Dado que el material estudiado se encuentra totalmente relleno de sedimento, la ausencia de pilares no puede determinarse con exactitud, pero en un corte se observa que desde los bordes de la corona aparentemente no hay ningún tipo de expansiones que puedan atribuirse a pilares.

Históricamente el material reconocido en la cuenca Neuquina-Aconcagüina fue identificado como perteneciente al género *Holectypus*. La diferencia fundamental es la ausencia en este género de la quinta placa genital con su gonoporo. Todo el material estudiado en esta tesis posee la quinta placa genital perforada por lo que no habría duda de su identificación como *Coenholectypus*, ya que es justamente dicho carácter lo que define a la subfamilia junto con la ausencia de pilares internos.

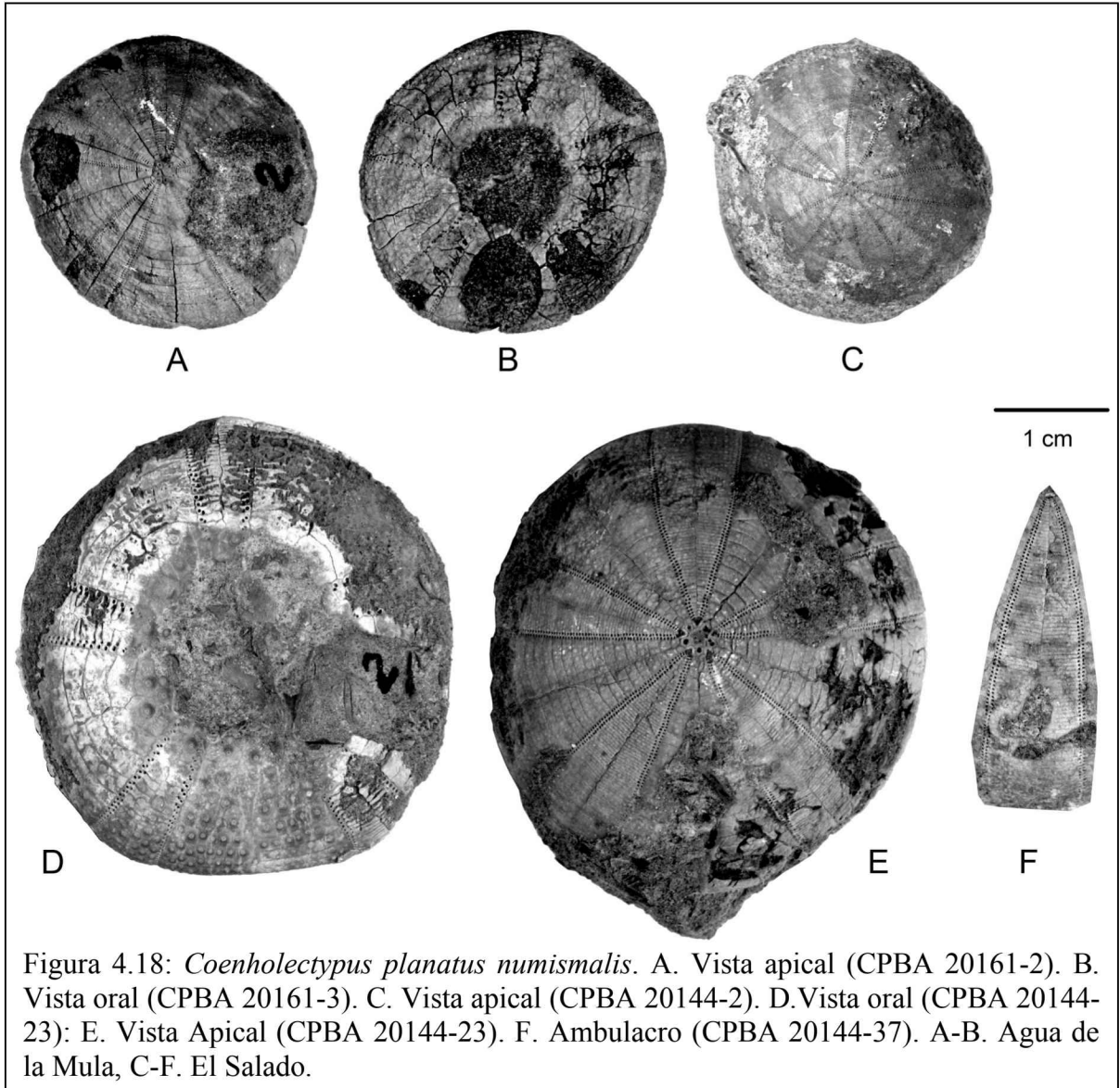
Coenholectypus castilloi (Cotteau) (EE4790 del Albiano de Texas) se diferencia de *C. planatus* por tener una densidad mucho menor de tubérculos en ambas caras, siendo la cara adapical la que posee menor cantidad. También se distingue por su periprocto, de igual forma, pero mucho más pequeño y separado del peristoma por al menos 4 o 5 placas interambulacrales, mientras que en *C. planatus* el periprocto está separado por 1 o 2 placas ocupando casi todo la superficie entre el peristoma y al borde del esqueleto.

Coenholectypus excisus (Cotteau) (EE7671 del Cenomaniano de Ammor, Mar Muerto) se diferencia de *C. planatus* por su esqueleto globoso y su gran periprocto marginal-inframarginal, que comienza en el ámbito y termina a 4 placas interambulacrales del peristoma. En el resto de los caracteres morfológicos coinciden.

Coenholectypus larteti (Cotteau) de edad cenomaniana posee un esqueleto bastante globoso, con su cara oral bastante plana, un peristoma amplio y un periprocto pequeño que ocupa aproximadamente el 50% de la superficie de la cara oral entre el margen y el peristoma (EE7660-61 de Jordan y E83129-43 de Omán).

C. neocomiensis (Gras 1848), especie descrita por Smith y Bengtson (1991) del Albiano de la Formación Riachuelo, Sergipe, Brasil, no es posible compararla con nuestro material dado que el carácter a comparar es la cantidad de placas interambulacrales entre el periprocto y el

ámbito, y en el material estudiado en esta tesis este carácter no ha podido ser determinado por el estado de preservación del mismo.



Diversos ejemplares de *Coenholectypus planatus* (Roemer) (EE4787, 4788, 4789 del Albiano de Texas) responden a la diagnosis, las únicas diferencias que presentan es su esqueleto claramente pentagonal, su perfil levemente más globoso y su cara oral plana, a diferencia del material estudiado en esta tesis, que posee un esqueleto de circular a levemente pentagonal, un

perfil subcónico y la cara oral cóncava. La distribución de tubérculos primarios, la forma y el tipo de placas ambulacrales, la estructura del sistema apical, la ubicación y forma del periprocto y del peristoma coinciden con la descripción. Las diferencias mencionadas anteriormente permitirían ubicar el material estudiado en la variedad *numismalis* así como lo hizo Weaver (1931).

Los fósiles de la cuenca Neuquina estudiados por Weaver (1931) se ubican en el Miembro Agua de la Mula de la Formación Agrio en las localidades 1751 (ubicada en las proximidades del Cerro Rayoso) y 1588 (1 km de la intersección del río Agrio y el río Salado). Weaver (1931) identifica el material como *Holcotypus planatus* Roemer var. *numismalis* Gabb y lo describe con bastante detalle. Indica la presencia de cinco placas genitales grandes, sin aclarar expresamente que estén todas perforadas y en sus esquemas no muestra ningún detalle del sistema apical (Weaver 1931, págs. 170-171; lám. 12, figs. 20-21). Este carácter es importante en la identificación ya que es el único grupo de equinoideos irregulares que presenta la quinta placa genital perforada.

No se ha podido acceder a las descripciones originales de la variedad mencionada, ni se ha encontrado más material perteneciente a la misma, por lo que resulta difícil asegurar completamente su pertenencia a la misma. Sin embargo, sobre la base de las comparaciones con material de la especie *C. planatus*, se hallaron algunas diferencias como para adjudicar nuestro material a la variedad *C. planatus numismalis*, solo cambiándola de género como se indicó anteriormente.

Ubicación estratigráfica y edad: Formación Mulichinco: subzona de *Olcostephanus (Olcostephanus) atherstoni*, Valanginiano temprano. Formación Agrio, Miembro Pilmatué: subzona de *Holcoptychites agrioensis*, Hauteriviano temprano, subzona de *Olcostephanus (Olcostephanus) laticosta*, Hauteriviano temprano. Formación Agrio, Miembro Agua de la Mula:

zona de *Crioceratites schlagintweitii*, Hauteriviano tardío, zona de *Paraspiticeras groeberi*, Hauteriviano tardío-Barremiano temprano.

Orden Echinoneoidea Clark, 1925

Diagnosis: Periprocto fuera del disco apical; sistema apical compacto con cuatro poros genitales, alargado con las placas genitales y oculares posteriores en contacto entre sí por la línea media. Ambulacros no petaloides, poros pares indiferenciables, placas trigéminas adoralmente o en toda la superficie, con una placa de cada tres ocluida. Peristoma pequeño, central, normalmente subtriangular. Sin cintura perignática o linterna en adultos. Ornamentación interambulacral desordenada, excepto en *Conulus* (Wagner y Durham, 1966; Smith y Wright, 1999).

Comentarios: Este orden aparece durante el Jurásico medio (Caloviano) y aun hoy posee representantes.

Pygopyrina Pomel 1883 es uno de los géneros más primitivos de este orden, surge en el Jurásico medio y sus características morfológicas sugieren que el orden podría haber surgido de los primeros cassiduloideos y representar un grupo hermano de los cassiduloideos y clypeasteroideos, dado que *Pygopyrina* y los cassiduloideos jurásicos comparten un patrón similar de tubérculos profundos y filodos muy similares. Además, ambos poseen placas oculares posteriores estrechas y adoralmente ambulacros subpetaloides (Smith y Wright, 1999).

Este orden, según Smith y Wright (1999) está compuesto por tres familias, Echinoneidae, Conulidae y Galeritidae. En este trabajo de tesis se estudiaron especímenes de la familia Conulidae.

Familia Conulidae Lambert, 1911

Diagnosis: Esqueleto relativamente grueso; circular o subpentagonal, con perfil cónico a ovalado, sistema apical con cuatro gonoporos. Periprocto supramarginal, marginal o inframarginal. Ambulacros con placas pirinoides en toda la superficie, poros pares indistinguibles en toda la superficie. Tuberculación heterogénea, tubérculos primarios ampliamente esparcidos con areolas profundas. Peristoma subcentral circular a oblicuo, sin incisiones bucales ni cintura perignática (Smith y Wright, 1999).

Comentarios: Esta familia está conformada por cinco géneros de acuerdo a Smith y Wright (1999): *Conulus* Leske 1778, *Globator* Agassiz 1840, *Adelopneustes* Gauthier 1889, *Galeraster* Cotteau 1890 y *Pygopyrina* Pomel 1883. De ellos estudiaremos sólo el género *Pygopyrina*.

Género *Pygopyrina* Pomel, 1883

Especie tipo: *Desorella icaunensis* Cotteau 1855, en Cotteau 1849-1856, págs. 224-227, lám. 33, figs. 1-8.

Diagnosis: Esqueleto pequeño a mediano, redondeado o alargado anteroposteriormente, moderadamente inflado con márgenes gruesos, oralmente aplanado o levemente cóncavo; poros pares uniseriados, zona porífera al ras o levemente deprimida; sistema apical tetrabasal; ambulacros rectos, placas ambulacrales con poros dobles, ambos poros redondeados y uniseriados, periprocto supramarginal, surco anal piriforme longitudinal próximo al margen posterior; tubérculos perforados y crenulados; filodos estrechos muy sencillos, con poros dobles, distribuidos en una sola serie en cada mitad ambulacral, sin poros bucales; tubérculos perforados; peristoma oblicuo, con inclinación hacia el interambulacro III (modificado de Pomel, 1883; Wagner y Durham, 1966; Smith, com. per.).

Comentarios: El crecimiento posterior del madreporito, ocupando el lugar del periprocto, modifica la distribución de las placas genitales y oculares y permite que las placas oculares I y V (oculares posteriores) estén en contacto entre sí, al igual que las placas genitales 1 y 4 (Fig. 4.19) y estas últimas se interponen entre las oculares posteriores y el madreporito. Las placas oculares II y III generalmente están directamente en contacto con el madreporito y con las placas genitales 1 y 3. Esta disposición quizás sea la causa de que las placas oculares posteriores puedan presentar un crecimiento posterior diferencial (Fig. 4.19 A), permanecer del mismo tamaño que el resto de las placas oculares o desarrollarse en ancho (Fig. 4.19 B); este último caso sería el más claro ya que al no estar rodeadas por la genitales 1 y 4 podrían crecer en dicho sentido.

Al comparar *Pygopyrina* con los otros géneros pertenecientes a la Familia Conulidae, los resultados fueron los siguientes: *Globator* Agassiz 1840 tienen un esqueleto muy globoso y periprocto marginal a inframarginal, mientras que *Pygopyrina* posee un esqueleto más aplanado y su periprocto es supramarginal. Ambos géneros coinciden en la distribución de los poros pares en la cara oral que se encuentran en tríadas (Wagner y Durham, 1966; Smith y Wrigth, 1999).

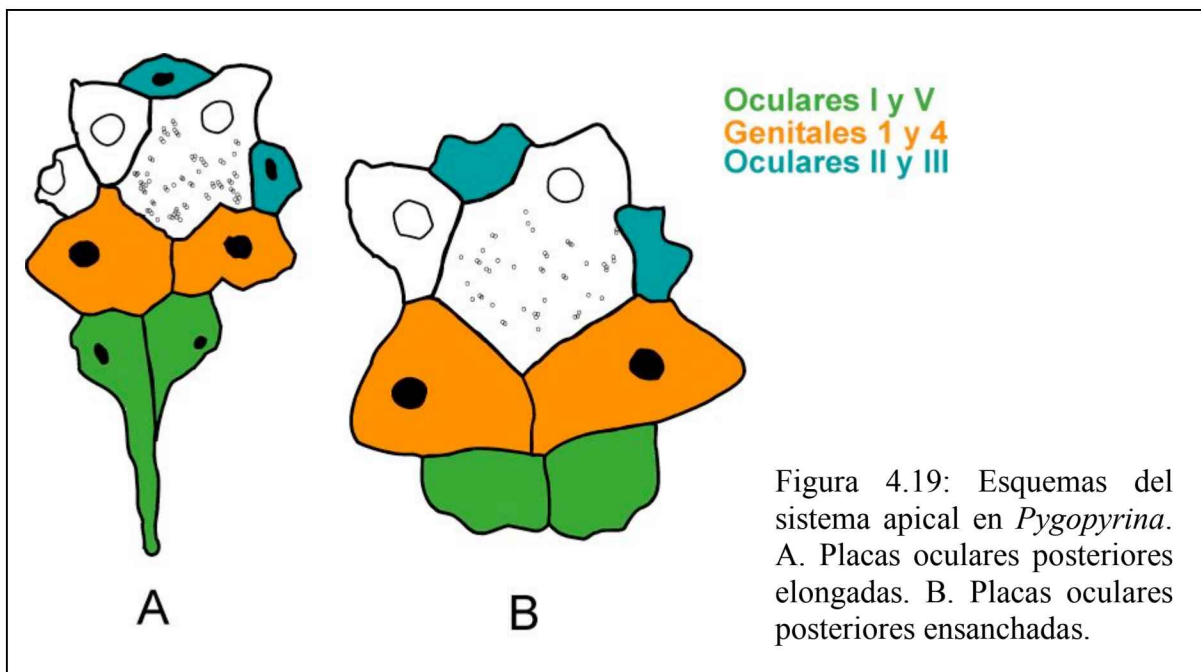


Figura 4.19: Esquemas del sistema apical en *Pygopyrina*. A. Placas oculares posteriores elongadas. B. Placas oculares posteriores ensanchadas.

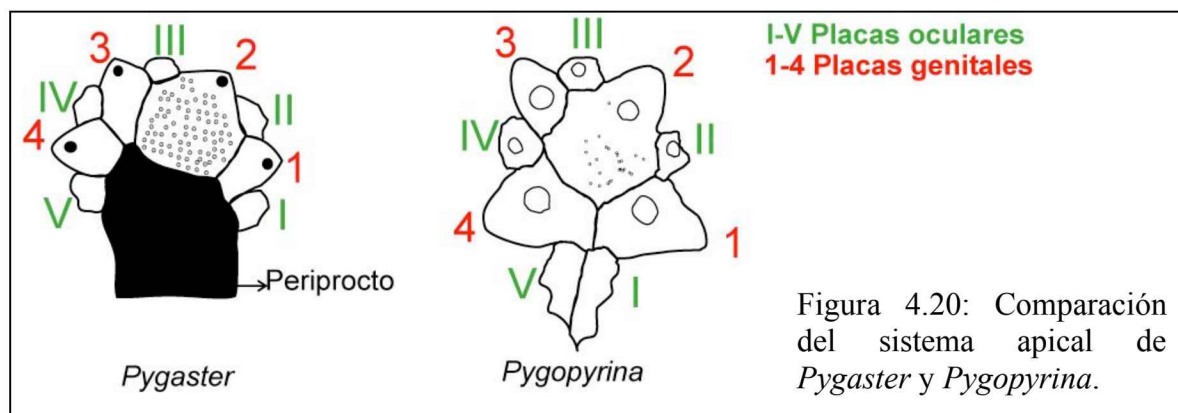
Galeraster Cotteau 1890 se diferencia por su periprocto marginal, esqueleto más redondeado y peristoma alargado transversalmente. *Pygopyrina* desarrolla su periprocto supramarginalmente, su peristoma es oblicuo y su esqueleto es alargado anteroposteriormente (Wagner y Durham, 1966).

Conulus Leske 1778 se distingue sin inconvenientes ya que su esqueleto es claramente cónico, la cara oral es plana, el periprocto es inframarginal y de mayor tamaño que el peristoma y los poros pares se encuentran arreglados en arcos de a tres. Este género se diferencia de *Pygopyrina* que posee un esqueleto más aplanado y alargado anteroposteriormente, su cara oral es levemente cóncava, su periprocto es supramarginal en forma de gota y los poros pares no muestran ningún arreglo particular; sólo al aproximarse al peristoma se disponen en triadas (Wagner y Durham, 1966; Smith y Wright, 1999).

Parte del material identificado como *Pygopyrina* estudiado en este trabajo de tesis había sido colectado con anterioridad e identificado como *Clypeopygus* (Suero, 1942; Yrigoyen, 1949). Más recientemente, Rodríguez (2002) y Rodríguez y Aguirre-Urreta (2005) identificaron parte de ese material como perteneciente al género *Nucleolites*. Estas asignaciones han sido corregidas mediante las comparaciones realizadas con el abundante y diverso material depositado en el Museo de Historia Natural de Londres, perteneciente a los géneros *Pygopyrina*, *Pygaster* L. Agassiz 1836 y *Nucleolites* Lamarck 1801.

Las diferencias fundamentales entre *Clypeopygus* y *Pygopyrina* son: *Clypeopygus* posee ambulacros petaloides con el poro externo elongado transversalmente, mientras que en *Pygopyrina* tiene ambulacros rectos y ambos poros redondeados, el esqueleto de *Clypeopygus* es más aplanado y su perímetro trapezoidal, mientras que *Pygopyrina* tiene un esqueleto más globoso y redondeado. El periprocto en el caso de *Clypeopygus* es subtriangular mientras que el de *Pygopyrina* posee forma de gota.

Una comparación detallada entre el género *Pygaster* y *Pygopyrina* muestra que el periprocto en *Pygaster* está en contacto con el sistema apical, el cual forma una especie de corona anterior al periprocto. Las placas genitales se disponen una a continuación de la otra, en contacto con el surco anal, mientras que las oculares se ubican en la unión entre las genitales, formando una segunda hilera de placas que no están en contacto con el surco anal (Fig. 4.20). El hecho de que el periprocto esté en contacto con el sistema apical muestra una condición primitiva. La ubicación del periprocto hace que las placas genitales 1 y 4 y las oculares I y V estén separadas por él. En el caso de *Pygopyrina*, el periprocto está separado del sistema apical, al menos por 3 o 4 placas interambulacrales, permitiendo que las placas genitales 1 y 4 se encuentren en contacto entre sí al igual que las oculares I y V. El espacio dejado por el desplazamiento posterior del periprocto es ocupado en parte por la elongación posterior de la placa genital 2 (madreporito) y el acercamiento de las placas genitales y oculares posteriores (Fig.4.20).



Otros rasgos que diferencian a ambos géneros son: el esqueleto en *Pygaster* es levemente pentagonal, sus ambulacros son abiertos, su peristoma es amplio, central, circular y con hendiduras, posee linterna de Aristóteles y no ha desarrollado filodos ni burreletes. Sin embargo, actualmente se habla de la presencia de filodos muy poco desarrollados en algunos géneros del

orden Holoctypoida (Smith y Wright, 1999), pero *Pygaster* no muestra ningún tipo de desarrollo de los mismos, mientras que *Pygopyrina* posee filodos muy sencillos (Fig. 4.22).

Dado que parte del material fue identificado anteriormente como del género *Nucleolites* (Rodríguez, 2002; Rodríguez y Aguirre-Urreta, 2005) es importante destacar las diferencias entre ambos géneros ya que además *Nucleolites* pertenece a un orden diferente (Orden Cassiduloida). En primer lugar la forma del esqueleto es levemente diferente, *Nucleolites* tiene un esqueleto más ancho en el borde posterior, tipo trapezoidal, el periprocto es casi marginal triangular, similar al del género *Clypeopygus*, y sus ambulacros son petaloides. *Pygopyrina* tiene un esqueleto redondeado y con igual ancho anterior y posterior, su periprocto es supramarginal y en forma de gota y sus ambulacros son rectos. La última diferencia es que *Nucleolites* cuenta con filodos más desarrollados, con dos hileras de poros pares, mientras que *Pygopyrina* tiene filodos muy sencillos con sólo una hilera de poros.

El biocrón del género *Pygopyrina* abarca desde el Oxfordiano al Maastrichtiano superior (Pons *et al.*, 1994). Especies de este género han sido reconocidas en Europa (Francia, Checoslovaquia, Suiza, España), China y América del Sur (Argentina) (Fig. 4.21).

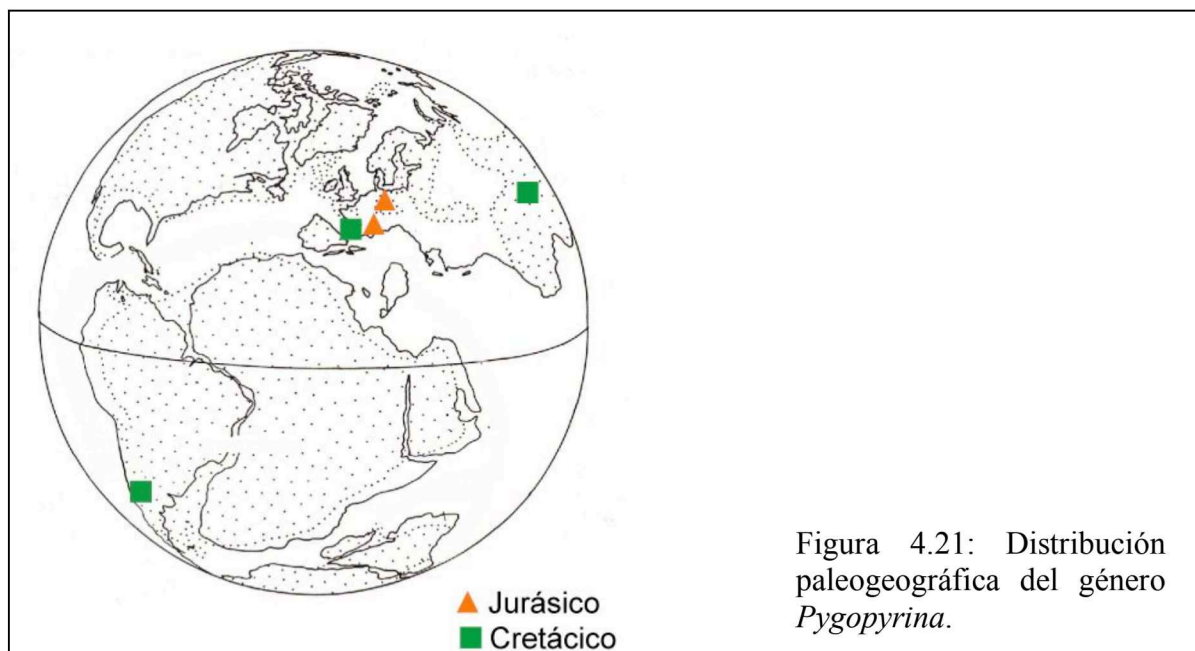


Figura 4.21: Distribución paleogeográfica del género *Pygopyrina*.

Pygopyrina gerthi (Weaver, 1931)

Figuras 4.22- 4.23

1914 *Echinobrissus* Gray, Windhausen. 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 Geología, Mineralogía y Minería 23, 10 (1). p. 23

1931 *Pygaster gerthi* Weaver. Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of West Central Argentina. Memoir University of Washington 1, p. 171, lám. XII, figs. 25-28.

1959 *Pygaster gerthi* Bernasconi. Equinoideos fósiles de la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Physis XXI, N° 61: p. 149, lám. V, fig. 3c.

Sintipos: Los sintipos 823 y 824 están depositados en la Universidad de Washington, Burke Museum, Seattle, USA, coleccionados por Weaver (1931) en la Formación Agrio, en la localidad del Cerro Negro de Covunco, Hauteriviano temprano, Cuenca Neuquina, Argentina.

Material: Formación Mulichinco: 55 de ejemplares CPBA 20154 y 13 ejemplares PI-6916-MOZ de Vega de Escalone, 310 ejemplares CPBA 20150 y 53 ejemplares PI-6917-MOZ de Barranca de Los Loros, 8 ejemplares CPBA 20152 de Pampa Tril, 7 ejemplares CPBA 20138 de Cerro de La Parva y 5 ejemplares CPBA 20151 de Puerta Curaco. Formación Agrio, Miembro Pilmatué: 340 ejemplares CPBA 20139, 100 ejemplares CPBA 19833 y 50 ejemplares PI-6918-MOZ de Cerro Negro, Covunco Centro, 1 ejemplar CPBA 20210 de Cerro Mesa de Covunco, 5 ejemplares MLP 8503 de Cerro Lotena, 105 ejemplares CPBA 20213 y 25 ejemplares PI-6919-MOZ de Cerro IGM (también conocido como Cerro Birrete) y 10 ejemplares CPBA 20137 de Barda Marucho.

Diagnosis: Esqueleto mediano, moderadamente globoso, levemente alargado anteroposteriormente; sistema apical pequeño, tetrabasal; periprocto supramarginal en surco anal grande en forma de gota; ambulacros rectos, estrechos y abiertos, continuos hasta el peristoma, poros pares redondeados; peristoma pequeño, ovalado oblicuo, a veces circular, levemente anterior; filodos poco desarrollados con una serie de poros pares en cada mitad ambulacral (Fig. 4.22), interambulacros con tubérculos primarios perforados y crenulados en toda la corona, unos pocos tubérculos secundarios y miliare.

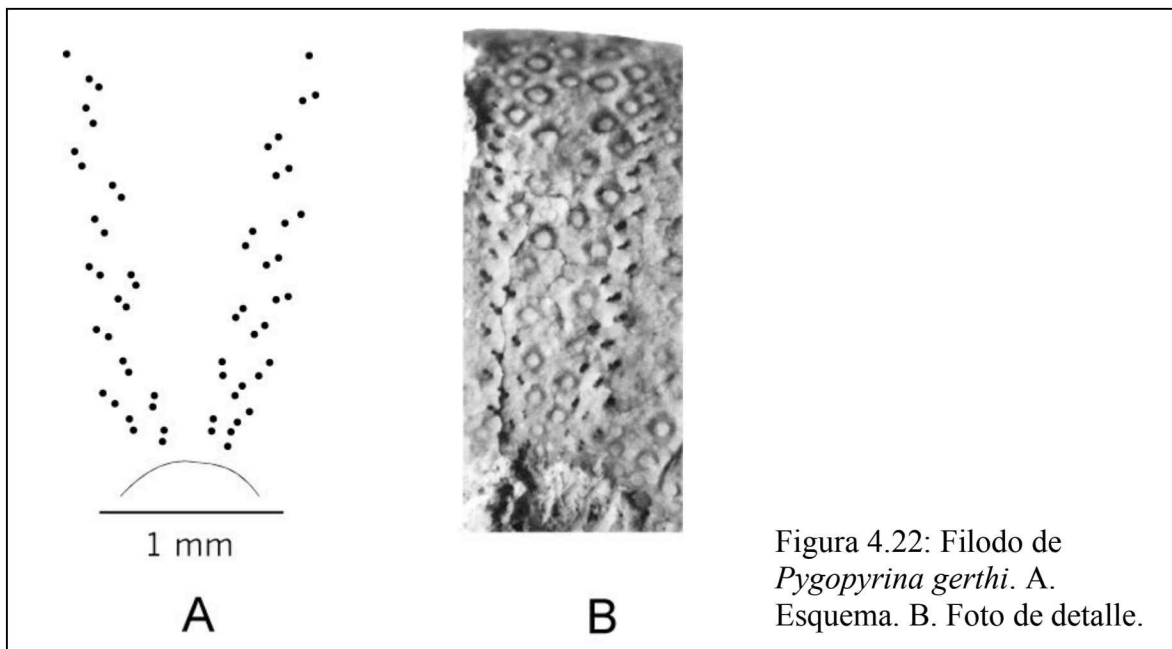


Figura 4.22: Filodo de *Pygopyrina gerthi*. A. Esquema. B. Foto de detalle.

Descripción

Esqueleto: levemente más largo que ancho, aplanado a levemente inflado, tamaño medio: largo 23 mm, ancho 19 mm, ancho y alto máximo sobre el sistema apical levemente desplazado hacia adelante (Fig. 4.23).

Sistema apical: levemente anterior, tetrabasal, dicíclico.

Ambulacros: abiertos, estrechos, continuos desde el sistema apical al peristoma, todas las placas son simples y tiene poros pares conjugados uniseriados, ambos poros circulares, zona porífera

estrecha.

Interambulacros: con tubérculos primarios perforados y crenulados, el resto de la placa tiene unos pocos tubérculos secundarios y miliare.

Periprocto: supramarginal, en profundo surco anal en forma de gota, próximo al sistema apical y al ámbito, separado del sistema apical por 3 a 4 placas interambulacrales (Fig.4.23 E, F, R).

Peristoma: ovoide a levemente circular y oblicuo, con eje de inclinación entre el interambulacro 3 y al ambulacro I (Fig. 4.23 C, D, G, J, O, P, Q).

Floscelo: filodos muy sencillos, formados por una hilera simple de poros pares en cada mitad ambulacral, generada por la inclinación de los poro pares en tríadas al aproximarse al peristoma.

Tuberculación: tamaño y densidad mayor en cara adoral.

Comentarios: *Pygopyrina* sp. (EE8597-99 del Albiano de Texas) presentan tamaño pequeño, entre 7 mm y 12 mm y son juveniles ya que sus gonoporos no se encuentran abiertos. Su esqueleto es levemente globoso y alargado anteroposteriormente; sus ambulacros son rectos y se desarrollan desde el sistema apical hasta el peristoma sin sufrir cambio alguno en la disposición y forma de los poros pares, los cuales son redondeados. Sus tubérculos primarios son perforados y crenulados y se distribuyen en toda la superficie del esqueleto, ambulacros e interambulacros, en igual densidad, el resto de la placa está cubierta por tubérculos miliare, tanto en los ambulacros como en los interambulacros. La densidad de los tubérculos primarios aumenta en la cara oral. El peristoma es central a levemente anterior, alargado anteroposteriormente y levemente oblicuo entre el interambulacro 3 y el ambulacro I. El periprocto es supramarginal en forma de gota y se encuentra separado del sistema apical por unas pocas placas interambulacrales; no pueden contarse con exactitud ya que el material se encuentra deformado en dicha zona.

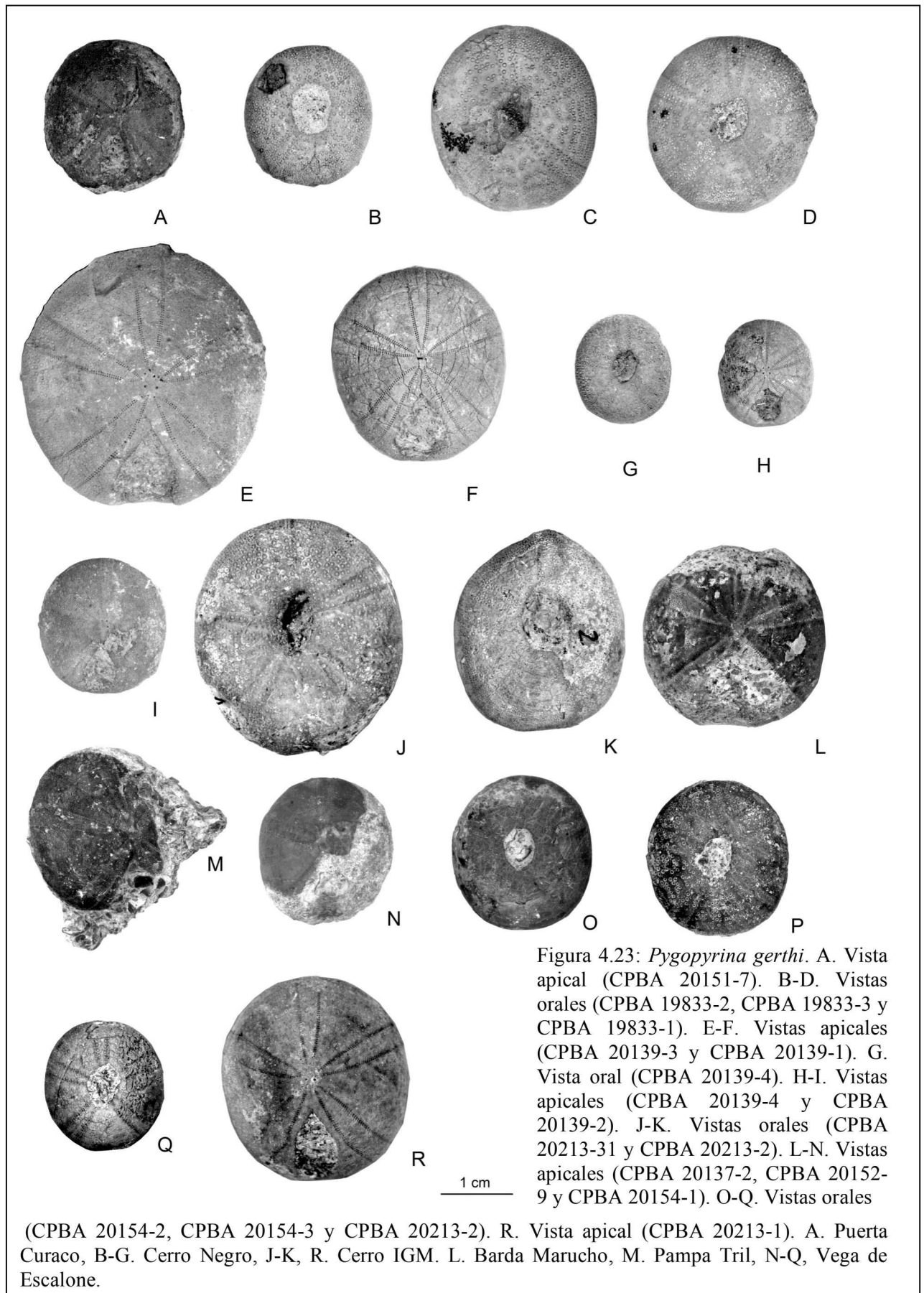
El material estudiado en esta tesis sin dudas responde a la descripción anterior, lo que permite confirmar su pertenencia al género *Pygopyrina*. Dado que fue identificado por primera

vez por Weaver en 1931, quien lo asignó al género *Pygaster*, aquí se realiza un cambio de género asignándolo a *Pygopyrina gerthi* (Weaver 1931).

