

Tesis Doctoral

Análisis paleoecológico de las asociaciones de conchostracos del Jurásico Medio y Superior de la Cuenca Cañadón Asfalto, Chubut (Argentina)

Monferran, Mateo Daniel

2015-03-10

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Monferran, Mateo Daniel. (2015-03-10). Análisis paleoecológico de las asociaciones de conchostracos del Jurásico Medio y Superior de la Cuenca Cañadón Asfalto, Chubut (Argentina). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Monferran, Mateo Daniel. "Análisis paleoecológico de las asociaciones de conchostracos del Jurásico Medio y Superior de la Cuenca Cañadón Asfalto, Chubut (Argentina)". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2015-03-10.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ciencias Geológicas

Análisis paleoecológico de las asociaciones de conchostracos del Jurásico Medio y Superior de la Cuenca Cañadón Asfalto, Chubut (Argentina)

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

Mateo Daniel Monferran

Directores de tesis: Dra. Nora Cabaleri
 Dr. Oscar Florencio Gallego

Consejero de estudios: Dr. Roberto Scasso

Lugar de Trabajo: Instituto de Geocronología y Geología Isotópica (INGEIS-CONICET) y Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET)

Buenos Aires, 2014.

ANÁLISIS PALEOECOLÓGICO DE LAS ASOCIACIONES DE CONCHOSTRACOS DEL JURÁSICO MEDIO Y SUPERIOR DE LA CUENCA CAÑADÓN ASFALTO, CHUBUT (ARGENTINA)

Resumen

Los ‘conchostracos’ son pequeños crustáceos que habitan en aguas continentales y en condiciones de pH neutro a alcalino. Estos invertebrados son muy abundantes en el registro geológico y presentan una amplia distribución geográfica. Se conoce muy poco sobre la paleoecología de los espinicaudados, por lo cual se necesitan más estudios sobre esta disciplina para comprender mejor la historia de vida de estos invertebrados y su relación con el entorno. El objetivo principal de este trabajo de investigación es contribuir al conocimiento de la paleoecología de los ‘conchostracos’ de la Formación Cañadón Asfalto del Jurásico continental de la Argentina. La metodología se enfocó en la identificación de las especies, la medición de parámetros morfométricos y el reconocimiento de características sedimentarias de los niveles fosilíferos. Se analizaron 8 especies, cada una exhibió distinción de estadios ontogenéticos, poblaciones y dimorfismo sexual. Además, se evidencian comportamientos biológicos tales como marcas en las valvas producido por los *claspers* del macho durante la cópula, y restos de mudas en el sedimento. Los ‘conchostracos’ son bentónicos detritívoros que ocuparon un rol fundamental en el reciclaje de nutrientes en los cuerpos acuáticos del jurásico continental. Estos resultados significan un importante aporte para comprender la paleoecología de los espinicaudados y podría ser potencialmente aplicado a otras secuencias geológicas.

Palabras Claves: ‘Conchostracos’; Paleoecología; Jurásico; Patagonia.

**PALEOECOLOGICAL ANALYSIS OF CONCHOSTRACANS FROM OF THE
CAÑADÓN ASFALTO BASIN, MIDDLE AND UPPER JURASSIC, CHUBUT
(ARGENTINA)**

Abstract

Spinicaudatans are small branchiopod crustaceans that inhabit ephemeral, freshwater habitats with pH conditions from neutral to alkaline. Spinicaudata are of particular interest as they are diverse, geographically widespread and have an excellent fossil record. However, the paleoecology of ‘clam shrimps’ has been poorly analyzed, and more work must be done to better understand the relationships between spinicaudatans and their environment. Therefore, the aim is to contribute to the paleoecological study of spinicaudatans and their importance. The study was conducted in Cañadón Asfalto Formation, which is considered a volcano-sedimentary continental sequence of a Jurassic age. The methodology was based on the identification of species, the measurement of morphological parameters and definition of sedimentary characteristics in various localities. Eight species have been analyzed and they display different ontogenetic stages, populations and sexual dimorphism. Biological behavior, such as marks on the shells produced by claspers (reproduction) and evidence about remains molts is observed. Moreover, ‘clam shrimps’ were typically detritivorous benthic feeders having a key role in the recycling of nutrients in the water bodies from Cañadón Asfalto Formation. These results show an important contribution to the ecology of fossil spinicaudatans that could be applied to other geological sequences.

Keywords: ‘Conchostracans’; Paleoecology; Jurassic; Patagonia.

AGRADECIMIENTOS

- Quiero agradecer principalmente a mis Directores de Tesis, Dra. Nora Cabaleri y Dr. Oscar F. Gallego, quienes con su esfuerzo, experiencia, dedicación y motivación hicieron posible mi aprendizaje para culminar exitosamente esta tesis.
- Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y a la Universidad Nacional del Nordeste, por el otorgamiento de las becas que hicieron posible el desarrollo de esta tesis.
- A los proyectos PIP-CONICET 5760 y PIP 112 201001 00034 (Dra. Nora Cabaleri) por el apoyo económico para la concreción de este estudio.
- Al Dr. Héctor Oстера, Director del Instituto de Geología Isotópica y Geocronología, y al Dr. Juan José Neiff, Director del Centro de Ecología Aplicada del Litoral por brindarme las instalaciones y el instrumental necesario para realizar esta tesis.
- A Wolfgang Volkheimer (CCT-Mendoza-CONICET) por la lectura y correcciones sugeridas al manuscrito de la tesina y su enseñanza durante las campañas.
- A Timothy Astrop (Universidad de Bath, Inglaterra) por su colaboración en el estudio estadístico de las valvas.
- A José D'Angelo (CRICYT-Mendoza) por su asistencia en los análisis químicos realizados en las valvas de los conchostracos.
- A Diego Silva-Nieto (SEGEMAR) por su colaboración en las interpretaciones geológicas y desarrollo de campañas.
- A Natalia Hausser y Massimo Matteini (Brasilia) por sus estudios e interpretaciones de las edades radimétricas y colaboración en campañas.
- A Claudia Armella (INGEIS-CONICET) por su colaboración en la reconstrucción de perfiles y en campañas.
- A Eduardo Llambias (INGEIS-UBA-CONICET) por la preparación de los cortes petrográficos.
- A Gabriel Giordanengo (INGEIS-UBA-CONICET) por la preparación de las figuras digitalizadas.
- A Mariana Cagnoni (INGEIS-CONICET) por su colaboración con las interpretaciones ambientales.
- A Cecilia Benavente (CCT-Mendoza-CONICET) por el acompañamiento en las campañas.

- A Pablo Di Giorgio, Mariano Visentin, Paula Bianchi, Roberto Vela, Natalia Ledesma, Patricio Gastambide (INGEIS) por su predisposición y colaboración en el último tramo de la Tesis.
- A todo el personal del INGEIS por recibirme y transmitirme buen ánimo en todo este tiempo.
- Al CNEA (Comisión Nacional de Energía Atómica) por el Campamento Los Adobes como ayuda en el soporte logístico en el desarrollo de campañas.

DEDICATORIAS

Dedico esta Tesis a toda mi FAMILIA (Mamá, hermanos, abuelos, tíos y primos) que siempre me apoyan incondicionalmente, a todas las personas que siempre estuvieron presentes y me transmitieron buen ánimo durante el desarrollo de la Tesis (a mi novia, amigos y conocidos).

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	9
2. SPINICAUDATA 'CONCHOSTRACA': ASPECTOS GENERALES.....	14
Clasificación sistemática	15
Morfología.....	17
Ecología de los espinicaudados vivos.....	20
Paleoecología de espinicaudados	26
3. ÁREA DE ESTUDIO: Marco geológico y paleontología.....	30
Cuenca Cañadón Asfalto	31
Formación Cañadón Asfalto.....	34
Paleontología.....	42
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	48
5. RESULTADOS.....	59
PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA	60
LOCALIDAD CAÑADÓN LAHUINCÓ	92
Ambientes sedimentarios	92
Análisis paleoecológico.....	93
Anexo localidad cañadón Lahuincó	102
LOCALIDAD CAÑADÓN ASFALTO	120
Ambientes sedimentarios	120
Análisis paleoecológico.....	122
Anexo localidad cañadón Asfalto	127
LOCALIDAD CAÑADÓN LAS CHACRITAS.....	137
Ambientes sedimentarios	137
Análisis paleoecológico.....	139
Anexo localidad cañadón Las Chacritas	142
LOCALIDAD CAÑADÓN CARRIZAL	147
Ambientes sedimentarios	147

Análisis paleoecológico.....	148
Anexo localidad cañadón Carrizal	152
LOCALIDAD CAÑADÓN LOS LOROS	158
Ambientes sedimentarios	158
Análisis paleoecológico.....	160
Anexo localidad cañadón Los Loros	164
LOCALIDAD CAÑADÓN CARACOLES	172
Ambientes sedimentario.....	172
Análisis paleoecológico.....	174
Anexo localidad cañadón Caracoles	178
LOCALIDAD CAÑADÓN MIYANAO	184
Ambientes sedimentarios	184
Análisis paleoecológico.....	185
Anexo localidad cañadón Miyanao	188
LOCALIDAD ESTANCIA LA SIN RUMBO	192
Ambientes sedimentario.....	192
Análisis paleoecológico.....	193
Anexo localidad Estancia La Sin Rumbo.....	198
EL TORITO, SIERRA DE LA MANEA Y CAÑADÓN LOS CHIVOS	207
Ambientes sedimentarios	207
Análisis paleoecológico.....	209
Anexo localidades: Sierra de la Manea, El Torito y cañadón Los Chivos.....	212
6. DISCUSIÓN.....	217
DIVERSIDAD ESPECÍFICA DE LOS ESPINICAUDADOS	217
SISTEMÁTICA	221
BIOESTRATIGRAFÍA.....	228
IMPLICANCIAS EVOLUTIVAS	231
PALEOECOLOGÍA DE LOS ESPINICAUDADOS.....	237

AUTOECOLOGÍA	237
PALEOAMBIENTES, COMUNIDADES Y FACTORES	266
7. CONCLUSIONES	274
8. BIBLIOGRAFÍA	279
9. ANEXO	301

1. INTRODUCCIÓN



Los '**conchostracos**' o espinicaudados (*Spinicaudata*) son pequeños crustáceos branquiópodos habitantes de los ambientes continentales. Presentan un cuerpo corto, comprimido lateralmente dentro de un caparazón bivalvo de quitina ligeramente mineralizado, el que frecuentemente, es el único elemento preservado en el registro fósil. El caparazón contiene una serie de marcas distintivas conocidas como líneas de crecimiento, producidas por la superposición parcial de las capas de cutícula retenidas luego de la ecdisis (muda). En general, los 'conchostracos' fósiles son muy abundantes en el registro geológico, aparecen en el Devónico, su acmé se registra en el Mesozoico, y hacia el Cretácico Superior disminuyen en diversidad y abundancia, tendencia que se registra hasta el presente (Li y Matsuoka, 2012). Se los han utilizados como una importante herramienta bioestratigráfica en facies continentales (Kozur y Weems, 2010). Actualmente, se encuentran restringidos a pequeños cuerpos de aguas temporarios, con temperaturas de 13°C a 25 °C y una condición de pH neutro a alcalino (Tasch, 1969; Vannier *et al.*, 2003). Las especies fósiles están asociadas a ambientes lacustres, charcas, estuarios y deltas (Li y Matsuoka, 2012).

El registro de 'conchostracos' continentales en sedimentitas jurásicas de la Argentina se conoce desde la primera mitad del siglo XX a través de las menciones de Windhausen (1921), Piatnitzky (1932), Frenguelli (1934, 1949) y Feruglio (1949). Los registros provinieron principalmente de dos extensas áreas geológicas, del Macizo de Somuncurá (Chubut Extra-andino) en la Provincia del Chubut y del Macizo del Deseado en el norte de la Provincia de Santa Cruz.

El Macizo de Somuncurá comprende a la **Cuenca de Cañadón Asfalto** que se localiza en la región centro-norte de la Provincia del Chubut (Cortiñas, 1996). Esta cuenca se encuentra representada principalmente por una extensa secuencia continental volcano-sedimentaria, considerada la más importante del Jurásico de América del Sur y la unidad más importante es la **Formación Cañadón Asfalto** (Cabaleri *et al.*, 2010c). Esta formación posee un enorme registro de fauna y flora que la destaca a nivel mundial principalmente por su implicancia evolutiva (Sterli *et al.*, 2010). La Formación Cañadón Asfalto fue mencionada y definida por la abundancia de 'conchostracos' en distintos niveles y localidades. Sus principales afloramientos se distinguen a lo largo del valle medio del río Chubut en el área de la aldea de Cerro Córdor.

Los primeros en estudiar el registro de 'conchostracos' en la Formación Cañadón Asfalto fueron Tasch y Volkheimer (1970), en la localidad cañadón Asfalto. Estudios posteriores,

realizados por Vallati (1986), Gallego y Cabaleri (2005), Cabaleri *et al.* (2010c) y Gallego *et al.* (2011), definieron y analizaron las faunas de los espinicaudados, aumentando el conocimiento de su diversidad y de las especies registradas para la unidad jurásica. Las especies corresponden a: *Euestheria volkheimeri* Tasch 1970, *Euestheria taschi* Vallati 1986, *Lioestheria patagoniensis* Tasch 1970, *Congestheriella rauhuti* Gallego, Shen, Cabaleri y Hernández 2010, *Pseudestherites* sp. Gallego 2005, *Euestheria* sp. Tasch 1970 y *Lioestheria* sp. Tasch 1970. Los trabajos que se realizaron sobre la paleoecología de estos organismos estuvieron principalmente orientados a su condición como indicadores de ambientes acuáticos someros, tipo charca o en sistemas lacustres estables (Gallego y Cabaleri, 2005; Cabaleri *et al.*, 2010a, c; Gallego *et al.*, 2011). No obstante, estos estudios no realizan descripciones o análisis sobre hábitos de vida, reproducción y crecimiento de las especies de espinicaudados de la Formación Cañadón Asfalto.

El conocimiento sobre la ecología y **paleoecología** de los 'conchostracos', es de suma importancia para la reconstrucción de las condiciones ambientales, historia de vida de las especies, evolución del grupo y relaciones con otros organismos invertebrados (ej. moluscos) y vertebrados (ej. peces) (Tasch, 1969; Weeks *et al.*, 1997, 2009; Stigall *et al.*, 2005; Astrop *et al.*, 2012). Los estudios abordados sobre ecología y paleoecología de este grupo a nivel mundial fueron realizados principalmente por Tasch (1969), Webb (1979), Frank (1988), Zhang *et al.* (1990) y Vannier *et al.* (2003), comparando las especies modernas con los taxones fósiles. Estos estudios se centraron principalmente en el análisis morfo-descriptivo, más que en el estudio autoecológico-ambiental. Por este motivo, es necesario realizar un mayor número de estudios con un enfoque paleoautoecológico, para comprender la historia de vida de los espinicaudados y su relación con el entorno.

Se plantea como **objetivo** principal en este trabajo de Tesis Doctoral, profundizar la información paleoecológica, brindada especialmente por las especies de 'conchostracos' fósiles de la Formación Cañadón Asfalto, con el propósito de generar nuevos conocimientos sobre estos invertebrados, que fueron muy abundantes en el registro y de los que se conoce muy poco sobre su historia de vida. Además, se brinda la identificación de nuevas especies y la evaluación de su importancia a nivel regional y mundial. Se propone como área principal de estudio la sub-cuenca Cerro Cóndor (Silva Nieto *et al.*, 2002a). Las localidades seleccionadas fueron las más estudiadas y analizadas en trabajos geológicos y paleontológicos por varios autores (ver Cabaleri *et al.*, 2010c, Sterli *et al.*, 2010), donde se registran una rica fauna de invertebrados (Gallego *et al.*, 2011).

La investigación tendió a centrarse en el **estudio paleoecológico y evolutivo** más que en el estudio taxonómico. No obstante, fue necesaria la ubicación sistemática/taxonómica de las nuevas especies halladas y la revisión de las especies descritas anteriormente. Para ello, se obtuvieron fotografías de microscopía electrónica de barrido (SEM) que permitieron obtener caracteres distintivos de la ornamentación de la conchilla, posibilitando la asignación taxonómica. Una vez identificadas las especies se evaluó su importancia evolutiva y bioestratigráfica con el fin de complementar la información paleoecológica.

En cuanto al **estudio paleoecológico**, existen muy pocos antecedentes sobre la metodología aplicada en análisis paleoecológicos de los 'conchostracos' fósiles, por lo que se debió generar un nuevo procedimiento de estudio con distintas técnicas, que abarcaran diferentes aspectos de estos organismos. Uno de los métodos más utilizados es el ancho de las bandas de crecimiento de los caparazones, como indicador indirecto de las condiciones ambientales. Los individuos que presentan bandas de crecimiento estrechas, indican condiciones desfavorables tales como momentos de escases de alimento, variaciones de pH o cambios en la temperatura. Por el contrario, aquellos que presentan bandas de crecimiento amplias evidencian condiciones ambientales favorables para su crecimiento (Massal, 1954; Tasch, 1969; Webb, 1979; Frank, 1988; Gallego *et al.*, 2010; Monferran *et al.*, 2010). Sin embargo, en algunos organismos las bandas de crecimiento estrechas estarían indicando periodos de reproducción (Weeks *et al.*, 1997; Stigall y Hartman, 2008). Para realizar comparaciones entre poblaciones de distintos niveles fosilíferos se midieron todos los parámetros morfológicos (principalmente la longitud y la altura), se contabilizó la cantidad de individuos por superficie de roca, se identificó la fauna asociada y las características litológicas. Para la localidad "Estancia La Sin Rumbo", se aplicaron análisis morfométricos, como una herramienta para distinguir diferentes morfotipos en las conchillas de una misma población, lo que permitió el conocimiento de la variabilidad intraespecífica (Astrop *et al.*, 2012). Por último, se realizaron análisis de espectroscopia química en diferentes partes de los restos de caparazón para describir e interpretar su preservación.

Esta investigación intentó demostrar el gran potencial de los 'conchostracos' como una herramienta en estudios paleoecológicos. La identificación de nuevas especies y su posterior análisis representaron un alto impacto en la comprensión evolutiva y ecológica de la fauna de 'conchostracos' para la Formación Cañadón Asfalto. En futuras investigaciones, se espera poder aplicar estos estudios en otras secuencias geológicas y lograr mayor avance en el conocimiento de los 'conchostracos' fósiles.

Durante el desarrollo de la Tesis Doctoral, los resultados preliminares fueron publicados en distintas revistas científicas, con el propósito de la divulgación de la temática y del aprendizaje autónomo de las metodologías de estudios. Estas publicaciones se encuentran en la sección Anexo final de la Tesis.

2. SPINICAUDATA 'CONCHOSTRACA': ASPECTOS GENERALES



Los 'conchostracos' son pequeños crustáceos con un caparazón bivalvo quitinoso ligeramente mineralizado, típicos de pequeños cuerpos acuáticos temporarios continentales (Frank, 1988). El caparazón es frecuentemente el único elemento preservado en el registro fósil. Éste lleva una serie de marcas distintivas conocidas como líneas y bandas de crecimiento, producidas por la superposición parcial de las capas de cutícula retenidas luego de la ecdisis (muda).

CLASIFICACIÓN SISTEMÁTICA

Clasificación de los crustáceos actuales extraído de Martin y Davis (2001):

Reino ANIMALIA Linnaeus, 1758

Phylum ARTHROPODA Von Siebold, 1848

Subphylum CRUSTACEA Brünnich, 1772

Clase BRANCHIOPODA Latreille, 1817

Subclase PHYLLOPODA Preuss, 1951

Orden DIPLOSTRACA Gerstaecker, 1866

Suborden LAEVICAUDATA Linder, 1945

Suborden SPINICAUDATA Linder, 1945

Suborden CYCLESTHERIDA Sars, 1899

Suborden CLADOCERA Latreille, 1829

La **denominación** 'conchostraca' utilizada ampliamente en la literatura, fue recientemente abandonada como unidad taxonómica formal, basado en estudios moleculares y morfológicos que indican que no es un grupo monofilético (Olesen, 2007, 2009; Regier *et al.*, 2005; Stenderup *et al.*, 2006; Richter *et al.*, 2007). De acuerdo con este resultado, los 'conchostracos' pasan a formar tres distintos subórdenes dentro del orden Diplostraca: Laevicaudata, Spinicaudata y Cyclestherida y dos subórdenes extintos Laeiina y Estheriellina (Martin y Davis, 2001; Shen, 2003 y Gallego, 2010). No obstante, las relaciones dentro de los grupos taxonómicos (como en muchas relaciones evolutivas en niveles taxonómicos bajos) no han sido claramente esclarecidas.

Los **espinicaudados*** comprenden a los más abundantes 'conchostracos' vivientes y fósiles, incluyendo tres de las más numerosas familias recientes (Cyzicidae, Leptestheriidae y Limnadiidae). Están caracterizados principalmente por la presencia de una conchilla bivalva

unida por un simple pliegue dorsal, cada valva contiene una serie de líneas de crecimiento producidas por la retención parcial de las capas de cutícula, luego de la muda. Los análisis morfológicos han permitido describir alrededor de 150 especies vivientes reconocidas en todo el planeta (Brtek, 1997). Rogers *et al.* (2012) realizaron un estudio completo sobre la sistemática de la familia Limnadiidae, basado en las características morfológicas, como el órgano frontal, el telson, el segmento caudal, los estadios larvales y los huevos.

Es importante señalar que la taxonomía de los espinicaudados fósiles se basa en la morfología de la conchilla y en la ornamentación de las bandas de crecimiento, debido a que raramente se encuentran fosilizadas las partes blandas. La sistemática de los Spinicaudata fósiles fue abordada en primer lugar por Defretin (1953), Kobayashi (1954), Novojilov (1957), entre otros. Luego, Tasch (1961), Chen y Shen (1985) y Rohn (1986) realizaron una reorganización sistemática sobre los criterios morfológicos que son utilizados para distinguir las diferentes categorías taxonómicas: 1) superfamilia y/o familia: elementos radiales (costillas o carenas) y su relación con el umbón y la existencia de un margen posterior curvado; 2) subfamilia y/o género; posición, forma y tamaño relativo del umbón; 3) género y especie: margen dorsal, contorno general de la conchilla, dimensiones, ornamentación de las bandas de crecimiento y número de líneas de crecimiento. Muchas veces, la ornamentación en las bandas de crecimiento de las conchillas fósiles es utilizada como un carácter taxonómico esencial a nivel de familia (Chen y Shen, 1985). Sin embargo, no hay una jerarquía fuertemente establecida que permita decidir qué caracteres de las conchillas fósiles tienen mayor importancia sistemática (Zhang *et al.*, 1990; Weeks *et al.*, 2009; Astrop, 2013).

*Para esta tesis se sugiere la castellanización del término *spinicaudatans* (Spinicaudata) a espinicaudados que resulta eufónico y coherente con las traducciones realizadas de otros invertebrados como tunicados (Tunicata), celomados (Coelomata) y cordados (Chordata), entre otros.

MORFOLOGÍA

El cuerpo de los espinicaudados está dividido en tres regiones; cabeza, tronco y telson, con 10 a 32 segmentos y todos ellos con un par de apéndices (Figura 1) (Vannier *et al.*, 2003). La cabeza consiste en un rostro muy desarrollado, orientado dorso-ventralmente, provisto de un par de ojos sésiles, anténulas unirramosas (primera antena) y largas antenas birramosas segmentadas dotadas de setas (segunda antena con función locomotora o anclaje). Luego se observa un complejo aparato masticador formado por mandíbulas y primera y segunda maxilas, insertadas por debajo de un *labrum*. Además, en esta región se distingue fácilmente el músculo aductor desarrollado para participar del cierre y apertura de la conchilla. Entre la cabeza y el tronco se encuentra la glándula del caparazón que genera el crecimiento de la conchilla. El tronco lleva los apéndices denominados filopodios (apéndices foliáceos, de cutícula delgada y carentes de segmentación) compuestos por un epipodito con función respiratoria, un largo endopodito y numerosas setas en la endita para transportar el alimento hacia la boca. En los machos, el primer par de apéndices están modificados para la sujeción de la hembra en el momento de la cópula y son conocidos como *claspers*. En la sección posterior del tronco, los apéndices son mucho más cortos. Por último, se encuentra el telson que consiste en dos lamelas esclerotizadas armadas con espinas en el margen dorsal, un par de furcas caudales y espinas anales. El margen dorsal de cada segmento soporta una fuerte espina (Roccatagliata *et al.*, 2010).

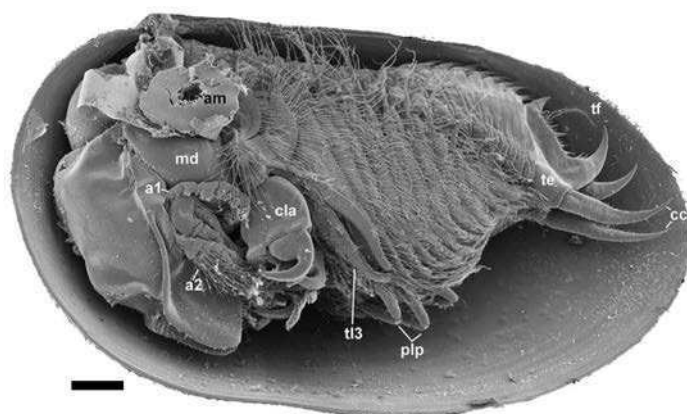


Figura 1. *Caenestheria* sp. (Spinicaudata, Cyzicidae), macho. Abreviaciones: a1 = anténula; a2 = antena; am = músculo aductor; cc = furcas caudales; cla = clasper; md = mandíbula; plp = palpos; te = telson; tf = filamento del telson; tl3 = tercer apéndice del tronco. Escala gráfica = 0,5 mm (Tomado de Olesen, 2009).

Caparazón

El caparazón es generalmente el único elemento preservado en el registro fósil, por esta razón, es muy importante conocer la morfología y características que son utilizadas, tanto en la sistemática como en las inferencias paleoambientales.

Los **caparazones** pueden tener distintos espesores (0,07-0,1 mm) dependiendo de la especie (Tasch, 1969). La estructura del caparazón consiste en dos capas: la primera es una fina capa denominada epicutícula y la segunda es una robusta capa interna conocida como procutícula. La procutícula está compuesta por múltiples lamelas paralelas a la superficie, y está dividida en una exocutícula y una endocutícula. Durante cada muda del organismo, esta procutícula es retenida parcialmente en el caparazón originando las líneas de crecimiento (Vannier *et al.*, 2003). Olempska (2004), a través de fotografías de microscopio óptico y electrónico, detalló la composición multilamelar de la procutícula en una especie del Triásico de Polonia, la cual mostró múltiples capas externas (exocutícula) que reflejan la ornamentación de las bandas de crecimiento. En cambio, la capa interna lisa más delgada de quitina (endocutícula) no exhibió ningún patrón de la ornamentación. La epicutícula generalmente no se conserva. Estudios de espectroscopia de energía dispersiva (EDX) han demostrado que las conchillas de los espinicaudados actuales contienen átomos de calcio, fósforo, carbono y oxígeno (Stigall *et al.*, 2008).

En la **morfología** externa del caparazón se distinguen las siguientes características: margen anterior, margen posterior, margen dorsal, margen ventral, umbo, pliegue dorsal, líneas de crecimiento y bandas de crecimiento (Figura 2).

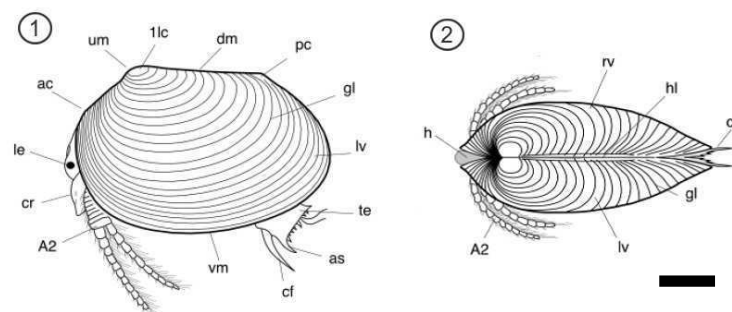


Figura 2. Morfología externa de un espinicaudado. 1. vista lateral izquierda. 2. vista dorsal. Abreviaturas: A2 = segunda antena birramosa; ac = esquina anterior; as = espina anal; cf = furca caudal; cr = rostro; dm = margen dorsal; gl = líneas de crecimiento; h = cabeza; hl = pliegue dorsal; le = ojo lateral; lv = valva izquierda; pc = esquina posterior; rv = valva derecha; te = telson; um = umbo; vm = margen ventral; 1lc = primer caparazón larval. Escala gráfica = 1 mm (Extraído de Vannier *et al.*, 2003).

Se utilizan distintos parámetros para caracterizar al caparazón en los organismos fósiles, tales como las distancias en diferentes partes del caparazón (ej., longitud y altura), los ángulos y los contornos, que además complementan al estudio sistemático (Figura 3). El **contorno** de las conchillas de los espinicaudados presenta una gran variabilidad de formas. Se reconocen desde subcirculares, ovalados, hasta elípticos. Además, según el pasaje del margen dorsal al margen posterior se pueden denominar: Teliniforme (el margen dorsal pasa gradualmente al margen posterior), Cicladiforme (el margen dorsal forma un ángulo obtuso en su unión al margen posterior) o Pteriforme (margen posterior es cóncavo-recurvado próximo al margen dorsal). Kobayashi (1954) observó que el polimorfismo de los espinicaudados podría deberse a varios factores, por ejemplo, mutaciones, dimorfismo sexual, variaciones ontogenéticas, endemismo y deformación por procesos tafonómicos.

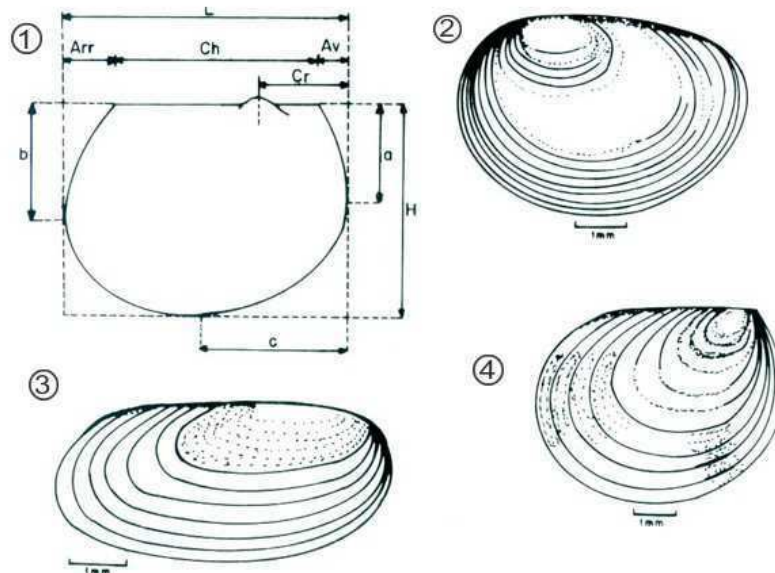


Figura 3.1. Esquema que muestra distintas medidas consideradas por Defretin-LeFranc (en Tasch 1987). 2-4. exhiben conchillas con distintos contornos. 2. esquema de la valva izquierda en forma ovalada de *Menucoestheria terneraensis* Gallego, Quebrada de El Carbón (Cerro La Ternera, Atacama, Chile). 3. esquema de la valva derecha elíptica de *Menucoestheria puquenensis* Gallego 1998, Sierra de Varas (noroeste del cerro Alto de Varas, Cordillera Domeyko, Antofagasta, Chile). 4. esquema valva derecha subcircular y ornamentación de "*Liograptus*" *trancosoi* Gallego 1998, Quebrada La Pelada (área La Coipa, Atacama, Chile). Escala gráfica = 1 mm (Extraído de Gallego y Covacevich, 1998).

ECOLOGÍA DE LOS ESPINICAUDADOS VIVIENTES

Hábitat, condiciones ambientales y alimentación

Los espinicaudados se encuentran principalmente en **cuerpos acuáticos temporales** (charcas), pero también son hallados en lagunas de la llanura de inundación de los ríos, pantanos, zona litoral de los lagos, tundras, cavernas y pequeños lagos permanentes (Webb, 1979; Zhang *et al.*, 1990; Chen y Hudson, 1991; Weeks *et al.*, 2009). Estos cuerpos acuáticos pueden contener sedimentos en suspensión y estar densamente vegetados.

En general, se los encuentran viviendo a temperaturas entre 13°C y 25°C (Gislén, 1937), pero algunas especies pueden sobrevivir a 1°C o 41°C (Rzoska, 1961; Horne, 1967). Normalmente, viven en aguas continentales de pH neutro (pH=7) a alcalino (pH=9.7) o ligeramente ácido (pH=6). Tasch y Zimmerman (1961) observaron, en acuarios, que los espinicaudados migran a posiciones superiores de la columna de agua cuando el fondo se torna ácido.

Los 'conchostracos' son **típicamente bentónicos**, algunos pueden nadar o arrastrarse en el fondo. Son nadadores lentos, por lo que son vulnerables a los predadores, pero tienen la habilidad de escavar y enterrarse en el sustrato para protegerse o descansar, también pueden esconderse entre la vegetación (Olsen, 1984).

Los espinicaudados son alimentadores selectivos del material depositado en el sedimento (Vannier *et al.*, 2003), sólo unos pocos (*Cyclestheria* Baird 1859, *Lynceus* Müller 1776) se alimentan del plancton. La dieta de los espinicaudados se basa casi exclusivamente en el material floculante (agregado bacterial, minerales de arcilla, detrito vegetal, etc.) como en el caso del crustáceo *Triops* Schrank 1803 (branquiópodo notostraco) que se alimentan de las bacterias que crecen sobre las arcillas (Thiéry, 1987). La disponibilidad de alimento está directamente relacionada con el crecimiento de los espinicaudados, Pai (1959) observó que el crecimiento relativo de los especímenes, para las larvas de *Cyzicus* Audouin, 1837, es acelerado cuando aumenta la cantidad de diatomeas y protozoarios aprovechables. Cannon (1924) determinó que el número de especímenes que llegan a la madurez para los géneros *Leptestheria* Packard 1877 y *Cyzicus*, dependen de la abundancia de las bacterias. Rogers *et al.* (2012) realizaron un estudio sobre la limitación de alimentos en cultivos de *Eulimnadia texana* Packard 1871 (Tabla 1) y notaron que los individuos con una dieta limitada maduraban a un ritmo más lento, tenían menos líneas de crecimiento, menor longitud del cuerpo y disminuía el tamaño de la puesta de huevos.

Por el contrario, los cultivos alimentados con una dieta más variada y nutritiva, tenían mayor longitud del cuerpo, una tasa de maduración más rápida, más líneas de crecimiento claramente definidas y mayor tamaño de la puesta.

Cultivo	Días para la primera puesta	Tamaño promedio de la puesta	Longitud media del cuerpo (mm)	Promedio de las líneas de crecimiento
A1	18	51	2,9	2 (0,58)
A2	17	84	2,9	2 (0,05)
A3	19	99	2,9	3 (0,5)
B1	14	104	2,9	2 (1,53)
B2	16	138	3,4	3 (0,82)
C1	8	171	5,2	4 (1,53)
C2	11	230	4,8	3 (0,05)
C3	10	199	5	4 (0,01)

Tabla 1. Resultados de cultivos con alimentación limitada para *Eulimnadia texana* Packard. Los cultivos A1, A2 y A3 fueron alimentados con *baker's yeast* (levadura para panadería). Los cultivos B1 y B2 fueron alimentados con *baker's yeast* y TetraminTM (alimento para peces). Los cultivos C1, C2 y C3 fueron alimentados con *baker's yeast*, TetraminTM y el alga *Selenastrum capricornutum* Printz. Los valores en paréntesis representan desviación estándar. Según Rogers *et al.* (2012).

Ciclo de vida, ontogenia y reproducción

Como se mencionó anteriormente, la mayoría de los espinicaudados se encuentran en hábitats temporales, por lo que presentan en su ciclo de vida adaptaciones especiales para sobrevivir en estos cuerpos de aguas efímeros. De hecho, para muchas especies, los huevos no eclosionan a menos que se hayan secado y luego rehidratado en estos ambientes acuáticos (Thiéry, 1996). Para la supervivencia en los ambientes acuáticos efímeros, estos organismos producen huevos que se encuentran en estado de **latencia** (gástrula) durante la estación seca (Fryer, 1996). Cuando estos cuerpos de aguas son inundados en los siguientes eventos de lluvia, los huevos pueden eclosionar y rápidamente se desarrollan a través de todos sus estadios ontogénicos y luego se reproducen, mientras los charcos se mantienen inundados (Brendonck, 1996). Sin embargo, no todos los huevos eclosionan durante el evento de hidratación y esto lleva al desarrollo de un reservorio de huevos en el sedimento de la charca (De Stasio, 1989). Esta variable en la eclosión es reconocida como una estrategia “*bet-hedging*” (“huevos de cobertura”), en donde el rendimiento reproductivo de los individuos se extiende por varios eventos de hidratación diferentes (Simovich y Hathaway, 1997). Esto ayudaría a disminuir los riesgos de

supervivencia de la población, cuando las charcas se secan, antes de que los individuos lleguen a la madurez sexual. La concentración de temperatura y oxígeno juega un rol importante en este proceso, pero es poco claro el motivo por el cual algunos huevos de resistencia eclosionan simultáneamente y otros se mantienen en latencia en los eventos de hidratación (Benvenuto *et al.*, 2009). La estrategia “*bet-hedging*” se basa en la asincronía de eclosión de los huevos acumulados de distintas generaciones. Esta estrategia ayuda a enfrentar los ambientes impredecibles. Por ejemplo, si el clima es favorable sólo por un breve período de tiempo, es probable que los individuos no alcancen la madurez sexual y mueran antes de reproducirse sin dejar descendencia (Cáceres y Tessier, 2003). Por lo tanto, esta estrategia de eclosión es favorable para los espinicaudados que habitan ambientes efímeros. Investigaciones sobre los requerimientos para la eclosión en crustáceos, mencionan que la temperatura y el fotoperiodo son las principales causas para las eclosiones simultáneas (Horne, 1971). Benvenuto *et al.* (2009) generaron varias propuestas por lo que los huevos de resistencia no eclosionan simultáneamente: a) una de las causas podría ser provocada por el sedimento, es decir, ciertos huevos quedan parcial o totalmente cubiertos por el sedimento y no quedan expuestos a las variables químicas del agua; b) otra propuesta sugiere que estas distancias temporales en la eclosión podría estar influenciada por las diferencias entre los microambientes dentro del cuerpo de agua, tales como la profundidad del substrato, protección o exposición al viento y modos de incorporación de agua al lago (en forma de lluvia o al ingreso de canales fluviales). No obstante, todavía se están realizando estudios sobre las variables y mecanismos que podrían afectar a la eclosión de los huevos.

Los **huevos** son acumulados en una cámara incubatríz, cubiertos por un mucus en la zona dorsal posterior del cuerpo (Weeks *et al.*, 1997). Son generalmente esféricos y su superficie puede estar ornamentada con trabéculas, surcos y/o retículos. Éstos están rodeados por una cáscara dura y pueden soportar la desecación o las condiciones hostiles de congelación. En algunas especies, los huevos pueden quedar enterrados en el sedimento por varios años o ciento de años y luego eclosionar (Rohn *et al.*, 2005).

Luego de la eclosión se desarrollan varios estadios de **larva nauplio** hasta llegar al juvenil (Figura 4). La larva se caracteriza por tener la primera antena con forma de larga seta, en la última etapa (*metanauplius*) desarrolla una pequeña conchilla. El estadio juvenil se caracteriza por tener todos los órganos internos completamente desarrollados y comienza a crecer dentro del caparazón quitinoso (Webb, 1979; Zhang *et al.*, 1990). El **adulto** posee los órganos sexuales maduros, son de mayor tamaño y presentan abundantes líneas y bandas de crecimiento en las

conchillas, los machos a diferencia de las hembras tienen presencia de *claspers*. Un estudio detallado en la especie *Eulimnadia texana* Packard 1871 muestran que su ciclo de vida dura entre 12 y 21 días, los estadios larvales son rápidos y en 4 días el individuo alcanza la madurez sexual produciendo cientos de huevos. Los huevos permanecen en la cámara de cría de 10 a 20 horas y luego son enterrados en una pequeña madriguera en el fondo del lago (Weeks *et al.*, 1997; Zucker *et al.*, 2002). Los huevos generalmente no eclosionan hasta que no haya transcurrido un periodo de desecación (Zhang *et al.*, 1990).

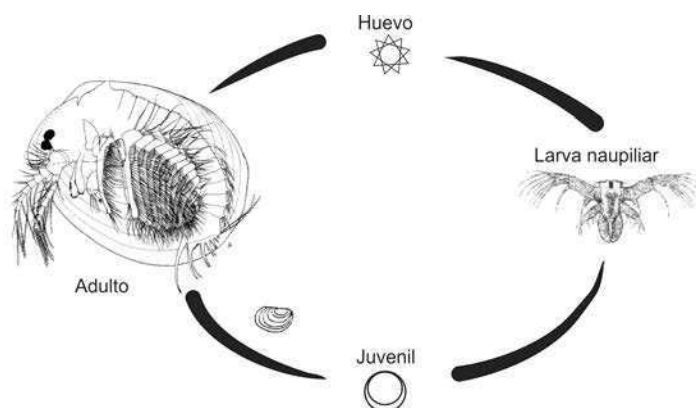


Figura 4. Ciclo de vida generalizado de los espinicaudados. Luego de la eclosión del huevo se desarrollan varios estadios hasta alcanzar el estadio juvenil. El adulto alcanza su máximo tamaño y posee los órganos sexuales maduros.

En cuanto al modo de reproducción, los espinicaudados pueden ser dioicos, androdioicos, hermafroditas y/o partenogénéticos (Sassaman, 1995; Weeks *et al.*, 2009; Brantner, 2011). La partenogénesis fue previamente reportada para varios géneros, principalmente *Caenestheriella* Mattox 1850, *Cyclestheria* Baird 1859 y *Limnadia* Linné 1761, pero estudios recientes moleculares y anatómicos revelaron, para muchos de estos géneros, que la autofecundación es más común por parte de hermafroditas en lugar de la partenogénesis (Weeks *et al.*, 2009; Astrop *et al.*, 2012). Weeks *et al.* (2009) realizaron un profundo estudio sobre los sistemas de reproducción de 42 especies de la familia Limnadiidae y mencionaron la presencia del modo de reproducción androdioico (machos y hermafroditas) en varias especies: *Eulimnadia texana* Packard 1871, *Eulimnadia brasiliensis* Sars 1902, *Eulimnadia dahli* Sars 1902, *Eulimnadia diversa* Mattox 1937, etc.

Muda (líneas y bandas de crecimiento)

La **muda** en los espinicaudados se realiza de manera parcial, es decir, parte de la estructura externa del cuerpo (principalmente la quitina) es retenida en el caparazón generando

las líneas y bandas de crecimiento que ocurren periódicamente. La correlación entre muda y crecimiento en las especies no es exacta, en muchos juveniles correspondientes a *Eulimnadia* Mattox 1937 y *Limnadia* luego de varias ecdisis no se registran visiblemente líneas de crecimiento en la conchilla, por lo tanto el crecimiento en estas primeras etapas no se encuentra reflejado por la presencia de líneas de crecimiento (Sars, 1896; Strenth y Sissom, 1975). Tasch (1975, 1977) observó que en algunos espinicaudados bajo condiciones favorables, la ecdisis ocurre cada dos o tres días, pero incrementa hacia el final de sus vidas. Otros autores reportaron que los especímenes de *Eulimnadia stonintonensis* Berry 1926 tienen 8 líneas de crecimiento en 9 días de vida, pero sólo 10 líneas de crecimiento en 16 días de vida y los especímenes de *Limnadia lenticularis* Linné 1761 mudan cada dos días en los meses de verano y cada 5 o 6 días en los meses de otoño (Webb, 1979).

Uno de los primeros estudios sobre la muda fue abordado por Massal (1954) en *Cyzicus cycladoides* Joly 1841, quien observó que la tasa de crecimiento y la frecuencia de muda fueron determinadas por la edad de los individuos, como también por la temperatura y el suministro de alimento. La tasa de crecimiento en los adultos fue de hasta 70 veces más lenta y la frecuencia de muda 3 veces menor que en los juveniles. En condiciones de altas temperaturas, los juveniles incrementaron su tasa de crecimiento y la frecuencia de las mudas fue mayor en todas las edades. En los momentos de escases del alimento, los individuos presentaron bandas de crecimiento estrechas debido a que la tasa de crecimiento decreció, pero sin modificarse el ritmo de muda. Por esta razón, las bandas de crecimiento estrechas, entre otras bandas más amplias, podrían corresponder a momentos en que el suministro de alimento en el cuerpo de agua fue escaso (Webb, 1979).

Por otra parte, Weeks *et al.* (1997) realizaron un estudio sobre la ecología de la especie *Eulimnadia texana* llegando a conclusiones un poco distintas a las anteriores, ellos observaron que el crecimiento del individuo está asociado a la reproducción. Estos estudios muestran que hay un rápido crecimiento en los estadios juveniles antes de la madurez sexual y cuando el adulto llega a una etapa máxima de producción de huevos, el crecimiento disminuye a casi en su totalidad. De hecho, registraron numerosos casos de muda sin aumento del caparazón. Además, observaron que la frecuencia de mudas está estrechamente relacionada con la producción de huevos. En los adultos (hermafroditas) que producían más de 400 huevos en un día, mudaron una vez más que otros adultos que generaban menos huevos. Por lo tanto, estas sucesivas mudas facilitarían la generación de huevos (Knoll, 1995).

Por consiguiente, aunque la muda es indispensable para el crecimiento del organismo, a veces no necesariamente indica crecimiento de los espinicaudados. El rápido crecimiento en las etapas juveniles, que luego en 4 a 7 días maduran y son adultos que generan miles de huevos y mueren rápidamente, es un estilo de vida optimizado para la especie *E. texana* que vive en cuerpos acuáticos efímeros (Weeks *et al.*, 1997). Además, estos datos son consistentes con la idea de una fuerte selección natural en estos organismos que generó un ciclo de vida más corto, con un crecimiento y reproducción rápida y que conduce a una muerte temprana (Rose, 1991; Reznick, 1993; Marcus y Weeks, 1997).

Distribución y dispersión

Los espinicaudados vivientes se encuentran distribuidos alrededor del mundo, son muy comunes en regiones cálidas sub-áridas y están presentes en todos los continentes, excepto Antártida. Las especies generalmente tienen distribución regional, Mattox (1959) reconoció 27 especies para los Estados Unidos. Algunas especies son endémicas, como *Eulimnadia oryzae* Mattox 1850 y *Caenestheriella gynecia* Mattox 1850, restringidas a pequeñas lagunas en el este central de Ohio (Frank, 1988). Para América del Sur se determinó un total de 17 especies de espinicaudados, con mayor diversidad en Venezuela, Brasil y Colombia, todas referidas a la familia Limnadiidae (Pereira y García 2001). Generalmente, no se encuentran dos especies conviviendo en un mismo hábitat (Tasch, 1969).

La capacidad de los espinicaudados para **dispersarse** depende de la disposición de sus huevos. El agua es un efectivo agente para la propagación de los huevos, los ríos los transportan a los cuerpos acuáticos de las planicies de inundación en los momentos de crecidas (Frank, 1988). Con frecuencia la dispersión es mucho más rápida cuando las charcas que no contienen espinicaudados están en estrecha proximidad con las charcas que contienen a estos organismos (Webb, 1979). Los huevos pueden ser transportados en el sedimento que queda adherido a las patas o picos de las aves, como también por la ingesta de espinicaudados sin evidencia de daños en los huevos. La dispersión por viento también juega un rol fundamental cuando las charcas se secan y el viento transporta los huevos de un lugar a otro.

PALEOECOLOGÍA DE ESPINICAUDADOS

La mayoría de los espinicaudados fósiles fueron referidos a sistemas acuáticos someros continentales, bajo las mismas condiciones ambientales que los descriptos para las especies vivientes. Las inferencias ambientales se realizaron sobre la base de los análisis sedimentológicos de los estratos donde se hallan los fósiles, algunas especies fueron relacionadas con ambientes lacustres, otras con estuarios o deltas (Li y Matsuoka, 2012). En general, los espinicaudados fósiles son muy abundantes y diversos en el registro geológico, por lo que se utilizan como una importante herramienta **bioestratigráfica** en facies continentales (Gallego y Martins-Neto, 2006; Kozur y Weems, 2010). En varias ocasiones los espinicaudados se preservan junto con otros organismos como moluscos, insectos, crustáceos, peces, tetrápodos y vegetales. Bock (1953) encontró una concentración de valvas de espinicaudados en coprolitos asociados con celacantos y Dong *et al.* (2012) publican el hallazgo en el Jurásico de China de salamandras con valvas de espinicaudados en su estómago. En algunos trabajos se mencionan la co-ocurrencia de estos organismos y restos de peces como principales predadores (Webb, 1979; Frank, 1988; Gallego y Mezquita, 2000). La presencia de peces juega como un factor limitante para el desarrollo de las poblaciones de los invertebrados, McKenzie (1981), Gallego y Mezquita (2000) y Gallego *et al.* (2004) mencionan poblaciones pequeñas de espinicaudados con pocos individuos afectados posiblemente por la presencia de peces.

El estudio del **ciclo de vida** de estos organismos fósiles fue abordado en pocos trabajos. Tasch (1975) correlaciona la cantidad de bandas de crecimiento y los días transcurridos, tomando en cuenta el tiempo de eclosión, aparición del caparazón (1 a 3 días), tiempo entre las mudas (2 a 11 días) y el número de bandas de crecimiento. De esta manera, se podría calcular el tiempo aproximado de duración del ciclo de vida de los espinicaudados fósiles, por ejemplo para individuos de *Paleolimnadia* Tasch 1961 del Triásico de Tasmania con presencia de 12 líneas de crecimiento se estimó un promedio de 36 días de vida (Tasch, 1975). Este método se pone en duda por la exactitud y confiabilidad de estos cálculos, ya que las mudas iniciales no se registran en el caparazón y cesan una semana antes de la muerte del individuo, y además no están consideradas las variables ambientales que pueden afectar el crecimiento y muda del caparazón, por lo cual el método sostiene una alta probabilidad de error (Webb, 1979; Gallego *et al.*, 2004).

Zhang *et al.* (1990) realizaron un estudio sobre la **ontogénesis** de la especie jurásica *Euestheria luanpingensis* Shen y Niu 1990, sugiriendo una relación morfológica y de tamaño para los distintos estadios del desarrollo: a-d) Juveniles, caparazones de 0,5-2 mm de longitud, de

1-20 líneas de crecimiento, protoconcha larga, la conchilla está compuesta por quitina, con mayor espesor y con presencia de ornamentación a diferencia de los estadios post-larvales; e) Adulto, conchillas con tamaños entre 3.5-5 mm de longitud, líneas de crecimiento de 20-30, protoconcha disminuida de tamaño; f) Post-adulto, la conchilla no aumenta de tamaño, bandas de crecimiento estrechas y densas en el margen, poseen más de 30 líneas (Figura 5).

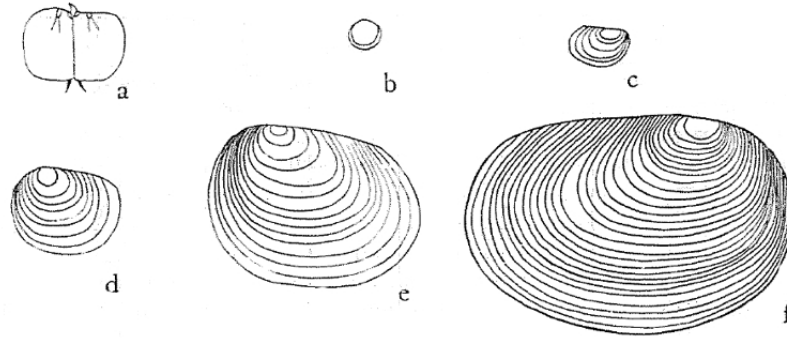


Figura 5. Desarrollo ontogenético de *Euestheria luanpingensis* Shen y Niu. a-d, juveniles con caparazones pequeños y pocas líneas de crecimiento; e, adulto con mayor tamaño; f, post-adulto con acumulación de líneas de crecimiento (Zhang *et al.*, 1990).

Stigall y Hartman (2008) mencionan dos cambios ontogenéticos para la especie *Ethmosestheria mahajangaensis* Stigall y Hartman 2008 del Cretácico de Madagascar, 1) la transición desde una conchilla subcircular a muy elíptica y 2) la transición de bandas de crecimiento amplias a estrechas (Figura 6). La conchilla en las primeras 10-12 bandas de crecimiento es de forma subcircular a subelíptica. Sucesivas bandas de crecimiento, sin embargo, generan un alargamiento posterior en comparación con la zona anterior de la conchilla, resultando una forma adulta muy elíptica. En cuanto a la transición de bandas amplias a estrechas, se lo ha relacionado con la madurez sexual. En la etapa juvenil las prioridades biológicas son el rápido crecimiento (bandas amplias) y luego en la etapa adulta la prioridad es la actividad reproductiva (Weeks *et al.*, 1997). Estas características también son observadas en *Carapacestheria* Shen 1994 y especies modernas de *Eulimnadia* (Stigall y Hartman, 2008).

Otra manera de inferir la ontogénesis de los espinicaudados es la observación en el cambio de la ornamentación a lo largo del caparazón, por ejemplo los Eosestheriideos, muestran una reticulación poligonal en la zonas dorsal y cambia a estrías cavernosas en la zona ventral del caparazón (Stigall *et al.*, 2005; Stigall y Hartman, 2008). Un trabajo reciente de Brown *et al.* (2014) a través de estudios de morfometría de los caparazones juveniles y adultos en tres especies vivientes (*Eulimnadia texana*, *Paralimnadia badia* Wolf 1911 y *Cyzicus gynecia* Mattox 1949),

mostraron diferencias de formas (contornos) entre los caparazones de las primeras etapas de juveniles y los adultos.

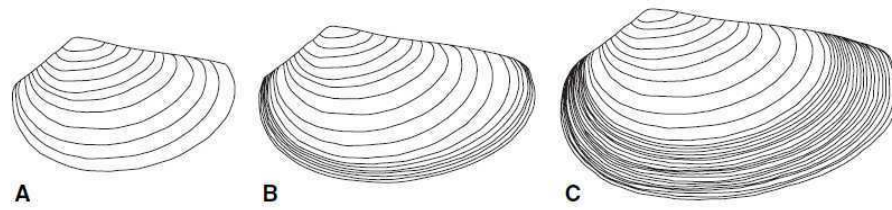


Figura 6. Estadios ontogenéticos de *Ethmosestheria mahajangaensis* Stigall y Hatman. A, juvenil en el doceavo estadio de muda, con bandas amplias y caparazón subelíptico. B, Joven adulto en el dieciochoavo estadio de muda, bandas estrechas. C, Adulto con numerosas bandas estrechas. (Stigall y Hartman, 2008).

Numerosos trabajos analizan las **bandas de crecimiento**, como variable indicativa de las condiciones ambientales del cuerpo acuático donde se desarrollaron los espinicaudados fósiles. Si las bandas de crecimiento se presentan estrechas, estarían representando condiciones desfavorables como la escasez de alimento, cambios en la temperatura y/o salinidad, y si las bandas de crecimiento son amplias podrían reflejar condiciones favorables en la alimentación, temperatura y salinidad (Tasch, 1969; Webb, 1979; Frank, 1988; Vannier *et al.*, 2003; Gallego *et al.*, 2004; Gallego, 2010). Sin embargo, no siempre estas características reflejan condiciones ambientales (ver en la sección: Muda, líneas y bandas de crecimiento).