Las primeras menciones de equinoideos del Cretácico inferior de Neuquén corresponderían a esta especie. Windhausen (1914) fue el primero en hallar equinoideos en la localidad Cerro Negro de Covunco y aunque no realizó un estudio paleontológico del material, lo identificó como *Echinobrissus* Gray 1825 (reconocido actualmente como sinónimo de *Nucleolites*, de acuerdo a Smith y Wright, 2000). Esta identificación no es correcta pero es comprensible dadas las similitudes entre *Pygopyrina* y algunos géneros primitivos de cassiduloideos. Posteriormente Weaver (1931) identifica y describe varios ejemplares de la localidad del Cerro Negro con el nuevo binomio específico *Pygaster gerthi*. Sin embargo, como se ha discutido más arriba, dicho género posee diferencias fundamentales con *Pygopyrina*.

Bernasconi (1959) estudia un ejemplar depositado en el Museo Argentino de Ciencias Naturales, proveniente de la zona de Covunco (MACN 4574) identificándolo como *Pygaster gerthi*, pero sobre la base de sus ilustraciones se puede concluir que el ejemplar corresponde a la misma especie que el material estudiado en esta tesis y asignado a *Pygopyrina gerthi*.

Ubicación estratigráfica y edad: *Pygopyrina gerthi* se registra en la subzona de *Olcostephanus atherstoni*, zona de *Olcostephanus atherstoni* del Valanginiano temprano en la Formación Mulichinco. En el Miembro Pilmatué de la Formación Agrio esta especie ha sido reconocida en la subzona de *Pseudofavrella angulatiformis* y subzona de *Neocomites* sp. (zona de *Pseudofavrella angulatiformis*) del Valanginiano tardío y en la subzona de *Holcoptychites neuquensis* y subzona de *Olcostephanus laticosta* (zona de *Holcoptychites neuquensis*) del Hauteriviano temprano.



Orden Cassiduloida Claus, 1880

Diagnosis: Esqueleto circular a elongado; sistema apical tetrabasal o monobasal; ambulacros petaloideos adapicalmente; periprocto fuera del sistema apical, generalmente filodos y burletes desarrollados; sin mandíbulas ni hendiduras branquiales en los adultos (Kier, 1962).

Comentarios: Los primeros cassiduloideos aparecen en el Jurásico inferior y durante el resto del Mesozoico aumenta su número, alcanzando su máxima diversidad en el Eoceno. Este orden cumplió un rol importantísimo a partir del Mesozoico en la expansión de los equinoideos irregulares y durante el Eoceno llegaron a representar el 40% de las especies de equinoideos, mientras que en la actualidad este porcentaje disminuye a tan sólo el 3% (Kier, 1974). Hacia finales del Cretácico sufrieron grandes cambios morfológicos, siendo uno de los más importantes la estructura del sistema apical; mientras que los cassiduloideos pre-maastrichtianos poseen un sistema apical tetrabasal, en las especies cenozoicas éste es monobasal.

Este orden se distingue del orden Holoctypoida por su esqueleto más elongado, sus ambulacros petaloideos, la presencia de filodos y burletes más o menos desarrollados y la ausencia de linterna en los adultos. Se diferencia del orden Spatangoida en la ausencia de fasciolas y plastrón (Kier, 1962).

Este orden incluye 10 familias y en este trabajo de tesis se estudiarán miembros de las familias Clypeidae y Nucleolitidae.

Familia Clypeidae Lambert, 1898

Diagnosis: Esqueleto grande, ancho y bajo, superficie adoral aplanada; el sistema apical es tetrabasal; periprocto longitudinal; peristoma anterior y pentagonal; amplios pétalos cerrados, todos de igual longitud, placas ambulacrales con poros dobles fuertemente conjugados, poro externo alargado transversalmente; burletes bien desarrollados; filodos en las especies más

primitivas cuentan con tres series de poros dobles, en las más modernas sólo una serie de poros dobles; sin poros bucales; especies más modernas con tubérculos adorales de mayor tamaño que los adapicales (Kier, 1966).

Comentarios: El biocrón de la familia abarca desde el Jurásico medio (Bajociano) hasta el Cretácico superior (Cenomaniano).

Esta familia es muy similar a la Familia Nucleolitidae, pero la diferencia fundamental se encuentra en su gran esqueleto, más ancho y bajo, pétalos amplios, con amplia zona porífera y filodos con mayor cantidad de poros pares (Kier, 1962).

Según Kier (1966) esta familia está compuesta por: *Clypeus* Leske 1778 , *Astrolampas* Pomel 1883, *Bothryopneustes* ,Fourtau 1924, *Pseudopygurus* Lambert 1911 , *Pygurus* L. Agassiz 1839, *P. (Pygurus)* L. Agassiz 1839, *P. (Mepygurus)* Pomel 1883 y *P. (Pyguropsis)* de Loriol 1902.

Género *Clypeus* Leske, 1778

1830 *Echinoclypeus* de Blainville, Dictionnaire des Sciences Naturelles; t. 60, p.180.

1883 *Auloclypeus* Pomel, Classification méthodique et gênera des échinides vivants et fossiles. Adolphe Jourdan (Alger): 60.

1883 *Crotoclypeus* Pomel, Classification méthodique et gênera des échinides vivants et fossiles. Adolphe Jourdan, (Alger): 60.

1947 *Dactyloclypeus* Maccagno, Illustrazione degli echinidi giurassici della Somalia: 126.

1997 *Angusticlypeus* Vadet, Echinides du Callovien de la Sarthe et l'Orne II-A: les échinides irréguliers: analyse et évolution. Mémoires Société Académique du Boulonnais: 48.

Especie tipo: *Clypeus plotti* por designación subsiguiente de Kier 1962, p. 31.

Diagnosis: Esqueleto grande, circular, margen anterior romo, posterior en punta, perfil bajo a mediano, cara adoral deprimida o aplanada; sistema apical central a posterior, tetrabasal, placas oculares posteriores prolongadas posteriormente pudiendo alcanzar el periprocto, a veces las placas catenales unen el sistema apical con el periprocto; pétalos largos amplios, abiertos, zona porífera amplia se estrecha distalmente, poro externo alargado; periprocto supramarginal en surco anal o al ras del esqueleto. Peristoma pentagonal, central o levemente anterior; burletes bien desarrollados, filodos con tres series de poros dobles en cada mitad ambulacral, sin poros bucales (Kier, 1962).

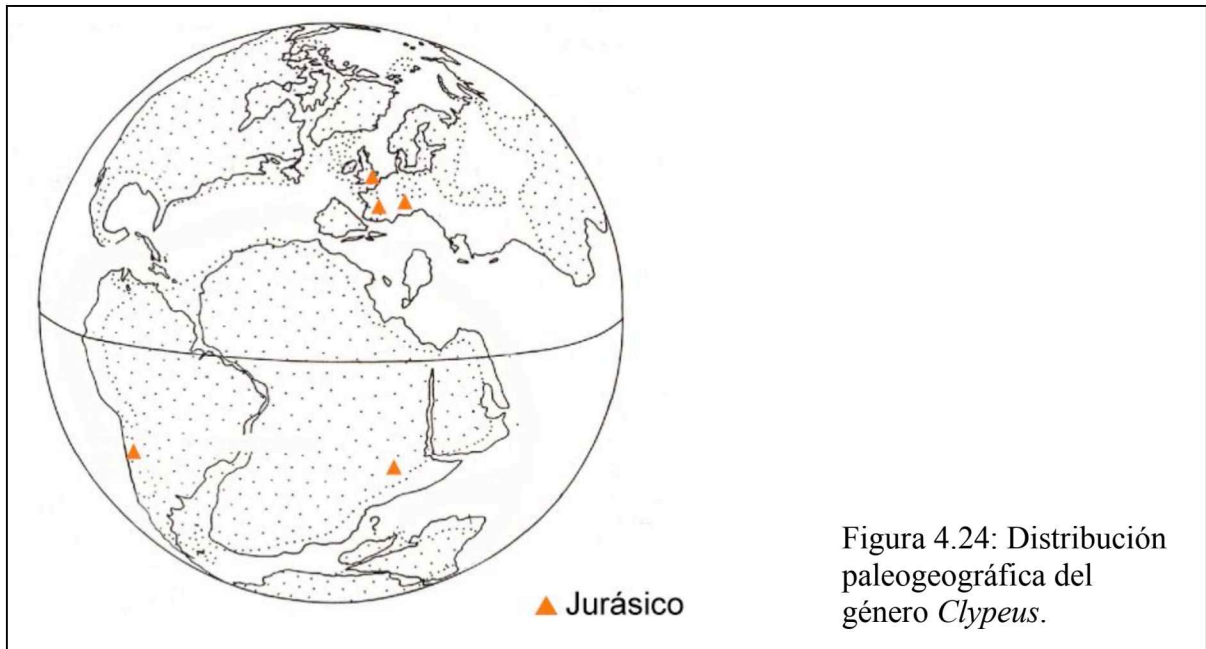
Comentarios: Al comparar *Clypeus* con otros géneros, se observa que es muy similar a *Pygurus* en el perímetro, levemente pentagonal, con el ancho máximo posterior al centro. Además, la cara adoral está deprimida como en *Pygurus*, pero se distingue principalmente por su periprocto supramarginal. El arreglo de pétalos y filodos es muy similar a *Pygurus* (*Mepygurus*) pero como se mencionó anteriormente difieren en la ubicación del periprocto. Se diferencia de *Nucleolites* por tener pétalos más anchos y zona porífera más amplia, esqueleto más ancho, filodos más largos y densos con tres series de poros pares en cada mitad ambulacral (Kier, 1962).

El biocrón del género *Clypeus* comprende desde el Bajociano hasta el Oxfordiano medio (Kier, 1962, 1966). Este género ha sido registrado en Europa (Inglaterra, Francia, Suiza), África (Somalia) y América del Sur (Argentina) (Fig. 4.24).

Clypeus sp.

Figura 4.25

Material: Formación Los Patillos: 3 ejemplares CPBA 18158 de Los Erizos y 1 ejemplar CPBA 19509 de Tapia Norte, ambas localidades en la provincia de San Juan.



Descripción

Esqueleto: mediano a grande, levemente deformado, en apariencia circular a levemente subpentagonal, ancho máximo posterior al centro; extremo anterior romo, posterior levemente en punta (Fig. 4.25).

Sistema Apical: tetrabasal, placa genital 2 se extiende posteriormente, un ejemplar parecería tener placas catenales pequeñas que separan el periprocto del sistema apical.

Ambulacros: petaloideos, placas con poros dobles, poro externo alargado e interno redondeado, zona porífera estrecha.

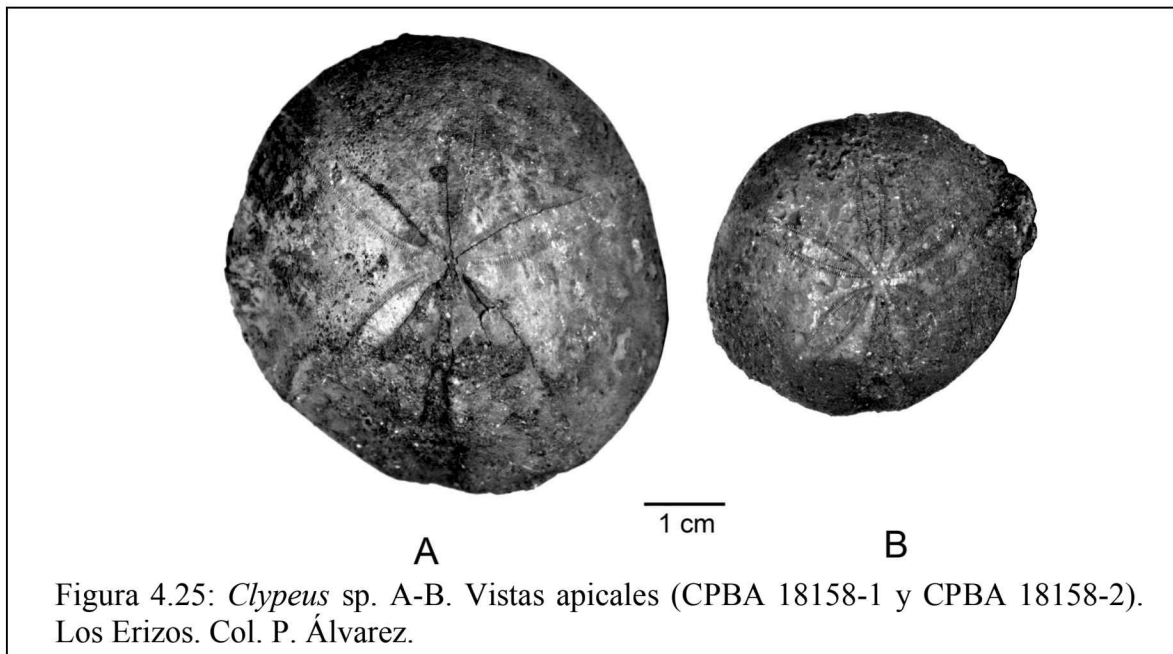
Interambulacros: por su mala preservación y escasez de material no pueden describirse.

Periprocto: supramarginal, en surco anal profundo, se extiende casi desde el sistema apical hasta el ámbito.

Peristoma: no se observa, cubierto por sedimento o no preservado.

Floscelo: filodos y burreletes cubiertos por sedimento o no preservados.

Tuberculación: tubérculos pequeños, distribución heterogénea, cara adoral con mayor densidad.



Comentarios: Una característica del material estudiado es la estructura de los ambulacros, que son petaloides. Los mismos se estrechan hacia el margen del esqueleto, donde el poro externo deja de ser un poro alargado transversalmente y va redondeándose, sin llegar a acercarse al poro interno de forma tal de que se unen y forman un sólo poro. Algunos ejemplos de ambulacros bien petaloides lo poseen las especies *Clypeus agassizi* (Wright 1851) y *C. sinuatus* Leske 1778.

Los ambulacros que presenta *C. wylliei* Currie 1925, se asemejan más a los del material aquí estudiado. Una diferencia fundamental es el surco anal, que en *C. wylliei* es pequeño y se encuentra bien separado del sistema apical, podría decirse que es casi marginal, mientras que en nuestro material el surco anal es muy alargado y triangular comenzando muy próximo al sistema apical y alcanzando al margen. Respecto del sistema apical la diferencia que se observa es que los poros genitales de *C. wylliei* son alargados y se extienden claramente dentro de los interambulacros, mientras que en el material estudiado los poros genitales son redondeados y no escapan de los límites del sistema apical.

Con referencia a la forma del esqueleto en las especies mencionadas, *C. sinuatus* y *C. wylliei*, son más circulares, mientras que en el material estudiado es levemente subpentagonal, su ancho máximo es posterior y el sistema apical se encuentra desplazado posteriormente. La cara oral parece ser más aplanada en las otras especies, tiene una similitud con *Pygurus* en este carácter.

Dada la escasez del material y la pobre preservación se torna difícil realizar una asignación específica, pero entre las especies descritas e ilustradas por d'Orbigny (1867-74) *Clypeus osterwaldi* Desor 1858, es la que más se aproxima a la descripción del material estudiado en esta tesis. Esta especie posee un esqueleto levemente pentagonal con el extremo posterior prolongado levemente, mientras que el borde anterior es romo. Sus ambulacros son petaloides, con el poro externo alargado transversalmente, que hacia el margen vuelve a redondearse haciendo que la zona porífera se estreche. El periprocto se ubica en un surco anal triangular profundo que se desarrolla desde el sistema apical, con algunas placas complementarias que se interponen, hasta el margen del esqueleto. Su peristoma es pequeño y pentagonal y levemente anterior, los ambulacros se continúan hasta el mismo y forman filodos, compuestos por tres líneas de poros pares; se disponen en arcos de a tres y las placas están agrupadas sin que ninguna de ellas esté ocluida (d'Orbigny, 1867-74). El material estudiado se ajusta bastante a esta descripción en la forma del esqueleto, pero como se encuentra deformado, la forma exacta del perímetro no puede definirse. Respecto a los ambulacros, éstos coinciden con la descripción de los ambulacros de *C. osterwaldi*. Sin embargo, nada se puede decir sobre la forma del peristoma y los filodos, dado que en los especímenes estudiados, o no se han conservado o se encuentran cubiertos con sedimentos de difícil preparación. La presencia de placas complementarias entre el periprocto y el sistema apical tampoco puede corroborarse por los mismos motivos. Sin embargo, su aspecto general es muy similar por lo que se podría asignar el material a esta especie, pero con

dudas. Por lo que se ha preferido dejarlo en nomenclatura abierta y se identifica el material como *Clypeus* sp.

Ubicación estratigráfica y edad: Formación Los Patillos, zona estándar de Bodenbenderi, Caloviano temprano (Álvarez, 1996).

Género *Pygurus* Agassiz, 1840

Especie tipo: *Echinolampas montmollini* L. Agassiz, 1836 por designación subsiguiente de Savin 1903, p. 271.

Diagnosis: Esqueleto grande, aplanado, oval a discoidal; algunas especies con margen posterior rostrado; alto máximo sobre sistema apical; cara apical convexa; sistema apical central a levemente anterior, monocíclico, tetrabasal, algunas especies con una placa perforada que podría ser la genital 5, placas genitales posteriores separadas por placa genital 2, oculares posteriores en contacto, placas oculares pequeñas y perforadas; cara oral cóncava; peristoma pentagonal, levemente anterior, tan ancho como alto o levemente más ancho; burreletes prominentes, filodos amplios con poros dobles, una a tres series de poros pares en cada mitad ambulacral, sin poros bucales. Periprocto marginal a inframarginal, triangular, ubicado en el borde posterior rostrado. Ambulacros petaloides y grandes, llegan el margen, pétalo 3 ocasionalmente más corto, pétalos abiertos o con tendencia a cerrarse; poros pares conjugados, poro externo alargado, interno redondeado, zona interporífera amplia. Tubérculos primarios pequeños en alta densidad, tubérculos escrobiculares a veces se distribuyen en líneas transversales (modificado de Kier, 1966 y Smith y Wright, 2000).

Comentarios: Este género muestra una gran variedad morfológica, lo que dificulta su identificación. De manera general algunas características básicas permanecen invariables, como

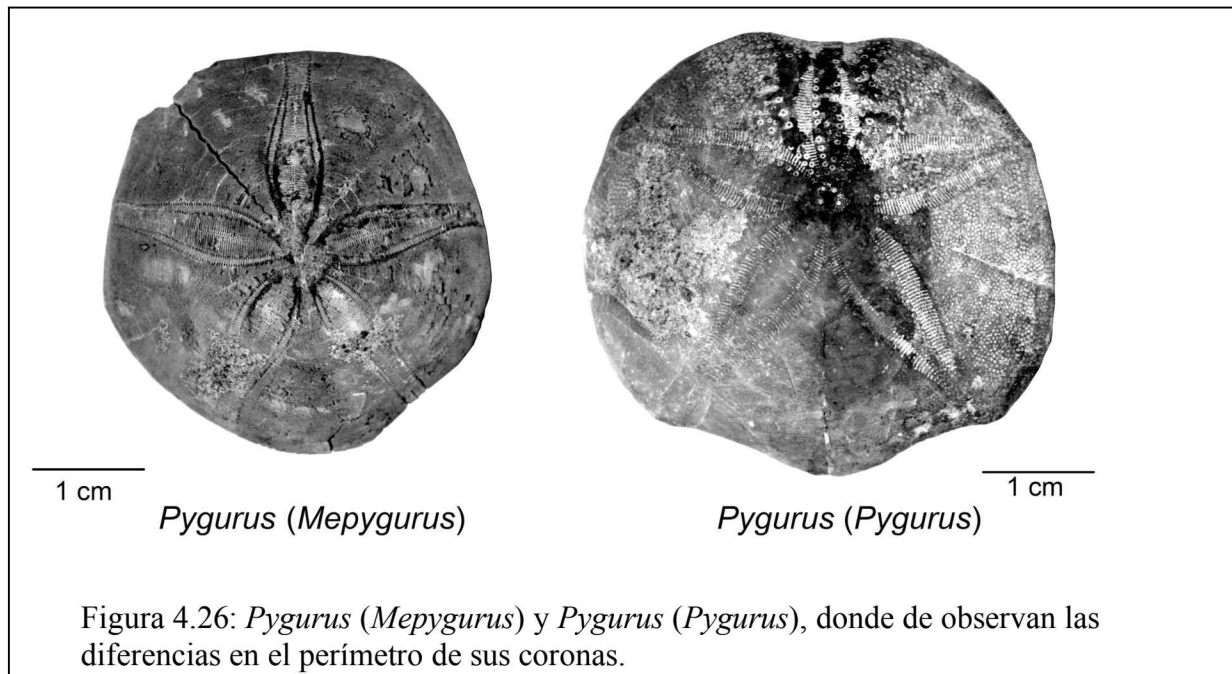
por ejemplo el gran desarrollo de burreletes, llegando a formar estructuras similares a dientes y los filodos muy amplios. Esto llevó a Kier (1962) al establecimiento de tres subgéneros, *Pygurus* (*Pygurus*), *Pygurus* (*Mepygurus*) y *Pygurus* (*Pyguropsis*). En esta tesis se describirán y estudiarán dos de ellos, *Pygurus* (*Pygurus*) y *Pygurus* (*Mepygurus*) que fueron los identificados en la cuenca Neuquina.

Dentro de la familia, el género que comparte más similitudes con *Pygurus* es *Pseudopygurus* Lambert 1911, sin embargo la diferencia fundamental se observa en el ambulacro 3 que en *Pseudopygurus* es más corto, recto y ambos poros pares son redondos. La corona muestra una forma muy similar a la de *P. (Pygurus)*, tiene un borde anterior menos inciso y el posterior menos pronunciado, pero en líneas generales son muy semejantes.

Clypeus se diferencia de *Pygurus* en la forma de su corona más circular, la posición del periprocto (supramarginal) y filodos más sencillos con dos hileras de poros pares.

La primera diferencia que se observa cuando se compara con *Astrolampas* es que su corona es más alargada anteroposteriormente, el periprocto es inframarginal y se ubica entre el peristoma y el margen, aproximadamente en el medio de ambos, además es pequeño y casi circular. Una diferencia importante son los burreletes poco inflados y filodos estrechos poco desarrollados en este género, con sólo dos hileras de poros pares.

Las diferencias fundamentales dentro del material estudiado se encuentran en la forma de la corona, para *P. (Mepygurus)* se observa un perímetro más pentagonal con laterales más rectos y un extremo posterior pronunciado sin escotaduras posteriores (Fig. 4.26); el borde anterior es casi recto; las áreas poríferas son estrechas y el perfil más bien bajo. Mientras que *P. (Pygurus)* tiene los bordes laterales más redondeados, el margen posterior es bien pronunciado con escotaduras; el borde anterior es inciso (Fig. 4.26), el área porífera es amplia y el perfil es bastante elevado.



El género cuenta con un subgénero más, *P. (Pyguropsis)* que es claramente distinguible ya que su corona es muy globosa, el perímetro es bastante redondeado y sus pétalos son más cortos, sin alcanzar el margen.

El biocrón de *Pygurus* abarca desde el Jurásico medio (Bajociano) al Cretácico superior (Santoniano) (Kier, 1962; Smith y Wrigth, 2000). Este género ha sido registrado en Oriente Medio, Europa (Francia, Suiza), Asia (Japón), Norte de África, Madagascar, Somalia y América del Sur (Argentina) (Fig. 4.27).

Pygurus (Pygurus) L. Agassiz, 1839

1867-74 *Pygurus* Agassiz, d'Orbigny, Paléontologie Française, description des animaux invertébrés. Terrain Jurassique, Tomo IX, texto, 126 p.

1962 *Pygurus (Pygurus)* Kier, Revision of the Cassiduloid echinoids, p. 45, lám. 2, fig. 1, lám. 3, figs. 1-3, cuadro 3 fig. d-m, cuadro 4 (Neocomiano).

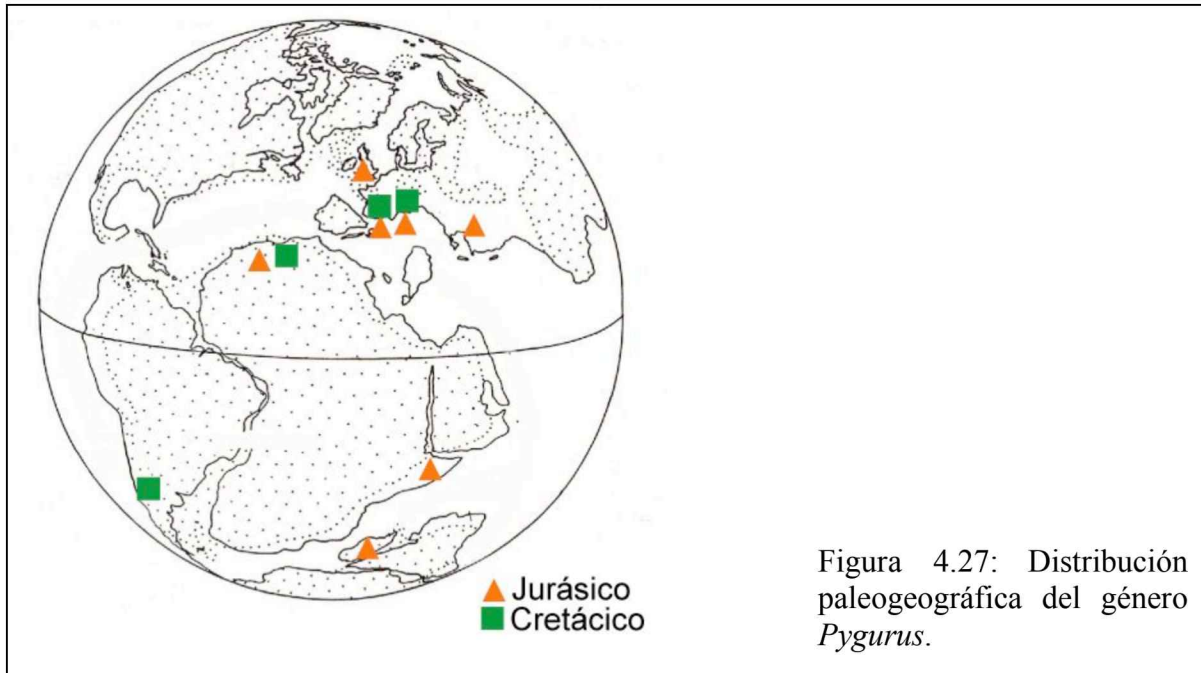


Figura 4.27: Distribución paleogeográfica del género *Pygurus*.

1966 *Echinopygus* Kier, Cassiduloids. En Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U Echinodermata 3(2): U499.

1966 *Pygurus* (*Pygurus*) Kier, Cassiduloids. En Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U Echinodermata 3, vol. 2: U499, fig. texto 385.2 y 387.1.

1979 *Pygurus* Damborenea *et al.*, Estudio paleontológico de la Formación Chachao, p. 105.

2000 *Pygurus* (*Pygurus*) Smith y Wright, British Cretaceous echinoids. Part 6.

Neognathostomata (Cassiduloids): p. 433, lám. 137, figs. 1-5; fig. texto 171.

Especie tipo: *Echinolampas montmollini* L. Agassiz, 1836 por designación subsiguiente de Savin (1903), p. 271.

Diagnosis: Esqueleto levemente elongado, a veces inflado; sistema apical anterior y amplio; filodos deprimidos con una a tres series de poros pares en cada mitad ambulacral, primer poro par

muy separado del borde del peristoma, peristoma rodeado de burreletes muy desarrollados en forma de dientes (Kier, 1962).

Pygurus (Pygurus) sp.

Figura 4.28

Material: Formación Picún Leufú: 3 ejemplares PI-5069-MOZ, PI-3068-MOZ, PI-3611-MOZ de Cerro del Burro. 3 ejemplares PI-0412(1)-MOZ, PI-0412(2)-MOZ, PI-2943-MOZ de Cerro Caracoles, ambas localidades en la provincia del Neuquén. Formación Chachao: 1 ejemplar CPBA 20253 (col. S. Broens) de Cerro Plomo, Mendoza.

Descripción

Esqueleto: levemente elongado; borde anterior con pequeña incisión, posterior rostrado y con escotaduras; bordes laterales redondeados (Fig.4.28).

Sistema apical: tetrabasal, anterior, es el ápice del esqueleto.

Ambulacros: petaloides; tendencia a cerrarse hacia el ámbito.

Interambulacros: con tubérculos primarios de diferentes tamaños, no se puede observar si están o no perforados.

Periprocto: inframarginal; surco anal en forma de gota.

Peristoma: anterior pentagonal; más alto que ancho.

Floscelo: burreletes muy desarrollados; como dientes; filodos amplios, con poros dobles en tres series en cada mitad ambulacral, deprimidos; sin poros bucales.

Tuberculación: tubérculos pequeños y densos en interambulacros 1 y 4, en el 5 disminuye la densidad, en 2 y 3 tubérculos de mayor tamaño, próximos al ambulacro 3 y dentro de éste, al

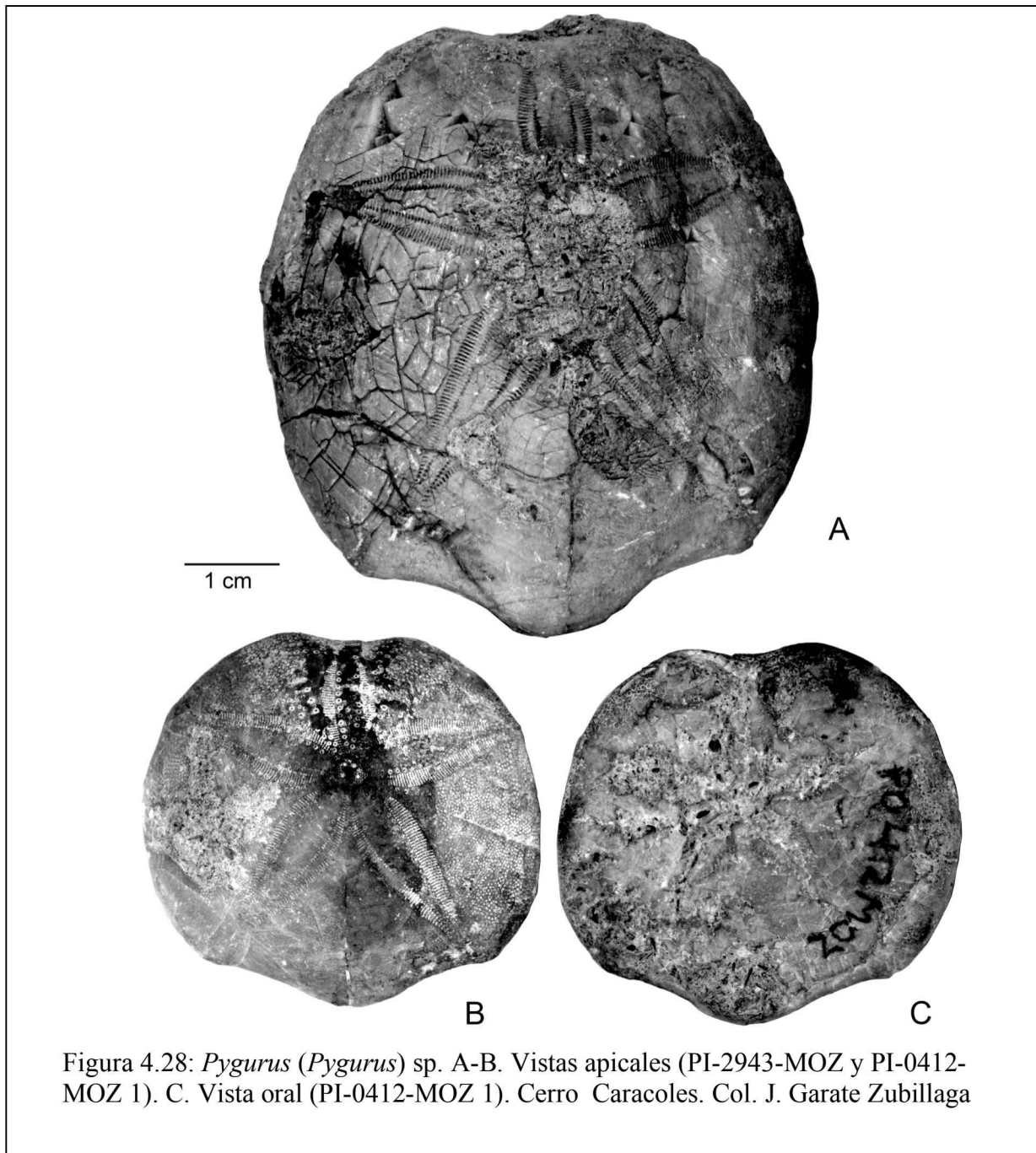
alejarse del ambulacro 3 disminuye el tamaño de los tubérculos, tubérculos más grandes en la cara adoral próximo al margen y menos densos, tubérculos en burreletes.

Comentarios: Este material identificado como *Pygurus (Pygurus)* sp. se caracteriza por la forma de su esqueleto, con el margen anterior inciso y el posterior muy pronunciado con escotaduras y los bordes laterales bien redondeados (Fig. 4.28).

Este material presenta importantes diferencias de tamaño, el ejemplar de mayor tamaño (69 mm largo, 62,3 mm ancho, 24 mm alto) y el de menor tamaño (39,2 mm largo, 42,2 mm ancho, 16,4 mm alto) corresponden a la misma localidad, las medidas promedio del material son 49,9 mm largo, 48,4 mm ancho y 19,4 mm alto. Probablemente estas diferencias de tamaño estén relacionadas con la edad de los especímenes, pero dado que los ejemplares disponibles son escasos no es posible realizar un estudio más detallado.

Pygurus (Pygurus) lampas (de la Beche 1833) se diferencia muy bien por la forma de su esqueleto, ya que posee un margen posterior muy rostrado, aproximadamente el 50% del mismo se desarrolla en dicha extensión y su perfil es bastante globoso. Además, los filodos se encuentran muy deprimidos y los burreletes muy desarrollados. *Pygurus (Pygurus)* sp. no puede identificarse con esta especie por la gran prolongación de su esqueleto en el margen posterior, porque los filodos no se encuentran deprimidos y porque los burreletes no están tan desarrollados (Smith y Wright, 2000).

Pygurus (Pygurus) motmollini (Agassiz 1839) es muy similar al material asignado a *P. (Pygurus)* sp. por el margen anterior inciso y el posterior rostrado, se diferencia en el ancho de la zona porífera, que es menor en esta especie y en el tamaño de la corona ya que esta especie posee un diámetro de 9 cm, mientras que el material estudiado es de 5 cm. Otra diferencia observada es la presencia en *P. motmollini* de unas pequeñas protuberancias en la unión entre placas interambulacrales (d'Orbigny, 1853-55, pág. 305, lám. 916).



Ubicación estratigráfica y edad: Formación Picún Leufú: en la comarca al noroeste de Zapala, los niveles portadores de *Pygurus* en esta unidad tendrían una edad tithoniana superior, sobre la base de sus amonoideos (Leanza, 1973). Formación Chachao: la localidad Cerro Plomo, la edad

de la Formación Chachao sería berriasiana superior-valanginiana (Broens y Pereira, 2005), sobre la base de su contenido fosilífero (Aguirre-Urreta, 2001).

Pygurus (Mepygurus) Pomel, 1883

1962 *Pygurus (Mepygurus)* Kier, Revision of the Cassiduloid echinoids, p. 48, lám. 2, figs. 2-5, fig. de texto 25, cuadro 3 fig. a-c, cuadro 4 (Caloviano).

1966 *Pygurus (Mepygurus)* Kier, Cassiduloids. En Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U Echinodermata 3, vol. 2: U499, fig. texto 388. 1.

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

Diagnosis: Esqueleto bajo, ancho, levemente redondeado; sistema apical central a levemente anterior; filodos deprimidos, estrechos; tres a cuatro series de poros pares en cada mitad ambulacral no conjugados, primer poro par muy próximo al borde del peristoma, periprocto inframarginal y ovalado (Pomel, 1883; Kier, 1962).

Pygurus (Mepygurus) sp.

Figura 4.29

Material: Formación Picún Leufú: 4 ejemplares PI-1099-MOZ, PI-5580-MOZ, PI-2944-MOZ, PI-0368-MOZ de Picún Leufú, 2 ejemplares PI-2716-MOZ, PI-3583-MOZ de Cerro del Burro, 1 ejemplar PI-2945-MOZ de Cerro Lotena, todas las localidades en la provincia del Neuquén.

Descripción

Esqueleto: tamaño mediano, bajo, pentagonal, borde anterior romo y posterior pronunciado; bordes laterales rectos (Fig. 4.29).

Sistema apical: pequeño; tetrabasal; central a levemente anterior; genital 2 se extiende posteriormente separando las genitales 1 y 4; oculares en contacto y perforadas.

Ambulacros: petaloides; llegan al margen; tendencia a cerrarse hacia el ámbito; amplia zona porífera; poros pares conjugados, poro externo elongado e interno redondeado.

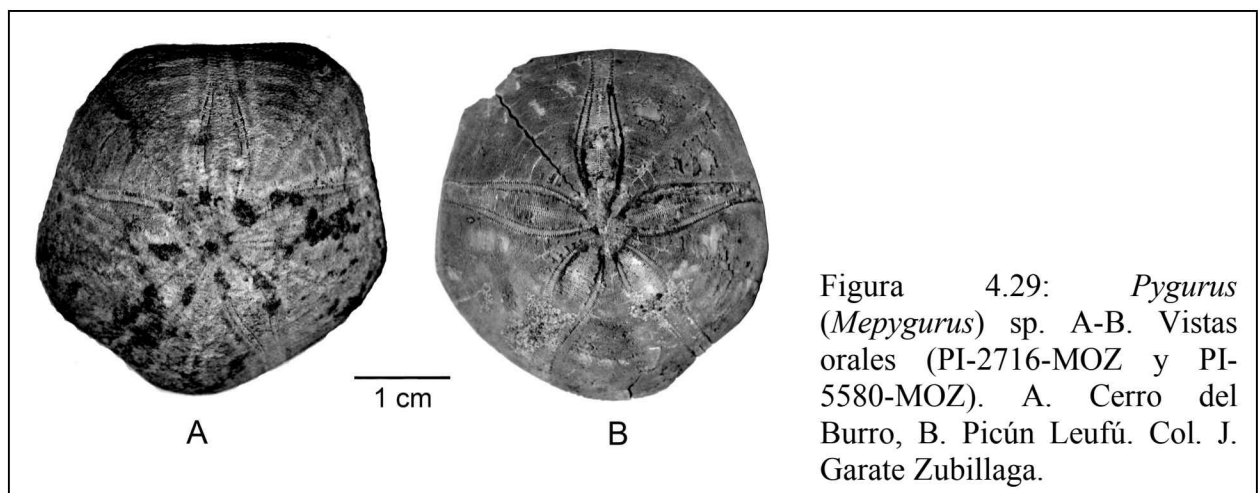
Interambulacros: no puede observarse si los tubérculos primarios están o no perforados.

Periprocto: marginal a inframarginal; surco anal triangular.

Peristoma: anterior; pentagonal; más ancho que largo; no se observó bien en el material por estar cubierto por sedimento.

Floscelo: burreletes muy desarrollados; filodos con tres series de poros pares en cada mitad ambulacral; poros pares llegan al peristoma; sin poros bucales; no se observó bien en el material por estar cubierto de sedimento.

Tuberculación: tubérculos adapicales distribuidos homogéneamente en todos los interambulacros, tubérculos adorales próximos al margen de mayor tamaño.



Comentarios: El material correspondiente a *Pygurus* (*Mepygurus*) sp. se caracteriza básicamente por la forma de su corona pentagonal (Fig. 4.29), sus ambulacros muy amplios con una zona

porífera muy ancha y su periprocto en un surco anal triangular. Su tamaño es mediano, aunque hay un ejemplar bastante más pequeño (36,1 mm largo, 35,5 mm ancho, 14,2 mm alto), el tamaño promedio es 47,6 mm para el largo, 46,4 mm para el ancho y 16,3 mm para el alto.

Pygurus (Mepygurus) depressus (Agassiz y Desor, 1847) se diferencia principalmente por su esqueleto más circular y su gran tamaño (82mm) (Kier, 1962), el material estudiado en esta tesis posee un esqueleto más claramente pentagonal y su tamaño es menor (47mm). Estas diferencias se han confirmado al estudiar material depositado en el Museo de Historia Natural de Londres (PEK 537A, E43211, 46317).

Pygurus (Mepygurus) michelini Cotteau (1849) posee un esqueleto subpentagonal con ambulacros bien petaloides y tubérculos muy pequeños, homogéneamente distribuidos adapicalmente, que aumentan su tamaño adoralmente. Su peristoma es pentagonal y excéntrico, los filodos están bien desarrollados con tres series de poros pares en cada mitad ambulacral, las dos series internas tienen aproximadamente 15 poros pares mientras que la externa cuenta con 20 aproximadamente. Su periprocto es ovalado y se ubica en una depresión profunda en la cara oral muy próximo al margen. Esta especie es muy similar al material identificado en esta tesis como *P. (Mepygurus) sp.*, pero no es posible asignarlo a esta especie ya que los filodos y el peristoma no pueden observarse bien en nuestro material porque la cara oral se encuentra cubierta por sedimento. Además, su periprocto es triangular, mientras que en *P. (M.) michelini* es ovalado. En la cara adapical del material estudiado en esta tesis, se observan los ambulacros que son iguales a los de esta especie, al igual que la ubicación del sistema apical. Pero la determinación solamente de los caracteres de la cara adapical no son suficientes para realizar una identificación a nivel específico, a pesar de su similitud con la especie *P. (M.) michelini*.

Ubicación estratigráfica y edad: Formación Picún Leufú. De acuerdo a los estudios de Leanza (1973) y Leanza y Hugo (1997) las capas portadoras tendrían una edad tithoniana media a superior, sobre la base del contenido de amonites.

Familia Nucleolitidae L. Agassiz y Desor 1847

Diagnosis: Esqueleto circular a elongado, mediano a grande, sistema apical tetrabasal, con o sin placas complementarias o catenarias, pétalos moderadamente desarrollados, generalmente abiertos, estrechos, zona porífera estrecha, ambulacros con poros dobles en todas sus placas, excepto en *Olygopygus*, filodos estrechos a levemente ensanchados, dos series de poros pares en cada mitad ambulacral, sin poros bucales excepto en *Olygopygus*, burreletes moderadamente desarrollados, tubérculos adorales de igual tamaño o levemente más grandes que los adapicales, periprocto aboral a supramarginal (Kier, 1962).

Comentarios: El biocrón de esta familia abarca del Jurásico medio (Bajociano) al Eoceno superior. Según Smith y Wright (2000) esta familia comprende a un grupo con caracteres primitivos dentro del orden Cassiduloida. Se diferencia de la familia Clypeidae por sus pétalos más cortos, comparando ejemplares de tamaños similares y se diferencia de la familia Catopygidae en la posición aboral del periprocto. De acuerdo a estos autores, los siguientes géneros se ubican dentro de la familia Nucleolitidae: *Nucleolites* Lamarck 1801, *Clypeopygus* d'Orbigny 1856, *Nucleopygus* L. Agassiz, 1840, *Phyllobrissus* Cotteau 1859, *Pseudosorella* Etallon 1859, *Pygaulus* L. Agassiz in Agassiz y Desor 1847, *Pygorhynchus* L. Agassiz, 1839, *Pygopistes* Pomel 1883, *Hypopygurus* Gauthier 1889, *Olopygus* de Loriol, 1888 y *Hemicara* Schlüter 1902.

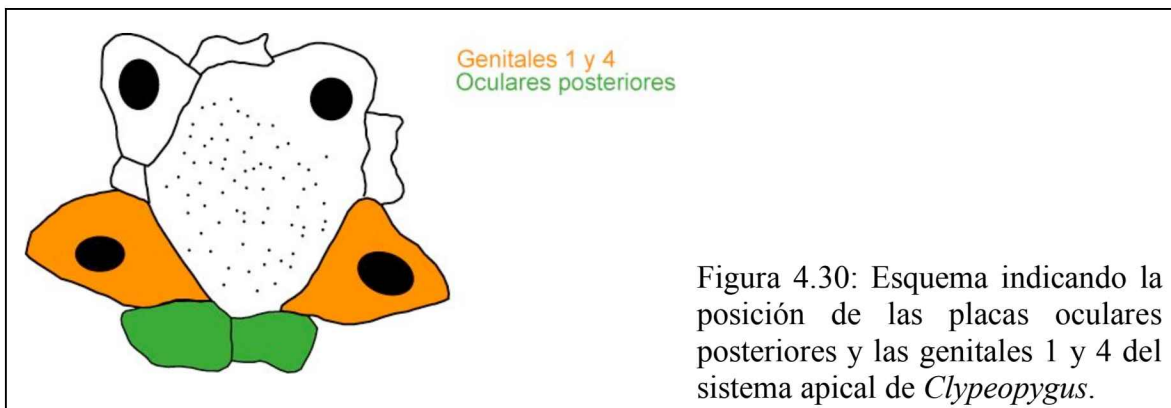
En este trabajo se estudiaron ejemplares fósiles pertenecientes a los géneros *Clypeopygus* y *Pygorhynchus*.

Género *Clypeopygus* d'Orbigny, 1856

Especie tipo: *Clypeus paultrei* Cotteau 1851, por designación subsiguiente de d'Orbigny (1858, p. 420).

Diagnosis: Esqueleto mediano, ovalado a oblongo, deprimido, estrechándose anteriormente y ensanchándose hacia atrás con escotadura formada por la proximidad del surco anal; sistema apical anterior, dicíclico y tetrabasal, placas oculares perforadas y levemente triangulares; cara oral cóncava en el centro, filodos amplios bien desarrollados con poros dobles en dos series de poros pares en cada mitad ambulacral; sin poros bucales, burletes bien desarrollados; peristoma anterior, pentagonal, con igual ancho que largo. Periprocto ovalado y mediano, supramarginal y en un surco anal profundo ubicado en forma oblicua. Ambulacros subpetaloideos, estrechos y largos, posteriores levemente sinuosos, por la ubicación del surco anal. Poros pares conjugados, externo alargado transversalmente, interno redondeado. Tubérculos primarios, en cara apical densamente distribuidos, pequeños, en cara oral de mayor tamaño (Kier, 1962; Smith y Wright, 2000).

Comentarios: El sistema apical de *Clypeopygus* es monocíclico con placas oculares perforadas. La estructura del sistema apical, por su carácter de tipo monocíclico, provoca que las placas genitales no estén en contacto (Fig. 4.30).



En diversas oportunidades se ha identificado material proveniente de la cuenca Neuquina-Aconcagüina como *Clypeopygus*. Dicho material fue estudiado en este trabajo de tesis y se indicó oportunamente cual es su correcta identificación y se realizaron las comparaciones necesarias. Gran parte de ese material corresponde al género *Pygopyrina* y proviene de diferentes localidades (véase pag. 146).

Clypeopygus posee algunas similitudes con *Phyllobrissus* Cotteau 1859 como por ejemplo la ubicación del periprocto, pero en este último género es más marginal y el surco anal es aplanado posteriormente. *Phyllobrissus* se diferencia por la estructura de los filodos, que depende de la especie, pero pueden tener mayor cantidad de poros pares en cada serie y ambos poros de igual tamaño o pocos poros en cada serie y con el poro externo de mayor tamaño, mientras que en *Clypeopygus* ambos poros son semicirculares y cada serie posee menos poros pares (6 la interna y 10 la externa). *Phyllobrissus* además tiene un esqueleto más globoso (Kier, 1962), mientras que *Clypeopygus* posee un margen posterior más aplanado.

El biocrón del género *Clypeopygus* abarca desde el Valanginiano al Hauteriviano (Kier, 1962; Smith y Wright, 2000). Especies de este género han sido reconocidas en Europa (España, Francia, Inglaterra), norte de África y América del Sur (Argentina) (Fig. 4.31).

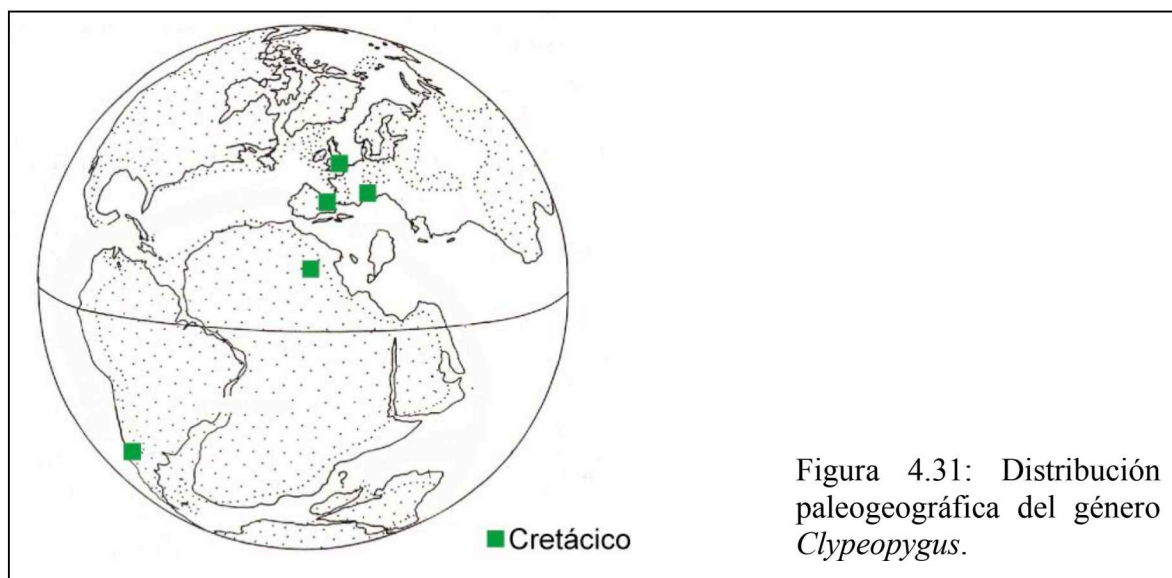


Figura 4.31: Distribución paleogeográfica del género *Clypeopygus*.

Clypeopygus robinaldinus d'Orbigny, 1856

Figura 4.32

1856 *Clypeopygus robinaldinus* d'Orbigny, Échinoides irréguliers: Paléontologie Française, Terrains Crétacés, ser. I, vol. 6, p. 422, lám. 965, figs. 1-6.

1857 *Clypeopygus robinaldinus*, Desor, Synopsis des échinides fossiles, p. 274.

1907 *Clypeopygus robinaldinus* d'Orbigny. sp., Haupt, Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Beilage-Band 23, p. 223.

1931 *Clypeopygus robinaldinus*, Weaver, Memoirs Washington University 1, p. 169, lám. 12, figs. 17, 18, 19.

2000 *Clypeopygus robinaldinus*, Smith y Wright, Palaeontographical Society, Monographs Part 6, p. 395, lám. 130, figs. 1-12; figs. texto 151, 152.

Holotipo: *Nucleolites robinaldinus* Cotteau 1851. Catalogue méthodique des échinides néocomiens de L'Yonne. Bulletin Société Sciences Histoire Naturelle Yonne, vol. 5. p. 10, por designación subsiguiente de d'Orbigny, 1856, p. 422, lám. 965, figs. 1-6.

Material: Formación Agrio, Miembro Pilmatué: 1 ejemplar CPBA 20209 de Arroyo Relincho, Mendoza, 78 ejemplares CPBA 20148 y 20 ejemplares PI-6913-MOZ (nivel 1) y 16 ejemplares CPBA 20149 (nivel 2) de Cerro Negro de Covunco, 1 ejemplar CPBA 20211 de Cerro Mesa de Covunco, 2 ejemplares CPBA 20147, 1 ejemplar CPBA 6988 de Cerro Lotena, 128 ejemplares CPBA 20156 y 30 ejemplares PI-6914-MOZ de Cerro IGM (o Birrete) y 9 ejemplares CPBA 20185 de Barda Marucho, todas las localidades excepto Arroyo Relincho (Mendoza), en la provincia de Neuquén.

Diagnosis: Esqueleto deprimido, trapezoidal a levemente cuadrado, estrecho hacia delante, ensanchado ligeramente hacia atrás, donde se ubica el ancho máximo. Cara oral ligeramente cóncava con surco suave desde el peristoma al margen. Peristoma pentagonal anterior, burreletes y filodos desarrollados. Periprocto supramarginal en un surco anal triangular; ambulacros largos y estrechos, ambulacro tres recto, el resto levemente sinuosos. Poros pares con poro externo alargado e interno redondeado, poro par conjugado. Tubérculos escrobiculares pequeños en la cara apical y de mayor tamaño en la cara oral (Kier, 1962).

Descripción

Esqueleto: pequeño a mediano, con medidas promedio: largo 23 mm, ancho: 20 mm, alto: 9 mm, de forma trapezoidal, con ancho máximo posterior al inicio del surco anal, extremo anterior redondeado y posterior levemente aplanado e inciso por la cercanía del surco anal (Fig. 4.32).

Sistema apical: tetrabasal, anterior, gonoporos alineados con los interambulacros, placas genitales posteriores separadas por el madreporito que se extiende posteriormente, placas oculares perforadas.

Ambulacros: petaloides, poros pares uniseriados y conjugados. En la cara adapical el poro interno es redondeado y el externo es elongado transversalmente en forma de gota; hacia el ámbito el poro externo se redondea y se aproxima al interno y el par se coloca casi verticalmente en el ámbito; zona porífera amplia que se estrecha hacia el ámbito. Cara adoral: ambos poros son redondeados hasta el peristoma y la zona porífera es estrecha.

Interambulacros: tubérculos pequeños, crenulados y perforados, gránulos en el resto de la superficie no ocupada por los tubérculos.

Periprocto: supramarginal, ubicado en un surco anal triangular con paredes rectas y base plana, se extiende posteriormente, casi alcanzando el margen de la corona.

Peristoma: ovalado a pentagonal, anterior, más ancho que largo.

Floscelo: filodos bien desarrollados, formados por dos series de poros pares en cada mitad ambulacral, 10 poros pares en la serie externa y 5 en la interna, levemente deprimidos, sin poros bucales; burreletes moderadamente desarrollados.

Tuberculación: distribución densa y homogénea en toda la superficie de la corona.

Comentarios: La especie *Clypeopygus robinaldinus* ha sido recientemente estudiada por Smith y Wright (2000) sobre la base de ejemplares del Valanginiano inferior de Gran Bretaña. En primer lugar las dimensiones difieren bastante; estos autores indican que los especímenes más grandes poseen una longitud de 48,1 mm y un ancho de 50 mm, que es el doble de la medida de los ejemplares estudiados en esta tesis y de los originales de d'Orbigny (1856); describen además especímenes más pequeños de 19,1 mm de largo y 19 mm de ancho, a los que agrupan como juveniles. Smith y Wright (2000) describen al sistema apical como casi central, mientras que en la descripción original d'Orbigny (1856) lo ubica de posición anterior.

Según Smith y Wright (2000) la zona interporífera es amplia, siendo el doble de la porífera y en el material de Argentina, adapicalmente son aproximadamente del mismo tamaño. Los filodos están formados por una serie interna doble de poros pares en los especímenes grandes descritos por Smith y Wright (2000), pero no así en los pequeños. Lamentablemente, este carácter no es descrito por d'Orbigny en su descripción original, pero en el material estudiado, la serie interna de los filodos posee una sola serie de poros pares, al igual que la externa, rasgo en el que también coincide la descripción de Kier (1962).

Si se compara *Clypeopygus robinaldinus* con *C. subquadratus* d'Orbigny 1856, hay una gran similitud morfológica; sin embargo esta última especie tiene el periprocto más cercano al margen y el surco anal es más redondeado. Además, la corona es más alargada anteroposteriormente, el peristoma y sistema apical están desplazados levemente hacia adelante y

en los poros pares de los ambulacros el externo no está tan alargado transversalmente (d'Orbigny, 1856).

Respecto de *C. renaudi*, la diferencia más notable es la falta de gránulos en las placas ambulacrales que si posee *C. robinaldinus* (d'Orbigny 1856).

Clypeopygus michelini tiene esqueleto muy globoso, peristoma casi circular y filodos menos desarrollados (d'Orbigny, 1856). Finalmente en *C. oviformis* d'Orbigny 1856, el periprocto es completamente marginal, el esqueleto es bastante globoso, los ambulacros casi rectos y con ambos poros pares redondeados y el peristoma y el sistema apical de posición casi central.

En la gran cantidad de ejemplares analizados aquí hay una importante variación de tamaños, entre 1 y 4 cm, aunque no es posible determinar diferentes grupos de edades, pero si se puede afirmar que el conjunto representa individuos maduros de diferentes edades, ya que todos tienen sus poros genitales abiertos (Melville y Durham, 1966). Un dato a tener en cuenta es que la mayoría de los equinodermos son sexualmente maduros a partir de los dos años (Lawrence, 1987) por lo que los ejemplares estudiados podrían tener al menos dos años de edad.

Un carácter interesante de estudiar son los poros pares de los ambulacros que ha sido profundamente analizado por Smith (1980) quien describe detalladamente la estructura de los mismos e indica que es posible inferir la función de los podios observando la forma de los poros pares en los equinoideos fósiles. En el caso de *Clypeopygus robinaldinus* sus poros adapicales son del tipo anisoporos conjugados. Por el tamaño de la partición interporal los podios adapicales cumplirían funciones respiratorias y se dice que son poros divergentes en forma primaria o secundaria. Los poros orales son pequeños y redondeados, se encuentran muy próximos entre sí lo que sugiere que su función sería la de capturar partículas, por lo que llevarían podios succionadores. Los podios que rodean al peristoma poseen una función especial que es la de

capturar partículas y transportarlas hacia el peristoma, desarrollándose más los filodos, lo que conduce al aumento en el número de poros pares.

Ubicación estratigráfica y edad: Formación Agrio, Miembro Pilmatué: subzona de *Pseudofavrella angulatiformis* y subzona de *Neocomites* sp. (zona de *Pseudofavrella angulatiformis*), Valanginiano tardío. Subzona de *Holcoptychites neuquensis*, subzona de *Holcoptychites agrioensis* y subzona de *Olcostephanus laticosta* (zona de *Holcoptychites neuquensis*), Hauteriviano temprano (Aguirre-Urreta *et al.*, 2005).

Género *Pygorhynchus* L. Agassiz, 1839

Especie tipo: *Catopygus obovatus* L. Agassiz 1836 por designación subsiguiente de Lambert 1898, p. 162.

Diagnosis: Esqueleto de tamaño mediano a grande, ancho máximo posterior al centro, margen anterior romo, margen posterior se expande levemente, perfil bajo; algunas especies moderadamente infladas; sistema apical tetrabasal, anterior; pétalos bien desarrollados, amplios, con leve tendencia a cerrarse distalmente, zona porífera estrecha, poros conjugados, placas ambulacrales con poros dobles; periprocto marginal a inframarginal, elongado anteroposteriormente; peristoma anterior, oblicuo o regular y deprimido; burreletes bien desarrollados, filodos con pocos poros dobles, levemente ensanchados, formados por dos series de poros dobles en cada mitad ambulacral, de 8 a 10 en serie externa y 3 a 5 en serie interna; sin poros bucales (Fig.4.33) (Kier, 1962).

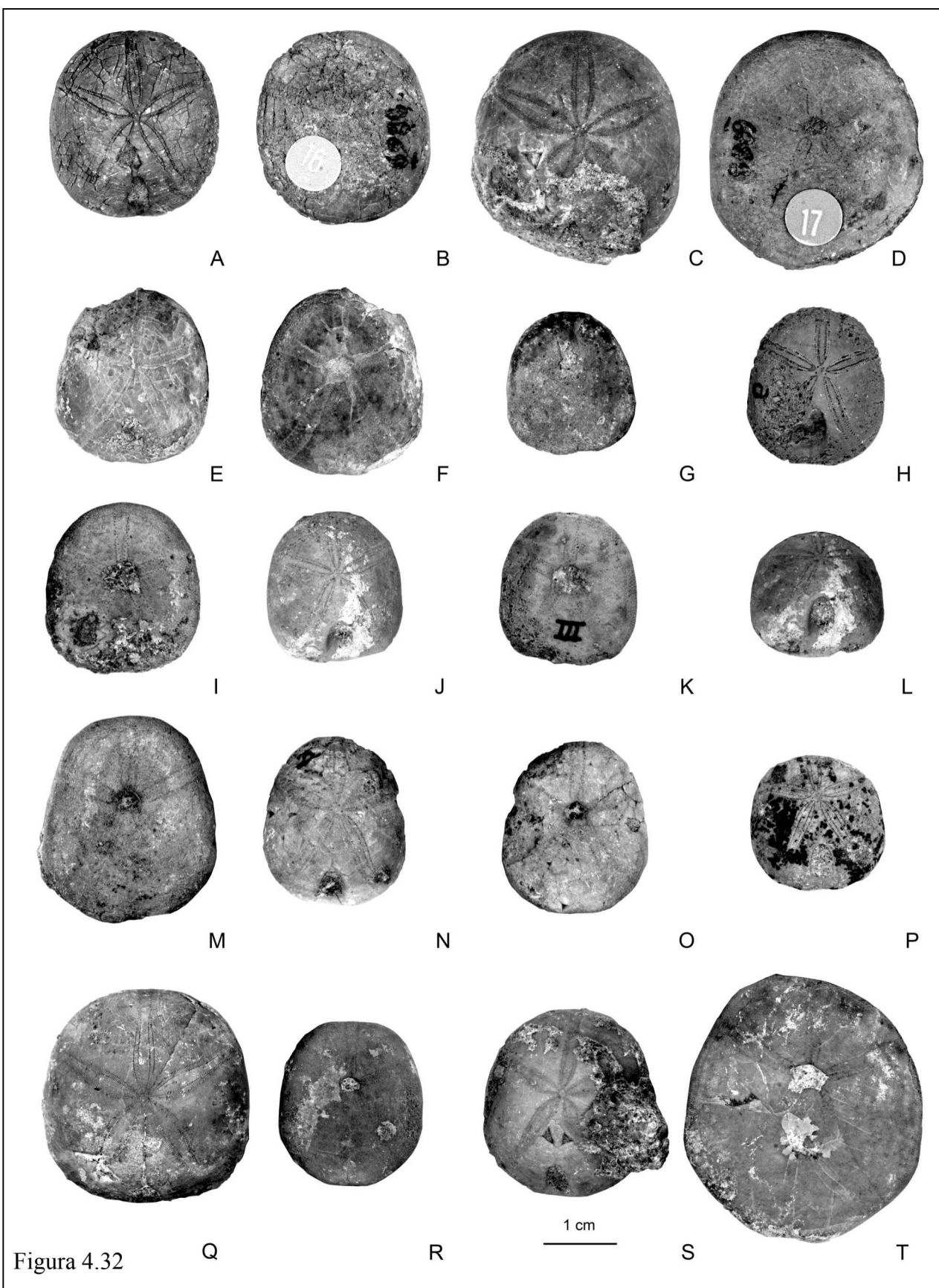


Figura 4.32: *Clypeopygus robinaldinus*. A. Vista apical. B. Vista oral (CPBA 6988-1). C. Vista apical. D. Vista oral (CPBA 6988-2). E. Vista apical. F. Vista oral (CPBA 20185-2). G. Vista oral (CPBA 20185-1). H. Vista apical (CPBA 20149-I). I. Vista oral (CPBA 20149-II). J. Vista apical (CPBA 20149-II). K. Vista oral (CPBA 20149-III). L. Vista marginal del periprocto (CPBA 20149-III). M. Vista oral (CPBA 20148-IV). N. Vista apical. O. Vista oral (CPBA 20148-V). P. Vista apical (CPBA 20148-1). Q. Vista apical (CPBA 20156-VI). R. Vista oral (CPBA 20156-VIII). S. Vista apical (CPBA 20156-1). T. Vista oral (CPBA 20156-II). A-D, Cerro Lotena, E-G, Barda Marucho. H-P, Cerro Negro de Covunco. Q-T, Cerro IGM.

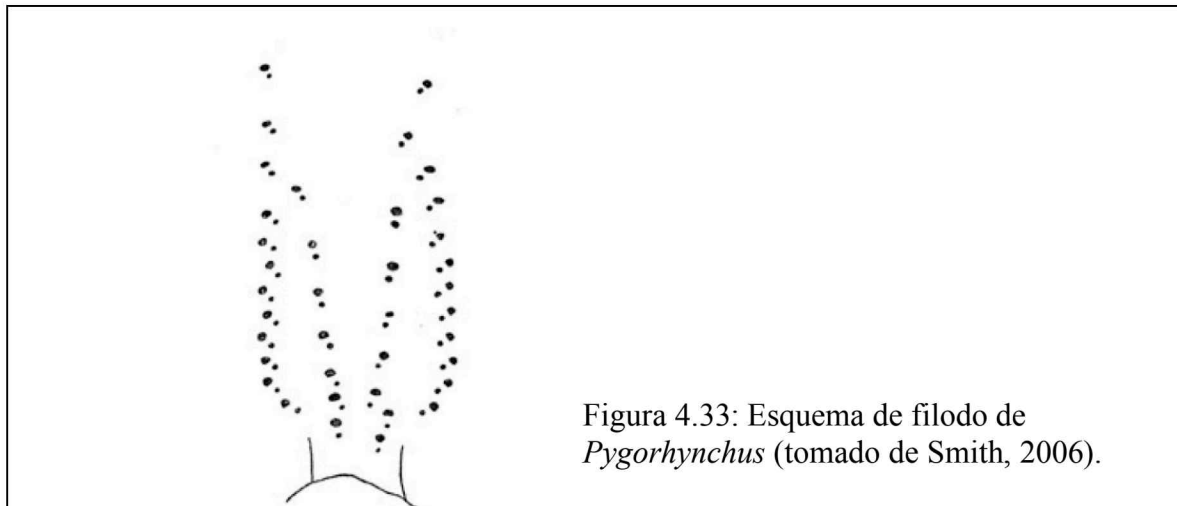
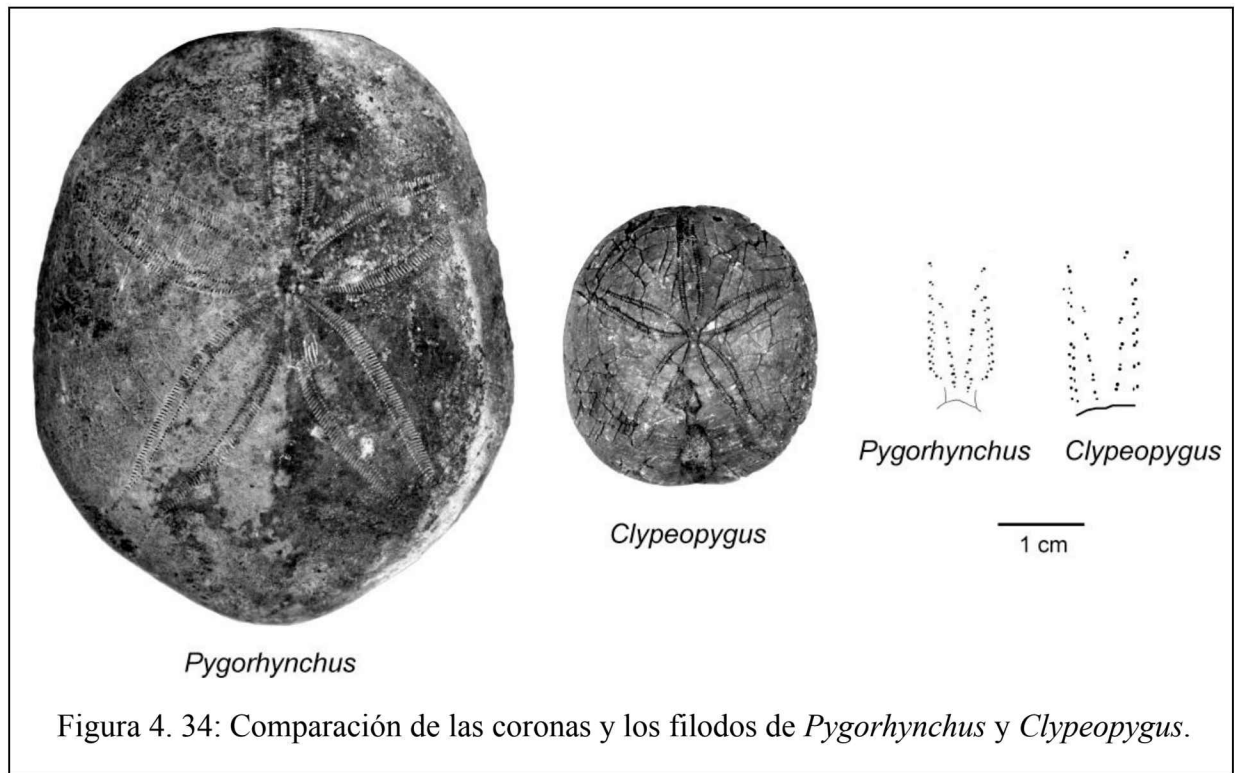


Figura 4.33: Esquema de filodo de *Pygorhynchus* (tomado de Smith, 2006).