Otra inferencia paleoecológica importante, es la observación del dimorfismo sexual en distintas especies fósiles. En principio, es difícil establecer dimorfismo sexual en los espinicaudados fósiles, debido a la escasa probabilidad de preservación de las partes blandas del cuerpo, como *claspers* o huevos. Por esta razón, los estudios estuvieron enfocados en la morfología de las valvas, en las que se observaron diferencias entre los distintos sexos. Por ejemplo, en *Euestheria luanpingensis* Shen y Niu, *Eulimnadia inflecta* Mattox 1939 y *Eulimnadia diversa* Mattox 1937, las valvas de los caparazones de los machos son más largas que altas con margen dorsal recto, en cambio las hembras, poseen valvas más altas que largas (por la presencia de la cámara de incubatriz) y el margen dorsal es levemente convexo. Características similares se observan en otros géneros: *Cyzicus*, *Leptestheria* Sars 1896, *Caenestheria* Mattox 1850, *Paralimnadia* Sars 1896 y *Limnadiopsis* Spencer y Hall 1896 (Tasch, 1969; Webb, 1979; Zhang *et al.*, 1990). A través de estas distinciones, Zhang *et al.* (1990) propusieron el empleo de la relación H/L (altura/longitud) para diferenciar dimorfismo sexual, donde las hembras tendrían una relación H/L de 0,8 o mayor y los machos una relación H/L menor a 0,8. El problema de esta

metodología es el valor del límite (0,8) ya que carece de sustento matemático y muchas especies no necesariamente reflejan diferencias en la medidas, sólo en los contornos. Astrop *et al.* (2012) aplican una metodología más exacta para distinguir los morfotipos a través de sus contornos, observados en especies actuales y fósiles (Figura 7). Éste consiste en la aplicación de análisis estadísticos de *Eigenshape* en un *software* que permite correlacionar y comparar cada morfotipo y agruparlos según su similitud.

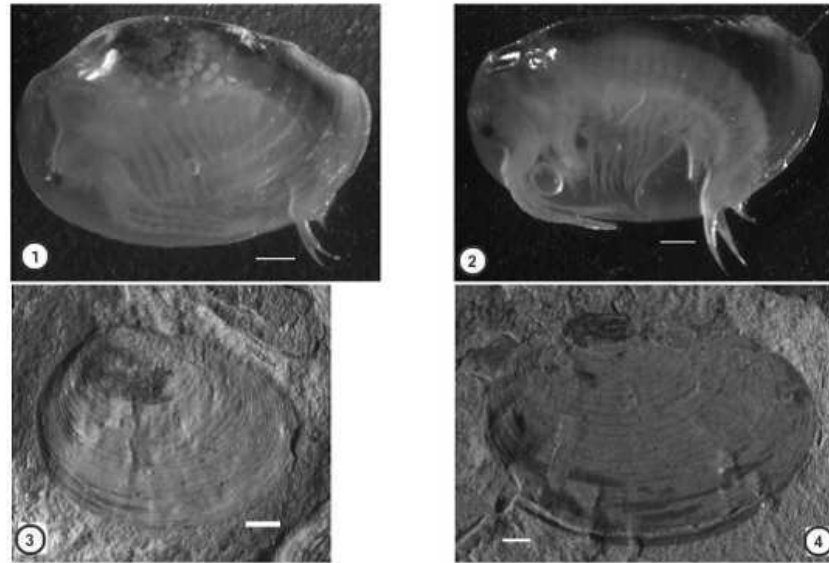


Figura 7.1-2. Especie actual, *Limnadia badia* Wolf; 1. Adulto hembra. 2. adulto macho. 3-4. Restos de caparazón fósil de la especie *Carapacestheria disragaris* Tasch; 3. Contorno similar a la hembra. 4. Contorno similar al macho. Escala gráfica = 1mm. (Modificado de Astrop *et al.*, 2012).

3. ÁREA DE ESTUDIO: MARCO GEOLÓGICO Y PALEONTOLOGÍA



El área de estudio seleccionada para el desarrollo de la tesis doctoral comprende varias localidades de la Formación Cañadón Asfalto caracterizadas por afloramientos volcano-sedimentarios del Jurásico continental de la provincia del Chubut. Esta unidad se encuentra inmersa dentro de una cuenca de *rift* que se desarrolló desde el Jurásico hasta el Cretácico, denominada Cuenca Cañadón Asfalto.

CUENCA CAÑADÓN ASFALTO

La cuenca Cañadón Asfalto se localiza en la región extra andina de la provincia del Chubut y comprende un área de afloramientos dispuestos a lo largo del valle medio del río Chubut (Figura 8). Esta cuenca, también fue considerada por Cortiñas (1996), como parte integrante del Macizo Norpatagónico, por lo que propuso el nombre de cuenca Somuncurá-Cañadón Asfalto, para todos aquellos afloramientos comprendidos entre las dorsales Río Chico y Asunción y el sector Norpatagónico, atribuyéndole una extensión de 72.000 km² aproximadamente.

La cuenca responde a un sistema de *rift* que se habría desarrollado durante el Jurásico, alcanzando su colmatación en el Cretácico (Figari y Courtade, 1993). Las sub-cuencas reconocidas, hasta el momento son: Cerro Cóndor (situada a lo largo del río Chubut medio), Fossati (al SO de la localidad de Gan Gan) y El Portezuelo-Llanquetrus (al SO de la localidad de Gastre) (Figura 8). La cuenca se encuentra representada principalmente por la Formación Cañadón Asfalto (Stipanovic *et al.*, 1968), constituida por una secuencia sedimentaria epiclástica con intercalaciones volcánicas, caracterizada por una amplia distribución de facies lacustres y fluviales.

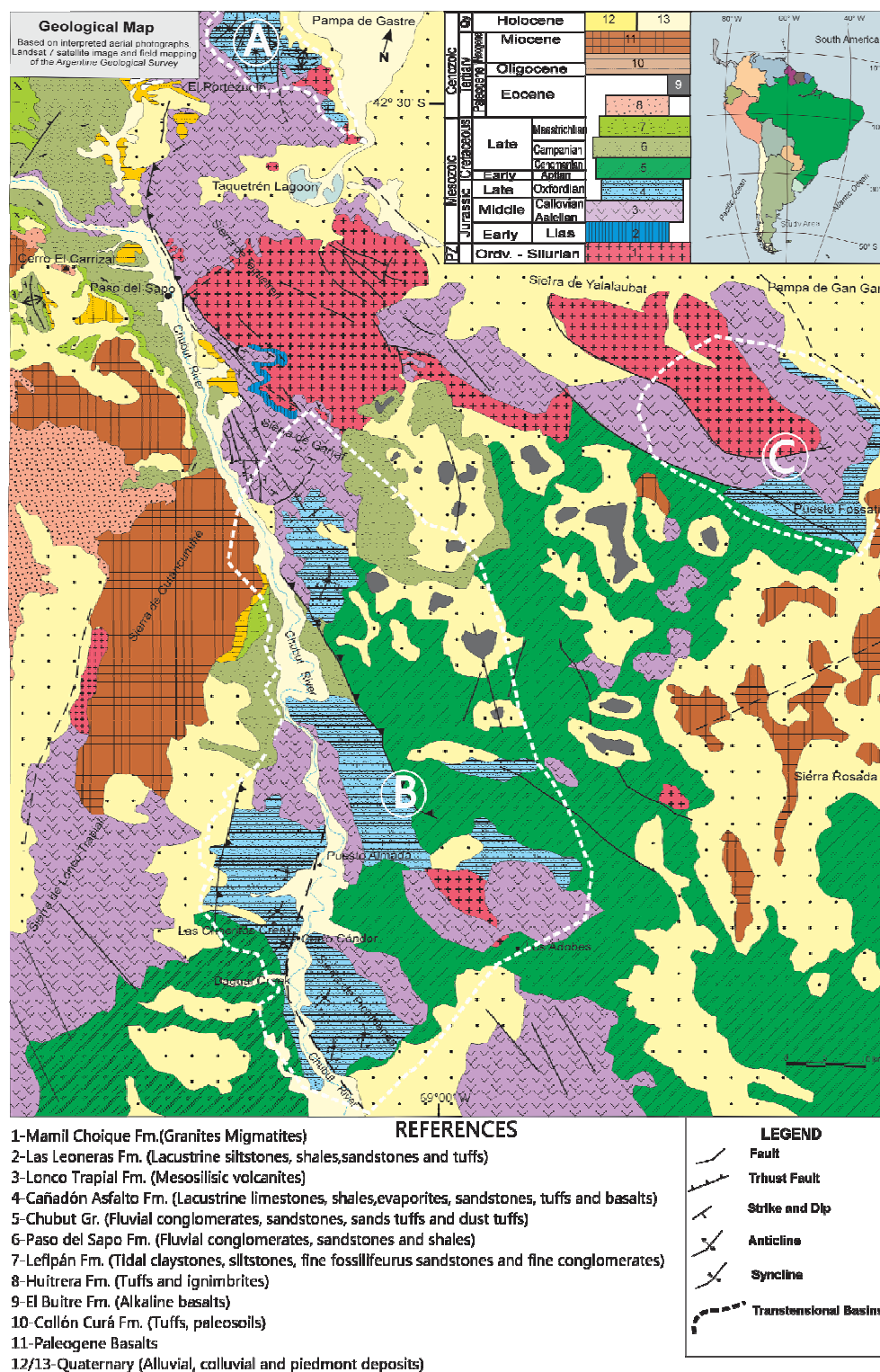


Figura 8. Mapa geológico del centro de la provincia del Chubut. Escala 1:250.000. Sub-cuencas: A, El Portezuelo-Llanquetrus. B, Cerro Cóndor. C, Fossati. (Silva Nieto et al., 2007).

Basamento

El basamento de la Cuenca Cañadón Asfalto se encuentra compuesta por tonalitas, migmatitas tonalíticas y en menor proporción granitos biotíticos y biotítico–muscovíticos con alto grado de deformación, que Ravazzoli y Sesana (1977) denominaron Formación Mamil Choique (Figura 9). La edad para este Cuenca fue considerada por Dalla Salda *et al.* (1999) perteneciente al Ordovícico-Silúrico (439 ± 10 Ma). Por otra parte, dataciones de K/Ar, aportaron un dato de 249,7 ± 5,3 Ma, correspondiente al Triásico (López de Luchi *et al.*, 2005).

Relleno de la cuenca

En el relleno de la cuenca están representadas las distintas etapas relacionadas con la evolución de un sistema de *rift*. Las fases jurásicas corresponden al *sinrift* y las cretácicas al *postrift* o al evento de subsidencia termal (Figari y Courtade, 1993; Cortiñas, 1996). La sucesión comienza con secuencias volcano-sedimentarias de la Formación Las Leoneras (Nakayama, 1972), sobre éstas y en discordancia sobreyacen facies lávicas y sedimentarias pertenecientes a la Formación Lonco Trapial (Lesta y Ferello, 1972). Esta unidad es cubierta en discordancia por sedimentitas lacustres intercaladas con lavas basálticas y niveles piroclásticos, correspondientes a la Formación Cañadón Asfalto (Stipanovic *et al.*, 1968). Sobre la secuencia anterior se disponen sedimentitas continentales fluviales de la Formación Cañadón Calcáreo (Proserpio, 1987), que en la región del río Chubut medio, se exponen como afloramientos discontinuos. Sobreyacen a las unidades anteriores los depósitos continentales del Grupo Chubut (Lesta, 1968), pertenecientes a las formaciones Los Adobes y Cerro Barcino (Codignotto *et al.*, 1979) (Figura 9).

MESOZOIC	CRETACEOUS	Upper	Maastrichtian	Formación Paso del Sapo (ambiente fluvial)		
			Campanian	Formación Lefipán (ambiente marino-fluvial)		
			Santonian	Grupo Chubut (ambiente fluvial, lacustre)	Formación Cerro Barcino	
			Coniacian			
			Turonian			
			Cenomanian			
		Lower	Albian			Formación Los Adobes
			Aptian			
			Barremian	Formación Cañadón Calcáreo (ambiente lacustre y fluvial)		
			Hauterivian			
			Valanginian			
			Berriasian			
	JURASSIC	Upper	Tithonian	Formación Cañadón Asfalto (ambiente lacustre, volcánico-lacustre, fluvial)	Miembro Puesto Almada	
			Kimmeridgian			
			Oxfordian			
		Middle	Callovian		Miembro Las Chacritas	
			Bathonian			
			Bajocian			
			Aalenian			
		Lower	Toarcian	Formación Lonco Trapial (rocas volcánicas mesolítica)		
			Pliensbachian	Formación Las Leoneras (ambiente fluvio-lacustre)		
			Sinemurian			
			Hettangian			
		PERMIAN-TRIASSIC	Formación Mamil Choique (granitos, magmatitas)			

Figura 9. Relaciones estratigráficas de las unidades litoestratigráficas mesozoicas que afloran en la provincia del Chubut, Cerro Cóndor (modificado de Cabaleri y Benavente, 2013).

FORMACIÓN CAÑADÓN ASFALTO

La **Formación Cañadón Asfalto** representa la secuencia continental volcano-sedimentaria más importante del Jurásico de América del Sur (Cabaleri *et al.*, 2010c). Los primeros trabajos realizados para esta unidad se deben a Piatnitzky (1936), quién denominó a la secuencia sedimentaria como “Capas con Estherias”. Fue Petersen (1946), quien realizó el primer mapa geológico detallado de la región del río Chubut medio. En las primeras investigaciones efectuadas en las secuencias continentales jurásicas del Chubut central se incluyen los trabajos de Groeber (1942), Suero (1946), Flores (1948, 1956) y Feruglio (1949). Stipanovic *et al.* (1968) denominan Formación Cañadón Asfalto a un conjunto de depósitos del Calloviano-Oxfordiano que afloran en los cañadones Sauzal y Asfalto, en las cercanías de la aldea Cerro Cóndor. Tasch y

Volkheimer (1970) realizan los primeros estudios bioestratigráficos, paleoecológicos y paleontológicos de la Formación Cañadón Asfalto, en el que incluyen la descripción sistemática de espinicaudados. Un importante aporte al conocimiento de la región lo brindaron los estudios llevados a cabo por Nakayama (1972, 1973) y Chebli (1973). Turner (1983) generó el mapa geológico de la región Cerro Bayo, información que fue complementada con los mapas de las zonas adyacentes de Nullo (1983) y Proserpio (1987), junto con el mapa “Paso de Indios” escala 1:250.000 y “Cerro Cóndor” escala 1:100.000 (Silva Nieto, 2005). Otros estudios geológicos de la región son la síntesis de Lesta y Ferello (1972), los trabajos de Cortés y Baldoni (1984), Musacchio *et al.* (1986), Cortes (1990), Franchi *et al.* (1989) y Musacchio (1995), entre otros. Los estudios de la evolución de la Cuenca Cañadón Asfalto fueron abordados por varios autores: Homovc *et al.* (1991) Figari *et al.* (1992) y Figari y Courtade (1993), quienes consideraron a la cuenca dentro de una evolución de cuenca tipo *rift* extensional. No obstante, Silva Nieto *et al.* (2002a) interpretan una evolución de tipo *pull-apart* para el área del Cerro Cóndor. Recientemente, estudios sedimentológicos de la Formación Cañadón Asfalto en la sub-cuenca Fossati, consideran que hubo un mayor control tectónico en la depositación del miembro inferior y un mayor control climático para la depositación del miembro superior (Cabaleri *et al.*, 2010a, 2013; Cabaleri y Benavente 2013;).

La Formación Cañadón Asfalto se encuentra dividida en un miembro inferior denominado **Miembro Las Chacritas**, caracterizado por sedimentitas lacustres intercaladas con depósitos piroclásticos y rocas basálticas, y un miembro superior denominado **Miembro Puesto Almada**, que corresponde a las facies de relleno principalmente piroclástico, constituido por niveles de tobas y tufitas, intercaladas con calizas, areniscas y conglomerados (Cabaleri y Armella, 1999; Cabaleri *et al.*, 2010c). Otros autores, incluyen a este miembro superior dentro de la Formación Cañadón Calcáreo que fue descripta por Proserpio en 1987 (Figari *et al.*, 1992; Cúneo *et al.*, 2013), sin embargo esta proposición todavía no ha sido claramente sustentada y aceptada.

En el área de Cerro Cóndor (Figura 10), el Miembro Las Chacritas se reconoce en los cañadones Caracoles, Los Loros, Las Chacritas, Carrizal, Bagual, Asfalto, Lahuincó y Miyanao, y en cuanto el Miembro Puesto Almada se lo distingue en los cañadones Bagual, Los Loros, Caracoles, Fernández, Los Chivos, Estancia La Sin Rumbo, Sierra de Pichiñanes y Sierra de la Manea (Cabaleri *et al.*, 2010c).

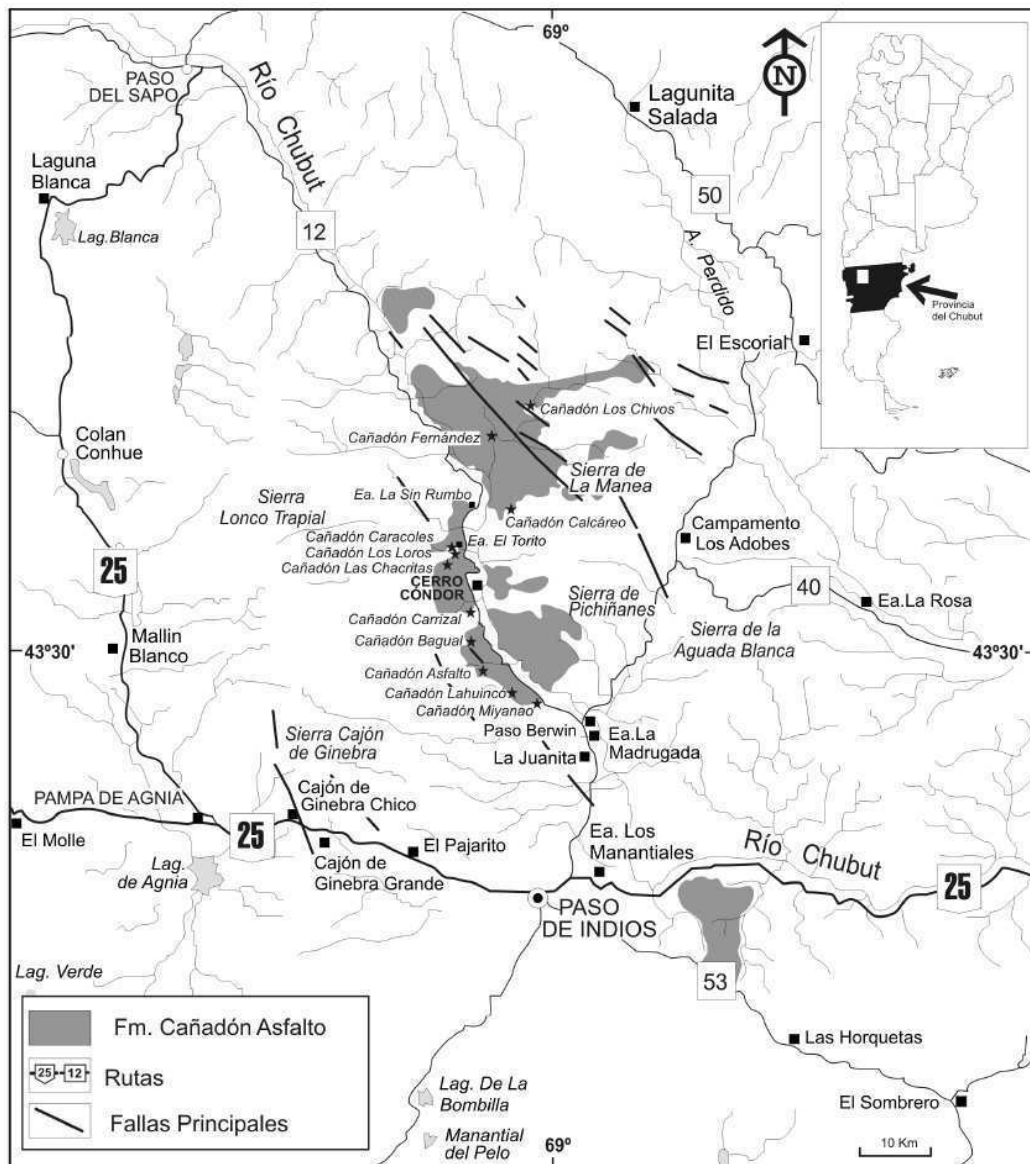


Figura 10. Mapa de ubicación de los afloramientos de la Formación Cañadón Asfalto en la región del río Chubut medio, Cerro Cóndor (Cabaleri *et al.*, 2010c).

Miembro Las Chacritas

Cabaleri y Armella (1999) y Cabaleri *et al.* (2010c) realizaron estudios detallados del Miembro Las Chacritas, definiendo secuencias lacustres carbonáticas, constituidas principalmente por calizas homogéneas silicificadas de color gris castaño, calizas con nódulos de chert, calizas con estromatolitos planares que alternan, en ocasiones, con *chert* negro, *boundstones* estromatolíticos y algales, conglomerados intraformacionales y lutitas negras bituminosas. Hacia el techo del miembro, son frecuentes las calizas con grietas de desecación, con estructuras de ondulas simétricas, intercaladas con bancos de pelitas, donde aparecen

espinicaudados y conchillas de bivalvos; calizas con ostrácodos y restos carbonosos, calizas con fábrica brechosa producida por prolongados períodos de desecación, bancos de anhidrita y brechas de desecación, asociadas con niveles evaporíticos (Figura 11).

En algunos sectores, los autores reconocen bancos de areniscas de grano fino bien seleccionadas, con estratificación entrecruzada y bioturbación, que alternan con areniscas tobáceas y niveles de tobas silicificadas muy finas y macizas de color gris amarillo a blanco, producto de un sistema de canales constituidos por intraclastos y extraclastos de bordes angulosos. En el tramo superior de la unidad se distinguen niveles de flujos hiperconcentrados con restos de vertebrados. La presencia de basaltos olivínicos intercalados en la secuencia carbonática, correspondería a coladas, diques y filones capa con espesores de hasta 20 m, que intruyen a las sedimentitas. En los contactos con la roca carbonática el basalto se presenta brechado, atravesado por venillas de carbonato y alterado a una roca friable de coloración verde. Además, estos autores analizaron la distribución areal de las litofacies de las secciones de los cañadones Lahuincó, Asfalto, Carrizal, Las Chacritas y Los Loros, observando una tendencia en el incremento del espesor de los basaltos olivínicos de norte a sur, en decir, desde los márgenes hacia la parte central del depocentro Cerro Cóndor. Las facies de calizas poseen un mayor desarrollo en el sector central de este depocentro.

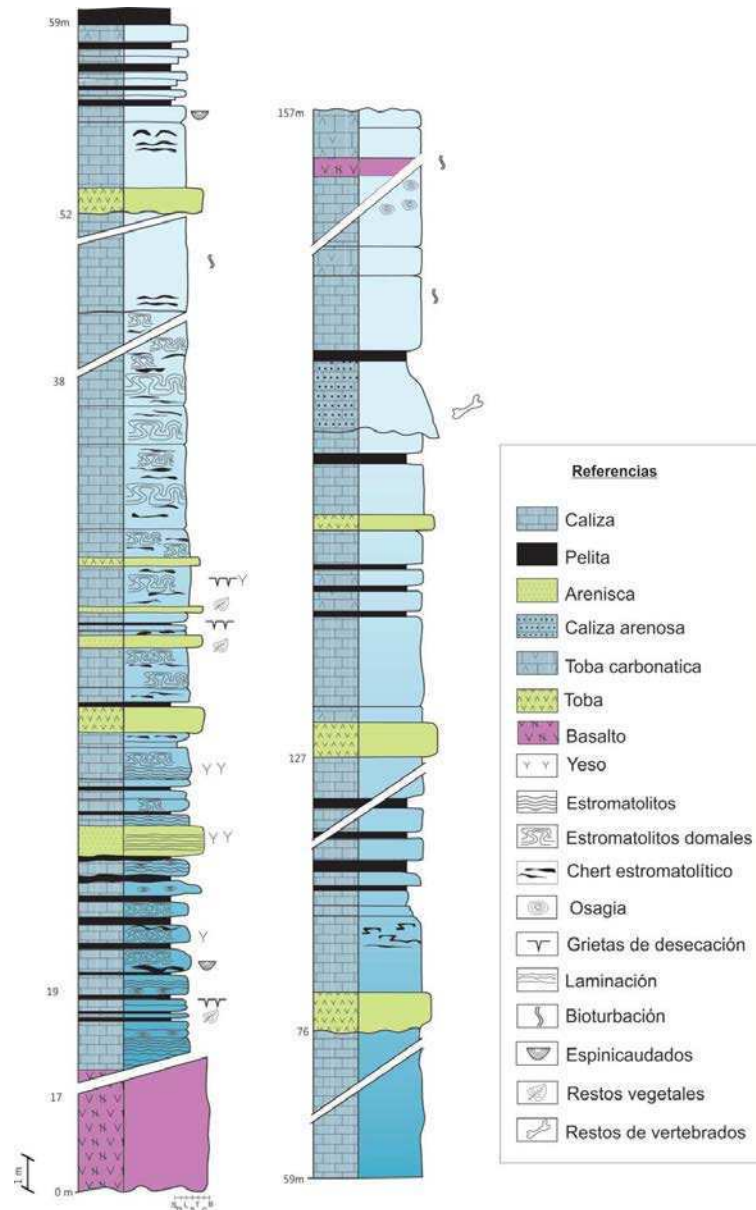


Figura 11. Perfil columnar del Miembro Las Chacritas de la Formación Cañadón Asfalto en su localidad tipo, cañadón Las Chacritas (Cabaleri et al., 2010c).

Miembro Puesto Almada

Esta unidad sedimentaria se encuentra constituida principalmente por niveles de tobas y tufitas, intercaladas con calizas laminadas tipo ritmitas, bioturbadas, de color castaño amarillo, con presencia de peces, invertebrados y detrito vegetal (Figura 12). Cabaleri et al. (2010c) observaron en los bancos de calizas de color gris oscuro marcas de óndulas y grietas de desecación, intercaladas con delgados niveles de pelitas azuladas y calizas arcillosas de color gris con espinicaudados. Estos autores, diferenciaron dos tipos de secciones para la unidad, en el tramo inferior son frecuentes los bancos de areniscas de color gris claro a blanco, con tamaño de

grano mediano a grueso y cemento carbonático, que presentan estratificación entrecruzada, mientras que en el tramo superior, se observó una sucesión de 3 m de espesor de bancos de areniscas con restos de troncos silicificados en posición de vida hasta 1,60 m de longitud. Estos niveles pasan a tobas, tufitas arenosas y areniscas laminadas, de color dominante rojo.