Comentarios: Si se compara *Pygorhynchus* con *Clypeopygus*, ese género es de muy fácil reconocimiento, por sus mayores dimensiones, la forma de su perímetro alargado y subpentagonal, su periprocto inframarginal y el desarrollo de pétalos, filodos y burreletes (Fig. 4.34).

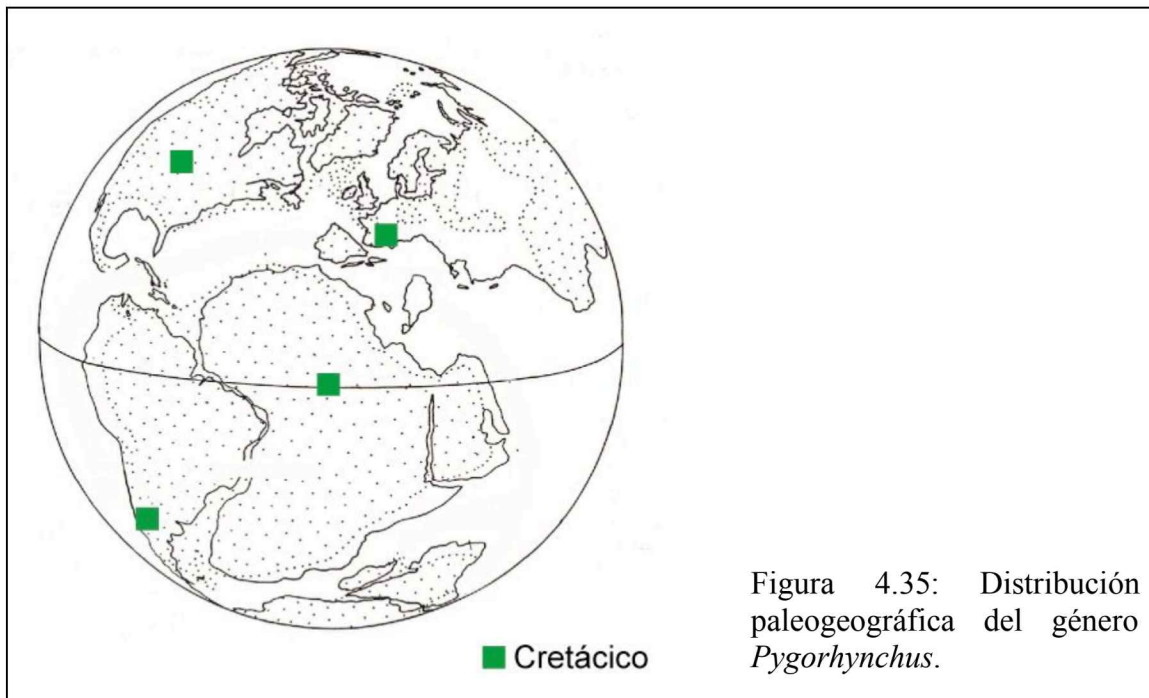
Pygopistes Pomel 1883, se diferencia de *Pygorhynchus* por su esqueleto muy globoso, sus pétalos casi continuos hasta el peristoma y el menor desarrollo de sus filodos. Además, los tubérculos primarios son de mayor tamaño y el periprocto es marginal, de modo tal que en una vista en planta se observa una pequeña incisión en el margen posterior (Kier, 1962).



Con respecto a *Hypopygurus* Gauthier 1889, las diferencias se encuentran en el perímetro, que en este género es más redondeado, en los pétalos que son más rectos y abiertos y en su peristoma que es casi central y de mayor tamaño, mientras que el periprocto tiene una ubicación y forma similar a *Pygorhynchus* (Kier, 1962).

En *Plagiochasma* Pomel 1883, el periprocto es supramarginal, los tubérculos están muy bien desarrollados, son grandes en la cara adapical y adoral y en esta última son menos densos; el peristoma es casi circular y anterior y la corona es globosa, con un perfil lateral perfil asimétrico, que baja hacia el margen posterior (Kier, 1962).

El biocrón del género *Pygorhynchus* abarca desde el Valanginiano al Albiano (Kier, 1962; Smith, 2006). Especies de este género han sido registradas en Europa, África, América del Norte y América del Sur (Argentina) (Fig.4.35).



Pygorhynchus obovatus (L. Agassiz 1836)

Figura 4.36

1837 *Nucleolites obovatus*, Des Moulins, Études sur les Échinides. Actes Société Linnéen Bordeaux, Tom 9, p. 362, N° 30.

1840 *Pygorhynchus obovatus* L. Agassiz, Echinides de la Suisses, Nouveaux Mémoires de la Société Helvétique des Sciences Naturelles, vol. IV, p. 55, lám. 8, figs. 18-20.

1847 *Pygurus obovatus*, Agassiz, Catalogue raisonné, des genres et des espèces de la classe des Echinodermes: Précédé d'une introduction sur l'organisation, la classification et le développement progressif des types dans la série des terrains. Annales de Sciences Naturelles Série III, Tomo, VI-VIII, P. 105 (modèles Q21, Q22).

1855 *Botryomycoses obovatus* d'Orbigny, Échinoides Irréguliers: Paléontologie Française, Terrains Crétacés, ser. I, vol. 6, p. 335, lám. 929.

1962 *Pygorhynchus obovatus*, Kier, Revision of the Cassiduloid echinoids, p. 84, lám. 12, figs. 1-5; fig. texto 70.

Holotipo: *Catopygus obovatus* Agassiz, L. 1836. Notice Mémoires de la Société des Sciences Naturelles Neuchâtel, vol. I, p. 136. Museum of Comparative Zoology, Harvard, N° 772.

Material: Formación Agrio: Miembro Agua de la Mula. 410 ejemplares CPBA 20142 y 129 ejemplares PI-6915-MOZ de Agua de la Mula, 1 ejemplar CPBA 20162 de Salado, 34 ejemplares CPBA 20141 de Cerro Marucho y 1 ejemplar CPBA 20212 de Aguada Florencio, todas las localidades en la provincia del Neuquén.

Diagnosis: Corona grande, perfil bajo, margen anterior romo, posterior en punta; sistema apical anterior, tetrabasal; madreporito grande, se extiende posteriormente entre las placas genitales posteriores. Pétalos bien desarrollados, llegando casi al margen con tendencia a cerrarse distalmente, amplia zona interporífera; poros conjugados, externo en forma de hendidura alargada, interno levemente alargado. Periprocto inframarginal, en un surco anal más alto que ancho; peristoma anterior pentagonal; burreletes bien desarrollados, filodos con poros pares, poros internos mucho más pequeños que los externos; sin poros bucales (Kier, 1962).

Descripción

Esqueleto: grande, alargado anteroposteriormente con el margen anterior romo y el posterior que culmina en una punta suave, de perfil bajo, con la cara oral levemente cóncava, el ancho máximo es posterior al centro (Fig. 4.36).

Sistema Apical: tetrabasal, anterior, monocíclico, sin placas complementarias, placas oculares perforadas, posteriores en contacto, genitales posteriores no se tocan, separadas por la

interposición del madreporito y las oculares posteriores.

Ambulacros: petaloides, tendencia a cerrarse distalmente; zona porífera estrecha respecto de la interporífera, aproximadamente la mitad; poros conjugados, poro externo alargado transversalmente e interno redondeado.

Interambulacros: tubérculos primarios crenulados y perforados.

Periprocto: inframarginal, se ubica en un surco anal levemente marginal de forma triangular, más alto que ancho, el surco anal se desarrolla en la zona del margen en punta.

Peristoma: anterior, pentagonal y el área que lo rodea deprimida (Fig. 4.36K).

Floscelo: burreletes bien desarrollados, los filodos formados por dos series de poros dobles en cada mitad ambulacral, con una serie externa de 10 poros pares y una interna de 6 poros pares, poro interno mucho más pequeño que el externo, sin poros bucales.

Tuberculación: tubérculos densos adoralmente, no se observan en la adapical.

Comentarios: Las características de la corona, como la forma del perímetro, la ubicación de la zona más ancha, su perfil bajo y la depresión del peristoma del material estudiado coinciden absolutamente con la descripción de *Pygorhynchus obovatus* del Neocomiano de Francia y Suiza (Kier, 1962). La única diferencia residiría en la forma del peristoma ya que L. Agassiz (1839) indica que dos especímenes tienen el peristoma regular y uno oblicuo, mientras que d'Orbigny (1855) lo describe y figura como oblicuo. En este trabajo se observaron 120 ejemplares con un peristoma pentagonal, como se indicó en la diagnosis.

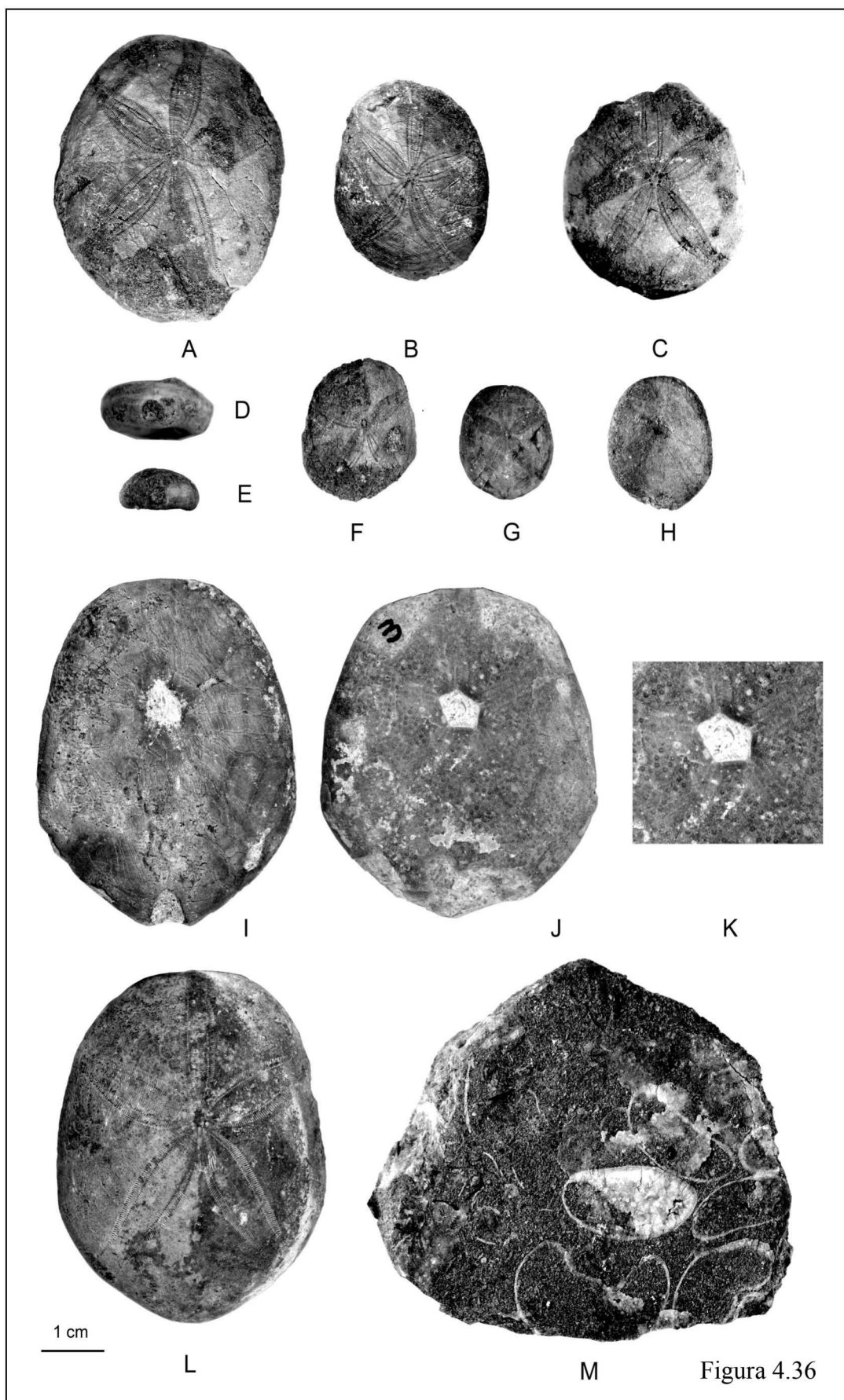
El material procedente de distintas localidades se ha identificado como perteneciente a una única especie, aunque se hallaron algunas diferencias de tamaño que se explicarán a continuación. Los ejemplares del Cerro Marucho responden completamente a la diagnosis anterior (Fig.4.36 I-L), las dimensiones promedio de los mismos son: largo 45,5 mm, ancho 38,7 mm y alto 17,4 mm. Sin embargo, los de la localidad de Agua de la Mula presentan una gran

variedad de tamaño y las medidas promedio son: largo 22,5 mm, ancho 19,2 mm y alto 8,4 mm; estas dimensiones corresponden a menos del 50% de los casos mencionados antes. Por otra parte, estas dimensiones no consideran un conjunto de ejemplares (39 ejemplares), de un tamaño bastante menor, que podrían ser juveniles y tienen las siguientes medidas promedio: largo 13,91 mm, ancho 12,25 mm y alto 6,1 mm.

En el reino animal es conocido que los nutrientes son utilizados diferencialmente, según las condiciones ambientales, en el crecimiento somático o en la reproducción. Estas condiciones ambientales a las que nos referimos son los factores físico-químicos o a la disponibilidad de alimentos. Respecto a esta última se ha visto que muchos equinoideos, bajo condiciones de disponibilidad de alimentos, no aumentan su tasa de crecimiento o su tamaño, pero si se reproducen (Lawrence y Lane, 1982). La estrategia parecería dirigir los nutrientes hacia la reproducción a pesar de que la puesta sea menor por el pequeño tamaño de los individuos sexualmente maduros (Lawrence, 1987).

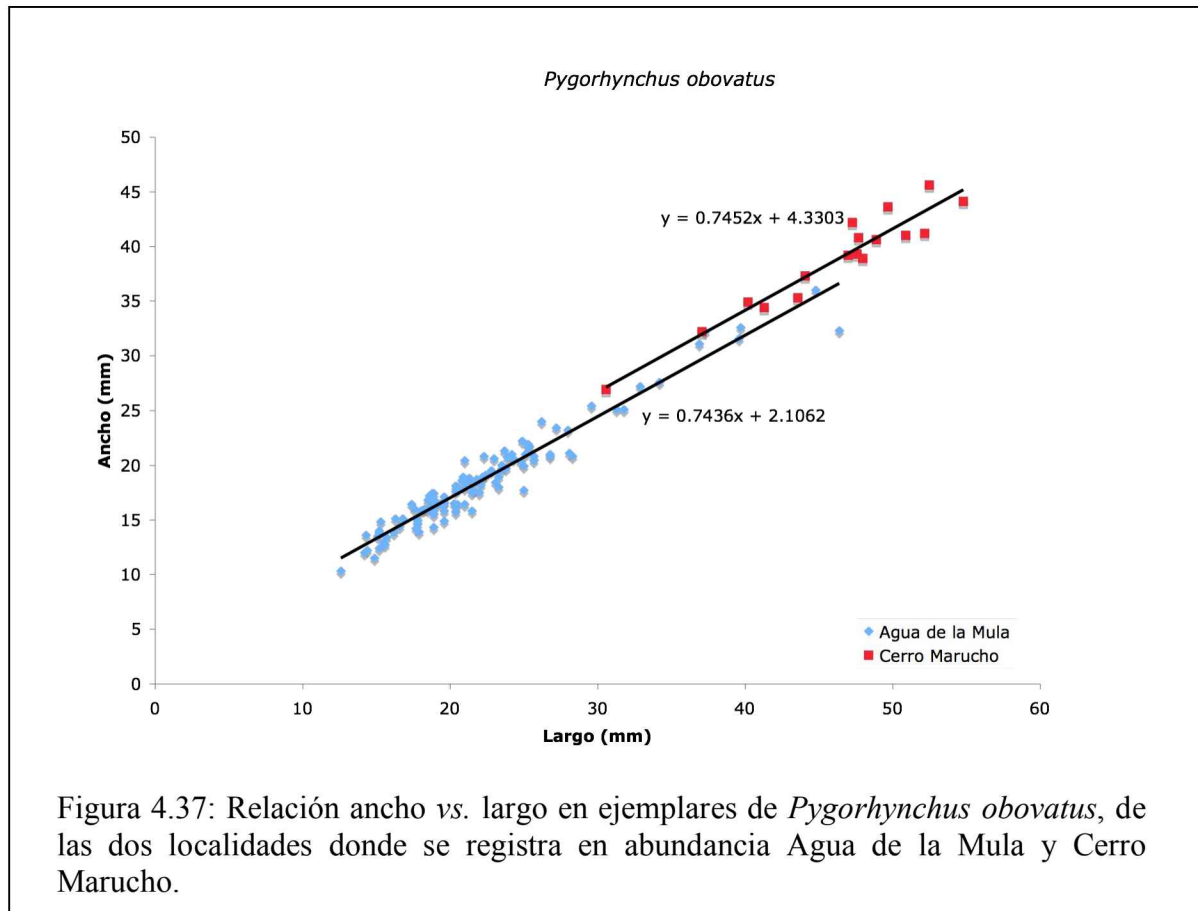
Lawrence y Lane (1982) indican que los equinodermos tiene la capacidad de reabsorber la pared de su cuerpo en respuesta a la limitación extrínseca de alimentos, disminuyendo su tamaño corporal a uno más indicado según la disponibilidad de alimentos. Sobre este tema Ebert (1968) comenta que los equinoideos tienen una serie de tamaños corporales según las condiciones locales.

Figura 4.36: *Pygorhynchus obovatus*. A-C. Vistas apicales (CPBA 20142-10), (CPBA 20142-19), (CPBA 20142-28). D-E. Vistas laterales del periprocto (CPBA 20142-25), (CPBA 20142-23). F-G. Vistas apicales (CPBA 20142-30), (CPBA 20142-40). H-J. Vistas orales (CPBA 20142-18), (CPBA 20141-5), (CPBA 20141-3). K. Detalle del peristoma y floscelo de J. L. Vista apical (CPBA 20141-1): M. Muestra de roca con acumulación de equinoideos (CPBA 20142). A-H, M. Agua de la Mila. I-L, Cerro Marucho.



Esta podría ser una explicación sobre las diferencias de tamaño entre los especímenes de Agua de La Mula y Cerro Marucho. En Agua de La Mula se halló un conjunto de especímenes de dimensiones bastante menores, desde ejemplares muy pequeños a medianos, mientras que en el Cerro Marucho los especímenes poseen dimensiones bastante similares entre sí y son de tamaño mayor (Fig.4.37).

Ubicación estratigráfica y edad: Formación Agrio: Miembro Agua de la Mula: zona de *Crioceratites diamantensis*, Hauteriviano tardío y zona de *Paraspiticeras groeberi*, Hauteriviano tardío-Barremiano temprano (Aguirre-Urreta *et al.*, 2005).



REFERENCIAS

- Agassiz, L. 1839-40.** Description des échinodermes fósiles de la Suisse: première parte. Spatangoides et Clypeastroides. *Neue Denkschriften der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die Gesamten Naturwissenschaften* I: 1-108, pl. 1-13.
- Agassiz, L. y Desor, P.J.E. 1847.** Catalogue raisonné, des familles, des genres et des espèces de la classe des Échinodermes : Précédé d'une introduction sur l'organisation, la classification et le développement progressif des types dans la série des terrains. *Annales des Sciences Naturelles* 3 Série, T. VI-VIII: 1-167, 1 pl.
- Aguirre-Urreta, M.B. 2001.** Marine Upper Jurassic-Lower Cretaceous Stratigraphy and Biostratigraphy of the Aconcagua- Neuquén Basin, Argentina and Chile. *Journal of Iberian Geology* 27: 71-90.
- Aguirre-Urreta, M.B., Rawson, P.F., Concheyro, G.A., Bown, P.R y Ottone, E.G. 2005.** Lower Cretaceous (Berriasian-Aptian) biostratigraphy of the Neuquen Basin. En G.D. Veiga et al. (Eds.) *The Neuquen Basin, Argentina. A case of study in Sequence Stratigraphy and Basin Dynamics*. Geological Society London, Special Publication 252: 57-81.
- 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.
- Beche, H.T. de la 1833.** On *Echinoaus lampas*. *Transactions of the Geological Society of London*, ser. 2, vol.1.
- Bernacosni, I. 1959.** Equinoideos fósiles de la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales. *Physis* XXI, N° 61: 137-176.
- Blanville, de H. 1816-1830.** *Dictionarie des Sciences Naturelles (Articles de Brongniart, de Blanville, Defrance y Desmarest aux tomes: II, Vii, XIV, XVI, XVIII, XXXV, XXXVII, XLVIII, L, LIV, et LX.*
- Broens, S. y Pereira, D.M. 2005.** Evolución estructural de la zona de transición entre las fajas plegadas y corridas de Aconcagua y Malargüe. Provincia de Mendoza. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 60: 685-695.
- Bronn, H.G. 1860.** *Klassen und ordnungen des Thierreichs*. v.1, *Amorphozoen*, 434p., 48 pls.
- Clark, H.L. 1925.** *A catalog of the Recent sea-urchins in the British Museum*, 278p., 12pls.
- Claus, C. 1880.** *Grundzüge der Zoologie*, 4th ed., vol. I, 822 pp. Marburg and Leipzig.
- Cotteau, G.H. 1849-1856.** *Études sur les echinides fossiles du département Ivonne l'ère partie, Terrain Jurassique*. J.B. Baillière, 347 pp., Paris.

Cotteau, G.H. 1851. Catalogue méthodique des échinides néocomiens de L'Yonne. *Bulletin Societé Sciences Historie Naturelle Yonne* 5.

Cotteau, G.H. 1861. *Paléontologie Francaise*; Terrain Crétacé. Tomo VII, 1-176 pp., pls. 1007-1043. Paris.

Cotteau, G.H. 1890-91. Échinides Éocènes de la province d'Alicante. *Societe Geologique France. Memoire*, ser.3, 5 :1-107, 16: 1-38, 6 pls.

Cotteau, G.H. y Gauthier, V. 1895. En J. de Morgan (Ed.), *Mission Scientifique en Perse*, vol. 3 Paléontologie pt.1 Échinides Fossiles: 107pp., 16pls., A Burdin, Paris.

Currie, E. 1925. The collections of fossils and rocks from Somaliland. Pt. 5, Jurassic and Eocene Echinoidea. *Monograph of the Geological Department*, Hunterian Museum, Glasgow University, pp : 46-76, pls.8-10.

Damborenea, S., Manceñido, M. y Riccardi, A.C. 1979. Estudio paleontológico de la Formación Chachao. *Informe Interno YPF* :1-152, lam. 1-18, tab. 1-18 (inédito).

Delage, Y. y Herouard, E.J.E. 1903. *Traité de zoologie concrète*, Tome III: Les Echinodermes, Schleicher Frères, 495 p., 53 pl. Paris.

Des Moulins, C. 1837. *Études sur les échinides*, 520pp. Bordeaux.

Desor, E. 1842. *Monographies d'Échinodermes, vivans et fósiles. Echinites. Familla des Clypéastroides.* Mon. III. Des Gelérites.

Desor, P.J.E. 1855-58. *Sinopsis des Échinides fossils.* Texto, 553 pp. Atlas, lám. 1-44. Paris, Wiesbaden.

d'Orbigny, A. 1853-55. *Paléontologie Francaise description zoologique et géologique. De tous les animaux mollusques et rayonnés.* Fossils de France. Terrains Crétacés: Echinoidea, Tomo VI, Atlas, lám. 801-1006.

d'Orbigny, A. 1854-60. *Paléontologie Francaise description des animaux Invertébrés. Terrains Crétacés: Echinoïdes irréguliers.* Tomo VI, Texto, 596 pp. Terminado por Cotteau.

d'Orbigny, A. 1867-74. *Paléontologie Francaise description des animaux Invertébrés. Terrains Jurassique. Échinides Irréguliers.* Tomo IX. Texto, 552pp. Atlas, 142 pls. Terminado por comité editor.

Duncan, P.M. 1889. A revision of the genera and great groups of the Echinoidea. *Journal of Zoological Linnean Society of London* 23: 1-311.

Ebert, T. A. 1968. Growth rates of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* related to food availability and spine abrasion. *Ecology* 49: 1075-1091

Etallon 1859. Études paléontologiques sur le Ht-Jura; rayonnés du Corallien. *Memoire Société d'Émulation d Montbéliard* 3.

Fell, B.H. 1966. Cidaroids. En R.C. Moore (Ed) *Treatise on invertebrate paleontology. Parte U Echinodermata* 3, vol.1: U312-317. The Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.

Fell, B.H. y Pawson, D.L. 1966. Systematics descriptions. En R.C. Moore (Ed) *Treatise on invertebrate paleontology. Parte U Echinodermata* 3, vol.2: pp: U375-440. The Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.

Fourtau, R. 1924. Catalogue des invètrébrés fossiles de l'Égypte représentés dans les collections du Musée de Géologie au Caire, terrains Jurassiques, pt.1, Echinodermes. *Geological Survey of Egypt*, serie6, 39 pp., 5 pls.

Frenguelli, J. 1944. *Stomechinus pulchellus* n. sp. Nuevo equinodermo del Titoniense del Neuquén. *Notas del Museo de La Plata, Paleontología* 9 (61):1-11.

Gabb, W.M. 1877. Description of a Collection of Fossils made by Dr. A. Raimondi in Perú, *Journal of Academy Natural of Science, Philadelphia*, New Series 8: 1-300, pl. 43, figs. 3a-b.

Gauthier, V. 1889. Descriptions des Échinides fossiles recueillis en 1885 et 1886, dans la region sud des hauts plateaux de la Tunisie par M. Philippe Thomas, *Exploration Scientifique Tunisie* 116 pp., 6pls.

Gras, A. 1848. Description des oursins fossils du département de llsère. *Bulletin de la Société de statistique des Sciences naturelles et des Arts industriels du Département de llsère* 4: 289-380.

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.

Goldfuss, G.A. 1829. *Petrefacta Germaniae* I(2): 77-164

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. 1912. The classification, morphology and evolution of the Echinoidea Holoctypoida. *Proceeding Zoological Society of London*: 440-497.

Ikeda, H. 1936. Preliminary notice on a new family of the Cidaroida. *Annotationes Zoologicae Japonenses* 15: 486-489.

Kier, P.M. 1962. Revision of the Cassiduloid echinoids. *Smithsonian Micellaneous Collections* 144(3): 1-262, 44 pls.

Kier, P.M. 1966. Cassiduloids En R.C. Moore (Ed.). *Treatise of Invertebrate Paleontology, (U) Echinodermata* 3 vol.2: U492-U522. The Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.

Kier, P. M. 1974. Evolutionary trends and their functional significance in the postpaleozoic echinoids. *Journal of Paleontology, Memoir* 5: 1-90.

Lamarck, J.P.B.A de Monet 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'Hist. 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.* - pp. j-viii [= 1-8], 1-432, tables [1-6]. Paris.

Lamarck, J. P. B. A de Monet 1816. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; précédée d'une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'exposition des principes fondamentaux de la zoologie.* Tome troisième. - pp. [1-3], 1-586. Paris.

Lambert, J. 1898. Notes sur les échinides de la Craie de Ciplý. *Mémoires Société Géologique de France* 24: 1-58.

Lambert, J. 1901. Notes sur quelques Echinides, En A.Grossouvre (Ed.) *Recherches sur la Craie supérieure, 1: Stratigraphie générale. Fasc. 1* : 261-267. *Mémoires Carte géologique Détaillée de la France.*

Lambert, J. y Thiéry, P. 1909-1925. *Essai de nomenclature raisonnée des échinides.* Part. 1, 607 pp., lám 15.

Lawrence, J.M. 1987. *A functional Biology of Echinoderms*, 340 pp. The John Hopkins Press.

Lawrence, J.M. y Lane, J.M. 1982. The utilization of nutrients by postmetamorphic echinoderms. En M. Jangoux y J.M. Lawrence (Eds.) *Echinoderm nutrition*, pp: 331-371, Balkema, Rotterdam.

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. *Asociación Geológica Argentina, Revista* 28: 99-132.

Leanza, H.A. y Hugo, C.A. 1997. Hoja Geológica 3969 - III, Picún Leufú, provincias del Neuquén y Río Negro, República Argentina. *Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín* 218: 1-135.

Leske, N. G. 1778. *Klein's Naturalis dispositio echinodermatum*. 278pp., 54 pls.

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.

Loriol de, P. 1873. Description des oursins fossiles de la Suisse, Pt. 2 Échinides de la period Crétacée: 398pp., 61 pls., *Échinologie Helvétique*, Paris.

Loriol de, P. 1888. Description des échinides de la province d'Angola. *Memoires Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève*.30.

Loriol de, P. 1902. *Notes pour servir à l'étude des échinodermes*, vol. 10, 32 pp., 4pls.

Maccagno, A.M. 1947. Illustrazione degli echinidi giurassici della Somalia. *Atti della Accademia Nazionale Lincei Memorie* ser.8, I: 99-136.

M'Coy, F. 1848. On some new species of Mesozoic Radiata. *Annals & Magazine of Natural History*, Serie 2, 2, London.

M'Coy, F. 1849. On same new Paleozoic Echinodermata, *Annals & Magazine of Natural History*, Serie 2, 3 : 244-254, London.

Melville, R.V. y Durham, J.W. 1966. Skeletal morphology. En R.C. Moore (Ed.). *Treatise of Invertebrate Paleontology, (U) Echinodermata* 3 vol. 2: U220-U257. The Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.

Mercier, J. 1936. Deux genres nouveaux d'Echinides du Lias. *Bulletin de la Société Géologique de France* (5)VI: 419-424.

Mortensen, T. 1904. The Danish expedition to Siam, 1899-1900. II Echinoidea (1), [K] *Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter*, serie 7, 1:1-124, 7pls.

Neumayr, M. 1889. Morphologische Studien über fossile Echinodermen. *Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, KI, 84.

Paulcke, W. 1903. Über die Kreideformation in Suedamerika und ihre Beziehungen zu anderen Gebieten. *Neues Jahrbuch für Mineralogie Abhandlungen*, Beilage Band 17.

Pictet, F. y Renevier, A. 1858. Descriptions des fossils du Terrain Aptien de la Perte de Rhône et des environs de Ste-Croix. En Pictet, F., *Matériaux pour la Paléontologie Suisse ou recueil de monographies sur les fossils du Jura et des Alpes*. Series I, vol. 1, 184 pp., 23 pls., Genève.

Pomel, N.A. 1883. *Classification méthodique et genera des échinides vivants et fossiles*. Thèses présentées à la Faculté des Sciences Naturelles, 131 pp., 1 pl. Adolphe Jourdan, Alger.

Pons, J.M., Gallemí, 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.

Rodríguez, D.L. 2002. Echinoideos del Cretácico inferior de Neuquén. *VIII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Resúmenes: 96. Corrientes.

Rodríguez, D.L. y Aguirre-Urreta, M.B. 2005. Equinoideos del Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina-Aconcagüina: su ubicación estratigráfica. *XVI Congreso Geológico Argentino*, Actas III: 431-436. La Plata.

Savin, L. 1903. Catalogue raisonnée des échinides fossiles de la Savoie. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Savoie*, 2er serie, 8: 59-249.

Savin, L. 1905. Révision des Echinides du département de l'Isère. *Travail du Laboratoire de Geologique*, Universite de Grenoble, 7.

Savin, L. 1908. Supplément au catalogue des Echinides fossils du Département de Isère. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de la Savoie*, 2er serie, 12: 105-57.

Schlotheim, E. F. von 1820. *Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Überreste des Thier-und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert*: Gotha, Beckersche Buchhandlung, p. 1-437, pl. 15-29.

Schlüter, Cl. 1902. Zur Gattung Caratomus (Anhang). *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 54: 302-335.

Smith, A.B. 1980. The structure, function, and evolution of tube feet and ambulacral pores in irregular echinoids. *Palaeontology* 23: 39-83.

Smith, A.B. 1984. *Echinoid palaeoecology*. George Allen & Unwin, 190 pp., London.

Smith, A.B. (editor) 2006. The Echinoid Directory. World Wide Web electronic publication. <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/echinoid-directory/index> [accessed Septiembre 2006]

Smith, A.B. y Bengtson, P. 1991. Cretaceous echinoids from north-eastern Brazil. *Fossil and Strata* 31: 1-88.

Smith, A.B. y Wright, C.W. 1989. British Cretaceous echinoids. Part 2. Echinothurioida, Diadematoidea and Stirodonta (1, Calycina). *Monograph of the Palaeontographical Society* 143 (Nº 583): 101-198, pls: 33-72.

Smith, A.B y Wright, C.W. 1993. British Cretaceous echinoids. Part 3. Stirodonta 2 (Hemicidaroida, Arbacioida and Phymosomatoida, Part 1). *Monograph of the Palaeontographical Society* 147 (Nº 593): 199-267, text-figs. 66-90, pls. 73-92.

Smith, A.B y Wright, C.W. 1999. British Cretaceous echinoids. Part 5. Holoctypoida, Echinoneoidea. *Monograph of the Palaeontographical Society* 153(Nº 612): 343-390, text fig. 126-149, pls. 115-129.

Smith, A.B y Wright, C.W. 2000. British Cretaceous echinoids. Part 6. Neognathostomata (Cassiduloids). *Monograph of the Palaeontographical Society* 154 (Nº 615): 391-439, text fig. 150-173, pls. 130-138.

Sommermeir, L. 1913. Die fauna des Aptien und Albien in Nordlichen Perú. *Neues Jahrbuch für Mineralogie Abhandlungen*, Beilage Band 36.

Suero, T. 1942. *Sobre la tectónica del Jurásico superior y del Supracretácico en los alrededores del Cerro Lotena.* Tesis del Museo de La Plata Nº4..

Vadet, A. 1997. Echinides du Callovien de la Sarthe et l'Orne II-A: les echinides irréguliers, analyse et évolution. *Mémoires Société Académique du Boulonnais*, 140 pp., 293 figs. in texte.

Vadet, A. y Wille, E. 2002. Quelques oursins du Lusitanien du Portugal. *Annales de la Societe d'Histoire Naturelle du Boulonnais* 2: 8-18.

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

Weaver, C. 1931. Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of West Central Argentina. *Memoir University of Washington* 1: 1-469

White, C.A. 1887. Contribuições á paleontologia do Brasil. *Archivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro* 7: 1-273, pls. 1-28.

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 Geología, Mineralogía y Minería* 10(1): 7-59.

Wright, C.W. y Wright, E.V. 1943. Some British Cretaceous echinoids. *Proceedings of the Geologists Association* 54: 126-127.

Wright, T. 1851. On the Cassidulidae of the oolites, with descriptions of some new species of that family. *Annals & Magazine of Natural History*, ser. 2, 9: Londres.

Wright, T. 1856. British fossil echinodermata from the Oolitic Formations. Part Second: The diademadae, echinidae, saleniadae and echinoconidae. *Monographs of the Palaeontographical Society*.

Yrigoyen, M. 1949. Estratigrafía y tectónica de los alrededores de Buta Ranquil (Neuquén). Tesis Y-7. *Informe Geológico de YPF Nº2177* (inédito). Buenos Aires.