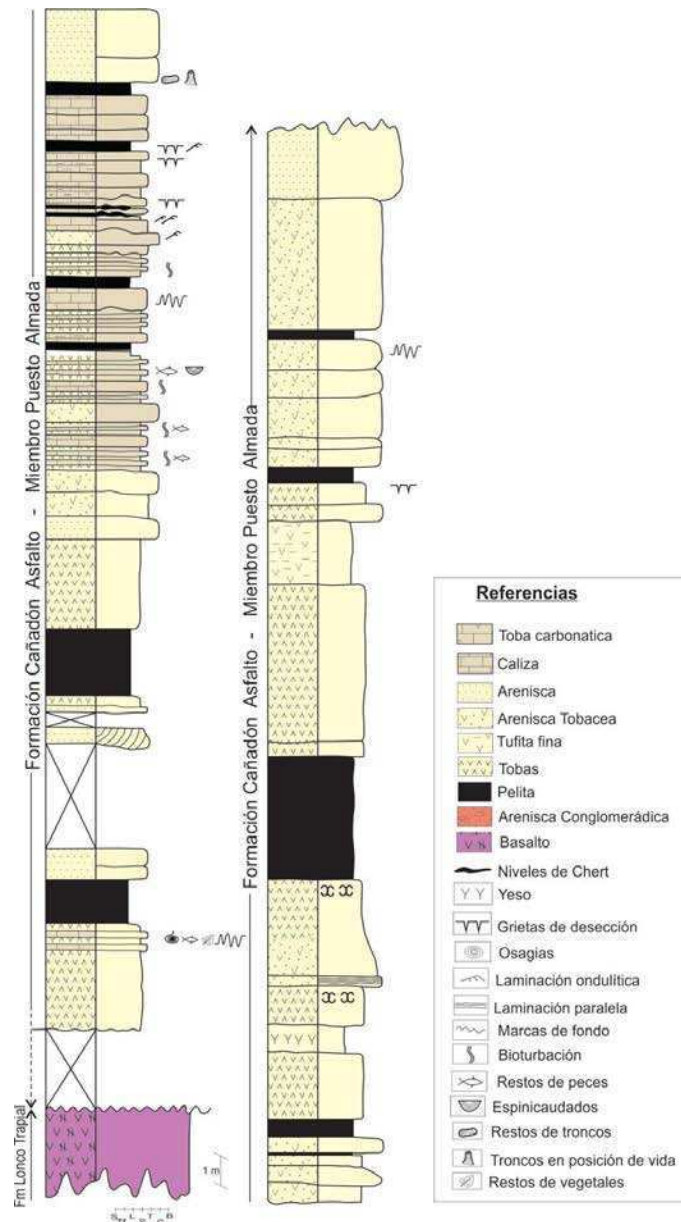


Figura 12. Perfil estratigráfico columnar del Miembro Puesto Almada en la localidad tipo, estancia El Torito (Cabaleri *et al.*, 2010c).

Paleoambientes

La Formación Cañadón Asfalto presenta una gran diversidad de ambientes continentales: humedales, lagunas, charcas, ríos, abanicos aluviales, delta y paleosuelos. Las interpretaciones

ambientales de las secuencias estudiadas en ambos miembros fueron definidas para la sub-cuenca Cerro Cóndor, en ciclos sedimentarios de expansión y contracción de paleolagos dentro de la cuenca (Figura 13). Los ciclos de expansión están representados por episodios de ingreso de agua al lago por medio de ríos en un ambiente litoral (marginal-infralitoral somero). Mientras, que los ciclos de contracción, se caracterizaron por episodios de evaporación y desecación de los cuerpos de agua, registrados a través de grietas de desecación y depósitos de minerales evaporíticos (Cabaleri *et al.*, 2006; Cabaleri *et al.*, 2010c).

En el área de Gan Gan – Gastre también se han reconocido paleolagos de características semejantes a los del área de Cerro Cóndor, en secuencias condensadas de facies de calizas intercaladas con estromatolitos de *chert*. Estos paleolagos fueron colmatados por limos en un ambiente palustre, siliciclastos de grava y arena gruesa provenientes de abanicos aluviales y arena media a gruesa de origen fluvial. Los ambientes fueron propicios para la desarrollo de faunas de invertebrados y comunidades microbianas bentónicas (Gallego y Cabaleri, 2005). Cabaleri *et al.* (2010a), reconocen para las sub-cuencas Cerro Cóndor y Fossati momentos de instalación de humedales representados por secuencias de calizas lacustres intercaladas con lutitas, tufitas y areniscas, soportados por la presencia de elementos palinológicos y especialmente algas planctónicas (Volkheimer *et al.*, 2010). En la sub-cuenca Fossati, el Miembro Las Chacritas está representado por depósitos correspondientes a un sistema carbonático con la identificación de tres subambientes; lacustre, palustre y pedogénico. Mientras que, el Miembro Puesto Almada se encuentra constituido por depósitos referidos a distintos ambientes; lacustre carbonático, humedal, abanico aluvial y fluvial (Cabaleri y Benavente, 2013; Cabaleri *et al.*, 2013). Las condiciones climáticas variaron desde una situación semi-húmedas a más áridas con presencia de estacionalidad (Cabaleri *et al.*, 2010c, 2013; Gallego *et al.*, 2011).

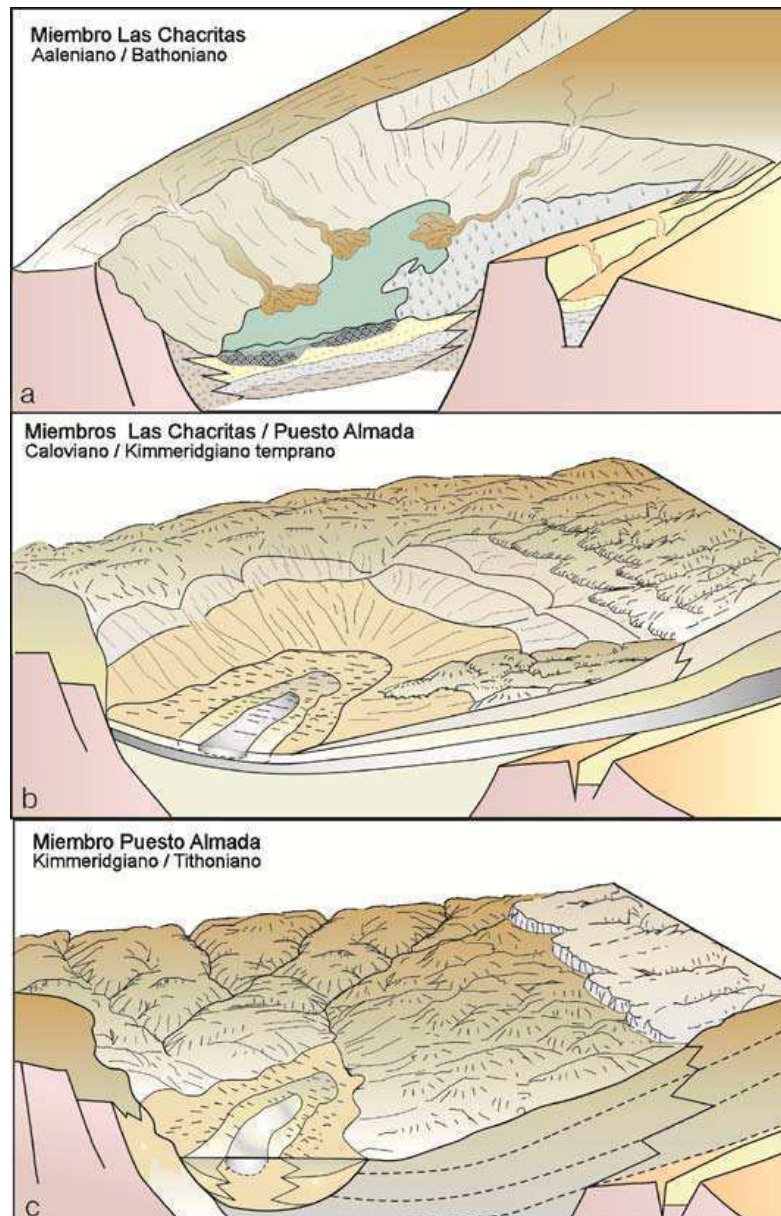


Figura 13. Esquema de la evolución del relieve en la sub-cuenca Cerro Cándor desde: a) el dominio lacustre, pasando por b) una etapa intermedia hasta c) la última etapa del depocentro (Cabaleri *et al.*, 2010c).

Edad

Con respecto a la edad, la Formación Cañadón Asfalto fue asignada, por Stipanovic *et al.* (1968) al Caloviano-Oxfordiano, los datos se basaron en la determinación de la macroflora estudiada por Frenguelli (1949). Esta unidad en su parte basal fue asignada al Aaleniano-Bajociano ($170 \text{ Ma} \pm 4.4 \text{ mi}$) por Salani (2007) mediante una datación radiométrica en un basalto aflorante en el cañadón Los Loros. Por otra parte, los estudios palinológicos y la presencia de espinicaudados euestheridos-eosestheridos, en la sección inferior del cañadón Lahuincó, indican

una edad bajociana temprana a bathoniana temprana para el Miembro Las Chacritas (Volkheimer *et al.*, 2008). En cambio la edad del Miembro Puesto Almada fue abordada por la presencia de la asociación de espinicaudados eoestheridos-afrograptidos-anthronestheridos indicando una edad relativa referida al Jurásico Superior (Gallego y Cabaleri 2005; Cabaleri *et al.*, 2010c). Dataciones absolutas (radiométricas) para ambos miembros fueron realizadas con mayor frecuencia en los años 2010 y 2013 en diferentes localidades y por diferentes autores (Cuadro 2). Según la *International Chronostratigraphic Chart* 2014, para el Miembro Las Chacritas las edades son atribuidas al límite Toarciano-Aaleniano extendiéndose hasta el Bathoniano (Jurásico Medio) y para el Miembro Puesto Almada las edades son asignadas desde el Oxfordiano al Tithoniano (Jurásico Superior).

Fm./Mb.		Edades Radiométricas				
Formación Cañadón Asfalto	Mb. Puesto Almada		U-Pb: 161 $\pm$ 3 Ma. Oxfordiano (Cabaleri <i>et al.</i> , 2010b)	K-Ar: 147 $\pm$ 3.3 Ma. Tithoniano (Cabaleri <i>et al.</i> , 2010c)	U-Pb: 157.4 $\pm$ 0.4 Ma. Kimmeridgiano (Cúneo <i>et al.</i> , 2013, consideran como Fm. Cañadón Calcáreo)	U-Pb 158 $\pm$ 1 Ma. Oxfordiano (Hauser <i>et al.</i> , 2013)
	Mb. Las Chacritas	K-Ar: 170 $\pm$ 4 Ma. Aaleniano (Salani, 2007)	U-Pb: 167 $\pm$ 4 Ma. Bathoniano (Cabaleri <i>et al.</i> , 2010b)		U-Pb: 176.1 $\pm$ 0.1 Ma. Toarciano (Cúneo <i>et al.</i> , 2013)	

Cuadro 2. Dataciones radiométricas para la Formación Cañadón Asfalto en los últimos años. El Miembro Las Chacritas corresponde al Jurásico Medio y el Miembro Puesto Almada al Jurásico Superior.

PALEONTOLOGÍA

La Formación Cañadón Asfalto posee una enorme e interesante riqueza de fauna y flora que la ubica como una de las unidades fosilíferas más importante a nivel mundial (Sterli *et al.*, 2010). Esta biota aparece en distintos afloramientos, a lo largo del río Chubut (Figura 10) y en muchas ocasiones se encuentran preservadas en condiciones excepcionales, lo que permite abordar estudios biológicos, ecológicos, evolutivos y tafonómicos.

Flora

La macroflora fue principalmente estudiada en el Miembro Las Chacritas y la característica más relevante es la ausencia de Cycadophyta (Cycadales y Bennetitales) y Gynkgophyta, que fueron usualmente dominantes en las floras del Jurásico temprano (Escapa *et al.*, 2008). Esta flora se encuentra representada principalmente por coníferas (familias Araucariaceae y Cupressaceae *sensu lato*) y helechos. Sus restos se encuentran preservados en forma de impresiones-compresiones de hojas, semillas y conos, como también, petrificaciones de conos y maderas (Figura 14). Los trabajos más importantes sobre esta flora fueron realizados por Frenguelli (1949), Stipanovic y Bonetti (1970), Cortés y Baldoni (1984) y Escapa (2009). Hasta el momento se reconocen: Equisetales, *Equisetites approximatus* Nathhorst 1913, *Equisetites* sp. Frenguelli 1949 y *Neocalamites* sp. Frenguelli 1949; Pteridospermales, *Sphenopteris patagonica* Halle 1913, *Sphenopteris hallei* Frenguelli 1949; Coniferales, *Araucaria* sp. Frenguelli 1949, *Araucarites cutchensis* Frenguelli 1949, *Pagiophyllum divaricatum* (Bunbury) Seward 1894, *Brachyphyllum* sp., *Brachyoxylon currumilii* Bodnar 2013, *Elatocladus* sp. Frenguelli 1949, *Pagiophyllum feistmantelli* Halle 1913, *Pagiophyllum jabalputrensis* Feist 1985, *Cladophlebis grahami* Frenguelli 1947, *Pararaucaria delfueyoi* Escapa, Cúneo, Rothwell y Stockey 2013 (Frenguelli, 1949; Escapa *et al.*, 2008, 2012, 2013; Bodnar *et al.*, 2013).

Una diversa asociación de palinomorfos ha sido registrada en la Formación Cañadón Asfalto. El polen *Classopollis* Pflug 1953 (Cheirolepidiaceae) es uno de los restos hallados más abundantes, también aparecen representadas otras familias de coníferas tales como Araucariaceae y Podocarpaceae, y en menor proporción las pteridospermas, briofitas y licofitas (Volkheimer *et al.*, 2008; Olivera *et al.*, 2012). Además, se registran asociaciones de especies acuáticas dominadas por la presencia del alga verde planctónica *Botryococcus* sp., que aparece en ciertos niveles, junto al alga bentónica *Ovoidites* sp. (Cabaleri *et al.*, 2013).

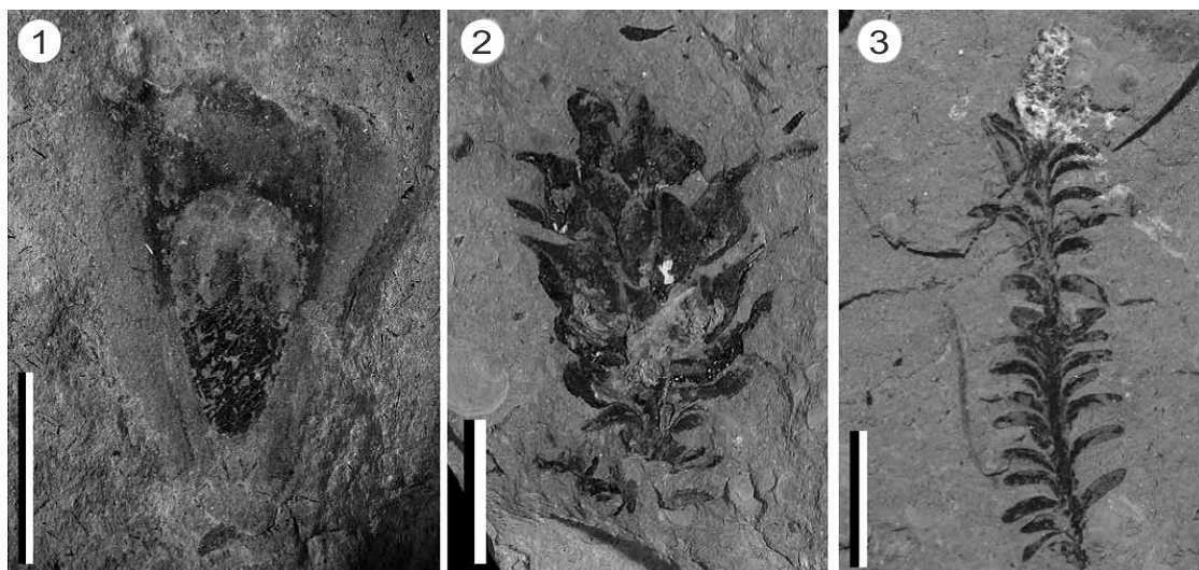


Figura 14. Flora en la localidad Cañadón Lahuincó, Cerro Cóndor. a) *Araucarites cutchensis* ovuliferous. Escala gráfica 0,5 cm. b) Cupressaceae *sensu lato*, cono ovulífero. Escala gráfica 1 cm. c) Cupressaceae *sensu lato*, cono y hojas de *Elatocladus* sp. Escala gráfica: 1 cm. (Escapa *et al.*, 2008).

Fauna

El primer trabajo que hace referencia a las faunas de invertebrados de la Formación Cañadón Asfalto se debe a Piatnitzky (1936), quien denominó a esta secuencia sedimentaria como “Capas con *Estherias*”, aludiendo a la abundante fauna de 'conchostracos'. Luego Tasch y Volkheimer en 1970, fueron los primeros en definir estas especies de espinicaudados provenientes de la sección inferior de la Formación. Vallati (1986), realiza nuevos estudios e incrementa la diversidad reconociendo nuevas especies para la unidad. Hasta el momento, fueron descriptas 8 especies, pero se estima en más de catorce, para la sub-cuenca Cerro Cóndor (Gallego y Cabaleri, 2005). Estos autores diferencian dos faunas distintas de espinicaudados, una en el Miembro Las Chacritas (con formas de dimensiones aventajadas que son características de ambientes estables y de grandes sistemas lacustres) y la otra en el Miembro Puesto Almada (con formas de dimensiones pequeñas propias de ambientes marginales efímeros). Además de estos invertebrados se identificaron ostrácodos, moluscos e insectos, los que en varias ocasiones se preservan juntos en las mismas localidades y niveles estratigráficos. Los ostrácodos fueron definidos por Musacchio *et al.* (1990) y Ballent y Díaz (2011). Los moluscos fueron estudiados por Martínez *et al.* (2007). En cuanto a los insectos, fueron identificados por Andrade-Morraye y Genise (2005), Monferran *et al.* (2010) y Gallego *et al.* (2011).

De este modo, en la Tabla 1 se mencionan las especies de la fauna de invertebrados para la Formación Cañadón Asfalto.

Fm. Cañadón Asfalto	Espinicaudados	Ostrácodos	Bivalvos	Gastrópodos	Insectos
Miembro Puesto Almada	<i>Congestheriella rauhuti</i> Gallego y Shen <i>Pseudestherites</i> sp. <i>Wolfestheria smekali</i> Monferran et al.	<i>Penthesilenula sarytirmenensis</i> Sharapova <i>Theriosynoecum barrancalensis minor</i> Musacchio	cf. <i>Diplodon</i>	cf. <i>Viviparus</i>	Hemípteros Capullos de tricópteros Quironómidos
Miembro Las Chacritas	<i>Euestheria volkheimeri</i> Tasch <i>Euestheria taschi</i> Vallati <i>Lioestheria patagoniensis</i> Tasch <i>Lioestheria</i> sp.	<i>Penthesilenula magna</i> Jiang <i>Penthesilenula sarytirmenensis</i> Sharapova <i>Theriosynoecum barrancalensis minor</i> Musacchio <i>Mandelstamia</i> sp.	<i>Diplodon</i> Spix		

Tabla 1. Fauna de invertebrados descripta y mencionada hasta el momento. Obsérvese la gran diversidad de espinicaudados.

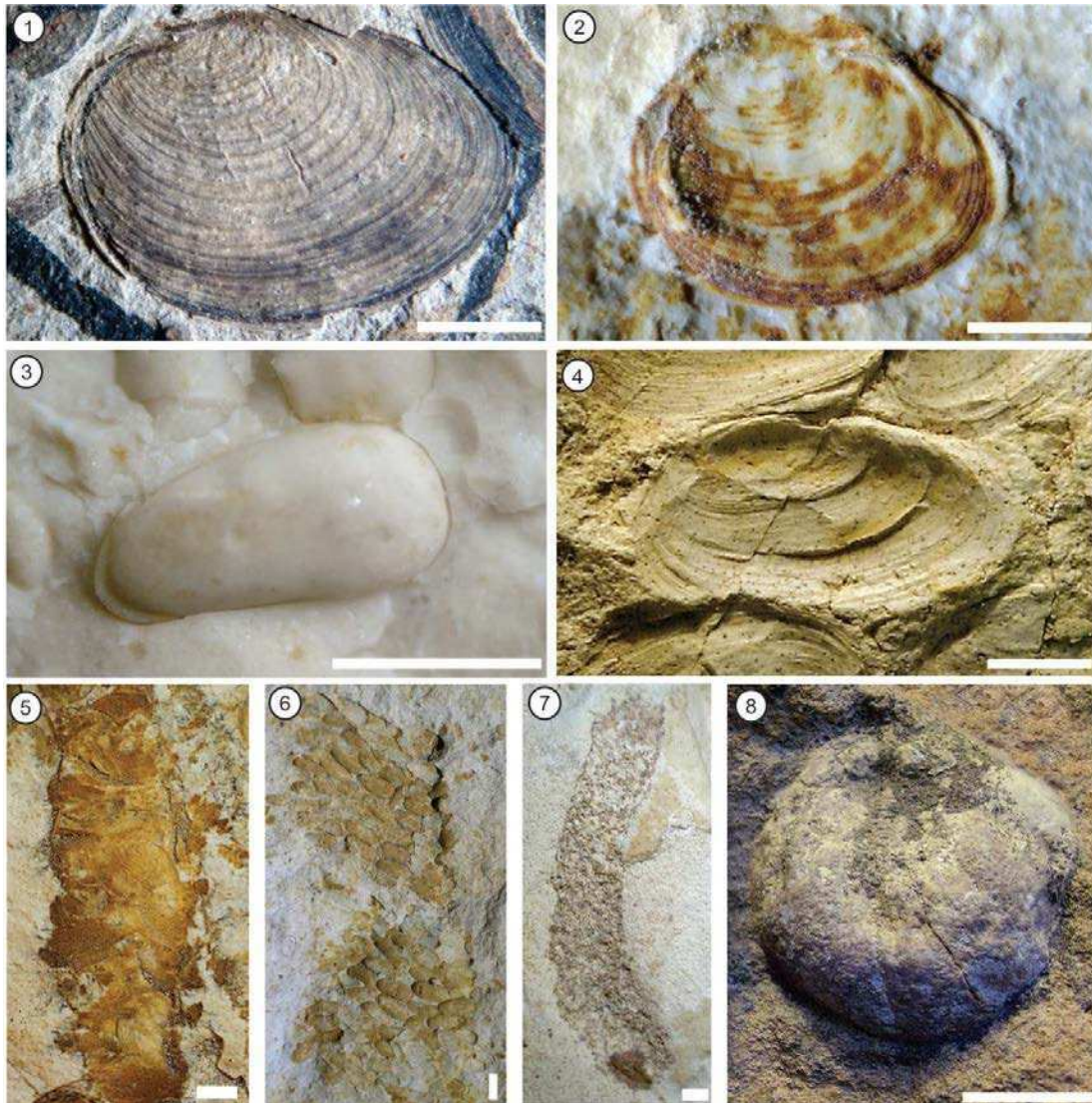


Figura 15. Invertebrados de la Formación Cañadón Asfalto. 1. *Euestheria volkheimeri* Tasch ('conchostraco'). 2. Espinicaudado *Wolfestheria smekali*. 3. *Penthesilenula sarytirmenensis* Sharapova (ostrácodo). 4. cf. *Diplodon* Spix (bivalvo). 5. *Detrindusia* isp. 6. *Ostracindusia* isp. 7. *Terrindusia* isp. 8. Gastrópodo indeterminado. Escala gráfica 1-2, 4= 1mm; 3= 0,5 mm; 5-7 = 1 mm, 8 = 5 mm (Modificado de Gallego *et al.*, 2011).

Por otra parte, los vertebrados presentan una gran diversidad e incluyen numerosos clados de peces, tortugas, dinosaurios saurópodos y terópodos, ornitisquios heterodontosáuridos, esfenodontes y mamíferos (Pol *et al.*, 2013). Los peces son hallados únicamente en las localidades donde aflora el Miembro Puesto Almada (denominado como “fauna de Almada” *sensu* López-Arbarello *et al.*, 2008), incluye las especies *Luisiella feruglioi* Bordas 1943, *Luisiella inexcitata* Bocchino 1967 y *Condorlepis groeberi* Bordas 1943. Esta constituye una de las pocas asociaciones de peces del Jurásico Superior del Gondwana, que presenta afinidad con la de los niveles de Talbragar de Australia (López-Arbarello *et al.*, 2008, 2013).

El primer registro de tetrápodos en la Formación Cañadón Asfalto fue publicado por Bonaparte (1986) quién describió tres taxa de dinosaurios; *Patagosaurus fariasi* Bonaparte 1979, *Volkheimeria chubutensis* Bonaparte 1979 y *Piatnitzkysaurus floresi* Bonaparte 1979. Luego, varios estudios incrementaron la diversidad de restos de tetrápodos, determinando nuevos taxones de diferentes grupos: Dinosaurios, *Condorraptor currumili* Rauhut 2005, *Tehuelchesaurus benitezii* Rich 1999, *Brachytrachelopan mesai* Rauhut 2005, *Eoabelisaurus mefi* Pol y Rauhut 2012 y *Manidens condoriensis* Pol, Rauhut y Becerra 2011; Anfibio, *Notobatrachus reigi* Báez y Nicoli 2008; Tortuga, *Condorchelys antiqua* Sterli 2008; y Mamíferos, *Argentocondon fariasorum* Rougier 1996, *Asfaltomylos patagonicus* Rauhut 2002 y *Henosferus molus* Rougier, Martinelli, Forasiepi y Novacek 2007 (Rauhut *et al.*, 2005; Escapa *et al.*, 2008; Cabaleri *et al.*, 2010c; Pol *et al.*, 2011; Pol y Rauhut, 2012).

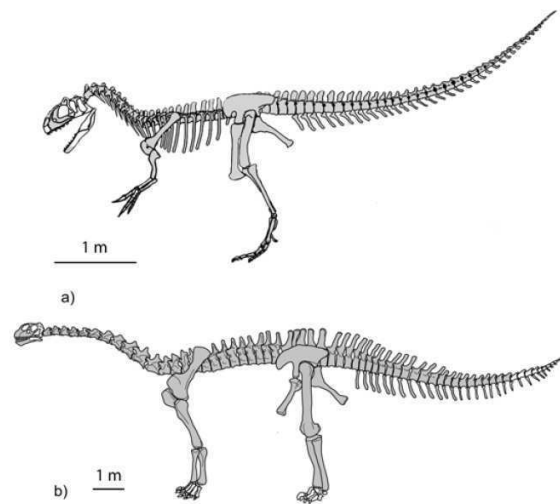


Figura 16. Reconstrucciones esqueléticas de a) *Piatnitzkysaurus floresi* Bonaparte y b) *Patagosaurus fariasi* Bonaparte, de la Formación Cañadón Asfalto cercanías del Cerro Cóndor. (Escapa *et al.*, 2008).

4. MATERIALES Y MÉTODOS



MATERIALES Y MÉTODOS

Las muestras fueron obtenidas de las siguientes localidades pertenecientes a la sub-cuenca Cerro Cóndor de la Formación Cañadón Asfalto en la provincia del Chubut (Figura 16):

- Cañadón Las Chacritas (GPS: 43° 25' 4.76'' S, 69° 10' 25.35'' O)
- Estancia La Sin Rumbo (GPS: 43° 16' 49.2'' S, 69° 07' 45.3'' O)
- Cañadón Los Loros (GPS: 42° 27' 7.5'' S, 69° 25' 41.6'' O)
- Cañadón Asfalto (GPS: 43° 30' 4.3'' S, 69° 10' 34.6'' O)
- Cañadón Lahuincó (GPS: 43° 30' 57.2'' S, 69° 8' 26.7'' O)
- Cañadón Carrizal (GPS: 43° 25' 54.6'' S, 69° 10' 35.5'' O)
- Cañadón Caracoles (GPS: 43° 20' 45.2'' S, 69° 13' 04'' O)
- Cañadón Miyanao (GPS: 43° 33' 01'' S, 69° 05' 55'' O)
- Cañadón Los Chivos (GPS: 43° 17' 30.9'' S, 69° 06' 23.9'' O)
- Sierra de la Manea (GPS: 43° 09' 2.1'' S, 68° 50' 32.5'' O)
- Estancia El Torito (GPS: 43° 17' 56.9'' S, 69° 07' 59.1'' O)

El material estudiado está depositado en la Colección Paleozoología de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste (Corrientes, Argentina) en el Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CONICET-UNNE), bajo la sigla CTES-PZ. Los materiales tipos serán depositados finalmente en la Colección Paleoinvertebrados del Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Trelew (Chubut). Durante el desarrollo de esta tesis, también se analizaron materiales correspondientes a otras colecciones e instituciones como: la Colección Paleoinvertebrados del Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Trelew (Chubut), con la sigla MPEF-PI (CONICET); la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires (MACN-CONICET) y la colección de la Universidad de la Patagonia San Juan Bosco (UNPSJB-PI).

La metodología aplicada en este trabajo de tesis fue desarrollada tanto en el Instituto de Geocronología y Geología Isotópica (INGEIS-CONICET-UBA) como en el Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET-UNNE), los cuales disponen de oficinas equipadas, laboratorio de microscopía óptica, laboratorios químicos y bibliotecas especializadas.

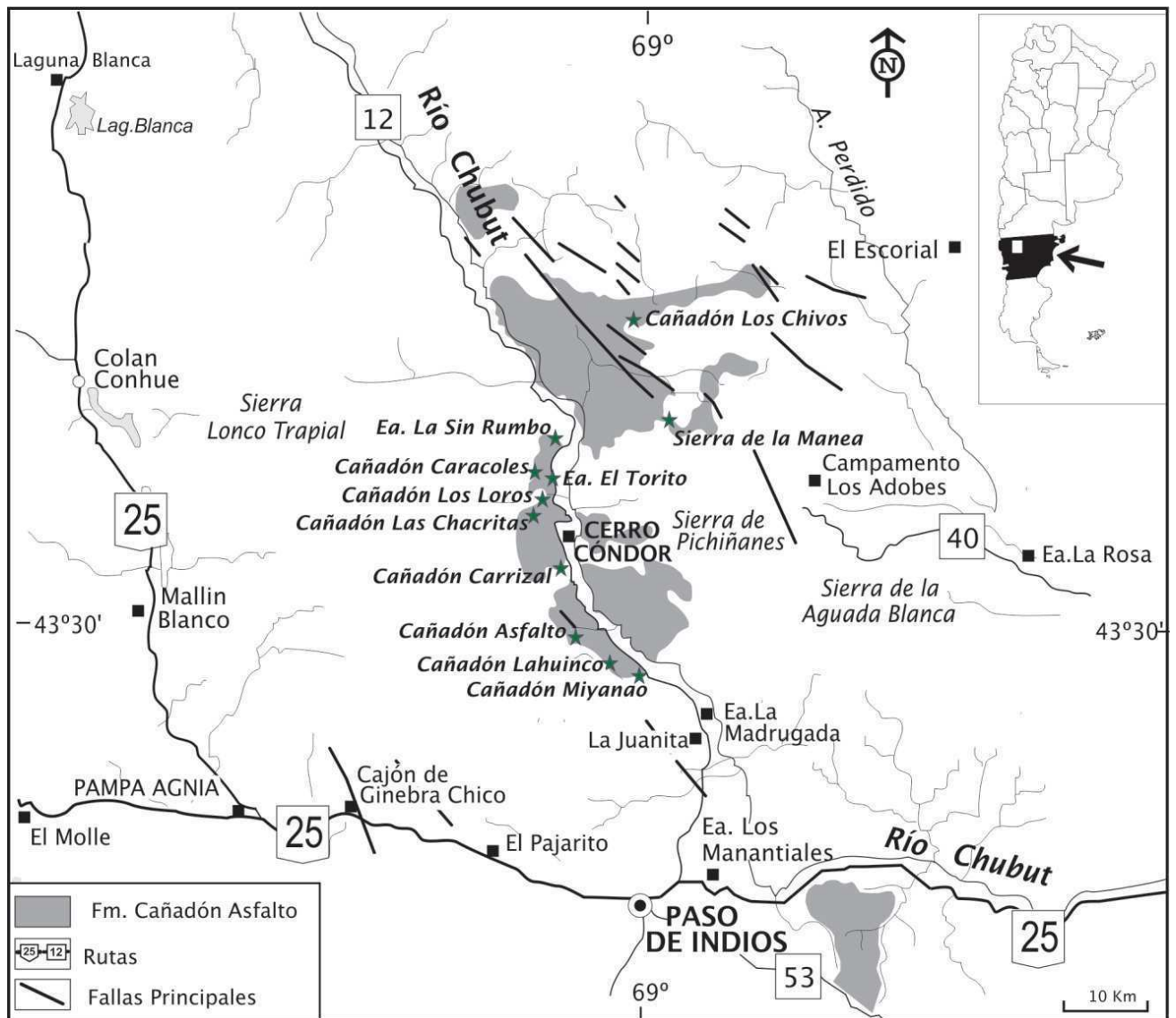
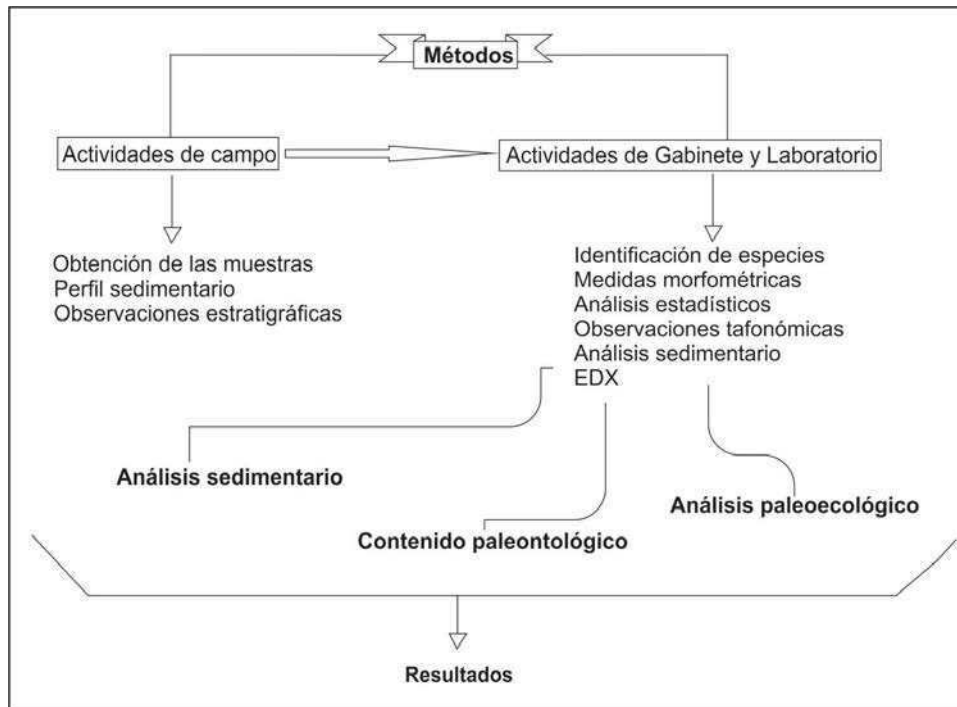


Figura 16. Localidades estudiadas correspondientes a la Formación Cañadón Asfalto, depocentro Cerro Cóndor.

La metodología consistió en actividades de campo y actividades de gabinete: la primera estuvo referida a las actividades de campañas donde se recolectaron las muestras y se realizaron observaciones geológicas; y la segunda se enfocó en la descripción e identificación de las especies, medición de los parámetros morfométricos, análisis estadísticos y análisis de las características sedimentarias de los niveles portadores (Cuadro 3).



Cuadro 3. Esquema generalizado de los métodos utilizados para el desarrollo de la tesis.

a. Actividades en el Campo:

Se desarrollaron campañas en los años 2009, 2011 y 2014, con el objetivo de coleccionar muestras de espinicaudados de la Formación Cañadón Asfalto, junto al levantamiento de perfiles sedimentarios en las localidades mencionadas anteriormente. Durante los trabajos de campo se obtuvieron muestras con invertebrados (principalmente espinicaudados) a lo largo de cada perfil, éstas fueron rotuladas en bolsas con los datos de su posición estratigráfica, características sedimentológicas (litofacies, estructura sedimentaria) y otras observaciones que aportarían al estudio de los fósiles (por ejemplo, orientación de los restos fósiles). Además, se realizaron observaciones estratigráficas de campo, el reconocimiento de estructuras geológicas, con el fin de reconstruir los paleoambientes de la unidad estudiada.

b. Actividades de Gabinete y Laboratorio:

En primer lugar, las tareas de laboratorio consistieron en la limpieza de las muestras con pincel, agujas, estiletes o compresor de aire para descubrir las partes ocultas por el sedimento. Luego cada muestra fue analizada según los parámetros morfológicos.

El estudio se dividió principalmente en dos etapas. La primera consistió en la identificación y descripción de las especies, y la segunda infirió distintos aspectos para cada

localidad seleccionada: información paleoambiental, el contenido fósil y el análisis paleoecológico en los espinicaudados. Estos aspectos se complementan unos con otros y proporcionaron datos importantes sobre el ambiente y características de los espinicaudados para la elaboración de resultados y conclusiones. Además, se realizaron observaciones tafonómicas tales como la orientación de los restos fósiles, la presencia de restos fragmentarios, presencia de actividades biológicas, etc., que permiten inferir el grado de transporte (*mezcla espacial*) y el grado de condensación temporal (*time-averaging*) para la realización de una adecuada interpretación paleoecológica.

1. Paleontología Sistemática

El objetivo de esta etapa fue identificar las especies de espinicaudados en todas las localidades seleccionadas. Una de las mayores dificultades fue la comparación con las especies ya descritas y mencionadas en trabajos anteriores de Tasch y Volkheimer (1970) y Vallati (1986). Estos trabajos carecen de fotografías de microscopía electrónica de la ornamentación en las bandas de crecimiento, las que son utilizadas como un carácter de valor sistemático. Por lo tanto, fue necesario realizar fotografías de microscopía electrónica de los ejemplares analizados por estos autores para proporcionar una adecuada metodología de trabajo y una más ajustada identificación taxonómica.

El estudio sistemático de los espinicaudados consistió en la descripción detallada de la morfología de las conchillas siguiendo el trabajo de Chen y Shen (1985). Estos estudios corresponden a la observación de los contornos de las conchillas, parámetros morfométricos (Figura 17) y la obtención de fotografías en el microscopio electrónico de barrido, observando los patrones de la ornamentación de las bandas de crecimiento. Los parámetros morfométricos fueron obtenidos bajo el microscopio estereoscópico binocular Olympus SZ51 y las fotografías de la ornamentación fueron captadas en el microscopio electrónico de barrido (JEOL JSM-5800-LV *Scanning Electronic Microscope*) del Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido de la Universidad del Nacional del Nordeste y el microscopio electrónico de transmisión (JEOL JSM-6610 LV *Scanning Electronic*) del Centro de Microscopías Avanzadas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires.

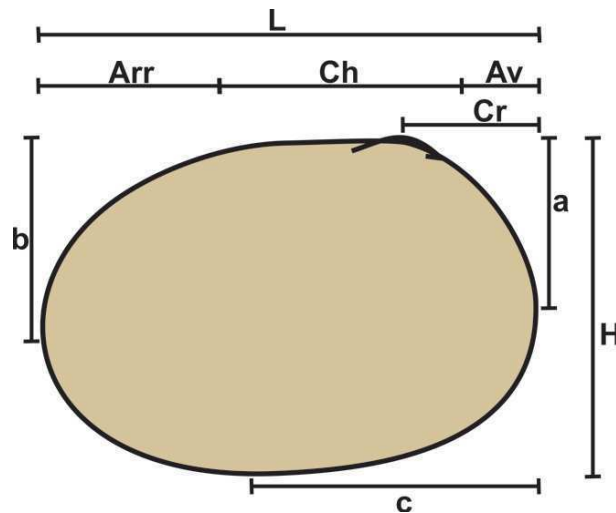


Figura 17. Esquema que muestra las distintas medidas consideradas por Defretin-LeFranc (en Tasch 1987) L- longitud de la valva; H- altura de la valva; Ch- longitud de la charnela; Cr- distancia desde el margen anterior al umbo; Av- distancia del extremo anterior del margen dorsal al punto más extremo del margen anterior; Arr- distancia del extremo posterior del margen dorsal al punto más extremo del margen posterior; a- distancia entre el margen dorsal y el punto más extremo del margen anterior; b- distancia entre el margen dorsal y el punto más extremo del margen posterior; c- distancia entre los puntos más extremos del margen anterior y del margen ventral.

2. Estudio sobre la paleoecología en las distintas Localidades

Esta etapa consistió en la obtención de información paleoambiental y paleoecológica para los espinicaudados en cada localidad. En primer lugar se mencionó la ubicación geográfica y el contenido fósil a modo introductorio sobre las localidades, luego se definió a través de la bibliografía y de nuevos estudios los ambientes sedimentarios. Finalmente, se realizó el análisis paleoecológico sobre los espinicaudados.

Ambientes sedimentarios:

Definir los ambientes sedimentarios fue importante para reconstruir en el registro la historia detallada del relleno sedimentario, los cambios ambientales, los factores que actuaron y la correlación entre las distintas localidades. En esta primera etapa se realizó una breve descripción de los perfiles sedimentarios para caracterizar los ambientes sedimentarios en cada localidad seleccionada.

Análisis Paleoecológico:

En esta sección el estudio se dividió en cuatro partes: “Poblaciones”, “Ontogénesis”, “Dimorfismo” y “Litofacies”, con el objetivo de ordenar la información y lograr una mejor interpretación paleoecológica.

Un punto importante a tener en cuenta en el estudio paleoecológico de los organismos fósiles son los obstáculos para una adecuada interpretación, tales como los diferentes procesos tafonómicos, que pueden alterar la preservación de los restos de organismos. Por ejemplo, muchas veces se puede cometer errores de interpretación, donde los restos fósiles hallados fueron transportados y no corresponderían a una misma biocenosis (asociación biológica de vida) o podría generarse la superposición de varias poblaciones que no habrían vivido en las mismas condiciones paleoambientales. Por lo tanto, durante el análisis se consideraron dos procesos tafonómicos muy importantes, la dispersión tafonómica y el *time averaging* (resolución temporal), que generan mezclas temporales y espaciales de los organismos.

La dispersión tafonómica implica el desplazamiento de elementos desde una localidad hasta otra, geográficamente distanciada (Fernández-López, 2000). Durante el transporte, los restos desplazados experimentan alteraciones físicas en función de su tamaño, forma y peso específico. Este proceso tafonómico es importante, ya que provee evidencias paleoambientales que contribuyen a distinguir si la asociación fósil es de origen autóctono o alóctono. La primera se compone de elementos procedentes de la comunidad local y la segunda está compuesta por especímenes transportados fuera de su lugar de vida (Kidwell *et al.*, 1986). Para la interpretación de este proceso se observaron diferentes criterios para distinguir el carácter autóctono:

- o Distribución de frecuencias de tamaño. La coexistencia de restos de individuos que representan los diferentes estadios de desarrollo ontogénico permite excluir la acción de procesos de selección por transporte (Fernández-López, 2000). Sin embargo, cuando sólo están representados restos fósiles de un determinado tamaño extremo dentro de la variabilidad (ej., los más grandes o los más pequeños) puede ser el resultado de procesos de selección por transporte.
- o Coexistencia de restos y señales de actividad biológica confirman la autoctonía de los organismos asociados (ej., restos de trilobites junto a sus trazas).

- o Incompatibilidad ecológica entre especies fósiles en una misma asociación (por ejemplo, individuos subaéreos/subacuáticos), obliga a considerar la posibilidad de que los representantes de uno de estos grupos sean alóctonos.
- o Incompatibilidad paleoambiental entre los fósiles y la roca que los contiene. Las propiedades de los materiales en que se encuentran los restos fósiles pueden servir para refutar su autoctonía, si el ambiente de formación de la roca es incompatible con el ambiente donde los restos fueron producidos o con las condiciones de vida de dichos organismos.
- o La orientación de los caparazones o de los restos de otros organismos asociados (cuando están presente) indican transporte.

El *time averaging* se refiere a la mezcla de fósiles derivados de organismos que vivieron temporalmente en distintos momentos y que, por motivos diversos, se hallan en un mismo estrato (Kidwell y Bosence 1991). Para este proceso se observan los siguientes aspectos:

- o Tipo de roca y características sedimentarias (ej. estratificación). En los niveles de alta energía con una baja tasa de sedimentación, se genera erosión y lavado de la matriz, acumulando restos de conchillas provenientes temporalmente de distintos momentos (Olszewski, 1999).
- o Presencia de actividades biológicas: la bioturbación puede causar mezcla de restos de organismos procedentes de distintas profundidades del sedimento.
- o Diagénesis: la disolución en carbonatos, puede llevar a la mezcla de fósiles. También la compactación podría mezclar asociaciones fósiles (Kidwell *et al.*, 1986).

Estas observaciones, la dispersión tafonómica y el *time averaging*, fueron tenidas en cuenta junto con las características sedimentarias (Litofacies) analizadas para cada nivel de muestreo.

- Poblaciones por nivel:

En primer lugar se construyó una tabla para cada localidad discriminada por nivel muestreado, donde se recopiló información sobre los parámetros morfométricos (Figura 17), el número de bandas de crecimiento, el rango de ancho de las bandas de crecimiento, la presencia de bandas estrechas y su ubicación en la valva y observaciones que no estuviesen consideradas en las variables mencionadas (Tabla 2). La unidad métrica utilizada fue milímetros.

n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	H/L	n° de bandas	Altura de las bandas	Bandas estrechas	Observaciones

Tabla 2. Tabla de datos donde se recopilaban los parámetros morfométricos, el índice H/L, n° de bandas, ancho de las bandas de crecimiento, n° de bandas de crecimiento estrechas y otras observaciones. Unidad de medida: milímetros.

En segundo lugar, se aplicaron diferentes herramientas estadísticas a partir de los datos obtenidos de la Tabla 2 con el fin de comparar los especímenes en un mismo nivel estratigráfico y con otros niveles muestreados a lo largo de un perfil sedimentario. Estos datos permitirán reconstruir la historia biológica de los espinicaudados observando si existen variaciones intra e interespecíficas y la relación con el ambiente.

- **Prueba de la normalidad/ Test Shapiro-Wilks modificado:** Esta prueba se utiliza para evaluar si las variables siguen un modelo normal en la distribución de los datos. Se propone la utilización del *test* de normalidad como herramienta que permita la distinción de poblaciones fósiles según las variables longitud y altura. Estas dos variables están en estrecha relación con el crecimiento de los individuos e indican indirectamente las condiciones ambientales en las cuales vivieron. Por lo tanto, se aplicó el *test Shapiro-Wilks* en los niveles muestreados con el objetivo de caracterizar las poblaciones según estas variables. Esta prueba estadística es adecuada para muestras de tamaños pequeñas a medianas, poblaciones entre 10 y 50 individuos.

Fórmula matemática:

$$W = \frac{\left(\sum_{i=1}^n a_i x_{(i)}\right)^2}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}$$

Hipótesis: Hipótesis nula **H₀** ($p > 0,05$): Las variables longitud y altura de la muestras presentan una distribución normal. Es decir, las poblaciones exhibieron una distribución normal en los tamaños de los organismos, apoyando la idea de que provienen de una misma población o que el ambiente habría sido estable para los individuos. Hipótesis 1 **H₁** ($p < 0,05$): Las variables longitud y altura de las muestras no presentan una distribución normal, es decir que las frecuencias de los tamaños exhiben distintos picos reflejando diferentes momentos de condiciones ambientales. Esta prueba estadística fue realizada en el *software* INFOSTAT.

- **Gráficos de dispersión y de barras:** Se realizaron gráficos de dispersión y de barras de las variables longitud y altura con el objetivo complementar e interpretar los resultados del *test* de normalidad, se utilizó el *software* STATISTICA v.7.
- **Densidad de ejemplares:** Se contabilizó el número de individuos en 2 cm² de superficie a través de una regla centimétrica.
 - Ontogénesis: para inferir la ontogenia de las especies se observaron: cambios en la ornamentación a lo largo de la conchilla, tamaños y morfologías de los especímenes preservados y las bandas de crecimiento desde la zona dorsal a la zona ventral de la valva (Zhang *et al.*, 1990; Vannier *et al.*, 2003; Stigall y Hartman, 2008).
 - Dimorfismo: la identificación de morfotipos se determinó a través de observaciones en lupa estereoscópica, describiendo y calcando cada uno de los contornos de conchillas identificados a través del *software* CorelDRAW x6. En la localidad “estancia La Sin Rumbo” se realizó un análisis particular denominado *Eigenshape* (*sensu* MacLeod, 1999) utilizando el *software* tpsDig v2.10 y posteriormente el PAST, tomando cualquier variación en la forma del caparazón dentro del grupo analizado (Astrop *et al.*, 2012; Astrop, 2014).
 - Litofacies: El análisis de litofacies es un indicador importante para realizar las reconstrucciones paleoambientales, donde habitaron las poblaciones de espinicaudados. Se tuvieron en cuenta: las características sedimentarias de cada nivel y la presencia de fósiles asociados.

Análisis químico:

Se incorporó el análisis de espectroscopia de Rayos X dispersiva en energías (EDX) seguido de análisis de componentes principales (PCA) para obtener información de la composición química de las conchillas de la localidad “cañadón Lahuincó”. Estas técnicas permiten interpretar y distinguir la preservación de los organismos. En primer lugar las muestras fueron cubiertas con carbón para poder obtener la composición elemental empleando un espectrómetro dispersivo en energías adjunto al microscopio electrónico de barrido (SEM-EDX). En segundo lugar, los espectros de Rayos X fueron procesados y graficados usando ORIGIN

7.0. Por último, con los datos de composiciones elementales se realizó un PCA con el programa STATISTICA v.7. EL PCA es un método no paramétrico de reconocimiento de patrones que permite obtener nuevas variables (componentes principales) a partir de las variables originales, explicando el mayor porcentaje posible de la varianza de los datos (Hammer, 2001). El PCA permite una visualización directa del conjunto de datos y su principal utilidad es mostrar la estructura subyacente de los datos, la formación de grupos, la separación sistemática, o la presencia de valores atípicos (Jolliffe, 2002). Mediante este análisis fue posible también determinar los grupos de variables que más contribuyen en la separación de los datos (Jolliffe, 2002; Jenkins y Anderson, 2003).

5. RESULTADOS



PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden DIPLOSTRACA Gerstaecker, 1866

Suborden SPINICAUDATA Linder, 1945

Superfamilia EOESTHERIOIDEA Zhang y Chen (en Zhang *et al.*, 1976)

Familia EOESTHERIIDAE Zhang y Chen (en Zhang *et al.*, 1976)

Comentarios: Caparazón con amplia variedad de formas (con predominio de cicladiformes). La ornamentación consiste en un retículo en la región dorsal y central, y cambia a una ornamentación radial en la región ventral y posterior del caparazón (Chen y Shen, 1985). Los eosestheriideos son abundantes y diversos en el Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Asia y juegan un rol importante como indicadores bioestratigráficos (Li *et al.*, 2007). El rango de edad de la familia es del Devónico Inferior al presente. Los géneros de la familia Eosestheriidae se identifican según las dimensiones/tamaños y formas de sus caparazones, ornamentación (densidad de estrías, forma y dimensión de las areolas, zona de la transición entre los dos tipos de ornamentaciones) y abundancia de líneas de crecimiento. Existen varios géneros descriptos para el Jurásico y Cretácico de China y este de Asia: *Yanjiestheria* Chen 1976, *Eosestheria* Chen 1976, *Guiestheria* Shen 1982 y *Pseudograptia* Novojilov 1954, entre otros (Zhang *et al.*, 1976; Gallego y Covacevich, 1998; Li *et al.*, 2007). Por el contrario, en el hemisferio sur (Argentina, África y Antártida) también, se describieron otros géneros como *Hardapestheria* Stigall 2014, *Menucoestheria* Gallego y Covacevich 1998 y *Carapacestheria* Shen 1994.

Género CARAPACESTHERIA Shen, 1994

Comentarios: Este género abarca a las especies descriptas por Shen en 1994 en Antártida con la especie tipo *Carapacestheria disgregaris* (Tasch 1987). Los caparazones son de tamaños pequeños a moderados (3-6 mm de longitud), con formas elípticas. Bandas de crecimiento con un retículo poligonal en la zona anterior y dorsal, y estrías radiales con barras transversales (*cross bars*) cerca de la zona ventral y postero-ventral del caparazón. Se observa un área de transición de los dos tipos de ornamentación y un punteado interno en los retículos y entre las estrías. Los diámetros de los polígonos van entre 0,02-0,033 mm y presentan 40 estrías por milímetro (Shen, 1994). El biocrón del género abarca desde el Jurásico Inferior alto a Medio.

***Carapacestheria taschi* (Vallati) comb. nov.**

(Figuras 18-20)

Cyzicus (*Euestheria*) sp. A Tasch (en Tasch y Volkheimer, 1970), pág. 5-8.

Cyzicus (*Euestheria*) *taschi* Vallati, 1986, pág. 31-33, lámina 1, fig. 4 y 6.

Materiales: MACN-Pi 4892; UNPSJB-PI 267, 280, 286; MEF-PI N° 1889 y CTES-PZ -7.678-80-84.

Procedencia estratigráfica: Localidades cañadón Asfalto y cañadón Lahuincó. Miembro Las Chacritas.

Edad: Jurásico Toarciano?-Medio.

Medidas (mm):

L	H	H/L	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c
0,9-7,6	0,6-6	0,6-0,92	0,6-4,8	0,3-1,9	0,9-0,5	0,1-1,2	0,03-2	0,02-2	0,8-3,9

Descripción: Las valvas son pequeñas a moderadas en tamaño, con contorno ovoide a subcircular cicladiformes. El umbo es muy pequeño (0,5 mm) subterminal a central y no sobresale por encima del margen dorsal del caparazón. El margen dorsal es recto inclinado postero-ventralmente, el margen anterior es menos convexo que el margen posterior. El margen ventral es regularmente convexo. Los caparazones poseen desde 25 y hasta 85 líneas de crecimiento. En los ejemplares de mayor tamaño, la zona dorsal del caparazón se caracteriza por tener un gran número de líneas de crecimiento (30 aprox.) con bandas muy estrechas de 0,01-0,04 mm a moderadas 0,05-0,1 milímetros. En la zona central y ventral las bandas de crecimiento llegan a 0,2 mm, también pueden abundar las bandas de crecimiento estrechas. La ornamentación consiste en un retículo irregular que pasa a estrías radiales (Figuras 18, 19 y 20). El retículo se encuentra distribuido en la zona dorsal, anterior, central y parte de la zona ventral del caparazón, formando areolas con diámetros de 0,004 a 0,02 mm (Figura 18). Estas areolas toman una forma irregular, donde se observa un cambio gradual en el tamaño, desde más grandes (0,01-0,02 mm) en la zona inferior de la banda, a más pequeñas hacia la zona superior de la banda (0,004-0,01 mm). El pasaje de ornamentación reticular a estrías radiales es gradual, la malla reticular

comienza a reorganizarse en estrías en la base de la banda con presencia de interespacios (espacios entre las estrías) más amplios, hasta alcanzar estrías que abarcan toda la banda (Figuras 18, 19 y 20). Las estrías radiales están restringidas a la zona ventral y posterior del caparazón (ocupando una proporción de 20% de la valva), con un ancho de 0,004-0,007 mm, y suelen presentar barras transversales (10 aprox.). Se contabilizaron entre 50-60 estrías por milímetro. La base de las estrías finaliza en forma triangular. En las bandas de crecimiento amplias, las zonas superiores presentan un espacio sin ornamentación, en cambio, en las bandas de crecimiento muy estrechas sólo muestran la base de la ornamentación (Figura 20). Las líneas de crecimiento son lisas.

Comentarios: Vallati (1986) definió la especie *Cyzicus (Euestheria) taschi* sobre la base de los materiales designados por Tasch como *Euestheria* sp. A (Tasch y Volkheimer, 1970), describiendo una ornamentación reticular poligonal a subpoligonal, que tiende a orientarse radialmente hacia el margen ventral del caparazón, en ciertos especímenes, se observa un pasaje claro de ornamentación poligonal a estrías radiales en las mudas terminales. La presencia de estas estrías radiales condiciona la ubicación sistemática de *Euestheria taschi* dentro de la familia Euestheriidae (presencia única de un patrón reticulado), por lo que se la incluye hasta ahora, en la Familia Eosestheriidae. La especie aquí analizada se asemeja al género *Carapacestheria* Shen del Jurásico Inferior-Medio de la Antártida, por la presencia de una ornamentación reticular y estrías con barras transversales en la zona postero-ventral del caparazón. No obstante, el retículo presenta areolas de formas subcirculares y tamaños pequeños menores a 0,02 mm de diámetro, similar a las que presenta el género *Menucoestheria* Gallego del Triásico Superior de Argentina y Chile. Por otra parte, se diferencia de las especies del Triásico por el contorno (formas) y la presencia de abundantes estrías. La ubicación sistemática de esta especie será debatida con mayor profundización en el capítulo Discusión. Por el momento, se cita su presencia en la localidad cañadón Lahuincó y Cañadón Asfalto, se la asigna al género *Carapacestheria*.