TAFONOMÍA

TAFONOMÍA

GENERALIDADES

La tafonomía (del griego *taphos*, tumba) es una disciplina de la paleontología que estudia los procesos de fosilización. Este término fue implementado originalmente por el científico ruso Efremov (1940) para referirse a “*los principios que gobiernan la transición de los restos orgánicos desde la biósfera a la litósfera*”.

Los principales acontecimientos que componen el estudio de la historia de cualquier fósil son: la muerte, el enterramiento final y su descubrimiento; sin embargo el primero de ellos (la muerte) ha sido muy discutido ya que la muerte de un organismo no es una condición necesaria para la existencia de un resto o señal de cualquier entidad biológica. Algunos fósiles o entidades registradas son el producto de la actividad de entidades biológicas, que sobreviven luego de originar dichos restos y/o señales; ejemplos de estos casos son: mudas, excrementos, restos regurgitados, gastrolitos y marcas de masticación, picoteos o roeduras (Fernández López, 2000). Aquellos rastros de locomoción, como pisadas y pistas de reptación, cavidades de habitación, señales de bioturbación y perforaciones, son ejemplos de producción biogénica. Esto permite inferir que la muerte no es el único generador de fósiles, por lo que suele usarse para este concepto el nombre de producción biogénica. En el presente trabajo, el material fósil analizado lleva inevitablemente a considerar a la muerte como acontecimiento originador de los restos; por lo tanto se hablará de fósiles, y no de entidad, para referirse al material estudiado.

Los procesos ocurridos entre la muerte de un organismo y su descubrimiento son agrupados en dos etapas: *Bioestratinomía* y *Diagénesis*. La *Bioestratinomía* estudia todos los procesos sufridos por los restos biológicos desde su muerte hasta su enterramiento final; mientras que la *Diagénesis* estudia las transformaciones sufridas por los restos biológicos dentro del

sedimento sea por procesos físicos y químicos, considerando todos los enterramientos, desenterramientos y desplazamientos que sufra dicho resto. Lawrence (1968) propuso una definición de tafonomía considerando estas dos subdivisiones (Fig. 5.1).

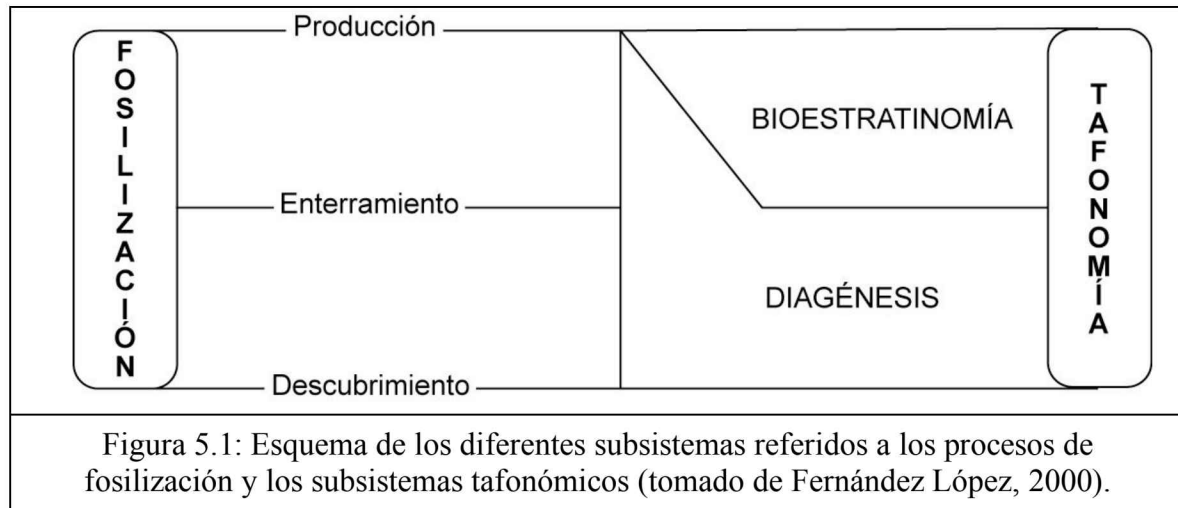


Figura 5.1: Esquema de los diferentes subsistemas referidos a los procesos de fosilización y los subsistemas tafonómicos (tomado de Fernández López, 2000).

Luego que un organismo se convierte en fósil, éste puede sufrir modificaciones en su composición, estructura y/o situación espacio-temporal, e incluso puede haber originado a nuevos restos y/o señales. Estas modificaciones surgen como resultado de diversos mecanismos de alteración tafonómica: biodegradación, carbonización, encostramiento, relleno sedimentario, mineralización (cementación, neomorfismo, reemplazo), abrasión, bioerosión, disolución, maceración, distorsión y necrocinesis y desplazamientos diagenéticos (reorientación, desarticulación, dispersión, reagrupamiento, remoción). Considerando estos mecanismos, a continuación se dan a conocer los que han sido más significativos en el material fósil recuperado.

- **Biodegradación:** consiste en la descomposición de la materia orgánica por la acción de organismos vivos. Los organismos necrófagos y descomponedores son importantes en las primeras fases de alteración tafonómica. Este proceso puede llevarse a cabo en ambientes aeróbicos o anaeróbicos. Factores intrínsecos como la composición química de los restos

orgánicos influyen durante la biodegradación, como así también lo hacen el tamaño de las partículas que integran los restos orgánicos y su porosidad. A menor tamaño y mayor porosidad la biodegradación se ve favorecida.

En el caso de los equinoideos, las partes blandas son las que mantienen unido al esqueleto, por lo tanto, los apéndice móviles como las espinas y el aparato masticador son las partes esqueléticas que primero se desarticulan.

Al ser este un proceso rápido, a menos que los organismos sean enterrados rápidamente (Seilacher *et al.*, 1985) es raro hallar en el registro fósil partes blandas de equinoideos, como pedicelarios, que revisten una gran utilidad a nivel taxonómico y ecológico en las especies actuales.

- *Relleno sedimentario*: corresponde al material que ocupa el interior de una cavidad de un fósil corpóreo. Este relleno puede producirse previo al enterramiento o después del mismo; en general el relleno es producto de corrientes hidráulicas, gravedad o bioturbación, entre los más importantes. El relleno por acción de la gravedad, previo o posterior al enterramiento provoca una acumulación preferencial en la parte inferior de la cavidad y se lo denomina *relleno geopetal*, permitiendo inferir la posición del elemento conservado o fósil. Suele presentar diferencias texturales y granulométricas con la matriz, sin embargo, la bioturbación puede modificar la textura original del relleno. El sedimento que constituye la matriz puede introducirse en la cavidad como resultado de la carga litostática durante la diagénesis temprana, por aberturas propias de las partes duras, o por perforaciones y fragmentaciones.

La pérdida de la mandíbula y del sistema apical da lugar a aberturas por donde ingresa el sedimento, permitiendo una mejor preservación del fósil, sin embargo esto no impide su fragmentación por presiones litostáticas o por transporte.

Si las placas que forman la corona sufren disolución, el relleno interior permitirá la conservación de un molde, que puede variar hasta constituir un molde compuesto.

- *Mineralización*: la migración de fluidos y la difusión de sustancias provocan cambios en la composición mineralógica de los elementos esqueléticos y pueden afectar su estructura. La mineralización puede producirse por adición de nuevos componentes minerales, cementos, o sustitución de los minerales ya existentes, neomorfismo o reemplazo. Este proceso resulta común entre los equinoideos, donde se produce reemplazo, pasando de un esqueleto rico en calcita con alto contenido de magnesio (CaCO_3HMg) a uno rico en calcita con bajo contenido de magnesio (CaCO_3LMg). Esta transformación, sin embargo, no afecta la microestructura del esqueleto (Smith, 1984). La pérdida de MgCO_3 permite que se conserve la estructura a escala microscópica. El proceso de disolución y reprecipitación de la calcita parece operar a escala nanoscópica. La solubilidad de la calcita magnesiana depende de su contenido de MgCO_3 (Walter, 1985); la calcita con un 12% de MgCO_3 tiene una estabilidad similar a la aragonita y con mayor contenido de Mg^{2+} se hace más soluble aún (Tucker, 1991). Dentro de los diferentes tipos de mineralizaciones está el neomorfismo, que es la sustitución de minerales de igual composición química, por cambio textural (recristalización) o por cambios polimórficos. En los elementos esqueléticos de los equinodermos se pueden producir cambios texturales por recristalización (cambio de la forma, tamaño u orientación de los cristales). Los restos de los equinodermos suelen presentar crecimiento syntaxial, crecimiento en continuidad cristalográfica, donde cada elemento esquelético que sufre este proceso pasa a ser un cristal compacto de calcita espática, pierde toda microestructura y porosidad, ya que la estructura porosa del estereoma es rellenada con calcita secundaria (Smith, 1984).

Otro ejemplo de mineralización es la cementación de cavidades, que consiste en su relleno mediante sustancias minerales formadas por precipitación química. Este tipo de cementación da lugar a geodas o en el caso de minerales amorfos la precipitación forma un molde interno. El relleno de cavidades por cementación suele tener un carácter geopetal, permitiendo inferir la posición del fósil durante dicha cementación. En general el cemento puede ser carbonático, fosfático, silíceo o ferruginoso. En el presente trabajo se ha hallado cementación silícea, observable como cristales de sílice con crecimiento drusiforme (Fig. 5.9).

- *Abrasión*: es el desgaste mecánico de los elementos conservados, producto del impacto de las partículas sedimentarias transportadas por agua y aire, o por el rozamiento entre los propios elementos durante su desplazamiento. Este proceso de alteración tafonómica genera superficies pulidas y el desgaste de los relieves positivos. Este puede producirse en parte de la superficie del fósil y originar facetas de desgaste. Su forma, posición y número depende del comportamiento de los fósiles y de las propiedades del medio abrasivo. Müller (1979) define tres tipos de facetas: de anclaje, de rodamiento y de deslizamiento. En este trabajo sólo se han observado facetas de rodamiento, las que se desarrollan sobre los relieves superficiales más prominentes y aumentan la redondez y la esfericidad de los fósiles. Las facetas de deslizamientos se generan cuando los fósiles se deslizan sobre sustratos abrasivos, desgastándose sólo una zona del elemento; en el material estudiado se observa el desgaste en una zona determinada de la conchilla de forma aplanada o estrías producto del roce con la superficie abrasiva.
- *Bioerosión*: muchos organismos son capaces de degradar restos mineralizados por medios mecánicos y por medios químicos (ácidos orgánicos, enzimas u otros productos metabólicos), generando perforaciones. Este mecanismo de alteración tafonómica puede

producirse sobre organismos vivos o sobre sus restos. Entre los organismos capaces de llevar a cabo este proceso, son particularmente interesantes los moluscos litófagos, que originan perforaciones sobre restos duros y algunas esponjas, generadoras de pequeñas perforaciones y superficies irregulares (Tucker, 1991). El enterramiento rápido o la alta tasa de sedimentación, disminuyen los efectos de este proceso ya que impiden la supervivencia de la mayoría de los organismos que producen la bioerosión.

- *Disolución*: la estabilidad de los componentes minerales de las partes duras de los organismos determina la durabilidad del resto biogénico; otro factor que afecta la disolución es la relación del área superficial efectiva de los fósiles, siendo los elementos más pequeños y menos esféricos los que más disolución sufren. La durabilidad puede verse más afectada por la relación superficie/volumen que por la estabilidad propia del mineral que constituye el fósil. La durabilidad o persistencia del fósil como tal también se vincula con la disolución a través de factores como son la microestructura, el contenido de materia orgánica y la permeabilidad de los elementos. Durante la fase diagenética los fósiles pueden sufrir disolución por aguas intersticiales subsaturadas respecto de los componentes minerales, al igual que por los cambios de pH generados por la descomposición de la materia orgánica, por un incremento de sílice en el medio que los rodea.
- *Distorsión tafonómica*: es un proceso que afecta la forma, el tamaño, la estructura y/o la textura de los fósiles mediante algún esfuerzo mecánico. Los efectos de la distorsión pueden ser continuos o discontinuos. Los primeros son ondulaciones y pliegues y los discontinuos están representados por grietas, fisuras y fracturas. Estos procesos pueden ser producidos por agentes biológicos y por efecto de la acción mecánica, siendo

particularmente importante la fracturación mecánica generada por el transporte, la presión hidrostática y compresión litostática de los fósiles.

Las fracturas mecánicas pueden ser el producto del choque entre los fósiles, o entre éstos y partículas sedimentarias.

La resistencia mecánica de los restos esqueléticos suele depender más de su textura y estructura que de su composición mineralógica. Elementos conservados con una microestructura más densa, compacta y de grano fino presentan mayor resistencia ante la abrasión y fracturación. Otro factor importante es la compresión litostática durante la diagénesis, si la presión es muy grande los elementos pueden ser comprimidos de manera tal que adquieran una forma elipsoidal hasta laminar.

El grado y tipo de distorsión depende tanto de las características del sedimento como de las del elemento conservado. En general elementos más grandes, esféricos, delgados y ornamentados son más susceptibles a la distorsión; mientras que la presencia de tabiques y otras estructuras internas incrementa su resistencia mecánica.

- *Necrocinesis*: es el proceso que implica cualquier desplazamiento ascendente, descendente y/o lateral de un elemento antes de su enterramiento y se denomina *necrocinesis*. Estos desplazamientos se producen durante la fase bioestratigráfica por lo que quedan excluidos los ocurridos durante la diagénesis.

Los desplazamientos laterales son generados por la acción gravitatoria o por el medio de carga. Las corrientes hidráulicas, las tormentas, las mareas o las corrientes de turbidez, arrastran numerosos restos antes de ser enterrados, en cualquiera de estos casos el transporte lateral sobre el sustrato se producirá por deslizamiento, rodamiento, saltación y/o suspensión.

El desplazamiento puede generar orientación de los elementos hasta alcanzar la posición mecánicamente más estable en el medio en el que se están depositando, esto se denomina *reorientación*.

La biodegradación, la disolución y la maceración, facilitan la *desarticulación* de los esqueletos multielementales. En este tipo de restos esqueléticos es posible determinar estados y patrones de desarticulación o el orden de desarticulación de sus componentes. Entre los equinodermos hay patrones de desarticulación, para los equinoideos regulares la desarticulación comprende: espinas, elementos mandibulares, sistema apical y finalmente las placas de la corona. Para los equinoideos irregulares la sucesión es: espinas, mandíbula, para aquellos que la poseen y placas de la corona. Dado que la desarticulación de componentes esqueléticos, unidos por tejidos blandos, suele ser relativamente rápida por biodegradación, la presencia de esqueletos articulados se utiliza como un indicador de enterramiento rápido y anoxia, ya que ésta impide la acción destructiva de organismos carroñeros y bioturbadores.

Durante la fosilización, los componentes de un elemento o de una asociación pueden ser separados y diseminados dando como resultado su *dispersión*. Durante el desplazamiento los elementos sufren alteraciones físicas que dependerán de su tamaño, forma y peso específico. Además de esto la existencia de selección de los componentes de una asociación es un indicador de la dispersión.

Cuando un fósil se halla en el mismo lugar donde se ha producido, se dice que es *autóctono*, y que esto suceda depende en gran parte del modo de vida del mismo. Los organismos que viven bajo o en la interfase agua/sedimento, poseen altas probabilidades de no ser transportados y mantener su posición de vida. Sin embargo, las características de

los elementos conservados y la energía externa del ambiente influyen en los valores de probabilidad de transporte.

En general los elementos conservados son agrupados, durante la fosilización, de manera diferente a la que se encontraban en el momento de su producción, esto es lo que se denomina *reagrupamiento*. Existen diferentes patrones de distribución: agrupamientos (distribución agrupada), uniformemente dispersos (distribución homogénea) y dispersos al azar. Además de estos patrones es importante considerar su abundancia, densidad y empaquetamiento. Algunos patrones de agrupamiento dan idea de la dinámica de los fluidos que han actuado en la necrocinesis, que también depende de las características mecánicas de los elementos conservados. Las formas discoidales tienden a agruparse de manera imbricada, como podría suceder en los equinoideos, elementos alargados, cilíndricos o cónicos se orientan perpendicularmente a la corriente, como sucede con las espinas de equinoideos regulares, de mayor tamaño que la de los irregulares.

TAFONOMÍA DE EQUINODERMOS

Los equinodermos constituyen un grupo sumamente interesante entre los invertebrados marinos por su endoesqueleto multielemental, formado por numerosas piezas de calcita denominadas osículos. Luego de la muerte estos organismos se desarticulan más o menos rápidamente dependiendo de la clase de equinoidermo que se trate. Las placas aisladas poseen un alto potencial de conservación, en contraste con otros invertebrados de esqueleto multielemental como por ejemplo los artrópodos (Donovan, 1991).

Los equinodermos pueden preservarse de varios modos, desde esqueletos completamente articulados a totalmente desarticulados y pueden hallarse placas y espinas dispersas en grandes áreas. Se han realizado trabajos donde se registra la secuencia de desintegración en esqueletos de

equinoideos actuales que proveen un excelente ejemplo para explicar lo sucedido en los fósiles, aunque solamente en algunos casos excepcionales se puede determinar la secuencia precisa de los eventos que han influido en el modo de preservación (Kidwell y Baumiller, 1990). Encontrar ejemplares completos o fragmentos de ellos, depende de una gran cantidad de factores, entre los que se incluyen la densidad de la población original, las características estructurales de los esqueletos, como así también el tipo de muestreo durante su recolección en el campo. Sin embargo, hay tres factores principales de los que depende la preservación de los equinoideos: la morfología esquelética, los factores ambientales y el tiempo transcurrido (Nebelsick, 1995).

Los equinoideos actuales son los que poseen más probabilidad de preservación ya que poseen un esqueleto rígido, aunque no siempre ha sido así, ya que los equinoideos paleozoicos tenían esqueletos formados por placas imbricadas, lo que hace difícil la preservación de esqueletos completos. Las únicas excepciones son aquellas donde fueron enterrados vivos.

Kier (1977) indica que sólo el 20% de los equinoideos terciarios son regulares, mientras que en la actualidad comprenden el 53%. Atribuye estas diferencias al hecho que los equinoideos regulares son epifaunales y se encuentran expuestos a las corrientes y a organismos carroñeros, mientras que los irregulares son infaunales y aumenta su potencial de preservación, y por lo tanto, los equinoideos regulares tendrán un registro fósil incompleto. A pesar de ello, los equinoideos irregulares se preservan generalmente sin sus espinas, a menos que se produzca un sepultamiento rápido.

La diferencia más importante desde el punto de vista preservacional entre los equinoideos regulares e irregulares es el modo de vida. Los equinoideos regulares se han diversificado como pastadores sobre sustratos rocosos en ambientes de aguas someras; mientras que los irregulares han evolucionado y se han diversificado como depositívoros en sedimentos no consolidados (Smith, 1984).

La naturaleza de los esqueletos constituye un elemento importante en el momento de hacer interpretaciones tafonómicas. En los equinoideos con esqueletos flexibles, donde las placas son imbricadas y están unidas solamente por tejido conectivo, luego de la descomposición de las partes blandas, quedará sólo un conjunto de placas, mientras que los equinoideos con esqueletos rígidos poseen mayor potencial de preservación (Smith, 1984).

Existen otros factores que influyen en el potencial de preservación y están asociados con la distribución ambiental de los equinoideos, entre ellos: la naturaleza del sustrato, las corrientes, la fuente de alimentos, la temperatura, la salinidad y la profundidad (Kier y Grant, 1965; Ebert, 1971). Estas diferencias se ven claramente en la distribución que existe entre equinoideos regulares e irregulares. Mientras que los equinoideos regulares dominan en sustratos duros, como costas rocosas, corales y *hardgrounds*, los irregulares dominan los sustratos móviles (arenosos y fangosos) (Nebelsick, 1995).

Sobre la base de lo expuesto anteriormente, se puede concluir que el potencial de preservación de los equinoideos depende en gran medida de la rigidez de su esqueleto y del ambiente que habitan.

ANÁLISIS TAFONÓMICO DE LOS FÓSILES ESTUDIADOS

Se analizan aquí cada una de las características tafonómicas presentes de los equinoideos estudiados en el presente trabajo, recolectados en sedimentitas de las Formaciones Los Patillos, Mulichinco y Agrio, agrupando todo el material según las alteraciones tafonómicas sufridas. Las especies incluidas en este análisis son: *Leptosalenia prestensis*, *Stomechinus kelu*, *Coenholectypus planatus numismalis*, *Pygopyrina gerthi*, *Clypeopygus robinaldinus* y *Pygorhynchus obovatus*.

Entre las alteraciones tafonómicas definidas anteriormente, la biodegradación y la mineralización se describen a continuación por presentarse en todo el material de equinoideos analizado.

La biodegradación provoca la desarticulación de los elementos esqueléticos unidos por tejidos blandos, tales como son las espinas, las placas del periprocto, el aparato masticador y en algunos grupos las placas del sistema apical. El hecho que no se encontraron apéndices unidos o próximos a los esqueletos, no significa directamente que luego de la desarticulación, éstos fueran diseminados por las corrientes; el esqueleto pudo depositarse con apéndices articulados y perderlos por retrabajo y transporte.

Con respecto a la mineralización de los equinoideos, se sabe que el cambio de calcita con alto contenido de magnesio (CaCO_3HMg) a una con bajo contenido (CaCO_3LMg), sucede tempranamente durante la diagénesis en todos los equinoideos y no genera cambios en la microestructura del esqueleto. La pérdida de Mg^{2+} sucede cerca de la superficie y durante el enterramiento se estabiliza como calcita magnesiánica diagenética (Tucker, 1991).

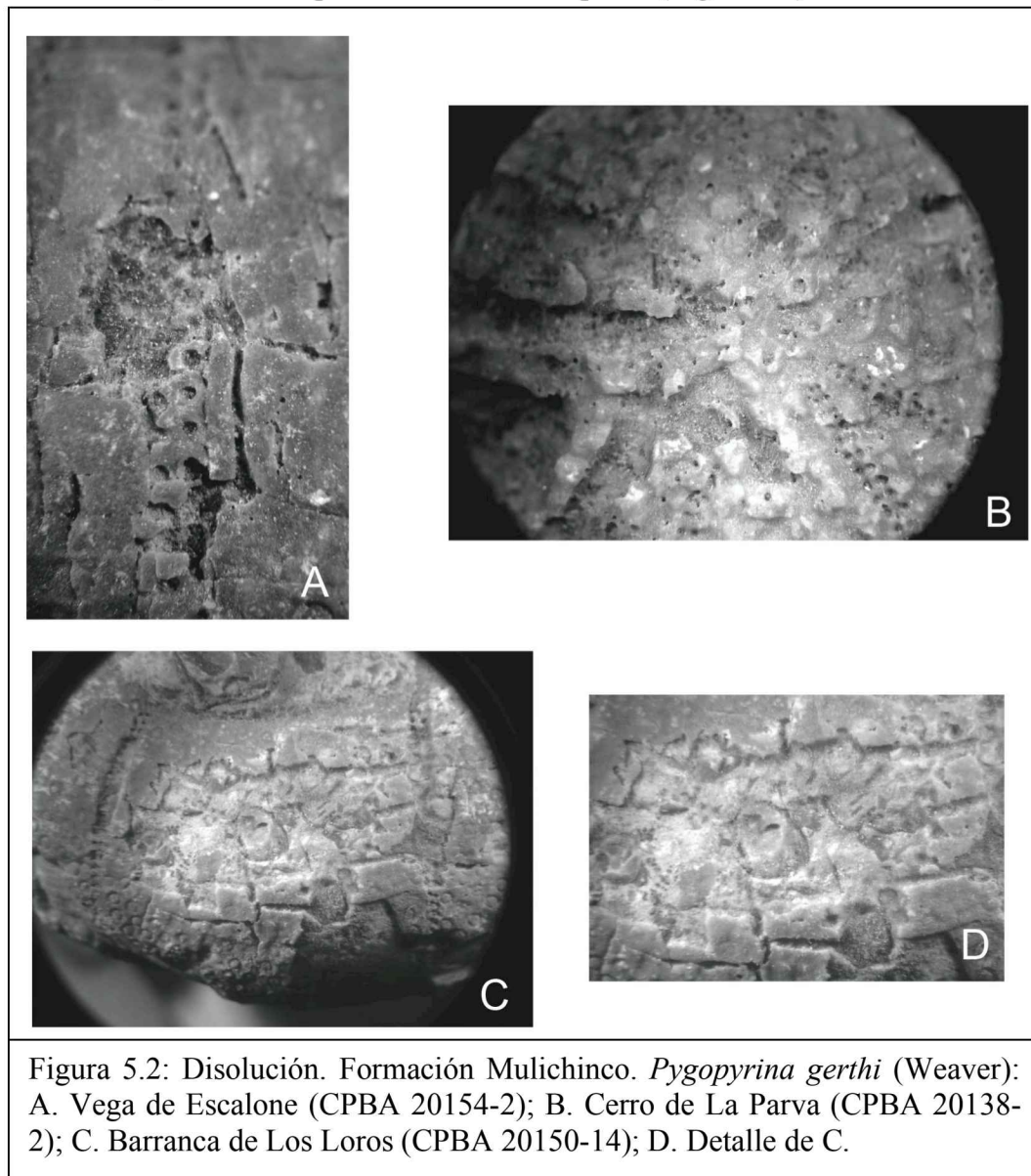
El relleno sedimentario de los fósiles de todas las localidades estudiadas coincide con la composición de la roca hospedante, indicando que los ejemplares se rellenaron contemporáneamente con la depositación de estrato.

Las alteraciones tafonómicas registradas son: disolución, abrasión, distorsión tafonómica y bioerosión, dentro de esta última se registraron trazas de esponjas (*Entobia* isp.), gastrópodos (*Oichnus* isp.) y cirripedios (*Rogerella mathieui*). Hay un registro también de incrustación de serpulidos.

Disolución

La disolución química es el producto de la exposición del material fósil enterrado a fluidos intersticiales subsaturados en CaCO_3 .

Varios ejemplares de *Pygopyrina gerthi* colectados en sedimentitas de la Formación Mulichinco, en las localidades de Vega de Escalone, Cerro de La Parva y Barranca de Los Loros, que muestran rasgos de disolución se presentan en la Figura 5.2. Se observan diferentes grados de disolución, en el primer ejemplar se observa un ambulacro parcialmente disuelto en la zona porífera, que es la zona del esqueleto más susceptibles a la disolución por su relación superficie/volumen, aumentada por los bordes de los poros (Fig. 5.2 A).



Otros ejemplares muestran mayores efectos de disolución (Fig. 5.2 B-D); un ejemplar en vista apical con un alto grado de disolución y microperforaciones de esponjas puede observarse en la figura 5.2 B, estas últimas facilitan la disolución química. En otro ejemplar proveniente de la localidad de Barranca de Los Loros el área afectada está más delimitada, pero los efectos de la disolución son importantes, ya que casi no se observan restos esqueléticos, los bordes de las placas son los que nos permiten definir que el material fósil fue disuelto (Fig. 5.2 C-D).

El 50 % del material de *Pygopyrina gerthi* coleccionado en las diferentes localidades de la Formación Mulichinco presenta rasgos de disolución. Sin embargo, no es posible definir un patrón geográfico de esta alteración tafonómica, solo es posible ver que en las localidades situadas hacia el norte (Vega de Escalone y Barranca de Los Loros) el porcentaje de disolución se incrementa mientras que en localidades situadas hacia el sur (Pampa Tril, Cerro de La Parva y Puerta Curaco), la disolución disminuye y en Pampa Tril no se han hallado ejemplares con disolución. Desde el punto de vista sedimentológico tampoco es posible realizar inferencias dado que en todas las localidades los estratos portadores son muy similares, como se describe en el capítulo de Geología (Cuadro 1).

En la Formación Agrio se seleccionaron los ejemplares de *Leptosalenia prestensis*, *Coenholectypus planatus numismalis*, *Pygopyrina gerthi*, *Clypeopygus robinaldinus* y *Pygorhynchus obovatus* con los rasgos de disolución en diferente grado y más representativos (Fig. 5.3). El más extremo de los ejemplares analizados posee toda la conchilla de la cara apical disuelta (Fig. 5.3 A). Otros ejemplares sólo presentan la zona porífera afectada, que normalmente es más susceptible a la disolución (Fig. 5.3 B-D). Una situación diferente se observa en algunos restos esqueléticos con bordes rectos, de *Pygorhynchus obovatus*, que sugerirían fracturación más que disolución (Fig. 5.3 E). Este ejemplar muestra tal debilidad al manipularlo que el esqueleto se

disgrega, lo que podría ser el efecto del debilitamiento del mismo por disolución, dado que el relleno no presenta fracturas.

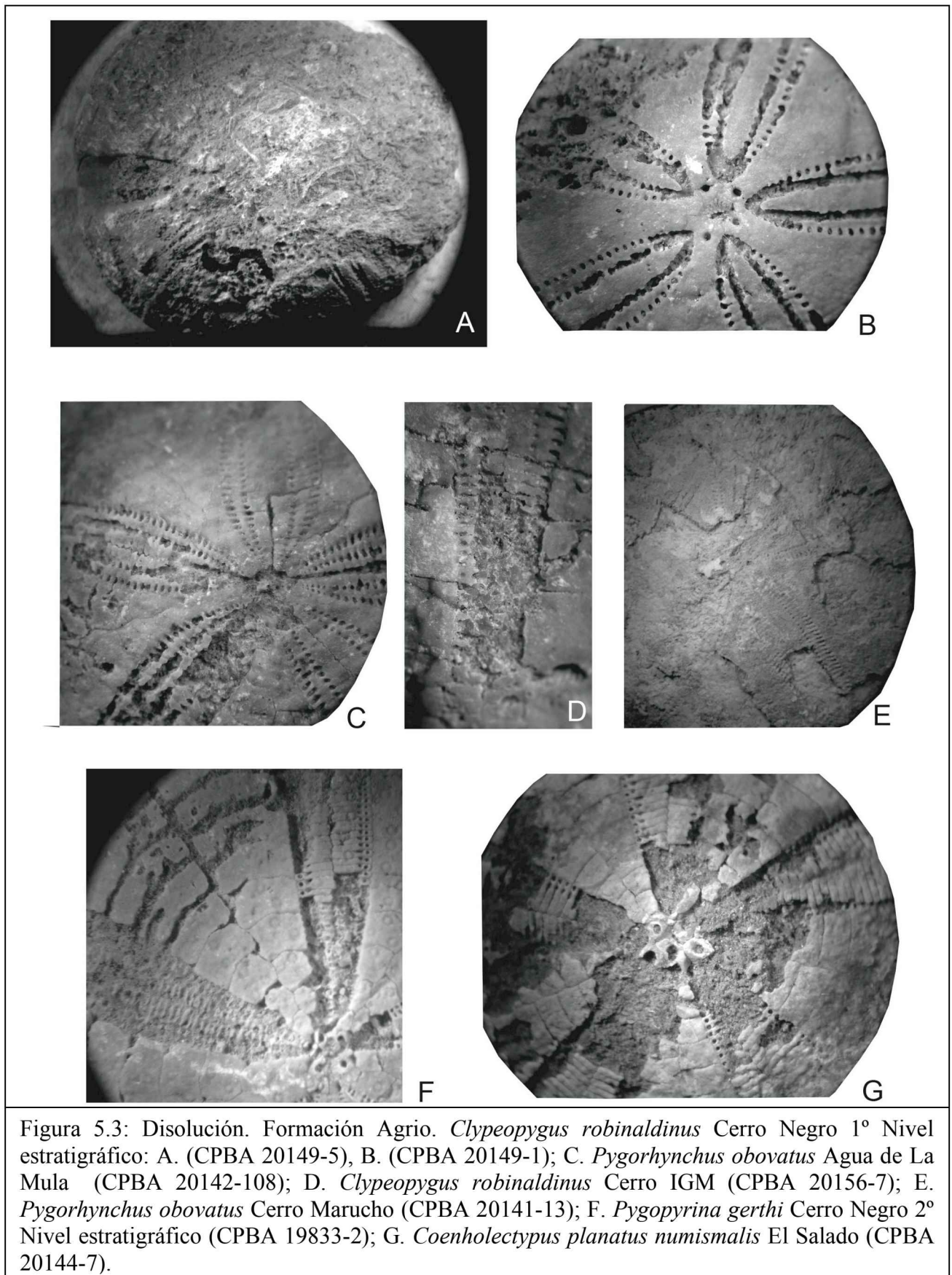
	Localidades (N-S) <i>Pygopyrina gerthi</i>							
Alteración Tafonómica	Vega de Escalone	Barranca de Los Loros	Pampa Tril	Cerro de La Parva	Puerta Curaco	Cerro Negro 1°NE	Cerro Negro 2°NE	Cerro IGM
Bioerosión <i>Entobia isp.</i>	19,11%	3,8%	21,74%	12,5%	14,3%	4,96%	17,4%	3,44%
<i>Rogerella mathieui</i>						0,05%		
Incrustación				14,3%				
Disolución	75%	71%		25%	28,6%	43,3%	85,7%	75,8%
Abrasión	17,6%	43,3%			14,3%	56,7%	35,4%	32,7%
Distorsión Tafonómica	77,9%	95%	65,21%	62,5%	42,8%	81,6%	65,8%	75,8%

Cuadro 1: Porcentaje de las diferentes alteraciones tafonómicas presentes en *Pygopyrina gerthi* para cada una de las localidades estudiadas de las Formaciones Mulichinco y Agrio.

Un espécimen de *Pygopyrina gerthi* presenta dos ambulacros y parte de un interambulacro afectados por disolución en distinta magnitud, lo cual podría deberse a diferentes tiempos de exposición a fluidos subsaturados en CaCO_3 o que la disolución haya sido facilitada por la presencia de fracturas, no visibles en el material (Fig. 5.3 F).

Un ejemplo en *Coenholectypus planatus numismalis* con un alto grado de disolución que abarca ambulacros e interambulacros se observa en la figura 5.3 G.

El 70 % de las especies de la Formación Agrio presentan diferentes grados de disolución. Cada una de las especies posee distintos porcentajes de disolución en cada localidad pero no son indicativos de diferencias esqueléticas. En el caso de la localidad de Agua de la Mula las especies *Coenholectypus planatus numismalis* y *Pygorhynchus obovatus*, depositados en el mismo estrato, presentan porcentajes similares de disolución (Cuadro 2).



En la misma localidad, pero en un estrato diferente, *Leptosalenia prestensis* presentó el menor porcentaje de disolución, efecto del ambiente en que se depositaron los restos, un ambiente coralino rico en CaCO_3 . El mayor contenido de CaCO_3 en los fluidos intersticiales inhibiría la disolución de estos ejemplares. Los mismos fueron colectados en montículos de fango calcáreo junto con espinas desarticuladas.