Carapacestheria taschi (Vallati) comb. nov. se diferencia de las especies Jurásicas de la Antártida (*Carapacestheria disgregaris* (Tasch) y *Carapacestheria balli* Shen 1994), por exhibir areolas pequeñas, menores a 0,02 mm de diámetro y estrías con abundantes barras transversales.

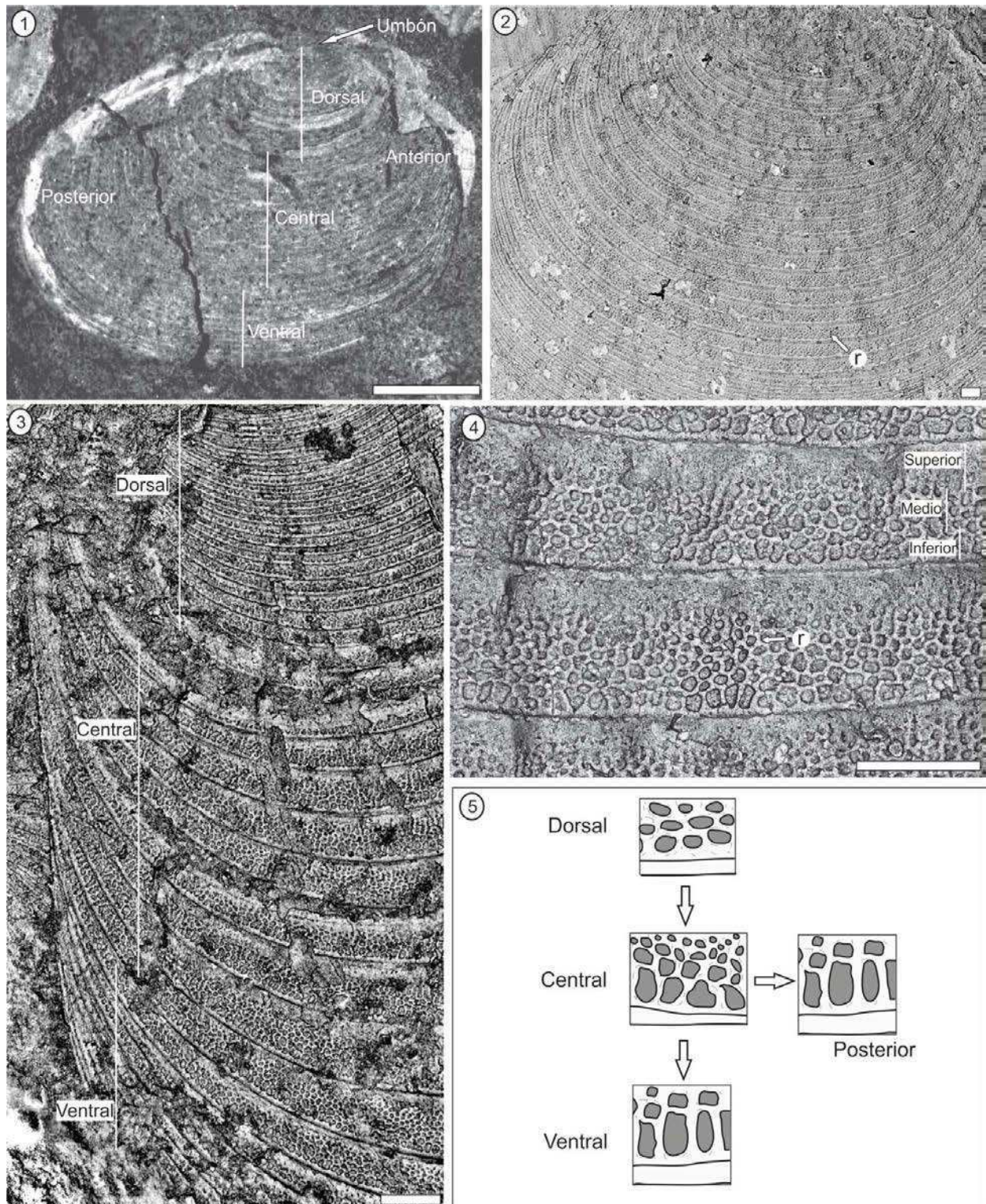


Figura 18. *Carapacetheria taschi* (Vallati) comb. nov. del Miembro Las Chacritas, localidad Cañadón Lahuincó. 1. Valva ovoide, umbo muy pequeño y abundantes líneas de crecimiento (UNPSJB-PI 267). 2-5. Detalle de la ornamentación de la banda de crecimiento (imagen de microscopio electrónico de barrido CTES-PZ -7.678). 2. Ornamentación reticular en la zona dorsal de la valva. 3. Ornamentación reticular abarcando las tres zonas. 4. Detalle de las bandas de crecimiento en zona central. 5. Esquema generalizado de la distribución y transición entre la

ornamentación reticular-estriada en distintas zonas de la valva. r= ornamentación reticular. Escala gráfica 1=1mm; 2-4=0,1mm.

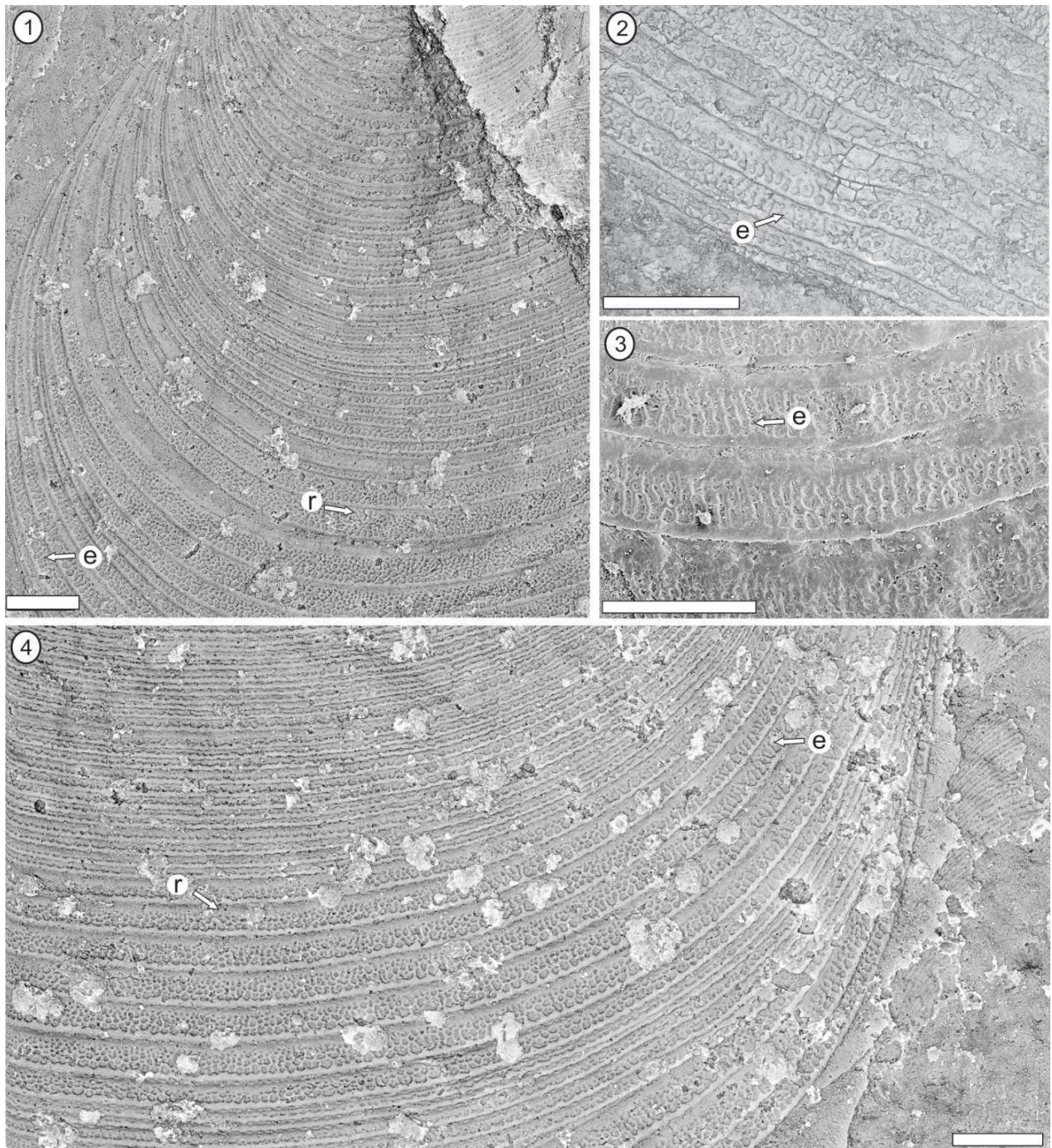


Figura 19. *Carapacestheria taschi* (Vallati) comb. nov. del Miembro Las Chacritas, localidad cañadón Lahuincó. 1-4. Detalles de la ornamentación en microscopio electrónico de barrido (CTES-PZ -7.679). 1. Bandas estrechas en zona dorsal y ornamentación reticular en la zona central-ventral. 2-3. Ornamentación estriada en la zona ventral, últimas bandas de crecimiento. 4. Ornamentación reticular pasando a estriada en la zona posterior, se observa estrechamiento en la zona central. e= ornamentación estriada; r= ornamentación reticular. Escala gráfica 1-4= 0,2mm.

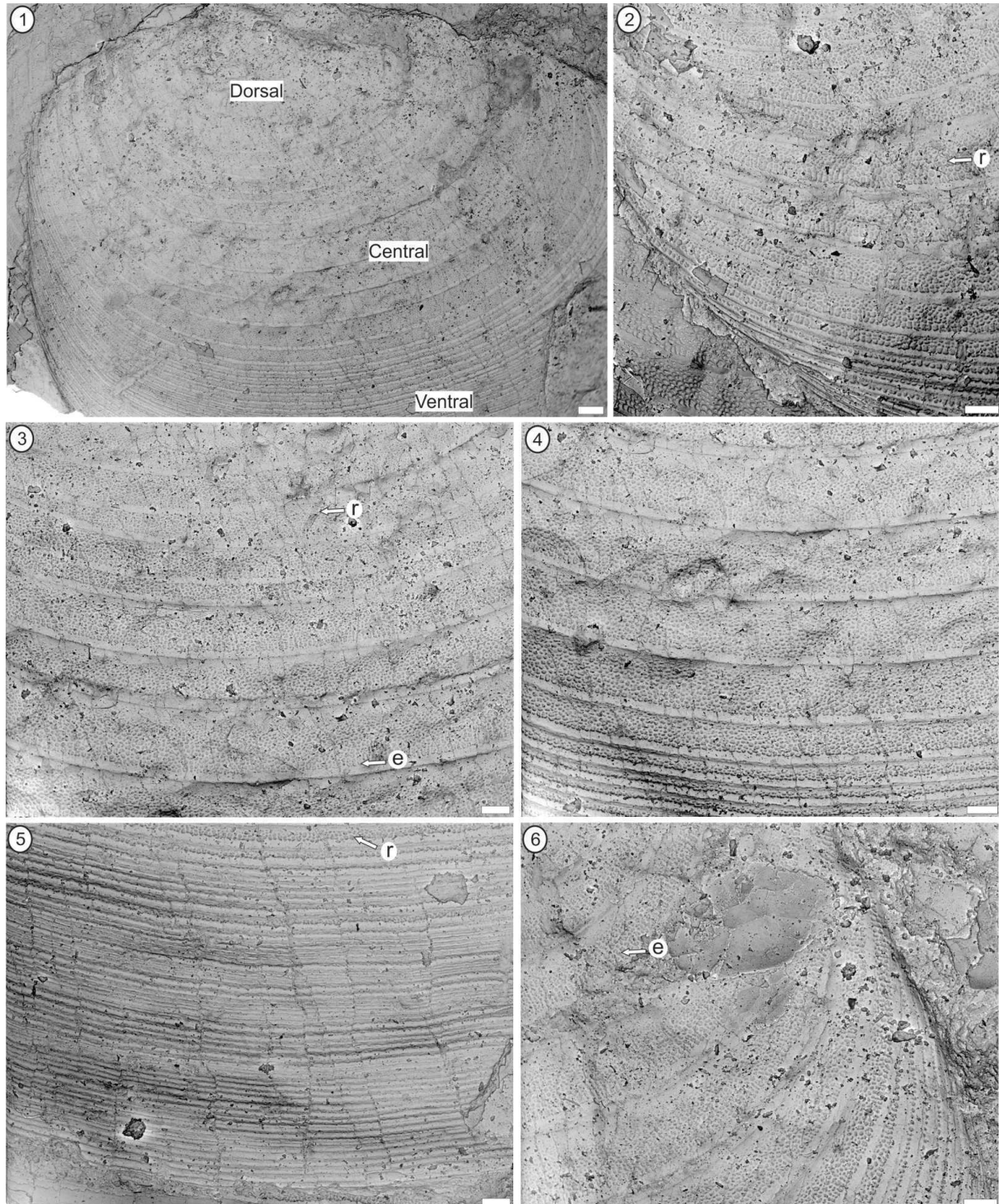


Figura 20. *Carapacestheria taschi* (Vallati) comb. nov., en la localidad cañadón Asfalto, Miembro Las Chacritas. 1-6. Imágenes tomado al microscopio electrónico de barrido (CTES-PZ -7.680) 1. Vista general del caparazón donde se muestran las tres zonas (dorsal, central y ventral). 2. Zona anterior, ornamentación reticulada. 3. Zona central, en la base de las bandas de crecimiento se pueden observar estrías, por sobre estas el retículo que abarca toda la banda. 4. Zona central-ventral, con un retículo en todas las bandas de crecimiento. 5. Estrechamiento de las bandas de crecimiento en la zona ventral de la conchilla. 6. Zona postero-ventral con estrías y

numerosas barras transversales. e= ornamentación estriada; r= ornamentación reticular. Escala gráfica: 1-6=0,1 mm.

***Carapacetheria* sp. A**

(Figura 21)

Materiales: CTES-PZ -7.685-88.

Procedencia estratigráfica: Cañadón Asfalto, Miembro Las Chacritas.

Edad: Jurásico Medio.

Medidas (mm):

L	H	H/L	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c
2,9-6	2,1-4,5	0,4-0,85	1,3-3	0,7-1,5	0,2-1	0,1-1,5	1-1,8	1-1,7	1,5-3,3

Descripción: Las valvas tienen tamaños pequeños a moderados, contorno cicladiforme ovoide a subcircular. El umbo es muy pequeño (0,05 mm) y mantiene una posición subcentral a subterminal. El margen dorsal posee una convexidad orientada hacia la zona posterior, este margen pasa gradualmente a la zona posterior de mayor convexidad. El margen anterior es más amplio que el margen posterior. Las valvas presentan numerosas líneas de crecimiento (40-70) y las bandas generalmente son estrechas 0,01-0,03 milímetros. Las líneas de crecimiento son lisas. La ornamentación consiste en un retículo con areolas poligonales irregulares y de variadas dimensiones (0,005-0,038 mm), que pasan a estrías radiales en la zona central, ventral y posterior del caparazón (Figura 21). En la zona dorsal el retículo forma una malla de areolas muy pequeñas (0,005 mm) que luego, hacia la zona central, pasan a ser de mayor tamaño (0,007 mm). En estas zonas, las areolas contienen una puntuación interna muy pequeña. En la zona central y ventral las areolas se vuelven más grandes y la ornamentación reticular cambia a una ornamentación de estrías. El pasaje de una ornamentación a otra no está definido para una zona particular del caparazón y suelen estar presente en la zona central o ventral. Frecuentemente se observó el pasaje de una ornamentación a otra dentro de una misma banda de crecimiento, la que en su parte superior es reticular y en la parte inferior presenta estrías. Las estrías contienen numerosas barras transversales (15 aproximadamente) y poseen un ancho de 0,015 milímetros.

Se contabilizaron entre 50-60 estrías por milímetros. En algunos especímenes las estrías abarcan casi toda la zona central, ventral y posterior.

Comentarios: *Carapacestheria* sp. A se asemeja a *C. taschi* en el contorno del caparazon, presencia de un umbo muy pequeño, tamaños y formas de las areolas y el espesor de las paredes. No obstante, se diferencian principalmente por la ornamentación estriada, en esta especie las estrías radiales abarcan una mayor superficie de la conchilla (35-40% de superficie) y presentan mayor número de barras transversales. Además, la ornamentación areolar forma una malla en la zona dorsal de la valva de menor tamaño que en *C. taschi*.

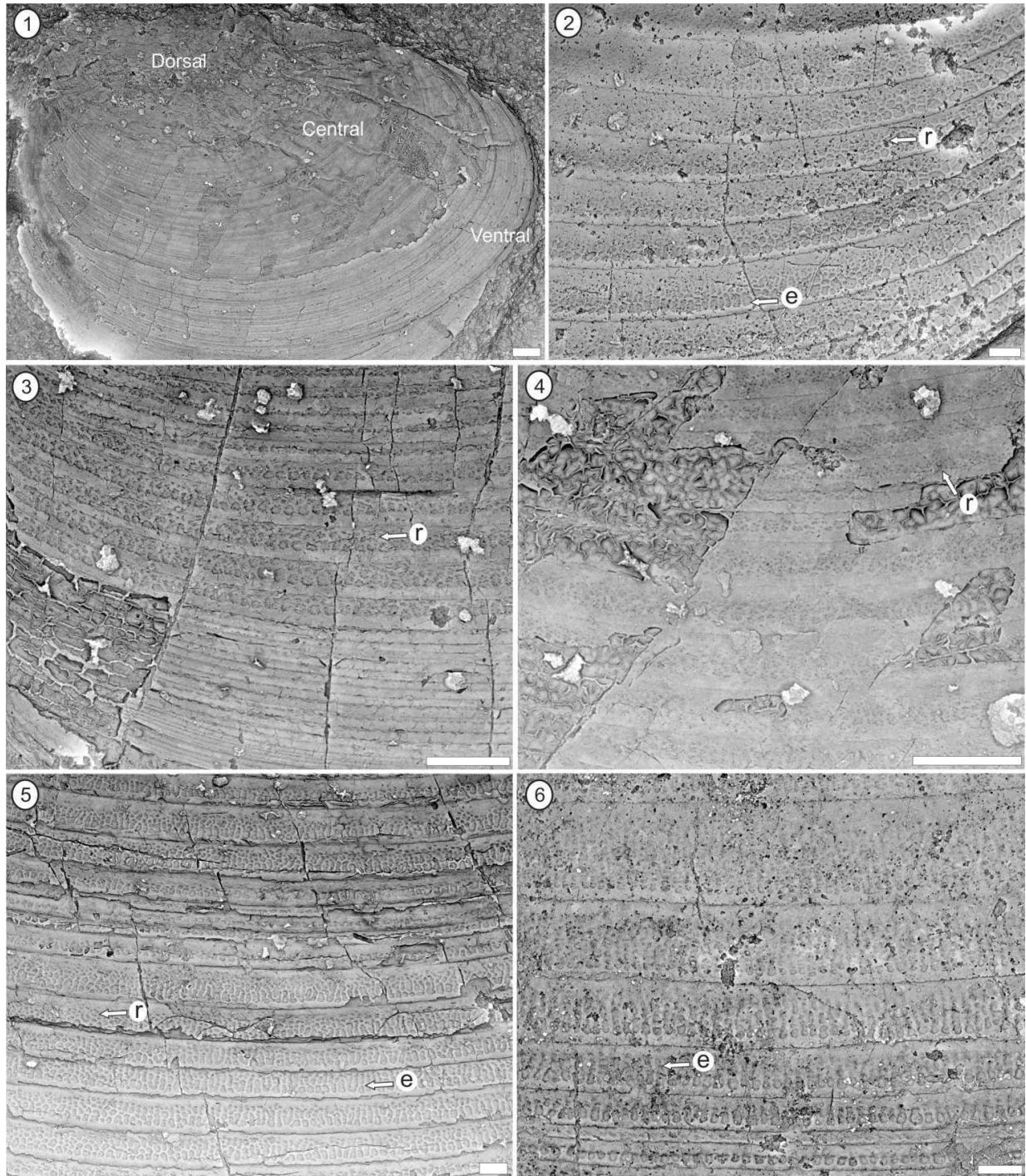


Figura 21. *Carapacestheria* sp. A en la localidad cañadón Asfalto. Miembro Las Chacritas. 1-6. Imágenes tomado al microscopio electrónico de barrido (CTES-PZ -7.686) 1. Vista general del caparazón donde se muestran las tres zonas (dorsal, central y ventral). 2. Zona postero-ventral, área de transición entre la ornamentación reticulada en la parte superior y estrías en la base de la banda. 3. Zona anterior, se observa una ornamentación reticular con una puntuación interna muy pequeña. 4. Zona dorsal y central, retículo de areolas muy pequeñas en las bandas superiores y areolas más grandes con punteado interno. 5. Zona central-ventral con bandas de crecimiento que presentan ornamentación reticular y estrías radiales. 6. Zona ventral con estrías y numerosas

barras transversales. e= ornamentación estriada; r= ornamentación reticular. Escala gráfica: 1= 0,2 mm; 2-6= 0,1 mm.

***Carapacestheria* sp. B**

(Figuras 22-24)

Materiales: CTES-PZ -7.676-77, MEF-PI 1890.

Procedencia estratigráfica: Localidades cañadón Las Chacritas y cañadón Carrizal. Miembro Las Chacritas.

Edad: Jurásico Medio.

Medidas (mm):

L	H	H/L	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c
2,3-6,8	1,5-5,1	0,5-0,89	1,3-3,3	0,8-1,7	0,3-0,7	0,8-1,1	1-2	1,2-1,3	2-2,6

Descripción: Las valvas son de contornos ovoides a subcircular cicladiformes, el umbo es pequeño y de posición subcentral por debajo del margen dorsal (Figura 22). El margen dorsal es recto y se vuelve convexo en contacto con el margen posterior, éste es de mayor convexidad que el margen anterior. El margen ventral es más amplio y convexo que el margen dorsal. El caparazón posee un promedio de 50 líneas de crecimiento con bandas de 0,01-0,3 mm de ancho. Las líneas de crecimiento son lisas. La ornamentación consistió en una compleja relación entre una malla puntiforme, retículos y estrías (Figura 23 y 24). En la zona dorsal y central de la valva domina una malla puntiforme de 0,003 milímetros. Esta puntuación se mantiene en la parte superior de la banda y hacia la parte media-ventral comienzan a distinguirse un retículo con areolas de 0,08-0,018 milímetros y en la zona ventral y posterior aparecen estrías radiales con numerosas barras transversales. Las estrías con un espesor de 0,006 mm, contienen barras transversales (5 por estrías). El retículo ocupa toda la zona anterior del caparazón. En cuanto a la zona ventral, las estrías son más anchas (0,008 mm) y poseen menos barras transversales (Figura 23 y 24). Las estrías están separadas por 0,01 mm y se bifurcan en la zona superior de la banda. Se contabilizaron 60 estrías por milímetro. Además, se distinguen una puntuación y división interna muy pequeña en los espacios generados por el retículo y entre las estrías.

Comentarios: La especie descrita aquí exhibe características similares a las especies *Carapacestheria taschi* y *Carapacestheria* sp. A de la localidad cañadón Asfalto, tales como, la presencia de un retículo con areolas de tamaños y formas similares y estrías con barras transversales en la zona ventral de las valvas. No obstante, el reconocimiento de una malla puntiforme en la zona dorsal y parte de la zona central de la valva, con una puntuación y división interna de los espacios generados por el retículo y entre las estrías lo coloca en una posición sistemática distinta y por lo tanto se lo considera momentáneamente como una especie diferente. Estas comparaciones y análisis se realizarán con mayor profundidad en el capítulo Discusión.

Por otra parte, en los ejemplares de la localidad cañadón Carrizal no se observan claramente una puntuación interna más pequeña entre las estrías o en las areolas con respecto en los ejemplares de la localidad cañadón Las Chacritas. Además, para la localidad cañadón Carrizal, en la zona ventral del caparazón presentan una zona sin ornamentación en la parte superior de la banda de crecimiento (Figura 24).

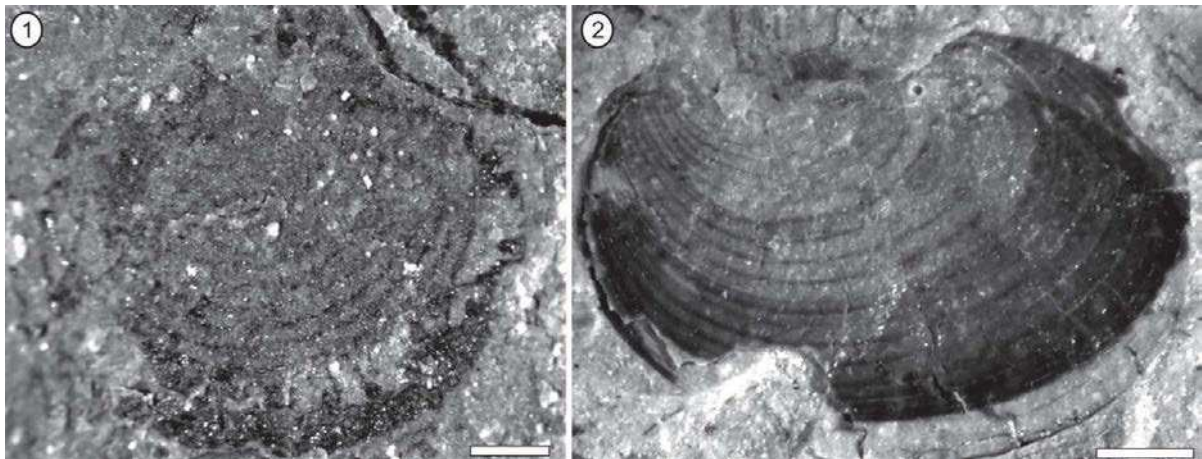


Figura 22. *Carapacestheria* sp. B del Miembro Las Chacritas. 1-2. Imágenes tomado al microscopio óptico (MEF-PI 1890). 1. Valva Izquierda, localidad cañadón Las Chacritas. 2. Valva Izquierda Localidad cañadón Carrizal. Escala gráfica 1-2 = 1 mm.