	Localidades (N-S)						
	<i>Pygorhynchus obovatus</i>		<i>Coenholectypus planatus numismalis</i>		<i>Clypeopygus robinaldinus</i>		<i>Leptosalenia prestensis</i>
Alteración Tafonómica	Agua de La Mula	Cerro Marucho	Agua de La Mula	El Salado	Cerro Negro 1°NE	Cerro IGM	Agua de La Mula
Bioerosión <i>Entobia isp.</i>	33,3%	30,3%	91,3%	66,6%	47,8%	55,2%	8,3%
Disolución	85,4%	72,72%	86,9%	93,9%	92,4%	40,2%	22,6%
Abrasión	69%	27,27%		15,15%	89,1%	31,6%	83,3%
Distorsión Tafonómica	29,5%	72,72%	47,8%	78,78%	22,8%	34,5%	83,3%

Cuadro 2: Porcentajes de las diferentes alteraciones tafonómicas de las especies presentes en cada localidad de la Formación Agrio.

Los ejemplares de *Clypeopygus robinaldinus* del Cerro IGM muestran grandes diferencias de disolución con los de Cerro Negro. Los primeros se colectaron en una coquina calcárea, probablemente con mayor contenido de CaCO_3 por recristalización, mientras que los segundos fueron hallados en un estrato pelítico-arenoso con participación de clastos de arcilla y cuarzo, lo cual genera un ambiente más ácido que facilita la disolución durante la diagénesis.

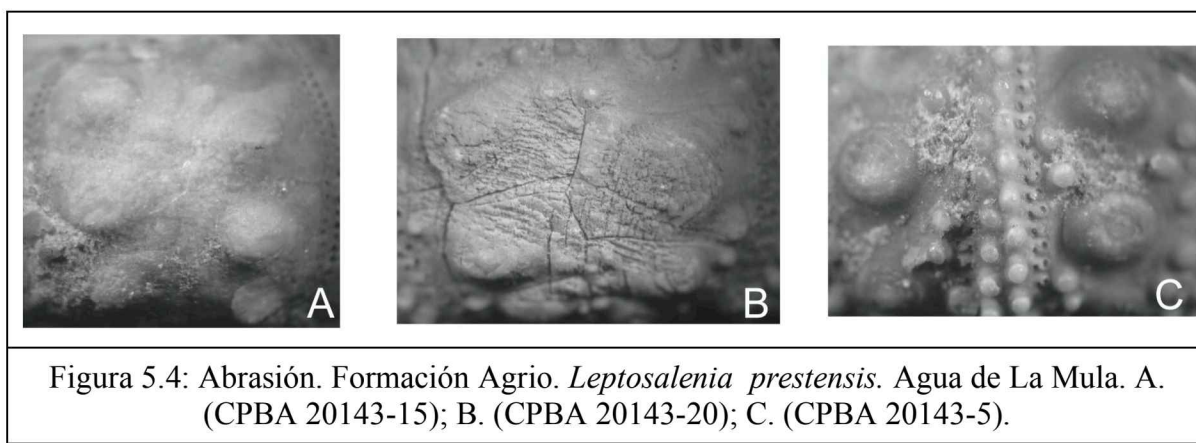
Abrasión

En la Formación Mulichinco se registró abrasión en ejemplares de *Pygopyrina gerthi* en las localidades de Vega de Escalone, Barranca de Los Loros y Puerta Curaco.

En estas localidades se colectó material que presenta algunos rasgos de abrasión, como es el desgaste de la superficie del esqueleto, representado por la falta de ornamentación, como se aprecia en ejemplares provenientes de la localidad de Puerta Curaco, se observa un área del esqueleto donde la abrasión ha desgastado los tubérculos (Fig. 5.4 A).

En la Formación Agrio la abrasión se ha observado en las especies *Leptosalenia prestensis*, *Coenholectypus planatus numismalis*, *Pygopyrina gerthi*, *Clypeopygus robinaldinus* y *Pygorhynchus obovatus*, en las localidades de Agua de la Mula, Cerro Marucho, Salado, Cerro Negro, Cerro IGM.

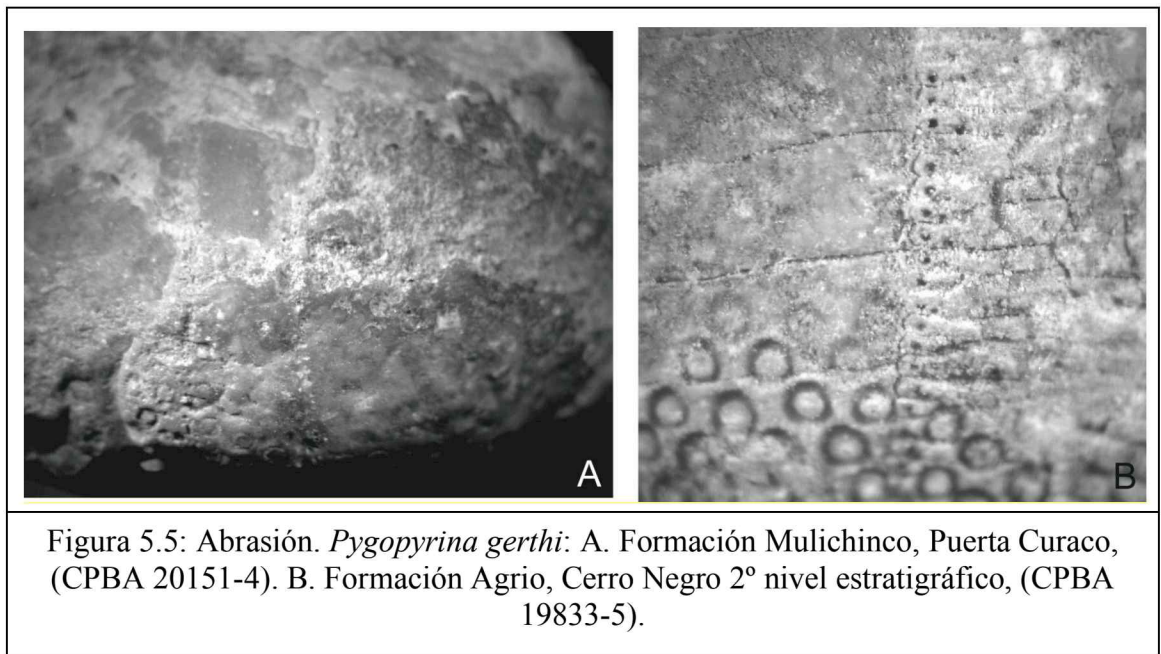
Los ejemplares de *L. prestensis*, muestran desgaste de los tubérculos primarios, fácilmente afectados por la abrasión por su relieve, en diferentes grados (Fig. 5.4 A-B). Los tubérculos pueden estar pulidos, conservar su relieve y/o perder todo tipo de ornamentación, como la crenulación de la plataforma (Fig. 5.4 A), o bien pueden desaparecer por completo, como si hubieran sido cortados desde su base (Fig. 5.4 B). Para poder entender los efectos de la abrasión un ejemplar casi intacto se representa en la figura 5.4 C, donde se aprecia el relieve y la crenulación de los tubérculos primarios, así como la estructura de los tubérculos ambulacrales, que presentan menor ornamentación y relieve.



Se ha observado que el estrato portador de *L. prestensis* es un depósito coralino, que se interpreta como un ambiente somero, de energía moderada. Los ejemplares contenidos en este estrato han estado expuestos a los efectos de la energía del ambiente lo que permitió su abrasión.

En *Coenholectypus planatus numismalis*, se ha observado muy poca abrasión, solo un pequeño desgaste de los tubérculos primarios, fundamentalmente en la cara apical, que se ha identificado en ejemplares de la localidad de El Salado. La ausencia o escasez de abrasión podría sugerir que el material ha estado poco expuesto, ha sido poco transportado o pudo ser enterrado rápidamente. *Pygopyrina gerthi* presenta signos de abrasión de diferente magnitud en las Formaciones Mulichinco y Agrio. En la primera unidad el porcentaje de abrasión es menor que en la Formación Agrio (Cuadro 1 y 2) y algunos ejemplos presentan parte de la superficie pulida sin ornamentación (Fig. 5.5 A). En la segunda unidad se observó material donde puede compararse un área que en parte ha conservado los tubérculos y en parte han desaparecido (Fig. 5.5 B). Se puede postular que este tipo de abrasión podría corresponder a arena mediana a fina, cuando el espécimen se encontraba semienterrado. Para lograr este efecto de abrasión el tiempo de exposición debió haber sido relativamente prolongado.

Clypeopygus robinaldinus es la especie con mayores evidencias de abrasión, la ornamentación está casi ausente, los esqueletos se encuentran pulidos, lo que impidió hacer un análisis paleoecológico. En el material del Cerro Negro se registra la mayor abrasión y se diferencia notablemente del material de la misma especie de la localidad de Cerro IGM (Cuadro 2) lo cual indica que la exposición en Cerro Negro produjo efectos más intensos. No es posible inferir si este tipo de abrasión fue generada durante el transporte o posterior al mismo.



En *Pygorhynchus obovatus* sucede la misma situación que en *C. robinaldinus*, se registra el desgaste de la superficie, evidenciado por la falta de ornamentación, a pesar que en esta especie los tubérculos son más pequeños. Esta especie en la localidad de Agua de la Mula presenta mayor porcentaje de abrasión, mientras que en Cerro Marucho es bastante menor, (Cuadro 2).

En equinoideos de la Formación Mulichinco se registró un promedio de abrasión del 19,5%, mientras que en los de la Formación Agrio alcanza un 44%. Esto es posible explicarlo considerando los sedimentos en los que se ha encontrado el material. En la Formación Mulichinco los sedimentos son interpretados como depósitos de tormenta, donde el material fue transportado por la corriente de la tormenta y enterrado sin ser sometido a exposición; mientras que los estratos portadores de equinoideos en la Formación Agrio, son depositados en condiciones de menor energía, permitiendo la exposición del material, que pudo haber favorecido una mayor abrasión.

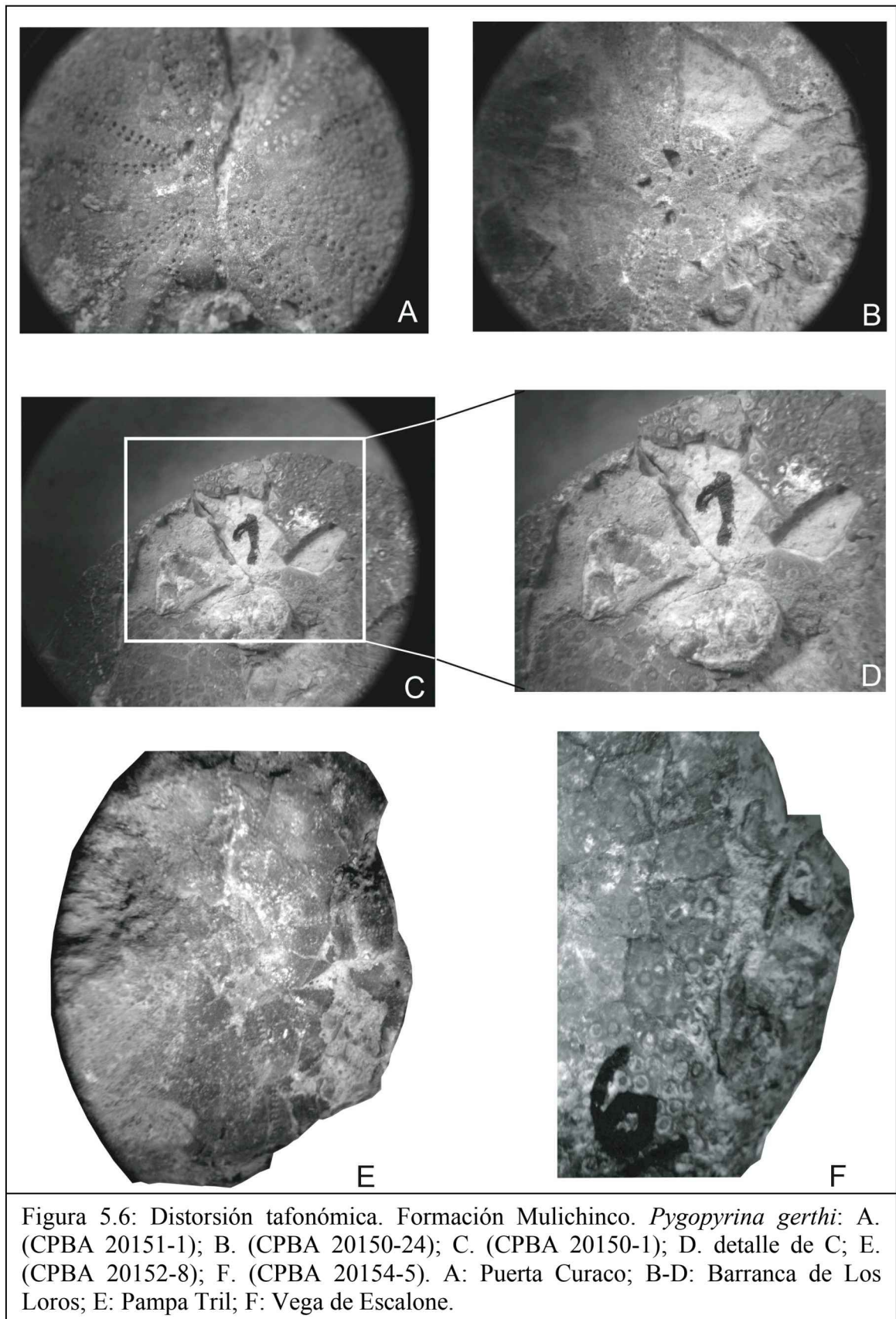
Distorsión tafonómica

La distorsión tafonómica se ha registrado en los equinoideos de todas las localidades estudiadas de las Formaciones Mulichinco y Agrio en grado variable. No todos los ejemplares son afectados por este proceso, pero es común advertirlo en gran parte de la población analizada.

Para la Formación Mulichinco las cinco localidades muestran importantes porcentajes de distorsión (Cuadro 1). El material presenta fracturas y pequeñas grietas, generadas por esfuerzos mecánicos producto de efectos discontinuos, o por transporte o por compresión litostática. También se observaron esqueletos totalmente plegados (por efectos continuos) y fracturados (por efectos discontinuos), resultado de una gran compresión litostática.

Algunos ejemplos de distorsión tafonómica sufrida por ejemplares de *Pygopyrina gerthi* en sedimentos de la Formación Mulichinco, muestran fracturas que en uno de los casos se extiende por la cara apical, pasando por el periprocto hasta el margen anterior, sin pliegues ni deformaciones, atravesando suturas, que son zonas de debilidad del esqueleto, particularmente las interradales por los poros pares que son las más susceptibles a las fracturas (Fig. 5.6 A). En otros ejemplares se observa la falta de partes de la corona, pérdidas por fracturación por choque o compresión (Fig. 5.6 B-D). Finalmente se observan pliegues y deformaciones acompañados por fracturaciones, producto de un efecto continuo que luego de alcanzar el límite plástico del esqueleto provoca la fracturación (Fig. 5.6 E-F).

Para la Formación Agrio se registra distorsión tafonómica en *Leptosalenia prestensis*, *Coenholectypus planatus numismalis*, *Pygopyrina gerthi*, *Clypeopygus robinaldinus* y *Pygorhynchus obovatus*, representada por fracturaciones, fragmentaciones y deformaciones.



En *Leptosalenia prestensis* se advierte la falta de partes esqueléticas, partes de placas, por el choque (Fig. 5.7). Estos rasgos condicen con una energía del medio moderada, capaz de movilizar partículas del tamaño de los fósiles (2 cm aprox.) favoreciendo el choque y su fractura.



Figura 5.7: Distorsión tafonómica.
Formación Agrio. *Leptosalenia prestensis*,
Agua de La Mula, (CPBA 20143-11).

En ejemplares de *Pygopyrina gerthi* se observa el hundimiento del esqueleto por choque, fracturas que siguen la sutura interr radial, márgenes con múltiples fracturas pequeñas, fracturas y pérdida de partes esqueléticas que serían producto de la compresión litostática (Fig. 5.8 A-C).

En *Coenholectypus planatus numismalis* y *Pygorhynchus obovatus* se observa la fractura y pérdida de partes esqueléticas, producto de choques (Fig. 5.8 E-G).

También se observó en *Clypeopygus robinaldinus* y *Pygorhynchus obovatus* fracturas como resultado de la compresión, *C. robinaldinus* muestra pequeñas fracturas y zonas plegadas, mientras que en *P. obovatus* ha sufrido fracturación del área peristomial (Fig. 5.8 D y H).

Las distorsiones tafonómicas registradas en la Formación Agrio, resultan del choque de bioclastos y la compresión litostática, esta última en menor medida. Esto indica que el material ha estado expuesto en la interfase agua-sedimento y sufrió pocas deformaciones durante su enterramiento por compresión. En la Formación Mulichinco el porcentaje promedio de distorsión tafonómica es del 68,7%, mientras que en la Formación Agrio es del 59,3%.

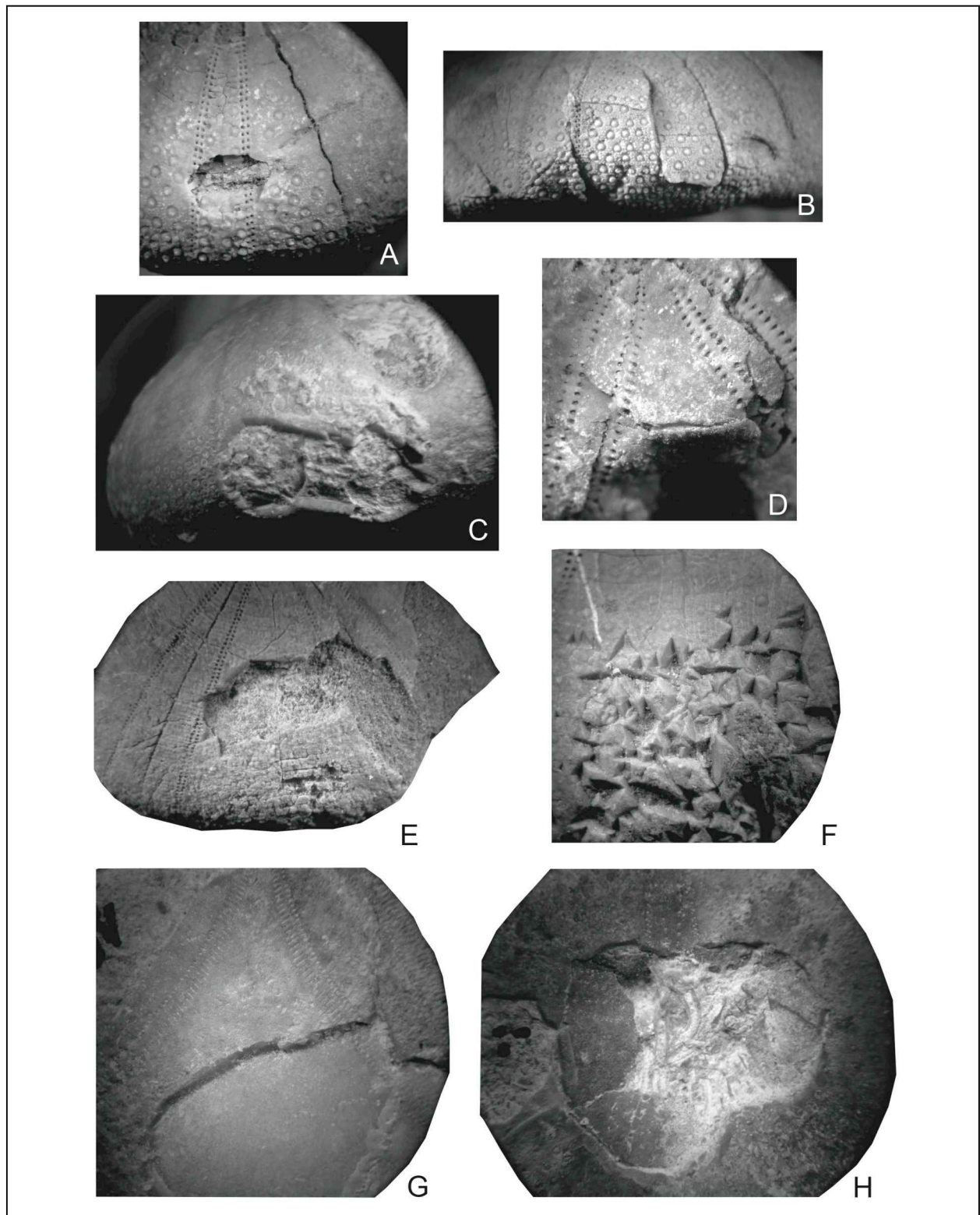


Figura 5.8: Distorsión tafonómica. Formación Agrio. *Pygopyrina gerthi*, Cerro Negro 1° Nivel estratigráfico: A. (CPBA 20139-25), B. (CPBA 20139-232); C. *Pygopyrina gerthi*, Cerro IGM, (CPBA 20140-4); D. *Clypeopygus robinaldinus* Cerro Negro 1° Nivel estratigráfico (CPBA 20149-8); *Coenholectypus planatus numismalis*: E. Agua de La Mula, (CPBA 20161-2); F. El Salado, (CPBA 20144-5); *Pygorhynchus obovatus* Cerro Marucho: G. (CPBA 20141-11), H. (CPBA 20141-1).

Las diferencias en la distorsión tafonómica entre las formaciones, no radica solamente en los porcentaje sino que también en el tipo de distorsión tafonómica, evidenciada en las fracturas, pliegues y deformaciones.

En la Formación Mulichinco los efectos de distorsión han provocado plegamiento con mayor deformación y fracturación de los ejemplares. Estos serían el resultado de la aplicación de alta compresión de manera prolongada, mientras que en la Formación Agrio las evidencias de distorsión se limitan a fracturas pequeñas generadas por compresión litostática y perforaciones o hundimientos producto del choque. Esta diferencia puede explicarse por las diferencias sedimentológicas de las formaciones, la Formación Mulichinco es más arenosa y por lo tanto más frágil, en tanto que la Formación Agrio está compuesta por una alternancia de calizas y pelitas de comportamiento más plástico.

Necrocinesis

Se ha registrado únicamente en la localidad de Agua de la Mula a lo largo de todo el banco portador de *Pygorhynchus obovatus*. Son numerosos los ejemplares acumulados en forma de nidos, que permite inferir la existencia de una corriente en condiciones de alta energía capaz de desplazar partículas del tamaño de los equinoideos, al menos por distancias cortas (Fig. 5.9). Las acumulaciones analizadas cuentan con una media de 4 ejemplares y en ningún caso pudo determinarse alguna orientación específica. El patrón de acumulación es un agrupamiento, donde los ejemplares pueden o no estar en contacto entre sí. Se observan ejemplares en corte transversal y en planta (Fig. 5.9 A-B). El relleno en muchos de los casos es de tipo geopetal y en otros posee la misma composición de la roca hospedante.

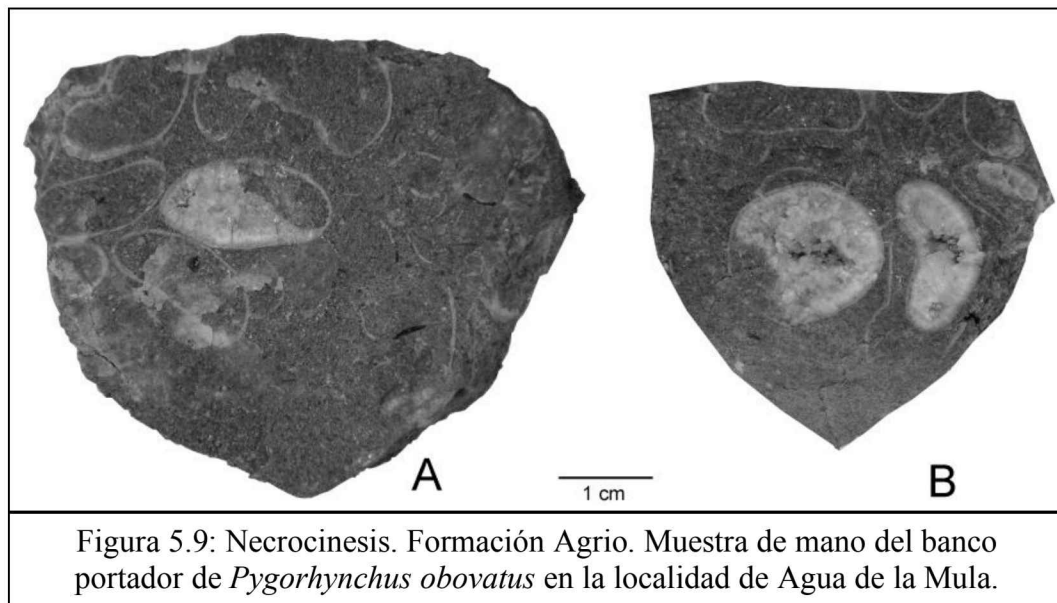


Figura 5.9: Necrocinesis. Formación Agrio. Muestra de mano del banco portador de *Pygorhynchus obovatus* en la localidad de Agua de la Mula.

Incrustación

En la localidad de Puerta Curaco, Formación Mulichinco, se encontró un ejemplar de *Pygopyrina gerthi* colonizado por un serpúlido en su cara apical. La incrustación se presenta como un tubo plegado de aproximadamente 2 mm de diámetro con un largo total de 15 mm, posee una pared delgada recrystalizada y un relleno muy fino (Fig. 5.10, A.B). No es posible realizar inferencias dado que el material es escaso.

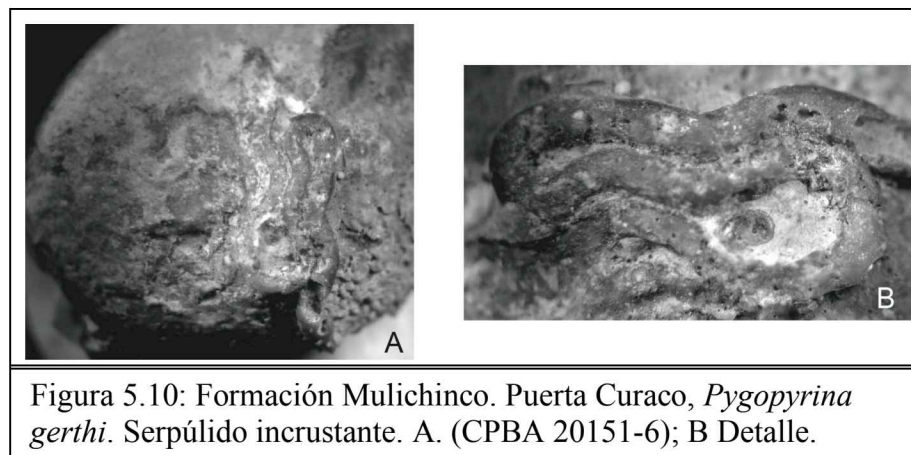


Figura 5.10: Formación Mulichinco. Puerta Curaco, *Pygopyrina gerthi*. Serpúlido incrustante. A. (CPBA 20151-6); B Detalle.

Bioerosión

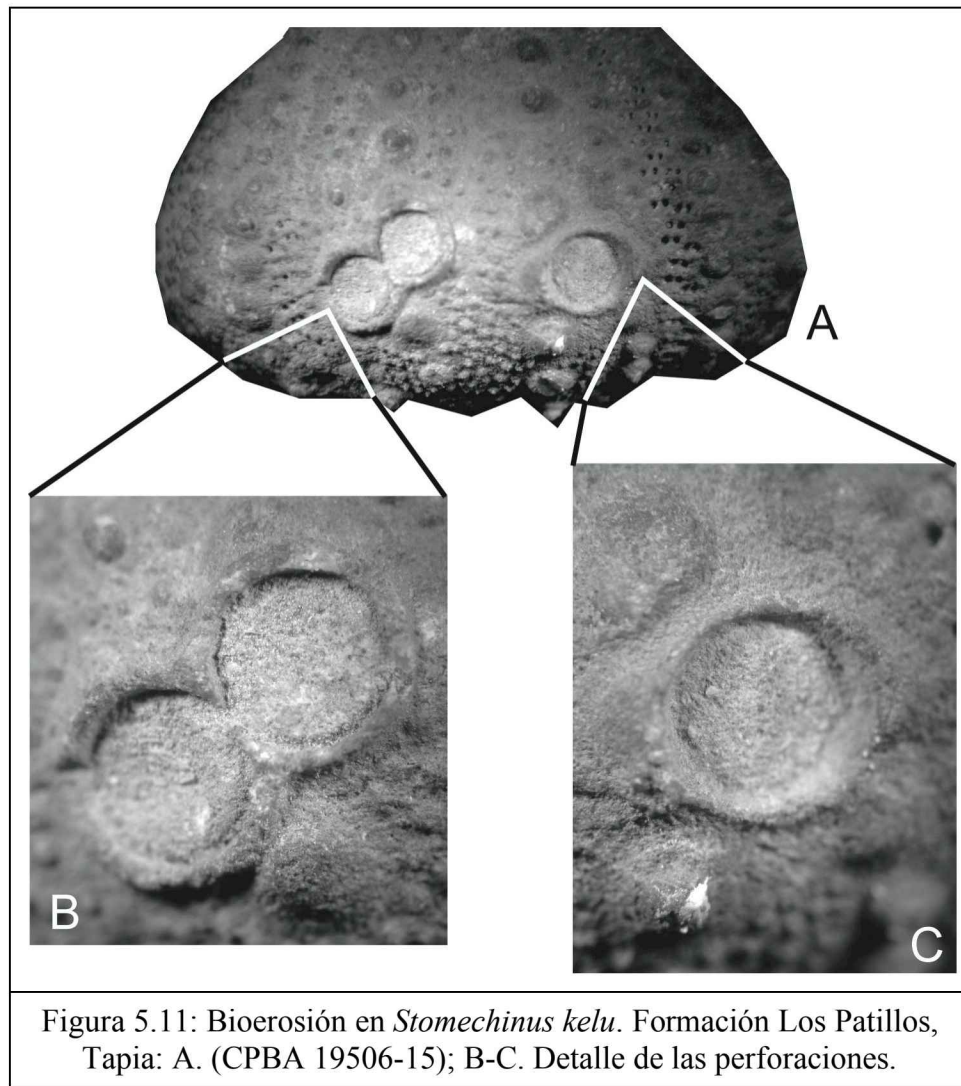
Se registran en las Formaciones Los Patillos, Mulichinco y Agrio evidencias de bioerosión generada por el ataque de gastrópodos (*Oichnus* isp.), esponjas clionidas (*Entobia* isp.) y cirripedios (*Rogerella matheui*).

En la Formación Los Patillos se encontró un ejemplar de *Stomechinus kelu* con seis perforaciones circulares con un diámetro promedio de 2 mm y con el borde elevado como una cicatriz, lo que permite inferir que el equinoideo regeneró parte de su esqueleto (Fig. 5.11). Este tipo de trazas serían el producto de secreciones químicas (ácidos o enzimas) de gastrópodos parásitos sin rádula, ya que las perforaciones poseen bordes continuos y elevados (Kier, 1981).

El icnogénero *Oichnus* Bromley (1981) se crea para caracterizar aquellas perforaciones que atraviesan las conchillas. Estas trazas serían el producto de la bioerosión de gastrópodos de las Familias Naticidae y Muricidae de las que se conocen registros desde el Cretácico tardío (Bromley, 2004).

Si se analizan los datos expuestos anteriormente se infiere que por la cantidad de perforaciones y la formación de bordes elevados, la permanencia del gastrópodo sobre el equinoideo ha sido prolongada (Fig. 5.11 B-C). Al no observarse deformaciones de las placas ambulacrales o interambulacrales, se deduce que el ataque del gastrópodo se produjo sobre el equinoideo adulto de acuerdo a lo estudiado por Kier (1981).

Esta alteración tafonómica representa el primer registro de equinoideos parasitados por gastrópodos en Argentina para el Jurásico (Caloviano temprano) y solo se conocen registros de estas trazas a nivel mundial para el Cretácico.



En todas las localidades de la Formación Mulichinco, *Pygopyrina gerthi* presenta trazas de *Entobia* isp. El mecanismo de formación consiste en la fijación de las esponjas sobre sustratos carbonáticos, como conchillas, y la formación de una red de cámaras conectadas internamente. Lo que se observa como traza es un conjunto de perforaciones en la superficie del fósil y normalmente el área que rodea dichas perforaciones muestra evidencias de disolución (Groot, 1977) (Fig. 5.12).

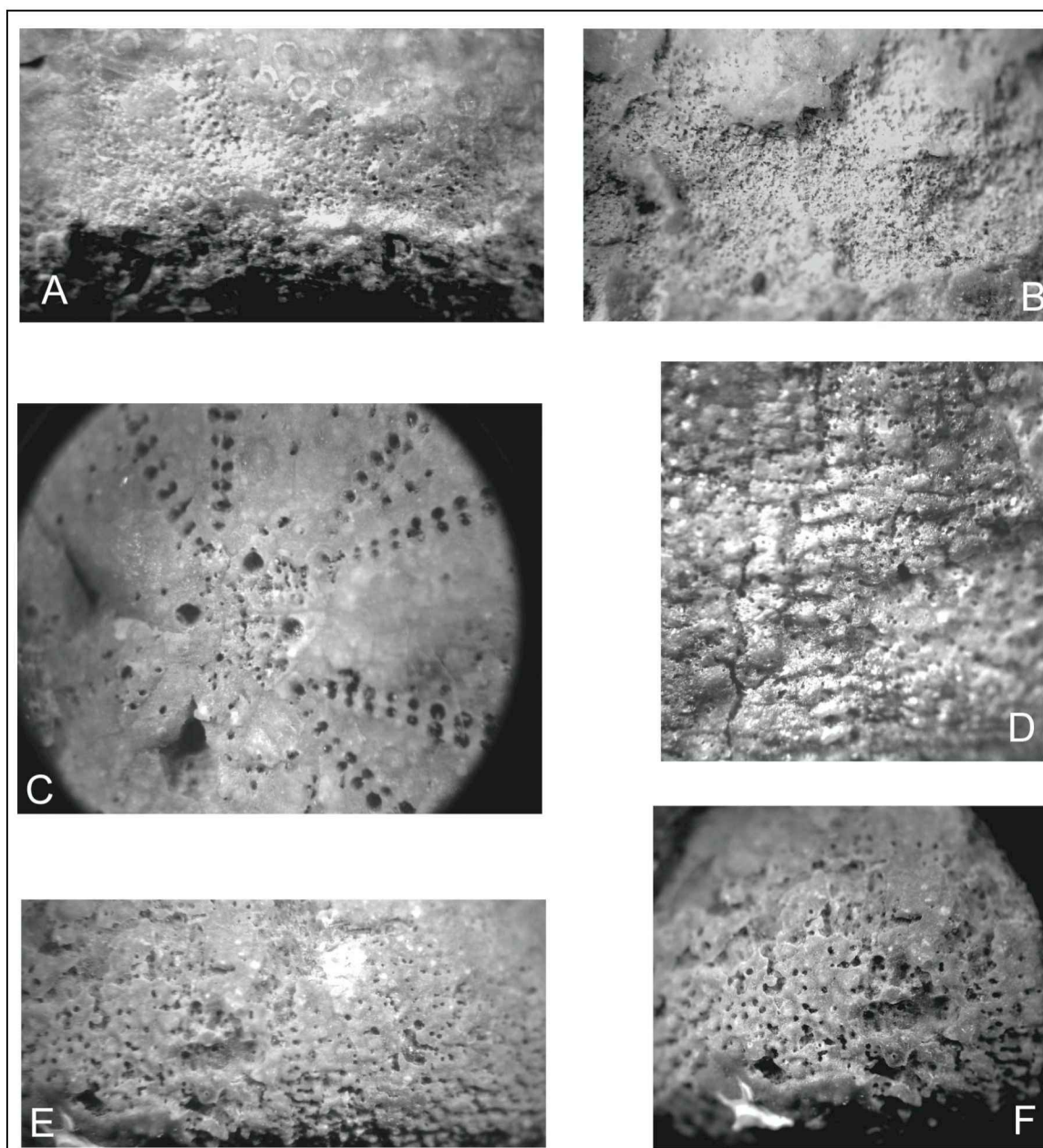


Figura 5.12: Formación Mulichinco, A-F : bioerosión generada por esponjas. *Pygopyrina gerthi* : A. (CPBA 20151-3); B. (CPBA 20152-23); C. (CPBA 20138-4); D. (CPBA 20152-1); E. (CPBA 20151-4); F. (CPBA 20151-5). A, E, F Puerta Curaco, B y D: Pampa Tril; C: Cerro de La Parva.

En *Pygopyrina gerthi* se observan ejemplares con el esqueleto bioerodado, sin disolución en el área entre las perforaciones, preservando parte de su ornamentación, otros con gran disolución entre las perforaciones y bioerosión sobre el relleno (Fig. 5.12, A-F).

El porcentaje de bioerosión en las diferentes localidades varía entre 3,8% (Barranca de Los Loros) y el 21,74% (Pampa Tril), con un porcentaje promedio de 14,3%, lo que indica que la exposición de los organismos en la interfase agua sedimento posiblemente no haya sido demasiado prolongada.

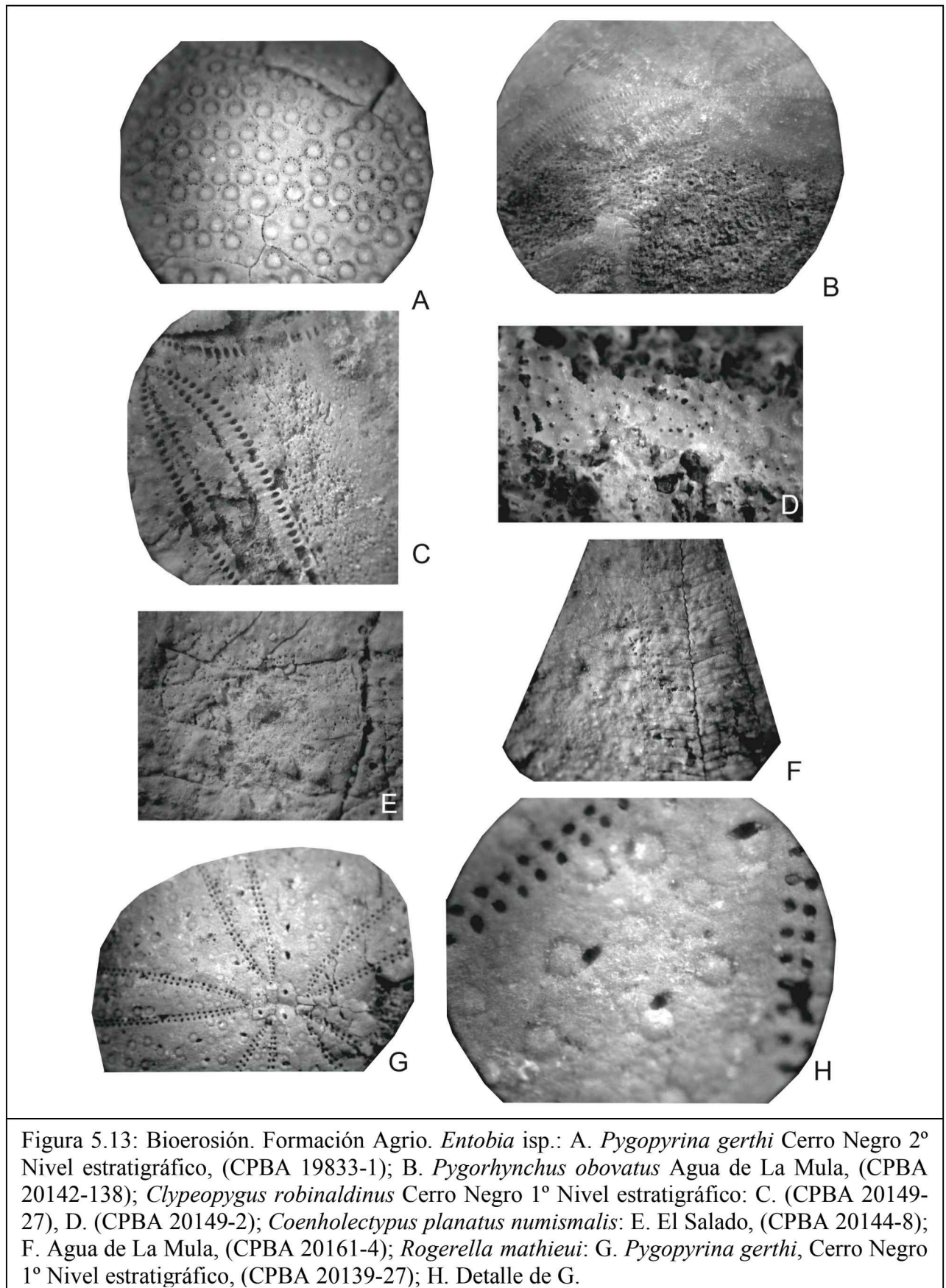
En la Formación Agrio la bioerosión generada por esponjas se registró en ejemplares de *Leptosalenia prestensis*, *Coenholectypus planatus numismalis*, *Pygopyrina gerthi*, *Clypeopygus robinaldinus* y *Pygorhynchus obovatus*, en las localidades de Agua de la Mula, Salado, Cerro Negro, Cerro IGM y Cerro Marucho (Cuadro 1 y 2).

En *Leptosalenia prestensis*, se presenta un porcentaje bajo de bioerosión (Cuadro 2). Las causas de la baja colonización sobre estos equinoideos no son claras dado que el ambiente coralino es propicio para su desarrollo (Ruppert y Barnes, 1996).

En estratos de la Formación Agrio se han encontrado ejemplares poco bioerodados de *Pygopyrina gerthi*, en los que se observa claramente los tubérculos, dado que no ha disuelto la superficie entre las perforaciones, situación que sugeriría que el tiempo de acción de la esponja sobre el organismo no ha sido prolongado (Fig. 5.13 A).

En las especies *Pygorhynchus obovatus*, *Clypeopygus robinaldinus* y *Coenholectypus planatus numismalis* se observan diferentes estadios más avanzado de bioerosión, evidenciados por la presencia de mayor superficie disuelta (Fig. 5.13. B-F).

El porcentaje de bioerosión por esponjas registrado en la Formación Agrio se encuentra entre el 3,5% (*Pygopyrina gerthi*) al 91,3% (*Coenholectypus planatus numismalis*), con un promedio de 35,9%.



Si se compara el porcentaje de bioerosión de los ejemplares de equinoideos de las Formaciones Mulichinco y Agrio, la diferencia es amplia, más del doble para la Formación Agrio. Las condiciones ambientales en los sedimentos de la Formación Agrio pudieron ser más favorables para la colonización de las esponjas clonidas que las de la Formación Mulichinco.

Dentro de las alteraciones tafonómicas, la bioerosión producida en *Pygopyrina gerthi* por cirripedios constituye uno de los hallazgos más interesantes. La misma se ha registrado en la localidad de Cerro Negro y se identifica como *Rogerella mathieui* Saint-Seine 1955.

Las trazas se presentan como perforaciones que atraviesan todo el espesor de la conchilla, poseen forma elíptica o ahusada, con un extremo redondeado y dimensiones de 0,35 mm para el eje mayor y 0,2 mm para el menor (Fig. 5.13, G-H). Las trazas analizadas en este estudio resultan más pequeñas que las descritas por Saint-Seine (1955). La ausencia de signos de regeneración en el esqueleto de equinoideo, indicaría que los cirripedios colonizaron las conchillas vacías.

Los cirripedios que generan esta traza pertenecen al Orden Acrothoracica, se trata de cirripedios desnudos, que no producen placas y poseen un disco de fijación quitinoso. Habitan sustratos calcáreos, tales como conchillas y corales (Ruppert y Barnes, 1996). Se fijan a los equinoideos aprovechando los poros pares, depresiones y perforaciones de tubérculos, siendo éste un mecanismo de protección del organismo y generación de su propia cavidad (Saint-Seine, 1955). Se cree que estos cirripedios se especializan en perforar conchillas para habitarlas (Schlaudt y Young, 1960).

El icnogénero *Rogerella* es asignado Saint-Seine (1955) a las perforaciones producidas en esqueletos de equinoideos. Este autor describe dos icnoespecies, que se diferencian básicamente por la forma de la perforación y la presencia de burreletes. *Rogerella lecointrei* es una perforación con forma de coma, con un extremo estrecho bien diferenciado y el otro amplio,

redondeado y con burletes bien desarrollados. *Rogerella mathieui*, posee una forma elíptica o ahusada, no muestra extremos diferenciados y burletes poco preservados.

Del análisis detallado de las diferentes alteraciones tafonómicas es posible sintetizarlas de la siguiente manera:

- *Disolución*: los signos de disolución indican que los fluidos intersticiales eran más o menos subsaturados en CaCO_3 , la bioerosión aumenta la relación superficie/volumen facilitando la disolución, sin embargo no ha sido posible identificar cual de estos dos procesos tafonómicos se produjo primero. La Formación Agrio es la que presenta mayor porcentaje de disolución.
- *Abrasión*: se observó como la desaparición de la ornamentación, ya sea por el pulido de la superficie de los esqueletos o por la pérdida total de los relieves, como es el caso de *Leptosalenia prestensis*. El material de la Formación Mulichinco presenta signos de abrasión, pero son los equinoideos de la Formación Agrio los más afectados, sugiriendo mayor tiempo de exposición en la interfase agua-sedimento.
- *Distorsión tafonómica*: se registra en el material con un amplio rango de efectos, entre ellos la fracturación del esqueleto por choque que sugiere la existencia de transporte del material, mientras que las fracturas provocadas por esfuerzos mecánicos discontinuos y los pliegues con fracturas podrían ser el efecto de la compresión durante el enterramiento. Los equinoideos de la Formación Mulichinco son los más afectados.
- *Bioerosión*: ya sea la colonización de esponjas, cirripedios y la parasitación de gastrópodos, permitirían inferir mayor exposición de los ejemplares en la interfase agua-sedimento. La bioerosión generada por esponjas es el tipo de trazas más frecuentemente hallada en el material fósil, pero no es posible efectuar inferencias batimétricas sobre las

condiciones de colonización de estas esponjas debido a que no ha sido posible determinar la icnoespecie.

REFERENCIAS

- Álvarez, P.P. y Parma, S.G. 1997.** Litofacies y equinoideos asociados de la Formación Los Patillos (Caloviano), Alta Cordillera de San Juan, Argentina. *VIII Congreso Geológico Chileno*, Actas I: 430-434, Antofagasta.
- Bromley, R.G. 1981.** Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta Geológica Hispánica* 16: 55-64.
- Bromley, R.G. 1992.** Bioerosion: Eating Rocks for Fun and Profit. En: C.G. Maples y R.R. West (eds.) *Trace fossils*. Short Courses in Paleontology 5: 121-129.
- Bromley, R.G. 2004.** A stratigraphy of marine bioerosion. En: D. McIlroy (ed.) *The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis*. Geological Society, Special Publication 228: 455-479.
- Donovan, S.K. 1991.** The taphonomy of echinoderms: Calcareous multi-element skeletons in the marine environment. En: S.K. Donovan (ed.) *The Processes of Fossilization*, pp: 241-269, Belhaven Press, London.
- Ebert, T.A. 1971.** A preliminary quantitative survey of the echinoid fauna of Kealahakua and Honaunau Bays, Hawaii. *Pacific Science* 25: 112-131.
- Efremov, J.A. 1940.** Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan-American Geologist* 74: 81-93.
- Fernández López, S.R. 2000.** *Temas de Tafonomía*. Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense, 167pp. Madrid.
- Groot, R.A. de 1977.** Boring sponges (Clionidae) and their traces fossils from the coast near Rovinj Yugoslavia. *Geologie en Mijnbouw* 56: 168-180.
- Kidwell, S.M. y Baumiller, T.K. 1990.** Experimental desintegration of regular echinoids: roles of temperature, oxygen and decay thresholds. *Paleobiology* 16: 247-271.
- Kier, M.P. 1977.** The poor fossil record of the regular echinoid. *Paleobiology* 3: 168-174.
- Kier, M.P. 1981.** A bored Cretaceous echinoid. *Journal of Paleontology* 55: 656-659.
- Kier, M.P. y Grant, R.E. 1965.** Echinoid distribution and habits, Key Largo Coral Reef Preserve, Florida. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 149: 1-68.
- Lawrence, D.R. 1968.** Taphonomy and information losses in fossil communities. *Geological Society America Bulletin* 79: 1315-1330.

Müller, A.H. 1979. Fossilization (Taphonomy). En: R.A. Robinson y C. Teichert (eds.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part A: A2-A72. Introduction*. The Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.

Nebelsick, J. 1995. Uses and limitations of autopalaeontological investigations on echinoids. *GeoBios* 18: 329-336.

Ruppert, E.E. y Barnes, R.D. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. McGraw-Hill Interamericana, 1064 pp., México.

Saint-Seine, R. de 1955. Les Cirripèdes acrothoraciques echinicoles. *Bulletin Societe Geologique de France* ser. 6, 5: 299-303.

Schlaudt, C.M. y Young, K. 1960. Acrothoracic barnacles from the Texas Permian and Cretaceous. *Journal of Paleontology* 34: 903-907.

Seilacher, A., Reif, W.E. y Westphal, F. 1985. Sedimentological, ecological, and temporal patterns of fossil Lagerstätten. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 311: 5-23.

Smith, A.B. 1984. *Echinoid Palaeobiology*. George Allen & Unwin, 190pp., London.

Tucker, M.E. 1991. The diagenesis of fossils. En S.K. Donovan (ed.) *The Processes of Fossilization*, pp: 84-104, Belhaven Press, London.

Walter, L.M. 1985. Relative reactivity of skeletal carbonates during dissolution: implications for diagenesis. En N. Schneidermann y P.M. Harris (eds.) *Carbonates cements*, SPEM Special Publication 36: 3-16.

PALEOECOLOGÍA

PALEOECOLOGÍA

CONCEPTOS BÁSICOS

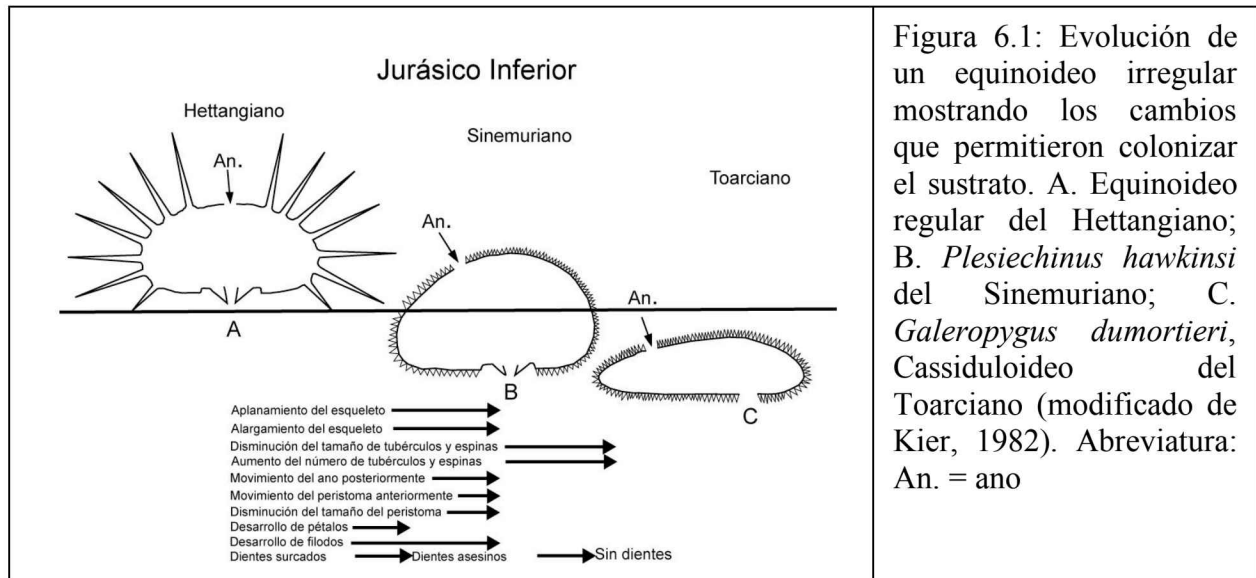
La paleoecología es una rama de la paleontología que se ocupa del estudio de las relaciones entre los organismos y entre estos y el ambiente que los rodea. A esta disciplina se la divide en dos ramas, una de ellas es la paleoautoecología, que estudia los estilos de vida de los organismos individuales y la segunda es la paleosinecología encargada del estudio de la interacción de las asociaciones o comunidades de organismos (Brenchley y Harper, 1998).

Uno de los principales inconvenientes de los estudios paleoecológicos es el hecho que la mayoría de los organismos fosilizados en pocas oportunidades se preservan en posición de vida y es difícil cuantificar el transporte sufrido por los restos, apartándolos de su hábitat natural. Otra dificultad radica en que la deducción de los modos de vida de organismos extintos es muy difícil y se debe tener en cuenta que la aplicación generalizada del uniformismo puede tornarse peligrosa.

LOS EQUINOIDEOS Y SUS ESTRATEGIAS DE VIDA A TRAVÉS DEL TIEMPO

Durante el Paleozoico los equinoideos formaron parte del bentos epifaunal; todos ellos eran regulares y su dieta era detritívora. Luego de la gran extinción de fines del Pérmico surgieron adaptaciones para la vida infaunal, con esqueletos asimétricos con tuberculación fina, espinas numerosas y cortas, poros ambulacrales diferenciados apical y oralmente (estos últimos más pequeños) y periprocto posterior. Estos caracteres han sido reconocidos en el equinoideo irregular más antiguo, *Plesiechinus hawkinsi* Jesionek-Szymánska, del Jurásico temprano (Sinemuriano) (Kier, 1982). Posteriormente, la evolución parece haber continuado rápidamente

ya que para el Toarciano se registra el primer cassiduloideo, *Galeropygus dumortieri*, con todos los caracteres típicos de un equinoideo irregular (Kier, 1982) (Fig. 6.1).



Durante el resto del Mesozoico, los equinoideos irregulares desarrollaron una serie de adaptaciones morfológicas al modo de vida infaunal, desde el contorno del esqueleto de forma de corazón a una forma más elipsoidal, la migración del periprocto hacia el margen posterior del esqueleto, el desarrollo de surcos alrededor de los ambulacros para conducir las partículas alimenticias y las modificaciones de los podios para realizar funciones de cavado y respiratorias.

Para avanzar en el estudio de la paleoecología de los equinoideos, se deben diferenciar en primera instancia dos grupos, los equinoideos regulares y los irregulares. Esta diferenciación se basa fundamentalmente en la estructura del esqueleto lo que ha generando distintos hábitos de vida.

Los equinoideos regulares poseen un esqueleto globoso, con grandes espinas y viven en la actualidad apoyados sobre el sustrato a diferentes profundidades, desde ambientes someros hasta grandes profundidades de hasta 7000 m (Durham, 1966). Estos equinoideos pueden habitar

sustratos firmes y duros, pueden socavar rocas y vivir en cavidades que van agrandando a medida que crecen. Muchos ramonean o cultivan algas de las que se alimentan y algunos poseen un par de podios que se extienden y llegan a la superficie donde pueden capturar partículas orgánicas (Durham, 1966). En aquellos grupos que viven apoyados en la superficie su alimentación puede ser detritívora o herbívora. Los primeros habitan fondos arenosos y fangosos y capturan materia orgánica compuesta por restos de esqueletos y detritos. Otros ramonean sobre el sustrato duro y en algunos casos, como por ejemplo en ambientes coralinos o rocosos, ramonean sobre las algas que se desarrollan en ambientes de aguas claras e iluminadas.

Cada una de las partes del esqueleto de esta clase de equinoideos cumple una función determinada. La espinas adorales son utilizadas como defensa ante los predadores mientras que la orales se utilizan en la locomoción. La morfología de las espinas varía según su función, pero básicamente lo que cambia es el tamaño, las orales suelen ser las más pequeñas, ya que de otra forma separarían demasiado al individuo del sustrato. Estas espinas orales son las que poseen mayor diversidad de formas, como por ejemplo forma de copa, espátula, hongo, rectas, pero sin embargo, su función es poco conocida (Schäfer, 1972).

Los podios adorales intervienen en la respiración y en la captura de partículas alimenticias, mientras que los orales participan de la locomoción y la alimentación. La estructura de los podios va cambiando según la función que cumplen, por ejemplo los podios orales que colaboran en la locomoción poseen almohadillas succionadoras para sujetarse en los sustratos duros, lo que les permite habitar ambientes de mayor energía.

Los equinoideos son organismos muy sedentarios, los regulares sólo se desplazan en busca de su alimento, si es abundante pueden desplazarse 7,5 cm al día pero si escasea, alcanzan los 50 cm (Rupert y Barnes, 1996), mientras que los irregulares, con algunas excepciones como se verá más adelante, viven dentro del sustrato, por lo que su movilidad es aún menor.

Los equinoideos irregulares viven generalmente enterrados en el sedimento a diferentes profundidades, de esta forma se encuentran protegidos de sus predadores sin necesidad de ningún mecanismo de defensa especializado. Generalmente estos equinoideos se entierran por su margen anterior generando movimientos gracias a las espinas ya que los podios cumplen otras funciones. Algunos grupos desarrollan espinas con formas especiales, como por ejemplo los espatángidos, con las espinas ubicadas anteriormente con forma de espátula en su extremo. Hay especies que se entierran varios centímetros por lo cual necesitan estar comunicadas con la interfase agua-sedimento y para ello construyen un orificio en forma de embudo y otro embudo corto y ciego que se prolonga posteriormente, donde realiza las descargas del sistema digestivo por el periprocto (Rupert y Barnes, 1996).

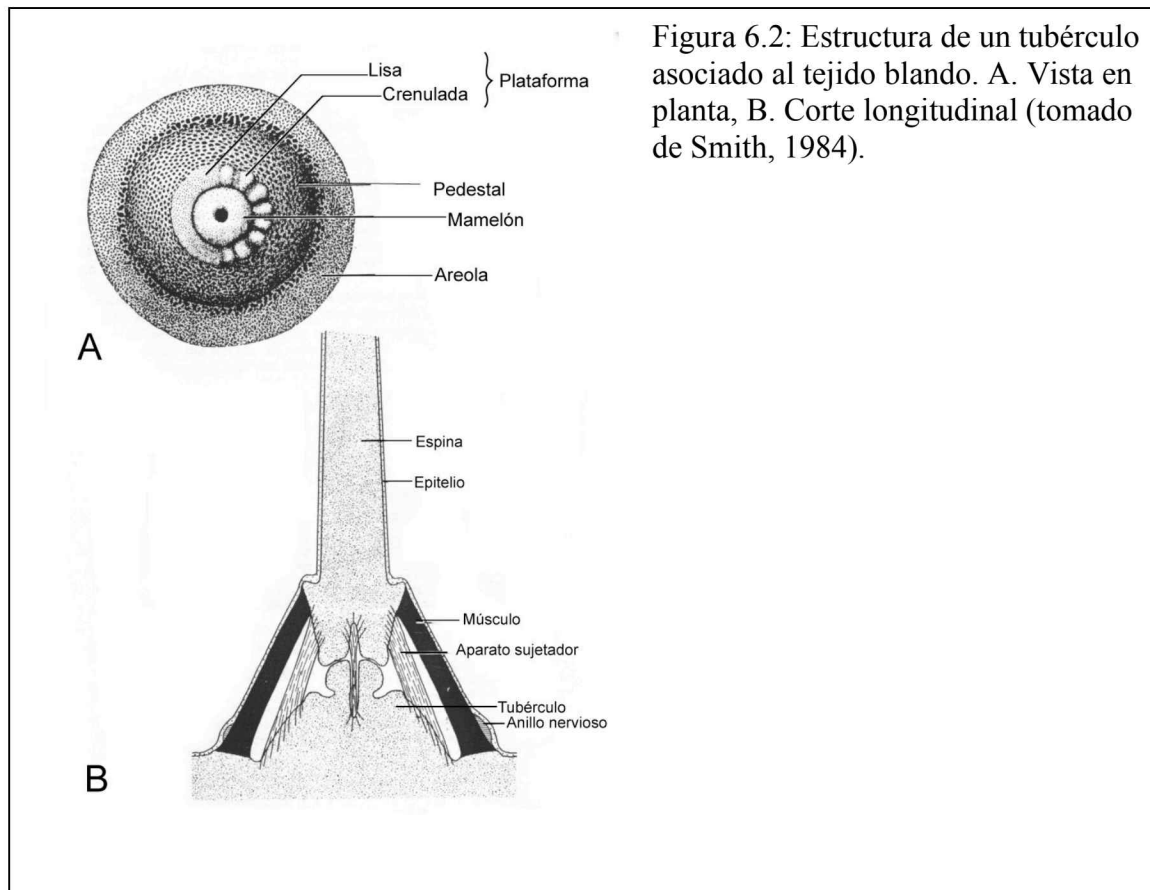
MORFOLOGÍA FUNCIONAL

Los caracteres morfológicos que se estudian en los equinoideos para realizar interpretaciones paleoecológicas son: la forma de la corona, la ubicación del periprocto y el arreglo de los tubérculos (ornamentación).

La forma de la corona da una idea de los ambientes que habitan los equinoideos desde un punto de vista macroscópico. Ejemplares con coronas globosas poseen hábitos epifaunales, como los equinoideos regulares y a medida que la corona se aplana (ver figura 6.1) los hábitos tienden a ser infaunales, lo que se ve acompañado por el desplazamiento del periprocto hacia el margen posterior generando una bilateralización sobreimpuesta a la simetría pentámera característica de los equinoideos.

La ornamentación, que involucra la forma y distribución de los tubérculos, permite estimar la función de las espinas soportadas por los mismos, ya que éstas pueden emplearse para locomoción, defensa, protección ante la abrasión del sedimento, excavación, alimentación,

enterramiento y construcción de túneles. La morfología a considerar de los tubérculos se resume en la Figura 6.2 y se describen brevemente el rol de cada una de las partes de acuerdo a los estudios de Smith (1980).



La areola es el área donde se fijan los músculos que sujetan a la espina. Cuando la espina tiene una dirección de movimiento particular, por ejemplo para la locomoción, hay un mayor desarrollo muscular y las fibras se alejan del mamelón en la zona de la areola opuesta a la dirección del movimiento de la espina, lo que hace que esta zona se ensanche, perdiendo su simetría radial. De esta forma puede inferirse la actividad de la espina portada por dicho tubérculo.

El pedestal puede ser simétrico o estar agrandado de un lateral, esto último implica que la espina que porta dicho tubérculo es curva o se encuentra oblicua a la superficie del esqueleto, dado que el sistema que sujeta la espina por su posición desarrolla más fibras del lado opuesto al que se reclina al espina.

La plataforma puede ser crenulada o no, la presencia de una plataforma crenulada se asocia a espinas rectas y a su posición perpendicular. La crenulación no siempre es simétrica, puede ser mayor y estar desplazada de un lado de la plataforma, este tipo de crenulación indica que la espina portada es curva u oblicua a la superficie del esqueleto, en la dirección de agrandamiento de la crenulación. Entre los equinoideos irregulares no hay una explicación clara para la ausencia o presencia de la crenulación, aunque los equinoideos con tubérculos no crenulados generalmente tiene espinas cortas.

El mamelón puede o no contar con una perforación central, por la que atraviesan fibras colágenas. Los mamelones perforados están mejor desarrollados en las espinas largas de equinoideos regulares, utilizadas generalmente como protección ante la predación, ya que la presencia de las fibras colágenas aumentaría la rigidez de la espina evitando su dislocación. En especies con mamelones sin perforar, las espinas pueden dislocarse, permitiendo al individuo entrar en cavidades. Esto sucede aparentemente en equinoideos que habitan arrecifes o cavidades rocosas, evitando así la predación y las turbulencias, así como en los que habitan fondos blandos que les permiten cubrirse con sedimentos ante un posible ataque, plegando sus espinas. En la mayoría de los equinoideos irregulares los tubérculos son perforados. Estos cuentan con espinas con mayor actividad, ya que continuamente trabajan el sustrato, por lo que las fibras colágenas centrales ayudan a prevenir las dislocaciones.

La forma de los tubérculos varía; en algunas especies los tubérculos son oblicuos y generalmente se corresponden con espinas que se ubican oblicuas ya que raramente la base de la

espinas es oblicua. Algunos tubérculos se encuentran por debajo de la superficie esquelética, éstos se desarrollan más comúnmente en los equinoideos irregulares y generalmente tienen posición aboral. Las espinas asociadas a este tipo de tubérculo se distribuyen muy próximas entre sí y cumplirían funciones de protección y/o defensa. Con la profundización de los tubérculos se aumenta la densidad de los mismos sin perder la fuerza de las espinas primarias, ni disminuir la densidad de espinas miliares, de los pedicelarios y ni la superficie del epitelio ciliado.

Entre los tubérculos también se consideran a los gránulos que no son portadores de espinas y están cubiertos por epitelio. Su función, según Nichols (1959), sería aumentar la superficie del epitelio ciliado.

La variabilidad en la estructura de los tubérculos es mayor en los equinoideos irregulares que en los regulares, en estos últimos generalmente los tubérculos son simétricos, a menos que el ámbito sea muy curvado, la areola suele ser circular y entre ésta y el pedestal puede o no haber un pequeño resquicio.

La densidad de los tubérculos es un factor importante además de la forma de los mismos. Los equinoideos infaunales utilizan sus espinas para proteger el esqueleto de la abrasión de las partículas sedimentarias en movimiento, y mantener el espacio entre la punta de las espinas y la superficie del esqueleto destinado a la circulación de agua. Para ello las espinas adapicales deben ser todas de la misma longitud y estar densamente distribuidas, lo cual se logra disminuyendo el tamaño de las espinas y tubérculos.

ANÁLISIS DEL MATERIAL

Se realizará un análisis de cada una de las especies con las que se cuenta con material suficiente y en buen estado de preservación, de modo de poder observar los caracteres morfológicos tales como la forma de corona, la ubicación del periprocto y la ornamentación

(estructura de los tubérculos). Como se han hallado muy pocas espinas, no se las incluye en este análisis.

Leptosalenia prestensis

Forma del esqueleto: globoso, sistema apical superpuesto rígido.

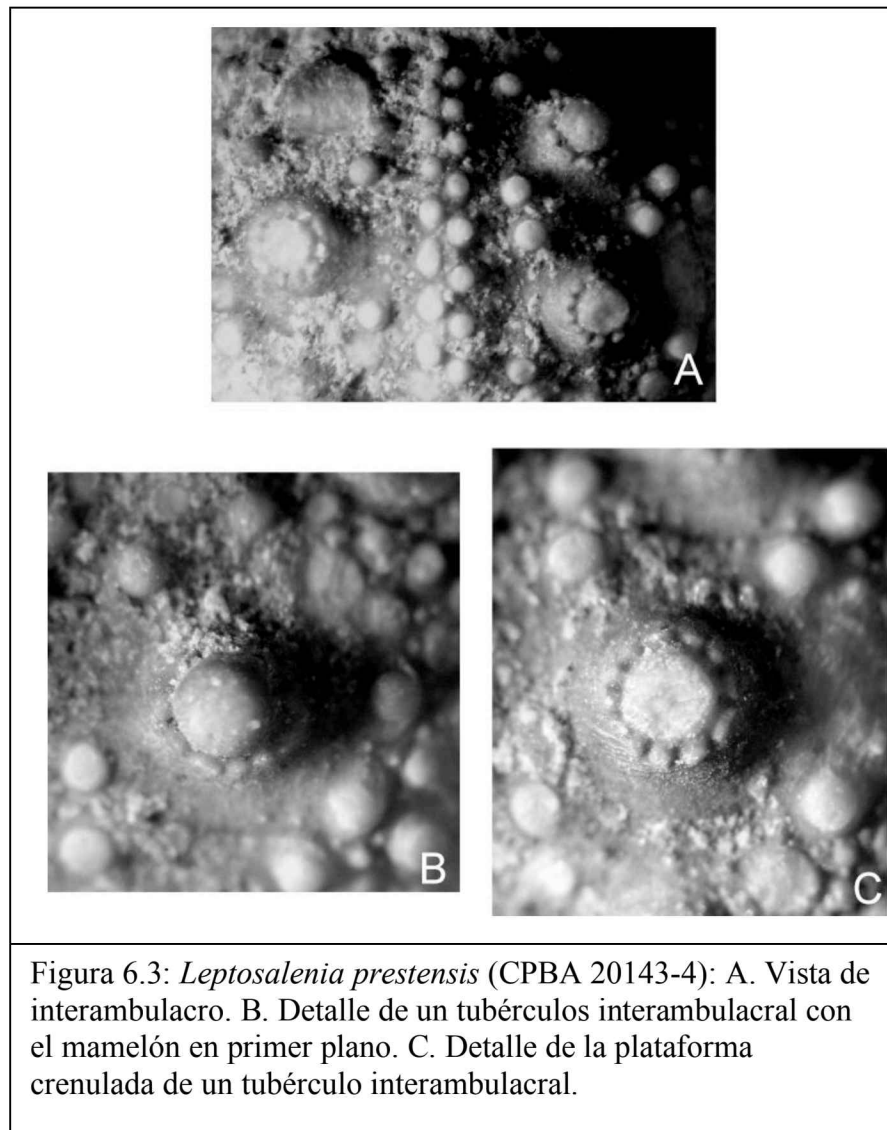
Periprocto: ovoide, subcentral con eje menor alineado con ambulacro I, una placa suranal anterior al mismo.

Tubérculos: un tubérculo primario en cada placa, la placa más adapical no posee tubérculo; tubérculos primarios crenulados, no perforados, llegan hasta el peristoma con una pequeña reducción de su tamaño (Fig. 6.3 A).

Conclusión: *Leptosalenia prestensis* fue hallada asociada a arrecifes coralinos, lo que permite inferir que el ambiente que habitaba era de aguas someras, dada la necesidad de luz de los corales y probablemente de una energía moderada.

La presencia de una plataforma crenulada (Fig. 6.3 C) indica que las espinas eran perpendiculares a la superficie esquelética y los mamelones sin perforar (Fig. 6.3 B) habrían permitido la dislocación de las espinas, por lo tanto se puede inferir que esta especie fue capaz de ocultarse en cuevas, donde habría necesitado plegar sus espinas para ingresar. Esto es común en equinoideos que habitan arrecifes.