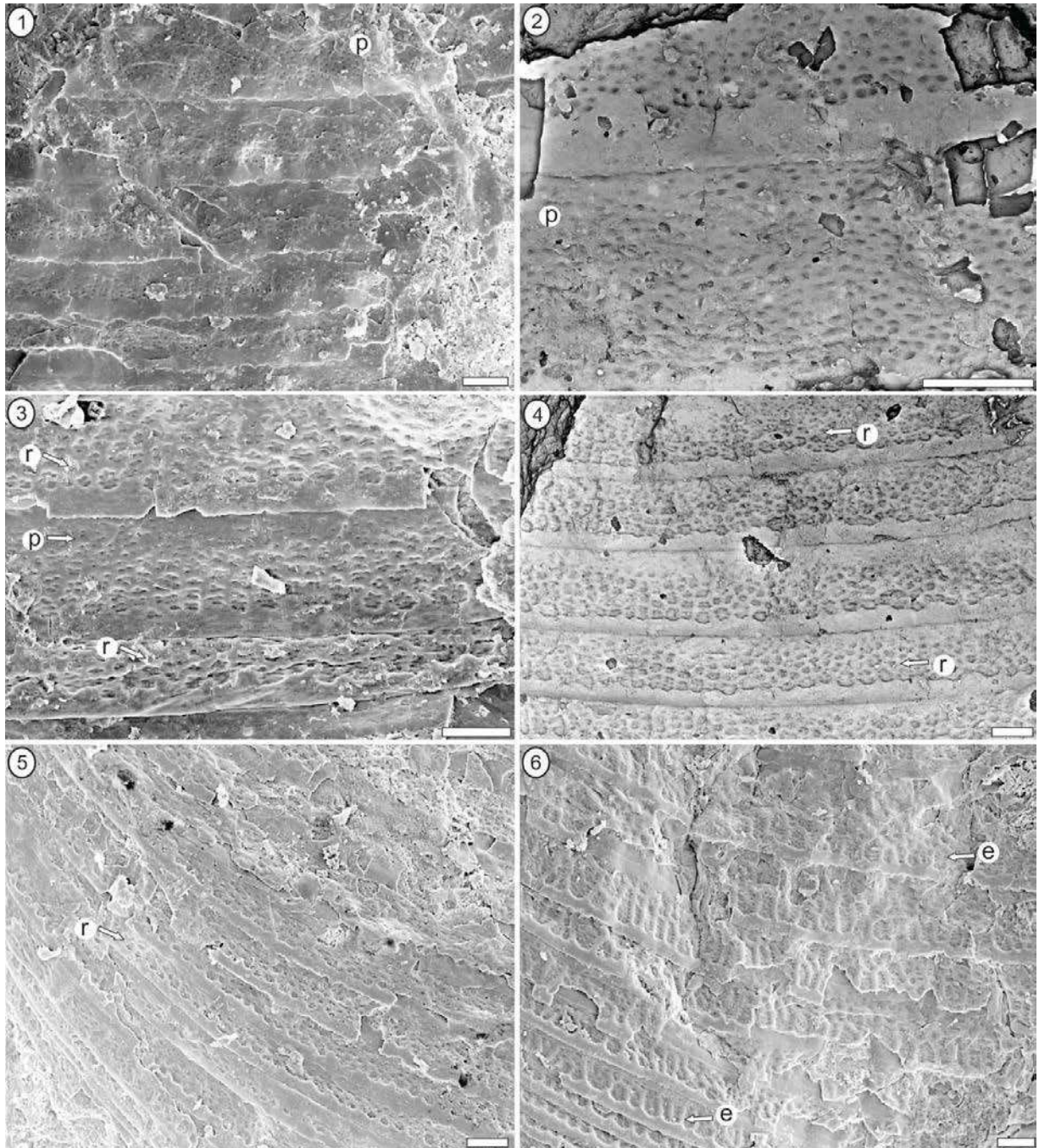


Figura 23. *Carapacestheria* sp. B del Miembro Las Chacritas, localidad cañadón Las Chacritas. 1-6. Imágenes tomado al microscopio electrónico de barrido (CTES-PZ -7.676). 1. Zona dorsal y central del caparazón, la ornamentación consistió en una malla puntiforme. 2. Detalle de la puntuación. 3. Ornamentación reticular con puntuación en la zona superior de la banda y presencia de estrías. 4. Entre la zona central y ventral, se observó ornamentación reticular y estrías con presencia de barras transversales. 5. Ornamentación reticular en la zona anterior del caparazón. 6. Zona ventral con ornamentación de estrías radiales con pocas barras transversales que se bifurcan en la porción superior de la banda. Además, se identificó una división y puntuación interna entre las estrías y retículos. Bandas e= ornamentación estriada; p= malla puntiforme; r= ornamentación reticular. Escala gráfica 1-6 = 0,05 mm.

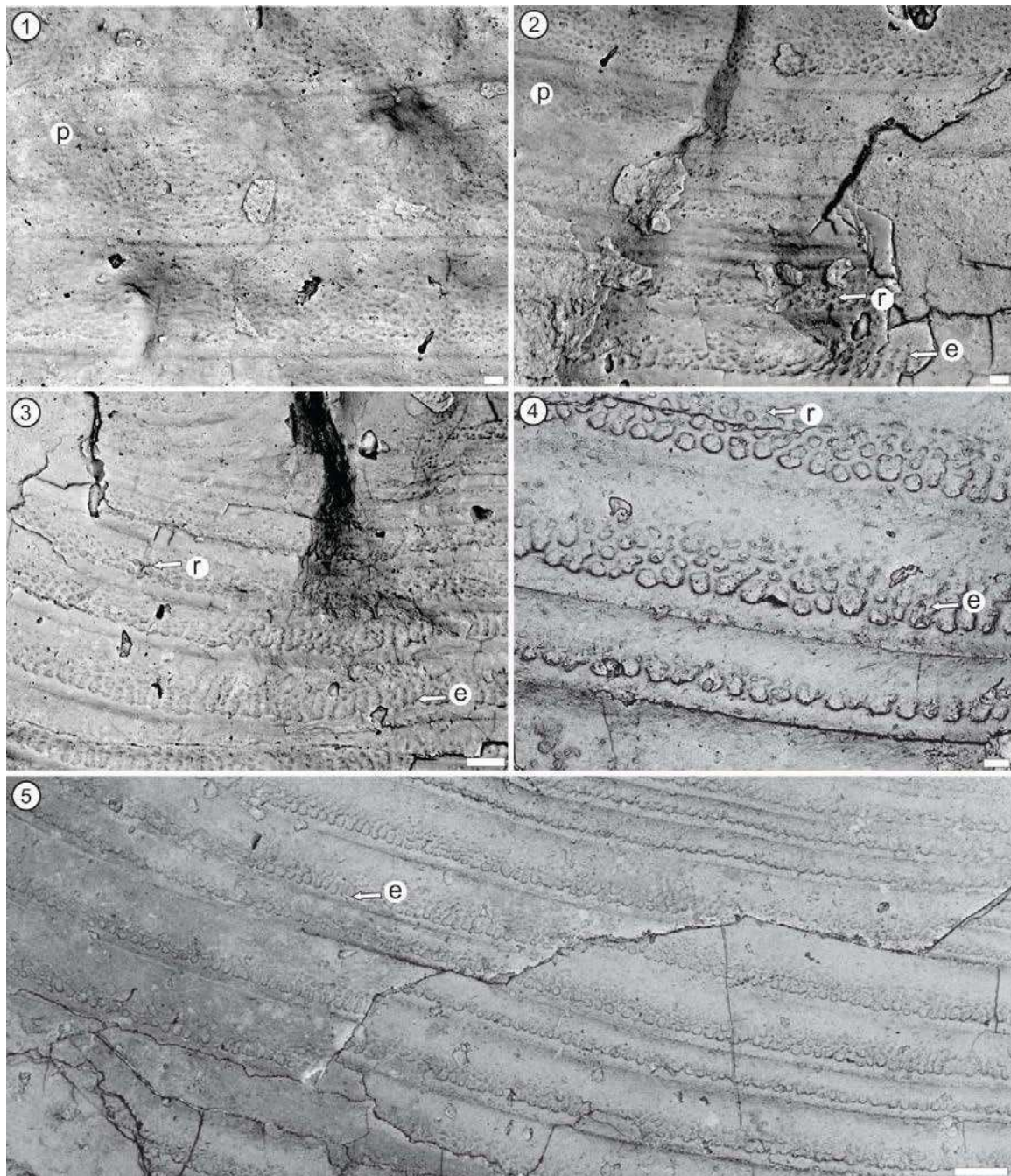


Figura 24. *Carapacestheria* sp. B del Miembro Las Chacritas, localidad cañadón Carrizal. 1-5. Imágenes tomado al microscopio electrónico de barrido (CTES-PZ -7.677). 1. Zona dorsal, la ornamentación corresponde a puntuaciones que cubre toda la banda de crecimiento. 2. Zona central con una puntuación pequeña en la parte superior de la banda que pasan a un retículo y estrías en la parte media-ventral de la banda. 3-4. Zona central y ventral, donde el retículo y estrías con barras transversales se mezclan y dominan la mayor parte de la superficie del caparazón. 5. Zona ventral, ornamentación estriada con barras transversales en la parte inferior de la banda, la parte superior es lisa sin ornamentación. p= malla punteada; e= estrías; r= retículo. Escala gráfica 1, 2, 4= 0,02 mm; 3=0,05 mm; 5=0,1 mm.

➤ Otra especie descrita por Tasch fue *Euestheria volkheimeri* colectada en un cañadón poco profundo al margen de la ruta provincial N° 12, al sur del cañadón Lahuincó (Tasch y Volkheimer, 1970). Esta especie no fue identificada en los niveles analizados en la Tesis. No obstante, se realizó el estudio del material tipo de Tasch a través del MEB y se identificó la presencia de una ornamentación típica de los euestheriideos conformada por un retículo con areolas que domina toda la superficie de la valva (Figura 25) y llamativamente se aprecia puntuaciones internas que se asemejan a la ornamentación reticulada presente en el género *Carapacestheria* sp. B.

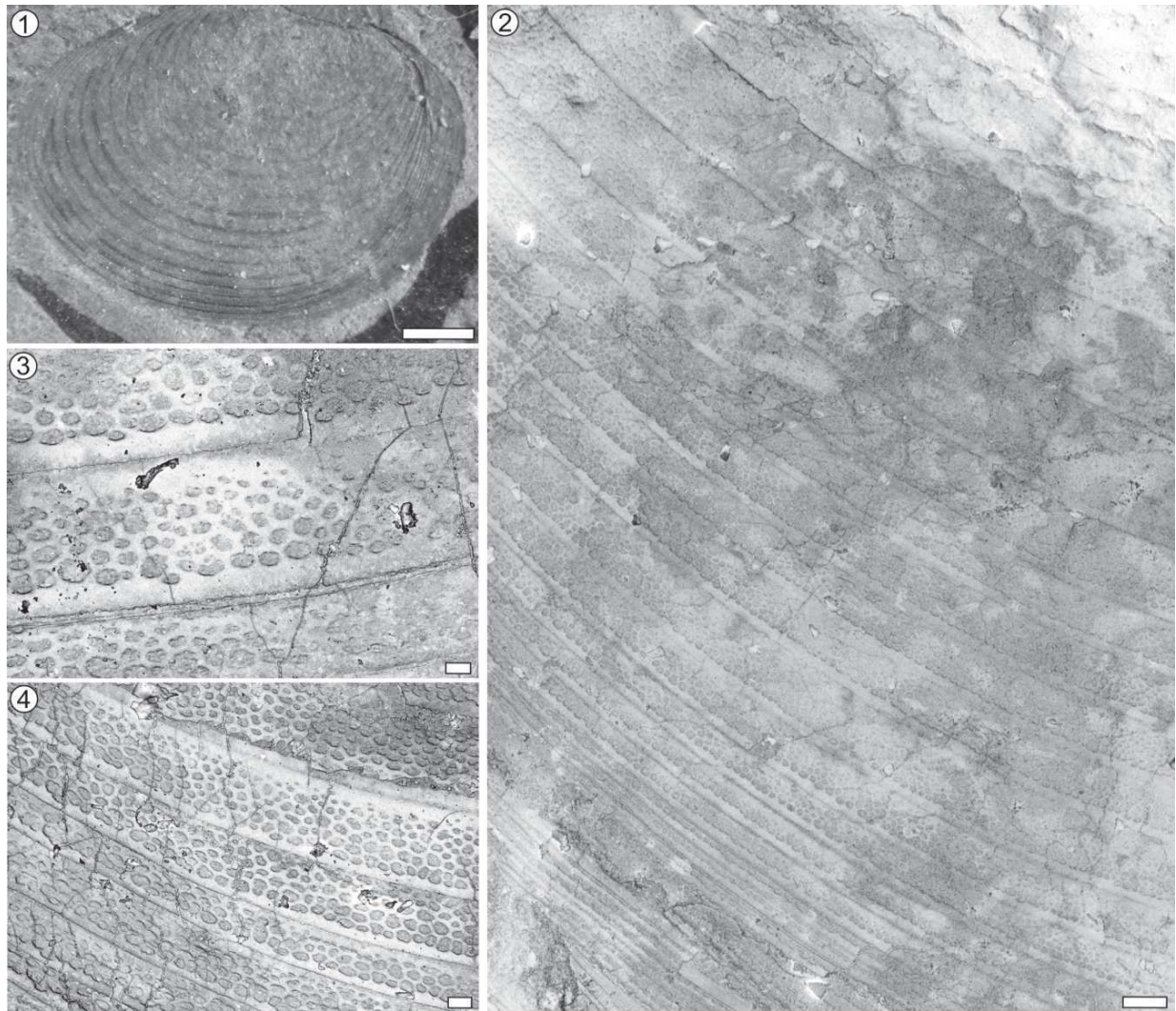


Figura 25. *Euestheria volkheimeri* Tasch (en Tasch y Volkheimer, 1970). 1. Valva derecha, imagen tomada al microscopio óptico. 2-4 Imágenes tomado al microscopio electrónico de barrido. Ornamentación reticular con areolas de distintos tamaños que abarca toda la superficie de la valva. Escala gráfica 1=1mm; 2=100µm; 3-4=20µm.

Género *MENUCOESTHERIA* Gallego (en Gallego y Covacevich, 1998)

Comentarios: Este género fue descrito para valvas de dimensiones moderadas, contorno ovoidal elongado, elíptico a subcircular, con margen dorsal recto a levemente convexo; el posterior, marcadamente convexo y elongado posteroventralmente y de mayor longitud que el anterior (Gallego y Covacevich, 1998). El umbo subcentral a subterminal. El número de líneas de crecimiento es entre 15 a 45. La ornamentación constituida por un retículo de areolas o polígonos (isodiamétricos o alargados en sentido anteroposterior) con dimensiones que varían entre 0,012 y 0,036 mm y estrías radiales gruesas a delgadas con una separación de 0,050 a 0,012 mm (con 20 a 80 estrías por milímetro). El biocrón del género abarca el Triásico Superior. Sur de América.

***Menucoestheria* sp.**

(Figuras 26)

Materiales: CTES-PZ 7319-321Procedencia estratigráfica: Localidad cañadón Miyanao, Miembro Las Chacritas.Edad: Jurásico Medio.Medidas (mm):

L	H	H/L	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c
3,2-5,7	2,5-4,2	0,6-0,8	1,7-2	0,8-2	0,3-0,5	0,6-1,3	1-2	0,9-3	1,5-3

Descripción: Las valvas son de mediano tamaño, con contorno cicladiforme desde ovoide a subcircular. El umbón es pequeño y de posición subcentral por debajo del margen dorsal. El margen dorsal es amplio y arqueado posteriormente, que a veces puede ser levemente recto. El margen posterior es amplio y fuertemente convexo. El margen ventral suele ser más amplio que el margen dorsal. El caparazón posee entre 70-90 líneas de crecimiento con bandas de 0,02-0,1 mm de ancho. Las líneas de crecimiento poseen pequeñas elevaciones, nodos (*beads*). La ornamentación consiste en un retículo con areolas circulares, alargadas e irregulares (Figura 26). Las areolas varían entre 0,007 a 0,035 milímetros. Las areolas más pequeñas se encuentran en la zona dorsal y presentan formas isodiamétricas. En la zona central y ventral, el retículo posee un patrón de areolas de gran tamaño con formas circulares y alargadas en la parte inferior de la banda, cambiando a tamaños más pequeños hacia la parte superior de la banda. Las estrías no

contienen barras transversales y sus paredes son gruesas y rectas, que a veces se dividen verticalmente. Se contabilizaron 30 estrías por milímetro. Por otra parte, en las líneas de crecimiento se lograron distinguir una serie de fosas alineadas horizontalmente entre 0,007-0,01 milímetros.

Comentarios: La especie descrita aquí posee características particulares como la presencia de un retículo con areolas pequeñas en la zona dorsal y que luego pasan a ser muy grandes en la zona central y ventral del caparazón sin una transición clara en los tamaños. Estas areolas, en su mayoría, son de formas circulares o elongadas con un diámetro promedio de 0,03 mm que suelen abarcar toda la banda de crecimiento. Las estrías están restringidas a pocas bandas de crecimiento en la zona ventral (ocupa el 25% de la valva). Por lo tanto, esta especie podría corresponder al género *Menucoestheria* por la presencia de una ornamentación reticular con areolas de tamaño promedio 0,03 mm, cambiando a estrías radiales sin barras transversales en la zona ventral del caparazón, similar a lo que se observa en las especies *Menucoestheria teneraensis* Gallego 1998 y *Menucoestheria puquenensis* Gallego 1998. No obstante la presencia de *beads* en las líneas de crecimiento es una característica exclusiva de esta especie. Por otra parte, esta especie también se asemeja al género *Pseudograptia* por poseer un retículo con paredes anchas y un cambio abrupto de ornamentación reticular a una ornamentación estriada (Chen y Hudson, 1991).

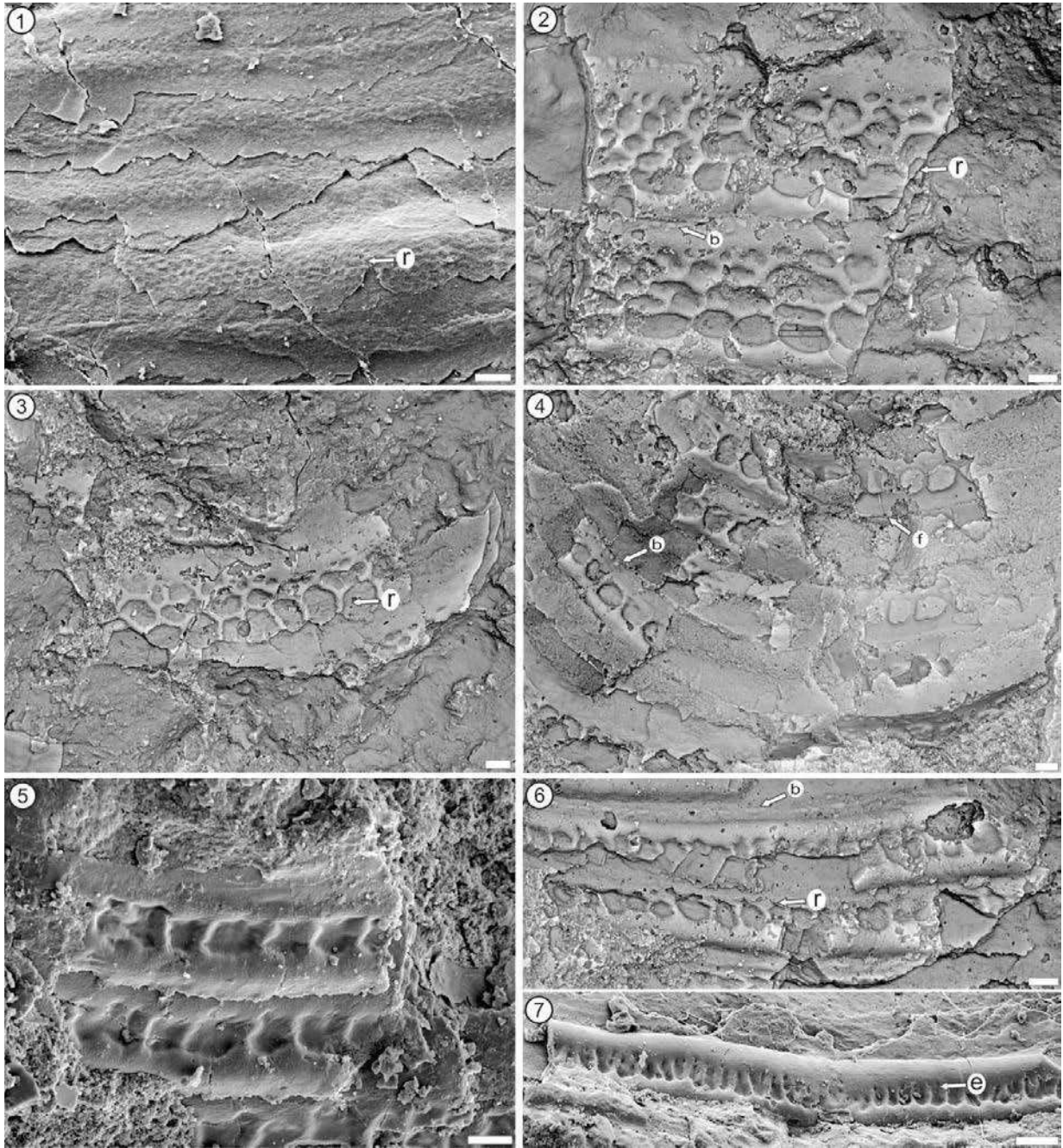


Figura 26. *Menucoestheria* sp., localidad cañadón Miyanao, Miembro Las Chacritas. 1-7 imágenes tomado al microscopio electrónico (CTES-PZ 7319). 1. Zona dorsal, ornamentación reticular con areolas pequeñas (0,005 mm). 2-3. Zona central, el retículo genera areolas de mayor tamaño con formas circulares o alargadas en la parte inferior y media de la banda, luego cambian a tamaños más pequeños en la zona superior. 4-7. Zona ventral, las bandas de crecimiento son más estrechas, se observan sólo las areolas de la base del retículo y en algunos casos éste pasa a formar estrías que a veces se bifurcan (7). En las líneas de crecimiento se observan fosas elípticas. e=ornamentación estriada; b= beads en las líneas de crecimiento; r= ornamentación reticular. Escala gráfica 1-6=0,02 mm; 7=0,05 mm.

Familia ANTHRONESTHERIIDAE Chen y Hudson, 1991

Comentarios: Esta familia fue definida para los organismos que presentan bandas de crecimiento con ornamentación cavernosa, con moderadas a grandes fosas y pequeñas puntuaciones. Los contornos de las conchillas son de elípticos a subcirculares. La familia incluye a los siguientes géneros y especies: *Anthronestheria* Chen y Hudson 1991, *Pseudestherites* Chen (en Zhang *et al.*, 1976), *Palaeoleptestheria? chinensis* Chen (en Zhang *et al.*, 1976), *Ethmosestheria* Stigall y Hartman 2008 y *Martinesestheria* Gallego *et al.*, 2013. El biocrón de la familia abarca desde el Jurásico Medio al Cretácico Superior.

Género *PSEUDESTHERITES* Chen (en Zhang *et al.*, 1976)

Comentarios: Este género se define por la presencia de una ornamentación compleja, compuesta por abundantes y pequeñas fosas o cavidades irregulares y puntuaciones que abarcan toda la banda de crecimiento. Se diferencia del género *Anthronestheria* por exhibir una restringida cantidad de fosas en sus bandas de crecimiento, éstas son largas y grandes, no están alineadas y poseen una puntuación interna muy pequeña (Chen y Hudson, 1991). El biocrón del género abarca el Cretácico Inferior. Sur de America y Asia.

***Pseudestherites* sp.**

(Figura 27-28)

Materiales: CTES-PZ 7316-318

Procedencia estratigráfica: Localidad cañadón Los Loros. Miembro Las Chacritas

Edad: Jurásico Medio

Medidas (mm):

L	H	H/L	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c
1.2-8,3	1-6,5	0,5-0,9	1,6-4,5	0,5-3	0,4-1	1-1,7	1-2,5	0,9-3,5	1,5-4,3

Descripción: Las valvas son de pequeños a grandes tamaños, con contornos desde ovoides a subcircular. El umbo es pequeño y de posición subcentral por debajo del margen dorsal. En las formas subcirculares el margen dorsal se encuentra arqueado posteriormente y en las formas ovoides es levemente recto (Figura 27). El margen posterior es amplio y fuertemente convexo.

El margen ventral es más amplio que el margen dorsal. El caparazón presenta entre 45-70 líneas de crecimiento con bandas de 0,02-0,3 mm de ancho. Las líneas de crecimiento son lisas. La ornamentación consistió en abundantes fosas regulares a irregulares desde 0,007 a 0,01 mm, con gruesas paredes o espacios que las separan (Figura 28). Se contabilizaron alrededor de 20 fosas distribuidas a lo alto de la banda de crecimiento, en algunas bandas se visualiza un incremento en el tamaño de las fosas hacia la zona inferior de la banda. Esta ornamentación se mantiene en casi toda la superficie del caparazón. En la zona postero-ventral las paredes de las fosas se abren hacia la base de la banda generando espacios de mayor tamaño (¿areolas?) que podrían interpretarse como una ornamentación reticular. En la parte superior de algunas bandas de crecimiento se observaron espacios sin ornamentación.

Comentarios: La presencia de la especie *Pseudoestherites* sp. fue mencionada previamente para la Formación Cañadón Asfalto (Gallego y Cabaleri, 2005; Cabaleri *et al.*, 2010c), sin embargo, no se indicaron referencias de su localidad de procedencia.

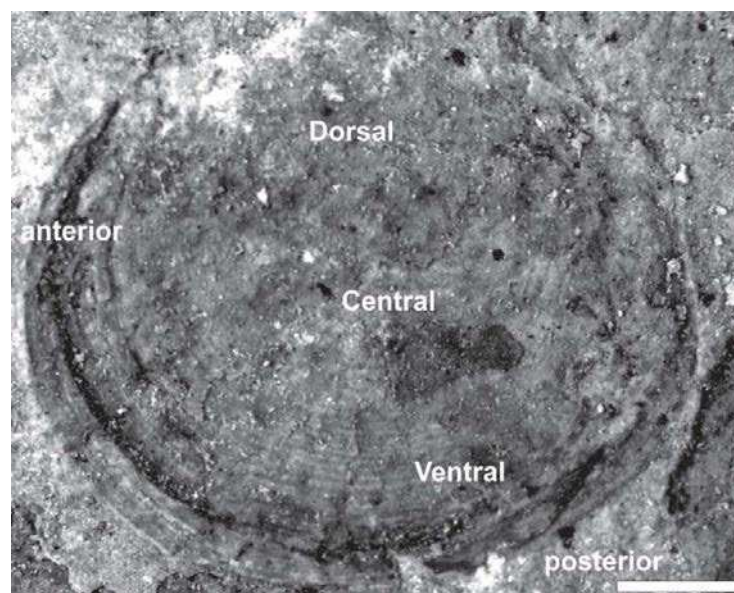


Figura 27. *Pseudoestherites* sp. del Miembro Las Chacritas, localidad cañadón Los Loros. Imagen tomada al microscopio óptico, valva izquierda de contorno ovoide, donde se indica las diferentes zonas (CTES-PZ 7316). Escala gráfica = 1 mm.

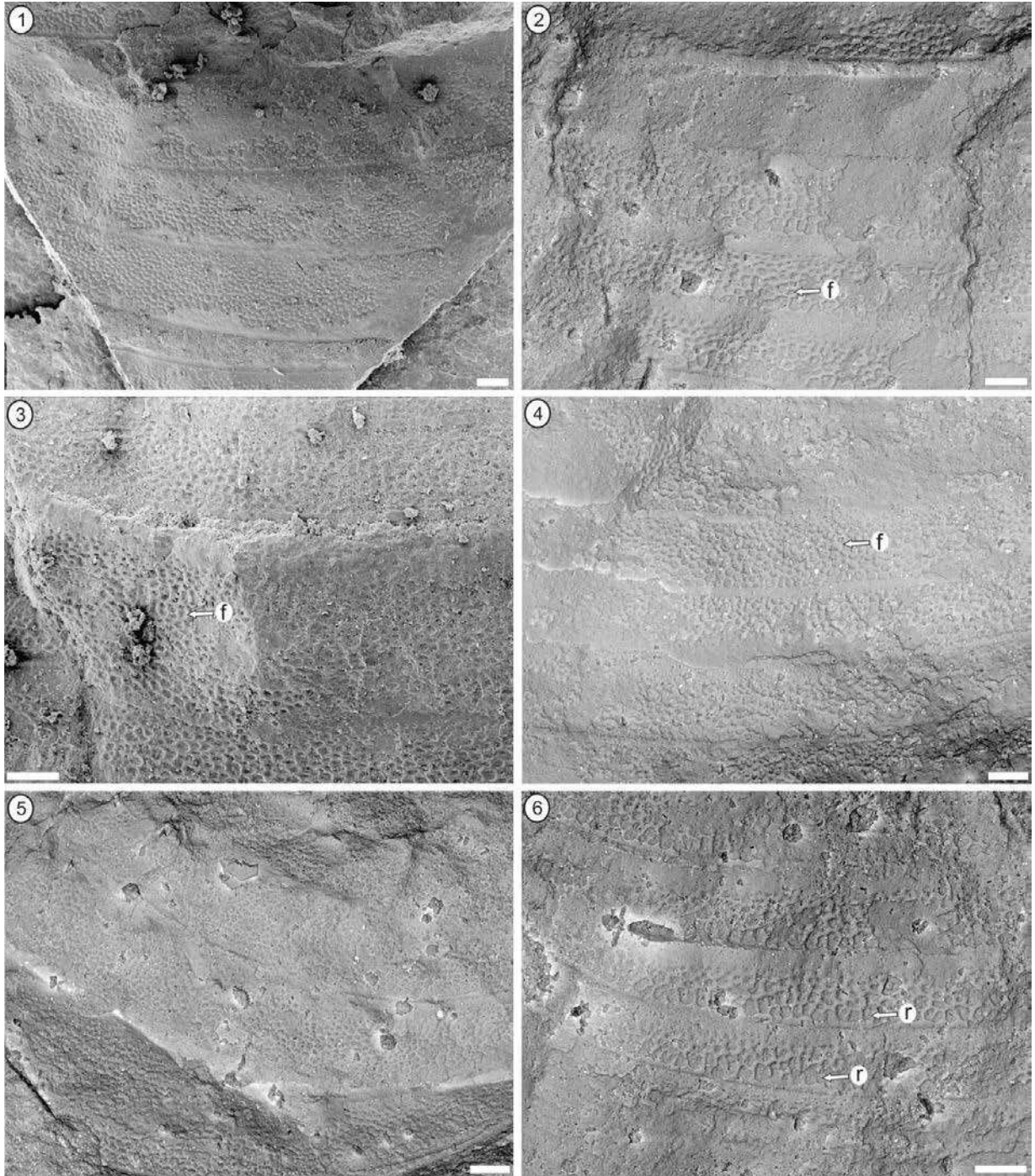


Figura 28. *Pseudestherites* sp. del Miembro Las Chacritas, localidad cañadón Los Loros. 1-6. Imágenes tomadas al microscopio electrónico de barrido (CTES-PZ 7317) 1. Zona dorsal y central de la valva, la ornamentación consiste en abundante fosas que cubre toda la banda de crecimiento. 2. Zona central con una puntuación pequeña en la parte superior de la banda de crecimiento. 3-4. Zona central y ventral. 5. Zona anterior, las fosas aparentan un ordenamiento vertical. 6. Zona postero-ventral con ornamentación reticular. f=fosas; r=¿ornamentación reticular?. Escala gráfica 1-6=0,1 mm.