Sobre la base de los caracteres morfológicos analizados y su asociación a numerosos corales, se puede concluir que *Leptosalenia prestensis* era un habitante de arrecifes de corales que probablemente se trasladaba en busca de alimento por ramoneo sobre algas y que podría ocultarse en grietas o cavidades existentes en las rocas como forma de protección ante predación y la energía del ambiente. Dado que no se conocen representantes actuales no es posible hacer más inferencias sobre esta especie.



Stomechinus kelu

Forma del esqueleto: circular y globoso.

Periprocto: circular a ovoide, ocupa aproximadamente el 50% de la superficie del sistema apical (Fig. 6.4 A).

Tubérculos: tubérculos primarios bien desarrollados no crenulados ni perforados, uno por placa, superficie restante cubierta con tubérculos miliares. El tamaño de los tubérculos aumenta hacia el margen y luego disminuye hacia el peristoma.

Conclusión: como todos los equinoideos regulares, *Stomechinus kelu* habría sido un equinoideo de hábitos epifaunales. En estos, el carácter morfológico que más información aporta son los tubérculos. Los mismos no son ni perforados ni crenulados, a pesar de lo que se observa en la Figura 6.4 B. Esta apariencia sería efecto de la rotura del esqueleto por choques, dado que los tubérculos son protuberancias son los que más fácilmente se dañan. En la observación del material bajo lupa se ve perfectamente que los tubérculos no son perforados, pero no fue posible tomar una fotografía para mostrar la estructura de los tubérculos donde se apreciaran todos sus caracteres completos. Como en el caso de *Leptosalenia prestensis*, esto implicaría que las espinas pueden plegarse paralelas al esqueleto.

Como los bancos portadores de esta especie no fueron visitados por la autora y sólo se cuenta con la descripción sedimentológica sin interpretaciones ambientales, no nos permite interpretar el ambiente donde habitaban estos equinoideos, por lo que se hace difícil inferir más sobre la paleoecología de esta especie.

Con los caracteres analizados sólo se puede argumentar que *Stomechinus kelu* era un habitante de sustratos duros, por donde se trasladaría en busca de alimento, probablemente ramoneando sobre algas y detritos orgánicos dispersos.

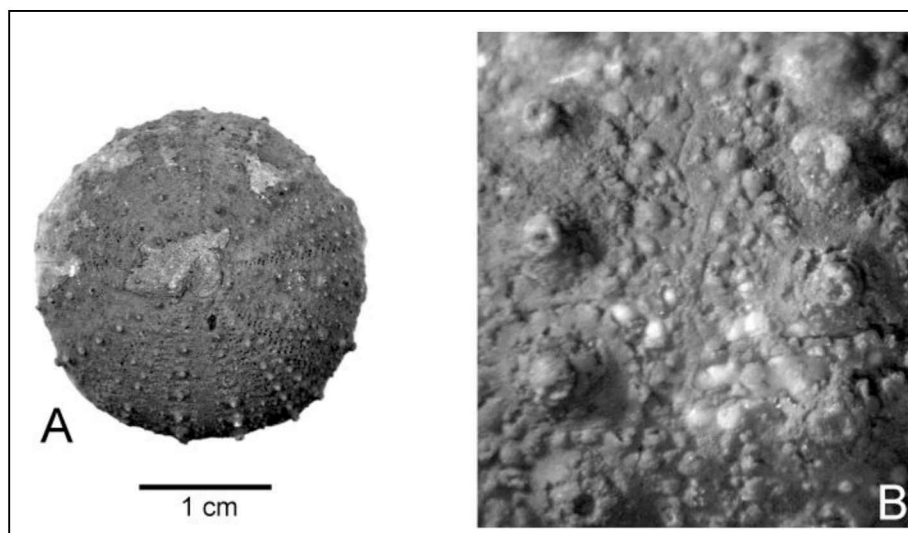


Figura 6.4: *Stomechinus kelu* (CPBA 19506-8):
A. Vista apical. B. Detalle de tubérculos primarios interambulacrales.

Coenholectypus planatus numismalis

Forma del esqueleto: circular a subpentagonal, en algunos individuos con perímetro claramente pentagonal, con el borde posterior que se desarrolla levemente en punta, perfil subcónico, cara adoral casi plana.

Periprocto: inframarginal ubicado en un surco anal en forma de gota, ocupando casi toda la superficie entre el margen y el peristoma.

Tubérculos: adapicalmente tubérculos primarios pequeños, adoralmente tubérculos de mayor tamaño hacia el margen donde aumenta su densidad, hacia el peristoma disminuye el tamaño levemente. Los tubérculos próximos al margen son los de mayor tamaño y cuentan con una areola ensanchada hacia el margen. Esto indicaría una dirección de movimiento de las espinas hacia afuera, para la eliminación de sedimentos debajo del organismo y movimiento en la superficie. Estos tubérculos están homogéneamente distribuidos en todo el perímetro, por lo que el organismo no tendría una dirección preferencial de movimiento.

Conclusión: sobre la base de la forma de su esqueleto, esta especie no tendría una dirección de movimiento preferencial, no hay una clara tendencia a un eje antero-posterior, a pesar de la ubicación de su periprocto, y la forma del esqueleto conserva una simetría pentámera.

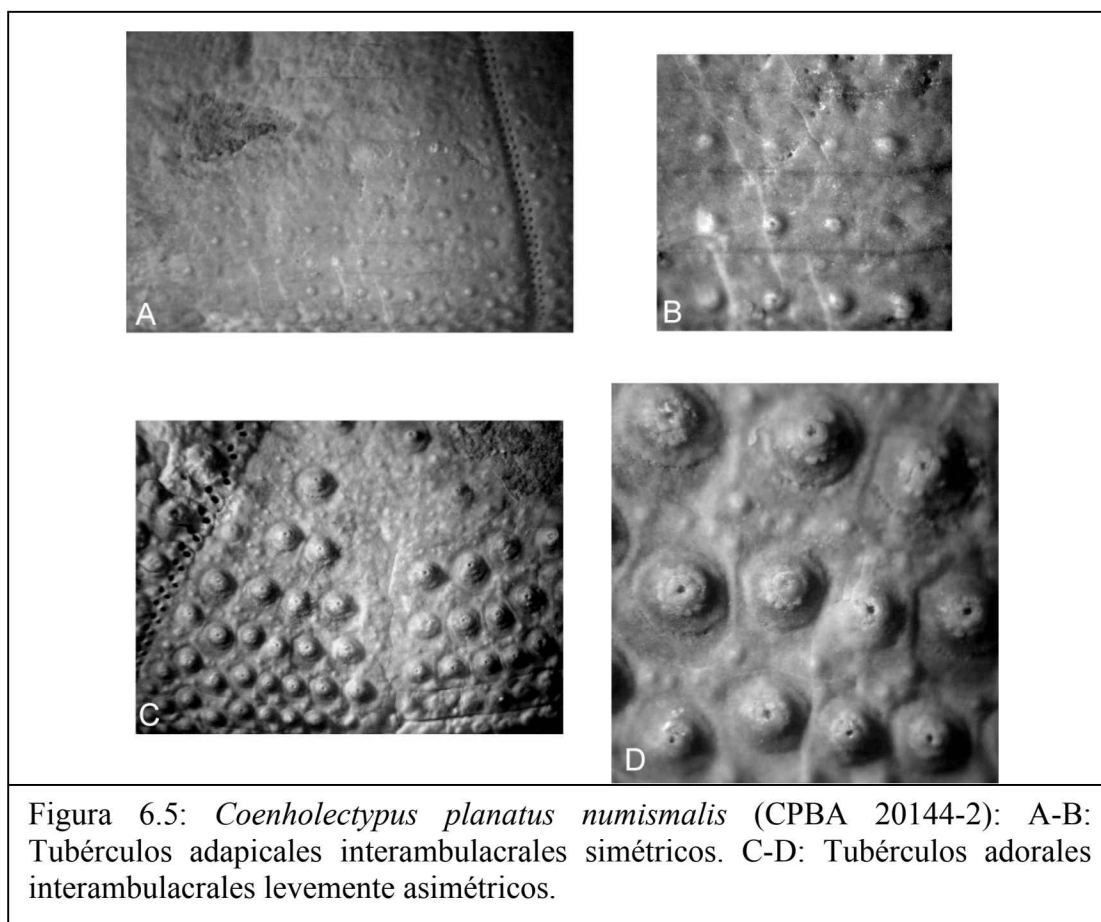
Los tubérculos adapicales son de menor tamaño y simétricos (Fig. 6.5 A-B), estos fueron comparados con el género *Holectypus* (Smith, 1984) lo que permite inferir que en *Coenholectypus* el conjunto de espinas adapicales podría permitir al organismos habitar dentro del sustrato, generando un espacio para el pasaje de una corriente de agua para realizar el intercambio gaseoso.

Los tubérculos adorales próximos al margen tienen una areola ensanchada hacia el margen, lo que demuestra que las espinas portadas por los mismos tenían una dirección preferencial de esfuerzo hacia fuera (Fig. 6.5 C-D). Esto podría haberse debido al uso de las

mismas durante la excavación, para la eliminación del sedimento debajo del organismo. Como no se halló ninguna diferencia en la periferia de la cara oral respecto de la forma de la areola, esto apoyaría, junto con la forma del esqueleto, la hipótesis de que no tienen una dirección preferencial de movimiento.

Considerando el tamaño del periprocto se puede inferir que para alimentarse debían ingerir grandes cantidades de sedimento, de los que extraían las partículas de materia orgánica, para luego eliminar las partículas sedimentarias. Su ubicación adoral evitaría la contaminación de la superficie adapical ya que al no estar expuesto el organismo a una corriente importante, se torna más dificultoso alejar los desechos.

Esta especie entonces habría habitado sobre fondos arenosos por los que se desplazaría sin una dirección preferencial en busca de alimento, y tendría la capacidad de enterrarse mediante el movimiento de sus espinas orales a modo de protección y en busca de alimento.



Pygopyrina gerthi

Forma del esqueleto: levemente ovalado en sentido antero-posterior y globoso, cara oral levemente cóncava. Peristoma ovoide a levemente circular y oblicuo, con eje de inclinación entre el interambulacro 3 y al ambulacro I.

Periprocto: en forma de gota supramarginal separado del sistema apical por unas pocas placas.

Tubérculos: perforados y crenulados, mayor tamaño y densidad adoralmente. Adapicalmente los tubérculos son simétricos y su densidad aumenta hacia el ámbito. En la cara oral los tubérculos tiene areolas asimétricas, el pedestal es excéntrico a causa de esto; el agrandamiento de la areola es hacia el margen.

El ensanchamiento de la areola significaría que las espinas se inclinarían hacia el peristoma y moverían el sedimento hacia el exterior; las mismas se utilizarían para excavar eliminando el sedimento debajo del organismo.

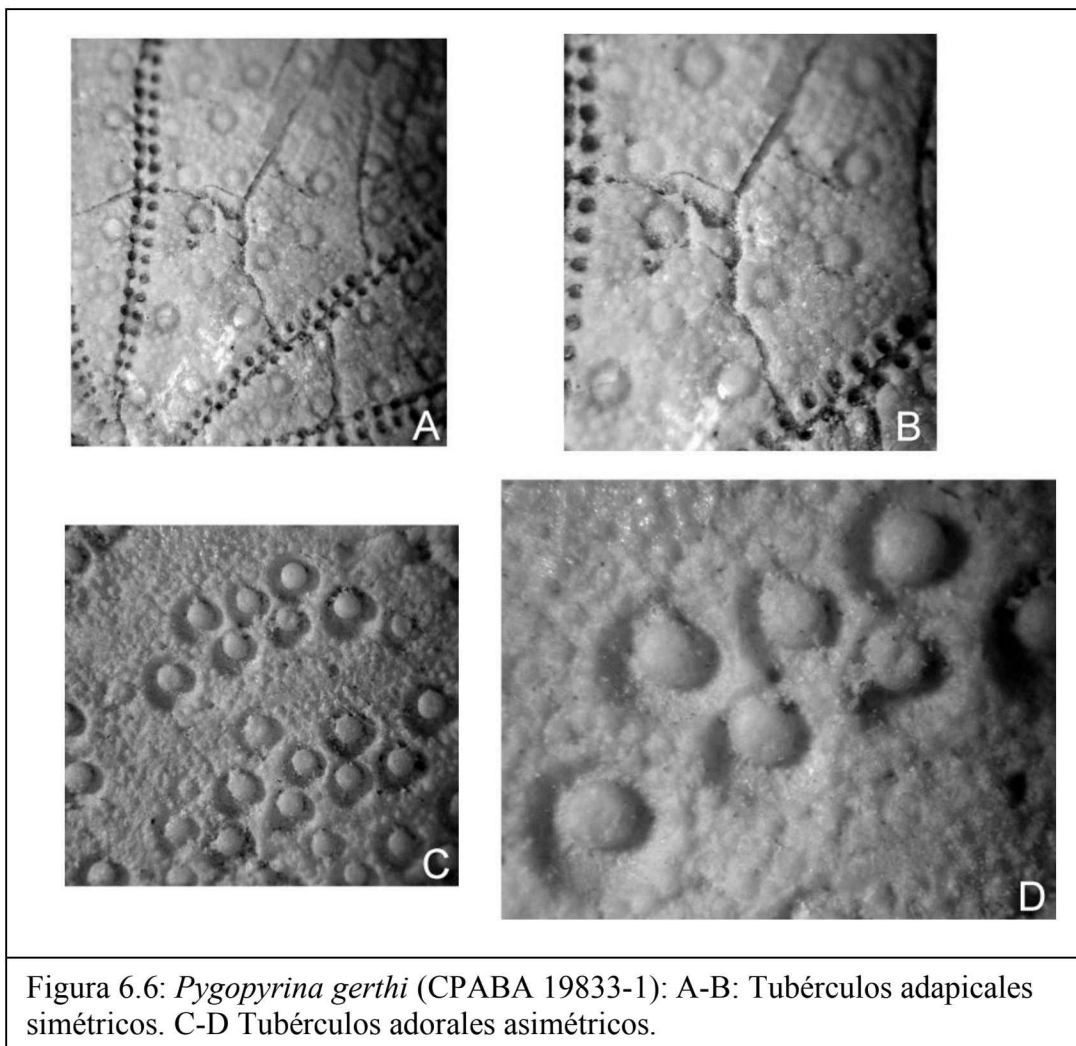
Conclusión: su esqueleto levemente globoso y ovalado y su periprocto en forma de gota supramarginal nos indicarían que esta especie de equinoideo irregular vivía enterrada en el sedimento pero muy superficialmente. El periprocto por su posición, no debería estar cubierto por sedimento facilitando de esta forma la eliminación de los desechos, que serían alejados del organismo por la corriente ya que son descargados directamente a la misma. Las dimensiones del periprocto indican que esta especie, detritívora, consumía grandes cantidades de sedimento para extraer las partículas de materia orgánica necesarias y luego eliminar los restos inorgánicos.

La ornamentación está compuesta por tubérculos perforados y crenulados (aunque muy desgastados en nuestro material) en toda la superficie. La densidad de tubérculos adapicales (Fig. 6.6 A-B) es importante pero menor que la adoral y éstos cuentan con areolas simétricas. Estos tubérculos son portadores de espinas que protegerían al organismo de la abrasión producto de las

partículas sedimentarias transportadas por la corriente y el mantenimiento de un espacio entre el esqueleto y el sedimento para el pasaje de la corriente por los podios respiratorios adapicales.

Los tubérculos adorales se distribuyen más densamente, son de mayor tamaño y sus areolas son asimétricas (Fig. 6.6 C-D). Las espinas asociadas a estos tubérculos habrían realizado movimientos con mayor fuerza en una dirección preferencial; por el ensanchamiento de la areola esta dirección era centrífuga, de esta forma el organismo podía cavar en el sedimento para enterrarse.

Considerando estos caracteres en su conjunto se podría concluir que *Pygopyrina gerthi* representa un equinoideo infaunal somero de hábitos detritívoros.



Pygorhynchus obovatus

Forma del esqueleto: alargado anteroposteriormente con el margen anterior romo y el posterior que culmina en una punta suave, perfil bajo, cara oral levemente cóncava.

Periprocto: inframarginal, ubicado en un surco anal levemente marginal de forma triangular, el surco anal se desarrolla en la zona del margen en punta.

Tubérculos: tubérculos primarios crenulados y perforados. Adapicalmente simétricos, su densidad aumenta hacia el ámbito; marginalmente simétricos y densamente distribuidos; adoralmente asimétricos, más notoriamente en el interambulacro posterior, con la areola ensanchada hacia el margen, lo que indicaría que poseen una dirección preferencial de movimiento.

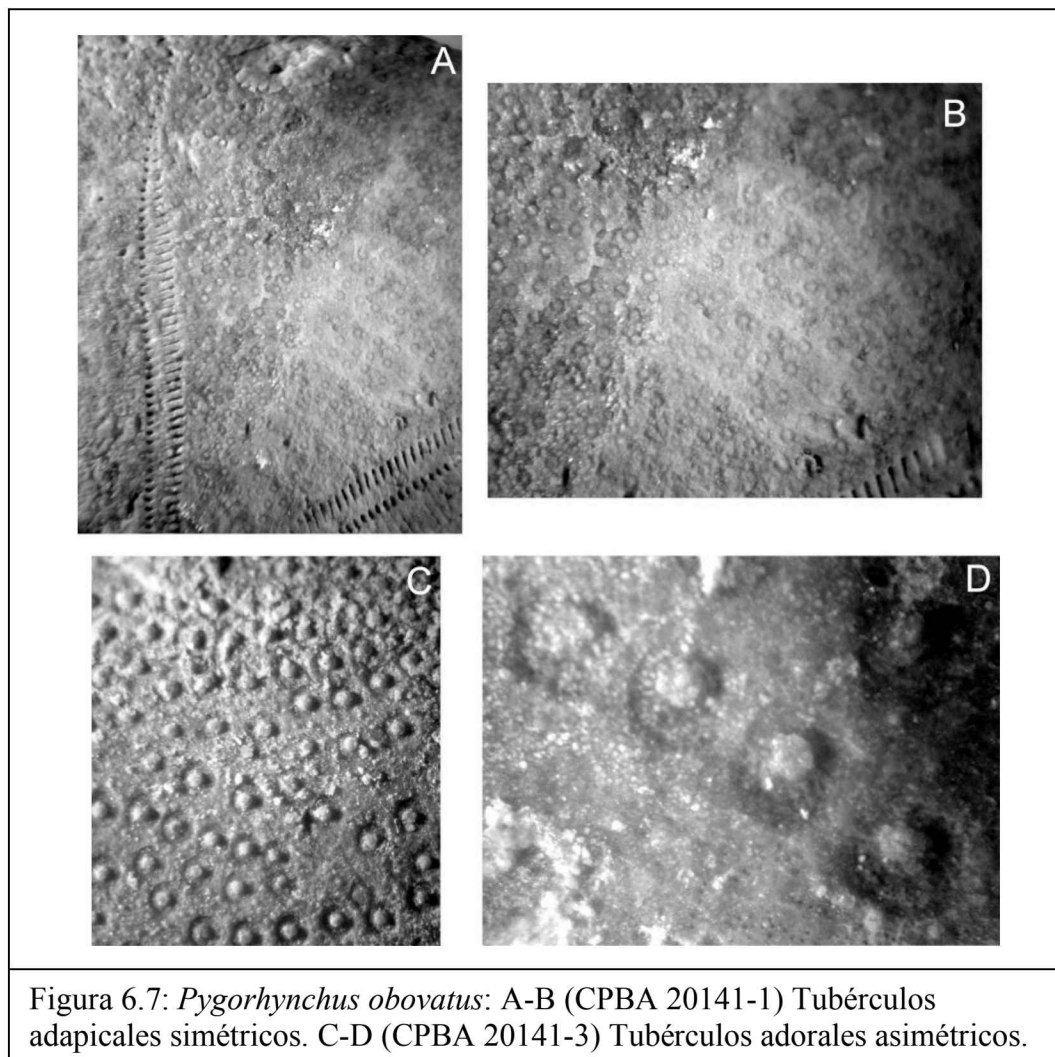
Estos caracteres indicarían que esta especie se enterraba y utilizaba las espinas orales para eliminar el sedimento debajo de su cuerpo. Se habría movido dentro del sedimento, ya que cuenta con areolas más asimétricas en el interambulacro posterior, lo que indica movimiento preferencial sólo hacia adelante.

Conclusión: considerando la forma del esqueleto, alargado anteroposteriormente y su bajo perfil, en conjunto con la ubicación marginal del periprocto, se puede argumentar que *Pygorhynchus obovatus* era un organismo infaunal detritívoro.

Los tubérculos crenulados (muy desgastado en nuestro material) y perforados, tienen una distribución heterogénea, adoralmente tienen mayor tamaño y densidad. La densidad de tubérculos adapicales de esta especie indicaría que vivía enterrada pero someramente, de modo tal de poder extender los podios respiratorios a través del sedimento (Fig. 6.7 A-B). Es probable que el ambiente que habitaba fuera de baja energía ya que los podios podrían ser lesionados por partículas sedimentarias transportadas por la corriente.

Los tubérculos adorales ubicados próximos al margen (Fig. 6.7 C-D) tienen areolas asimétricas, ensanchadas hacia el ámbito y además éstos se encuentran en mayor proporción en el interambulacro posterior. Estos tubérculos son portadores de espinas que tienen una dirección preferencial de movimiento, en este caso centrífuga también, pero al haber más cantidad en el interambulacro posterior indicaría que *P. obovatus* se desplazaría sobre su eje anteroposterior en dirección del ambulacro III.

Sobre la base de los caracteres morfológicos analizados puede concluirse que *Pygorhynchus obovatus* era un equinoideo infaunal somero, detritívoro, con capacidad de desplazamiento.



REFERENCIAS

- Brenchley, P.J. y Harper, D.A.T. 1998.** *Palaeoecology: Ecosystems, environments and evolution*. Chapman & Hall, 397 pp. London.
- Durham, J.W. 1966.** Ecology and Paleocology. En R.C. Moore (Ed.) *Treatise on invertebrate paleontology. Parte U Echinodermata 3*, vol. 1: U257-U265. The Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.
- Kier, M.P. 1982.** Rapid evolution in echinoids. *Palaeontology* 33: 681-706.
- Nichols, D. 1959.** Changes in the Chalk heart-urchin *Micraster* interpreted in relation to living forms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 242: 347-437.
- Ruppert, E.E. y Barnes, R.D. 1996.** *Zoología de los Invertebrados*. McGraw-Hill Interamericana, 1064 pp.
- Schäfer, W. 1972.** *Ecology and Palaeoecology of Marine Environments*. University of Chicago press, 568 pp. Chicago.
- Smith, A.B. 1980.** The structure, function and evolution of tube feet and ambulacral in irregular echinoids. *Palaeontology* 23: 39-83, pls 1-6.
- Smith, A.B. 1984.** *Echinoid Palaeobiology*. George Allen & Unwin, 190 pp., London.

BIOESTRATIGRAFÍA

BIOESTRATIGRAFÍA

En las sedimentitas marinas del Cretácico inferior de la cuenca Neuquina-Aconcagüina (Formaciones Mulichinco (*pars*) y Agrio), los equinoideos son localmente abundantes en diversos horizontes estratigráficos. Sin embargo, hasta el presente no se ha estudiado en detalle su ubicación estratigráfica.

Aquí se presenta la ubicación de diversas especies de equinoideos, enmarcada en referencia a las zonas de amonoideos establecidas para el Valanginiano-Barremiano inferior de la cuenca Neuquina-Aconcagüina (Aguirre-Urreta y Rawson, 1997; Aguirre-Urreta *et al.*, 2005) y se discute además la zonación previamente propuesta por Weaver (1931), única referencia a una zonación con equinoideos en la cuenca.

Para realizar este análisis se utilizó el material proveniente de la cuenca Neuquina-Aconcagüina, colectado por la autora (a excepción de Arroyo Relincho y Cerro Mesa), del cual se tenían los datos precisos de edad y zona de amonites en las que se encontraron. El material corresponde a las Formaciones Mulichinco y Agrio (Fig. 1) y de norte a sur las localidades son las siguientes: Arroyo Relincho, Vega de Escalone, Barranca de los Loros, Pampa Tril, Cerro de la Parva, Puerta Curaco, Agua de la Mula, El Salado, Cerro Negro, Cerro Mesa, Cerro Lotena, Cerro IGM, Cerro Marucho, Barda Marucho y Aguada Florencio.

Los primeros registros de *Pygopyrina gerthi* (Weaver) en la cuenca Neuquina-Aconcagüina, son los correspondientes a la Formación Mulichinco, en localidades del norte del Neuquén. Los mismos corresponden a estratos valanginianos de la zona de *Olcostephanus* (*O.*) *atherstoni*. Esta especie se registra solamente acompañada en dichos estratos por un único ejemplar de *Coenholectypus* sp. en la localidad de Barranca de los Loros. *P. gerthi* se registra también en las capas basales de la Formación Agrio en las zonas de amonites de

CONCLUSIONES

Los estudios realizados en esta tesis doctoral, sobre la base de perfiles detallados de campo, colecciones sistemáticas de equinoideos y su fauna asociada, evaluación de colecciones existentes en nuestro país y en el exterior y las tareas de preparación y estudio en el laboratorio han permitido arribar a las siguientes conclusiones:

- Se incrementó considerablemente el registro de nuevas localidades con equinodermos fósiles, su diversidad a nivel genérico, su rango bioestratigráfico y su distribución paleogeográfica.
- Su colección sistemática y la de su fauna asociada ha permitido en numerosas localidades asignar temporalmente la edad del registro en forma independiente a la información que brindaban los equinoideos, en especial sobre la base de la fauna de amonites asociada. Esto ha permitido precisar su verdadero rango estratigráfico, enmendando asignaciones temporales previas.
- La abundancia y calidad de preservación de gran parte del material estudiado, contando con numerosos especímenes, ha permitido realizar detalladas y minuciosas descripciones sistemáticas y cuantificar las variaciones intraespecíficas.
- En la cuenca de La Ramada se ha re-estudiado el material existente, actualizándose su asignación sistemática e identificando una nueva especie reasignada genéricamente a *Stomechinus kelu* sp. nov., en sedimentitas del Caloviano temprano de la Formación Los Patillos.
- La cuenca Neuquina es la que muestra la mayor diversidad de especies, siendo reconocidos en las formaciones estudiadas once taxones: en la Formación La Manga:

- Plegiocidaris* sp. y *Balanocidaris* sp. (Oxfordiano); en la Formación Vaca Muerta: *Stomechinus pulchellus* y *Codechinus* sp. (Tithoniano); en la Formación Picún Leufú: *Pygurus* (*Pygurus*) sp. (Tithoniano tardío) y *Pygurus* (*Mepygurus*) sp. (Tithoniano medio a tardío); en la Formación Chachao: *Pygurus* (*Pygurus*) sp. (Berriasiano superior-Valanginiano); en la Formación Mulichinco: *Pygopyrina gerthi* (Valanginiano temprano), *Coenholectypus planatus numismalis* (Valanginiano temprano); y en la Formación Agrio: *Coenholectypus planatus numismalis* (Hauteriviano temprano-Barremiano temprano), *Pygopyrina gerthi* (Valanginiano tardío-Hauteriviano temprano), *Clypeopygus robinaldinus* (Valanginiano tardío-Hauteriviano temprano), *Codechinus* sp. (Hauteriviano tardío); *Pygorhynchus obovatus* (Hauteriviano tardío-Barremiano temprano) y *Leptosalenia prestensis* (Hauteriviano tardío-Barremiano temprano).
- Los siguientes taxones: *Plegiocidaris* sp., *Codechinus* sp., *Pygurus* (*Pygurus*) sp., *Pygurus* (*Mepygurus*) sp. y *Leptosalenia prestensis* han sido descriptos e ilustrados por primera vez en la cuenca Neuquina.
 - Sobre la base de abundante nuevo material y un detallado análisis morfológico se ha reasignado la especie *Pygaster gerthi* al género *Pygopyrina*.
 - Los numerosos perfiles revisados de la Formación Agrio han posibilitado ubicar con precisión las capas portadoras de *Clypeopygus robinaldinus* que se restringen a su Miembro Inferior o Pilmatué y descartar su presencia en el techo de dicha formación donde se la había ubicado previamente.
 - *Pygopyrina gerthi* y *Clypeopygus robinaldinus* son los taxones más ampliamente distribuidos del punto de vista geográfico en los depósitos mesozoicos de la cuenca Neuquina.

- Del análisis tafonómico se concluye que el material proveniente de la Formación Mulichinco fue depositado en condiciones de tormenta, su exposición en la interfase agua-sedimento fue breve y los efectos de la distorsión tafonómica son los más comunes. Mientras que en la Formación Agrio el material muestra más alteraciones tafonómicas, como la abrasión y la bioerosión que indican mayor exposición en la interfase agua-sedimento. En esta formación además se registraron ejemplares de *Pygopyrina gerthi* con trazas de cirripedios (*Rogerella mathieui*) en la localidad de Cerro Negro. En tanto que en la Formación Los Patillos se registraron las primeras trazas de gastrópodos (*Oichnus* isp.) en material de *Stomechinus kelu*. Ambos son los primeros registrados en Argentina.
- De las especies que han sido estudiadas desde un punto de vista paleoecológico se puede concluir que:
 1. *Leptosalenia prestensis* es un equinoideo habitante de arrecifes coralinos, capaz de habitar grietas y/o cavidades para protegerse de predadores y evitar las corrientes ambientales, ya que cuenta con tubérculos que permitieron el plegamiento de las espinas. Sobre la base de su morfología presenta hábitos alimenticios de tipo ramoneador de algas.
 2. *Stomechinus kelu* sería epifaunal sobre sustratos duros, por los que se trasladaría en busca de alimento, ramoneando sobre algas y detritos orgánicos.
 3. *Coenholectypus planatus numismalis* habitaría fondos de arena gruesa a grava, siendo parte de la epifauna como de la infauna. En la epifauna podría desplazarse en busca de alimento, partículas de materia orgánica,

mientras que su intrusión en la infauna se debería a la obtención de protección ante los predadores y también de alimento.

4. *Pygopyrina gerthi* dadas sus características morfológicas es un equinoideo de hábito infaunal somero detritívoro con capacidad de ingerir grandes cantidades de sedimento de modo tal de extraer la máxima cantidad de materia orgánica de ellos. La posición del periprocto indicaría que éste debió estar expuesto facilitando así la eliminación de los desechos arrastrados por la corriente. La distribución de los tubérculos adorales y el ensanchamiento asimétrico de sus areolas, demuestra la utilización de las espinas para el enterramiento.
 5. *Pygorhynchus obovatus* habría sido infaunal somero detritívoro con capacidad de desplazamiento en dirección anteroposterior, dada la forma de su esqueleto y la distribución de tubérculos adorales, mayor densidad en el interambulacro posterior y el ensanchamiento asimétrico de sus areolas.
- El estudio bioestratigráfico de las especies en las que se conocen datos precisos de edad, sobre la base de las zona de amonites, dio el siguiente resultado:
 1. *Pygopyrina gerthi*: tiene su primer registro en el Valanginiano temprano en la Formación Mulichinco y alcanza el Hauteriviano temprano, en el Miembro Pilmatué de la Formación Agrio.
 2. *Clypeopygus robinaldinus* tiene todo su rango comprendido en el Miembro Pilmatué de la Formación Agrio, comenzando en el Valanginiano tardío hasta el Hauteriviano temprano. Esto ha permitido descartar su presencia en el techo de la Formación Agrio, donde había sido utilizada para

caracterizar una biozona asignada al Barremiano-Aptiano. Esta especie es la única con potencial uso bioestratigráfico, dado su corto biocrón y su amplia distribución geográfica.

3. *Coenholectypus planatus numismalis*: su primera aparición corresponde al Valanginiano temprano en la Formación Mulichinco y la última al Hauteriviano tardío a Barremiano inferior en el Miembro Agua de la Mula de la Formación Agrio.
4. *Pygorhynchus obovatus* sólo se registra para el Hauteriviano tardío-Barremiano temprano, en el Miembro Agua de la Mula de la Formación Agrio.
5. *Leptosalenia prestensis* sólo se registra en el Hauteriviano tardío-Barremiano temprano, en el Miembro Agua de la Mula de la Formación Agrio.

El estudio paleontológico y bioestratigráfico realizado, complementado con los análisis tafonómicos y paleoecológicos de la fauna han permitido demostrar la importante participación de los equinoideos en las faunas mesozoicas de las cuencas Neuquinas y de La Ramada, incorporando así a un importante grupo de invertebrados al análisis paleobiológico y bioestratigráfico de las cuencas andinas del centro-oeste de la Argentina.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a todos aquellos que estuvieron a mi lado durante estos cinco años, cada uno de forma diferente y en distintos ámbitos, pero sin ustedes el camino hubiera sido muy difícil.

A mi directora y consejera, Beatriz, gracias por confiar en mí, por darme espacio y libertad.

A los profesionales que me acompañaron en el campo y me enseñaron, Beatriz Aguirre-Urreta, Andrea Concheyro, Pablo Pazos, Darío Lazo y Silvia Lanés.

A las instituciones que me facilitaron material de estudio, Museo Olsacher, Zapala y el Museo Nacional de La Plata, Buenos Aires.

Al Dr. Ricardo Palma por acercarme material para estudiarlo, y darme información geológica de las áreas de proveniencia.

Al Dr. Andrew Smith del Natural History Museum of London, por facilitarme el acceso a la colección de equinoideos del mundo, a su bibliografía, por su amplia disponibilidad ante mis consultas y por las discusiones sobre el material estudiado.

A Marce y a Darío por responder mis preguntas, facilitarme bibliografía, intercambiar información, compartir la oficina, las charlas y los mates.

A mis ángeles de la guarda Andrea, Marinita, Susana y Ceci, que me sostuvieron en los peores momentos, como si estuviera en casa, que me escucharon, aconsejaron y ayudaron a secar mis lágrimas.

A mis amigos que me siguieron paso a paso, sin dejar que me caiga en los momentos más tristes donde flaquearon mis fuerzas, gracias Juampi, Adri, Vero, Ama, Tano, a ustedes dos gracias por esos dos solcitos Cami y Ambar.

A mi papá por adopción, Jorge, porque nos quisimos desde el día en que nos conocimos y hoy nos amamos mas que nunca, por ser un padre con todas las letras. Gracias Chorch.

A mi cuñado, Sergio, que aunque en silencio se que esta, con sus chistes, que a veces no se si son en serio o no. Gracias Ser.

A vos Keko, que aunque en poco tiempo de conocernos me diste tu ternura y tu apoyo incondicional, gracias por escucharme, aconsejarme y darme paz. Gracias Keko.

A mi familia, a mamá, Ruth y mi hermana, Patry, sin ellas, no hubiera llegado. Sin ellas no hubiera superado los golpes más duros que recibí en mi vida, sin ellas no hubiera salido adelante, me dieron el valor y la entereza de seguir entre lágrimas y abrazos. Gracias Mamá, Gracias Patry.

A Maxi, para quien lo haya conocido sabe lo que significó para mi, él me sostuvo en muchos momentos y me alentó a seguir siempre, con él discutía sobre mi trabajo, me ayudaba a pensar y me acompañaba en mis campañas. Para vos flaco, que siempre tendrás ese lugar tan especial en mi corazón. Gracias por crecer conmigo.