Superfamilia ESTHERITEOIDEA Zhang y Chen (en Zhang *et al.*, 1976)

Familia FUSHUNOGRAPTIDAE Wang (en Hong *et al.*, 1974)

Comentarios: Caparazones ovoides, elípticos y subcirculares ornamentados con estrías radiales finas en las bandas de crecimiento. Las estrías pueden ser simples o ramificadas formando una estructura dendrítica pero no retículos. El biocrón de la familia abarca del Pérmico al Terciario temprano. Cosmopolita.

Género *WOLFESTHERIA* Monferran, Gallego y Cabaleri, 2013

Comentarios: El género *Wolfestheria* fue definido en base a la especie *W. smekali* (Monferran *et al.*, 2013a), de tamaño pequeño con contornos elípticos (teliniforme) a subtriangular (cicladiforme). Los márgenes anterior y posterior son de igual convexidad, el umbo posición sub-central y la ornamentación consiste en estrías radiales con numerosas barras transversales en la zona dorsal y central del caparazón, pasando a pocas barras trasversales en la zona ventral del caparazón, las líneas de crecimiento son lisas (Monferran *et al.*, 2013a). El género *Cratostracus* Huang del Cretácico de China, posee un margen aserrado en las líneas de crecimiento y las estrías no alcanzan la zona superior de la banda (Li y Batten, 2004). Por otra parte, *Qinghaiaestheria* Wang del Jurásico Superior de China se asemeja más a *Wolfestheria* en la presencia de abundantes barras trasversales entre las estrías pero se diferencia de ésta por contener un retículo entre las estrías y márgenes aserrados en las líneas de crecimiento (Li, 2004).

Wolfestheria smekali Monferran, Gallego y Cabaleri, 2013

(Figura 29)

Materiales: MPEF-PI 1178, 1180, 1182, 1185 y 1187; CTES-PZ 7288, 7360, 7475-80 y 7483.

Procedencia estratigráfica: Localidad Estancia La Sin Rumbo, Miembro Puesto Almada.

Edad: Jurásico Superior, Oxfordiano.

Medidas (mm):

L	H	H/L	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c
3-5,5	2-4	0,62-0,89	1,6-2,1	0,5-1,5	0,3-0,6	0,5-1,1	1-1,5	1-1,6	1,5-2

Descripción: Los valvas son de tamaño pequeño, con contornos teliniformes ovados a cicladiformes subcircular (Figura 29). El umbo es pequeño y de posición subcentral a subterminal por debajo del margen dorsal. El margen dorsal es aproximadamente recto o levemente arqueado hacia la zona posterior. El caparazón posee entre 15-45 líneas de crecimiento con bandas de 0,02-0,3 mm de ancho. Las líneas de crecimiento son lisas (Monferran *et al.*, 2013a). La ornamentación consiste en estrías radiales con numerosas barras transversales. En la zona dorsal y parte de la zona central, las estrías tienen un ancho $> 0,007$ mm de espesor con barras transversales del mismo grosor, que generan un retículo en la banda (Figura 29). En la zona central y ventral las barras transversales son menos frecuentes y a veces no están presentes, las estrías son más delgadas $< 0,007$ mm de espesor y la base está ensanchada (Monferran *et al.*, 2013a).

Comentarios: La especie estudiada se incluye dentro de la familia Fushunograptidae por exhibir una ornamentación de estrías radiales dominante en toda la superficie de la conchilla (Chen y Shen, 1985).

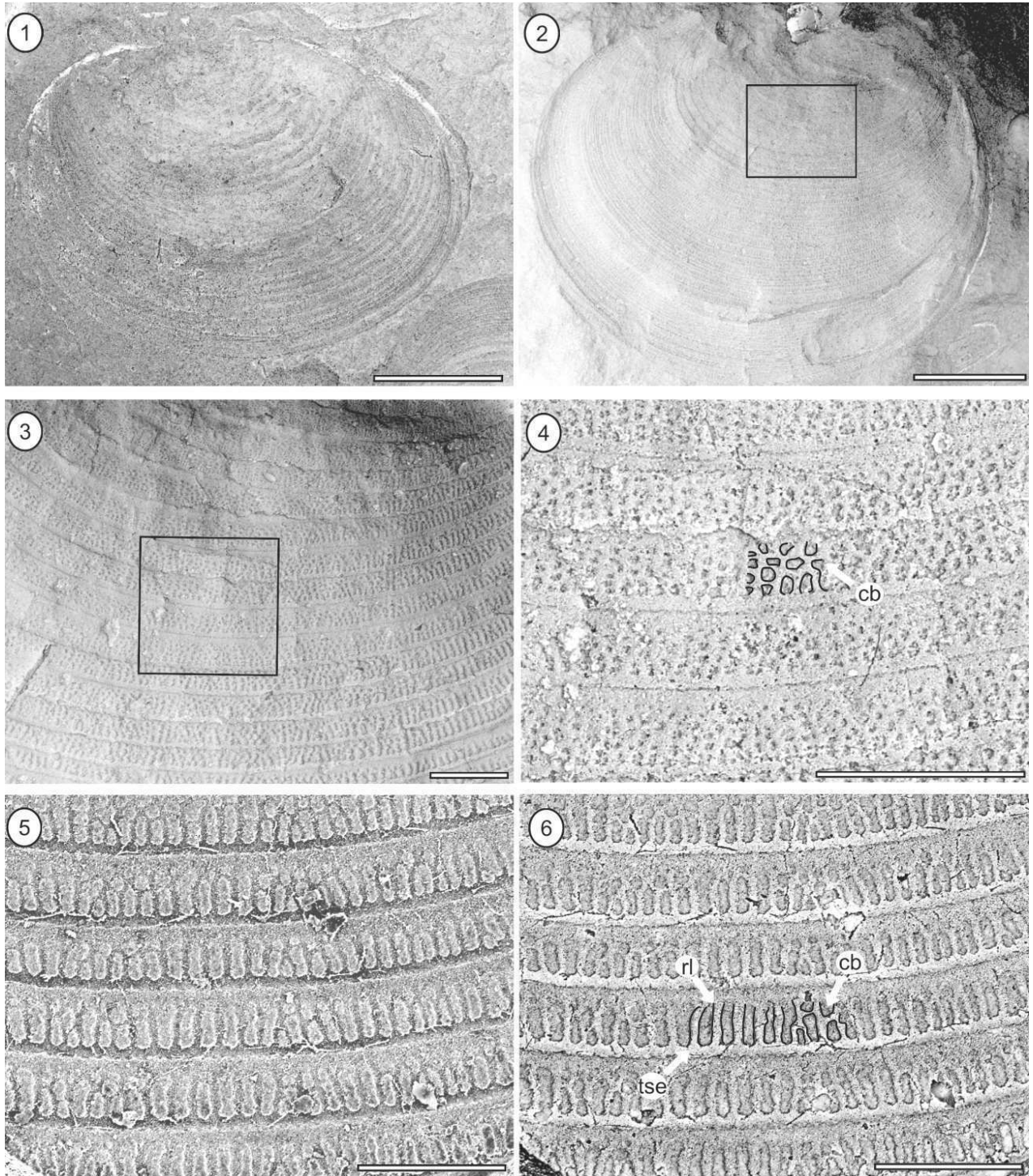


Figura 29. *Wolfestheria smekali* Monferran *et al.*, en la localidad Estancia La Sin Rumbo, Miembro Puesto Almada. 1-6. Imágenes al microscopio electrónico de barrido (MPEF-PI 1178). 1. Valva de contorno elíptico. 2. Valva de contorno subcircular. 3. Ornamentación en la zona dorsal compuesto por estrías radiales con barras transversales. 4. Detalle de la ornamentación de la imagen 3. 5. Ornamentación estriada con pocas barras transversales en la zona ventral de la conchilla. 6. Imagen invertida de la 5. cb= barras transversales; rl = estría radiales; tse= base ensanchada de las estrías. Escala gráfica: 1-2=1mm; 3-6=0,2 mm.

***Wolfestheria patagoniensis* (Tasch) comb. nov.**

(Figura 30)

Cyzicus (Lioestheria) patagoniensis Tasch (en Tasch y Volkheimer, 1970, pág. 8, Fig. 2).Materiales: MACN-Pi 4895; CTES-PZ –7.689-92.Procedencia estratigráfica: localidad cañadón Asfalto, Miembro Las Chacritas.Edad: Jurásico Medio.Medidas (mm):

L	H	H/L	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c
4-5	2,5-4,3	0,6-0,86	2,5	0,8	0,4	1,1	0,9	1	2,4

Descripción: Las valvas son elípticas a subcircular cicladiforme, el umbo es pequeño y de posición subcentral por debajo del margen dorsal (Figura 30). El margen dorsal es recto y se vuelve convexo en contacto con el margen posterior, éste es de mayor convexidad que el margen anterior. El margen ventral es más amplio que el dorsal y convexo. El caparazón posee un promedio de 60 líneas de crecimiento con bandas de 0,01-0,2 mm de ancho. La ornamentación se caracteriza por la presencia de estrías radiales con numerosas barras transversales - *cross-bars*- (Figura 30). En la zona dorsal las estrías tienen un ancho de 0,006 mm con numerosas barras transversales (20 aprox.) del mismo ancho, y frecuentemente están divididas verticalmente, generando una malla puntiforme de 0,005 milímetros. En la zona central las estrías presentan 0,0075 mm de ancho y las barras transversales son menos anchas. Hacia la zona ventral las estrías son más anchas (0,0133) y están separadas por 0,02 mm aprox., las barras transversales son menos frecuentes, por consiguiente se logra distinguir mejor las estrías individualmente. Se contabilizaron 70 estrías por milímetro. Éstas ocasionalmente se dividen en la parte superior de la banda. Las líneas de crecimiento son lisas.

Comentarios: *Cyzicus (Lioestheria) patagoniensis* fue definido por Tasch (en Tasch y Volkheimer, 1970), quién observó en las conchillas la presencia de una ornamentación con estrías muy estrechas y finas que tienden a anastomosarse en la zona dorsal. Tasch describió a las valvas como de contorno ovalado a subelíptico, con un margen dorsal relativamente recto y con el margen anterior más redondeado que el margen posterior. Estas características coinciden con la

descripción que se brinda para la especie aquí analizada. Aunque, los ejemplares tipos de *C. (L.) patagoniensis* presentan dimensiones mayores y proceden de un cañadón pequeño al sur de la localidad cañadón Lahuincó correspondiente al Miembro Las Chacritas (ver en Tasch y Volkheimer, 1970). Se designa aquí a la especie *C. (L.) patagoniensis* como *Wolfestheria patagoniensis* incorporando las nuevas observaciones y siguiendo la clasificación de Chen y Shen (1985).

W. patagoniensis se diferencia de *W. smekali* Monferran *et al.* 2013 por el contorno de las valvas y la complejidad que presenta la ornamentación estriada, con aspecto puntiforme en la zona dorsal. *W. smekali* muestra un marcado polimorfismo en sus conchillas con contornos ovoide-elíptico teliniforme hasta subcircular-subtriangular cicladiforme. La ornamentación de *W. smekali* presenta estrías radiales más anchas en la zona dorsal que en la zona ventral del caparazón, cada estría se ensancha al contacto con la línea de crecimiento (carácter compartido con *W. patagoniensis*) y las barras transversales están restringidas en la zona dorsal y central (no más de 7 barras por estrías), que generan un retículo en las bandas de crecimiento. Por el contrario, *W. patagoniensis* presenta un punteado muy pequeño en la zona dorsal y las estrías poseen abundantes barras transversales a lo largo de la conchilla (Figura 30). Ambas especies difieren en su procedencia cronoestratigráfica, *W. smekali* fue definida para el Miembro Puesto Almada y *W. patagoniensis* se encuentra en el Miembro Las Chacritas.

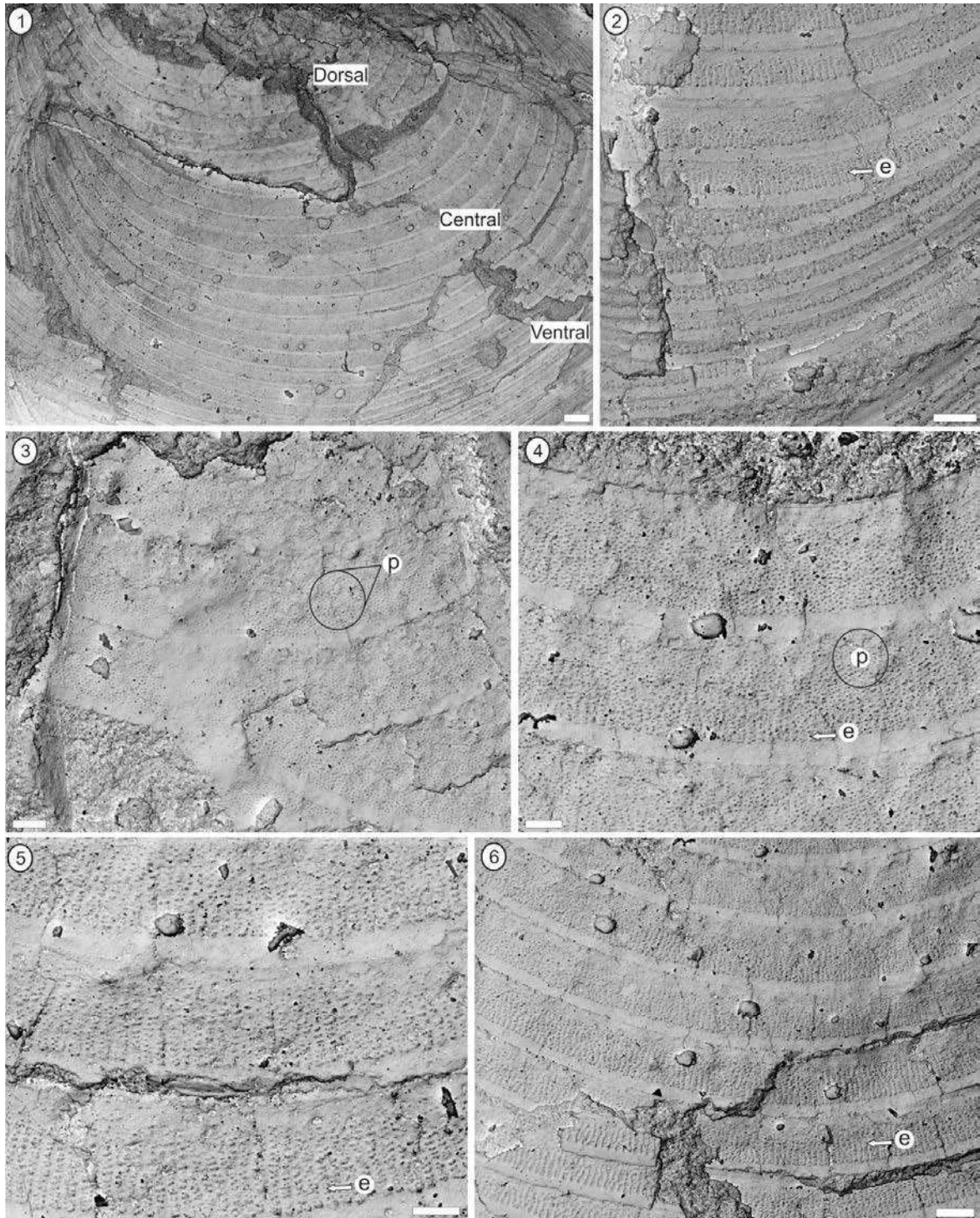


Figura 30. *Wolfestheria patagoniensis* (Tasch) comb. nov. del Miembro Las Chacritas, localidad cañadón Asfalto. 1-6. Imágenes tomadas al microscopio electrónico (CTES-PZ -7.689). 1. Caparazón ovoide distinguiéndose tres zonas donde se observa el patrón estriado en las bandas de crecimiento. 2. Zona postero-ventral, se distinguen las estrías y barras transversales. 3. Zona dorsal donde se observa la malla punteada originada por las abundantes barras y estrías. 4. Zona central límite con zona dorsal, la malla punteada queda restringida en la parte superior de la banda de crecimiento. 5-6. Zona central y ventral, estrías radiales más finas con menor

participación de barras transversales. e= estrías, p= malla punteada. Escala gráfica 1-2, 6= 0,1 mm; 3-5= 0,05 mm.

***Wolfestheria* sp.**

(Figura 31)

Materiales: CTES-PZ –7.692-95.

Procedencia estratigráfica: localidad cañadón Asfalto, Miembro Puesto Almada.

Edad: Jurásico Superior.

Medidas (mm):

L	H	H/L	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c
4,5-7,5	2,5-5,7	0,6-0,86	2,5-4	1,6	0,5-07	2,3	1,5	2	3-3,5

Descripción: El caparazón presenta valvas de contorno subcircular, con tamaños moderados a grandes. El umbo es pequeño y de posición subcentral por debajo del margen dorsal (Figura 40). El margen dorsal es levemente convexo hacia la zona posterior. El margen anterior es más amplio y de menor convexidad que el margen posterior. Se contabilizaron entre 50 a 70 líneas de crecimiento con bandas de crecimiento de 0,02-0,25 mm de ancho. Las líneas de crecimiento son lisas. La ornamentación consistió en estrías radiales entre 0,007-0,01 mm de ancho con numerosas barras transversales (7 aprox.) (Figura 31). En la zona central de la conchilla las estrías poseen barras transversales del mismo ancho, lo cual generan un aspecto de malla con espacios de 0,005 milímetros. Las estrías radiales de la zona ventral contienen menos barras transversales que la zona central. Se observaron estrías radiales que se dividen ocasionalmente en sus extremos e incluso pueden volver a bifurcarse de manera consecutiva. Estas estrías no son totalmente rectas, sino presentan sinuosidad hacia la parte superior de la banda. Se contabilizaron 70 estrías por milímetros. La preservación de los ejemplares no permitió realizar mayores observaciones sobre todo en la zona dorsal del caparazón.

Comentarios: *Wolfestheria* sp. exhibe características compartidas con la especie *W. smekali*, como la presencia de estrías con numerosas barras transversales del mismo grosor, que forman un entramado en la zona central de la valva. Sin embargo, su mayor diferencia se encuentra en la zona ventral, las estrías se bifurcan y manifiestan una sinuosidad característica para *Wolfestheria*

sp. Con respecto a la especie *W. patagoniensis*, no se reconoció una malla puntiforme en la zona ventral y central del caparazón, además, los contornos de las valvas son diferentes.

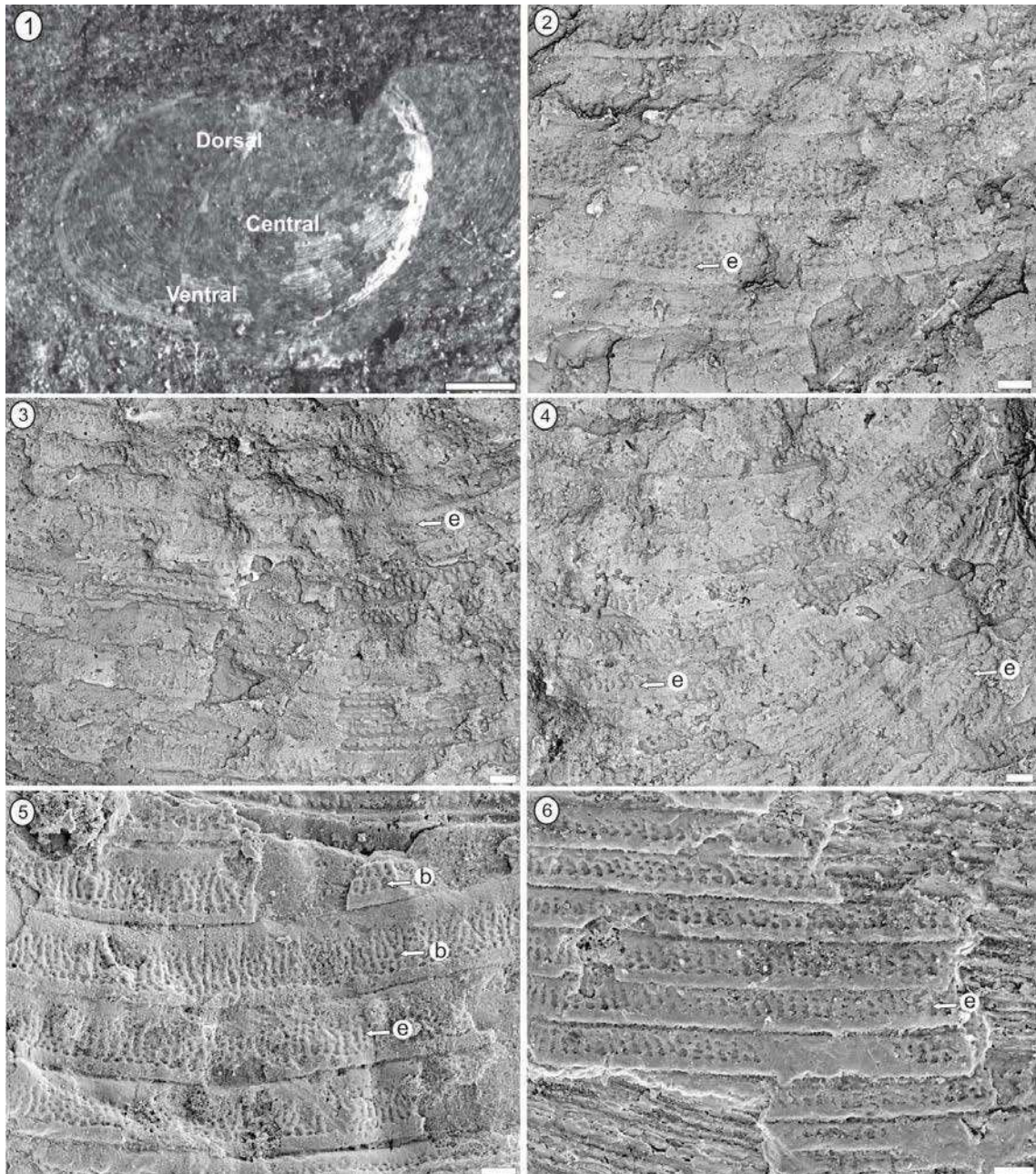


Figura 31. *Wolfestheria* sp. del Miembro Puesto Almada, localidad cañadón Asfalto. 1. Imagen tomada al microscopio óptica, valva derecha de contorno subcircular. 2-6. Imágenes tomadas al microscopio electrónico (CTES-PZ -7.692). 2. Zona central de la conchilla donde se distinguen las estrías y barras transversales que dan el aspecto de una malla reticulada. 3. Zona centro-ventral donde se observn estrías radiales. 4. Zona postero-ventral, se distinguen estrías con pocas barras transversales. 5. Zona central, las estrías radiales se dividen en sus extremos, también se pueden observar que algunas estrías se bifurcan en su base. 6. Zona ventral, estrías radiales y menor participación de barras transversales. b= bifurcación de las estrías; e= estrías. Escala gráfica 1-6= 0,05 mm.

Suborden ESTHERIELLINA Shen, 2003

Superfamilia AFROGRAPTIOIDEA Novojilov, 1958 (*sensu* Shen, 2003)

Familia AFROGRAPTIDAE Novojilov, 1958 (*sensu* Shen, 2003)

Comentarios: Caparazones ovoides a elípticos con abundantes anchas estrías radiales perpendiculares a la línea de crecimiento presente desde el umbo. Además, se pueden observar tuberculos en algunos géneros (Shen, 2003). El biocrón de la familia abarca del Jurásico al Cretácico Inferior.

Genero *CONGESTHERIELLA* Kobayashi, 1954 (*sensu* Gallego *et al.*, 2010)

Comentarios: Caparazones pequeños fuertemente convexo, el margen posterior con ángulo convexo. La superficie del caparazón ornamentado con fuertes estrías radiales o costillas radiales nudosos desde 0,01 a 0,5 mm de ancho, interrumpidos por las líneas de crecimiento. 20 a 30 estrías por milímetros. El biocrón del género abarca del Jurásico Superior al Cretácico Inferior. Sur de América y África.

Congestheriella rauhuti Gallego, Shen, Cabaleri y Hernandez, 2010

(Figura 32)

Cyzicus (Lioestheria) sp. 1 Vallati, 1986, p. 34-35, lam. II, figs. 3-9.

Materiales: CTES-PZ 7385-7389, MPEF-PI 1170 -1175; UNPSJB-PI 293, 302.

Procedencia estratigráfica: Localidades estancia El Torito, Sierra de la Manea, cañadón Los Chivos, Cerro bandera (sub-cuenca Fossati) correspondiente al Miembro Puesto Almada.

Edad: Jurásico Superior.

Medidas (mm):

L	H	H/L	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	C
2,5-4,5	1,6-3	0,6-0,89	1-2	0,5-1	0,4-0,5	0,7-1	1-1,7	1-1,5	1,2-2,1

Descripción: Caparazón pequeño de contorno ovoide, cicladiforme, con margen dorsal recto (Figura 32). El umbo es subterminal y no sobresale por sobre el margen dorsal. El margen posterior es más largo o igual que el margen anterior. Las bandas de crecimiento van desde 0,02

a 0,15 mm de altura. Las líneas de crecimiento desde 25 a 60 dependiendo del tamaño. Estas bandas de crecimiento presentan una ornamentación de estrías radiales de 0,04 a 0,1 mm de ancho. Las líneas de crecimiento exhiben 10 nodos (“beads”) cada 0,12 mm (Gallego *et al.*, 2010).

Comentario: Vallati (1986) describe a *Cyzicus (Lioestheria)* sp. 1 en la localidad Cerro Bayo (15 km al noroeste de la aldea Cerro Cóndor), de acuerdo con su posición estratigráfica se corresponde con los niveles de la fauna de peces del Miembro Puesto Almada. El autor diferencia tres morfotipos basado en algunas diferencias morfológicas, que probablemente pertenezcan a la misma especie. La presencia de los afrograptideos en África Central y Sur de América muestra una distribución bioestratigráfica restringida al Jurásico Superior - Cretácico Inferior (Gallego *et al.*, 2010).

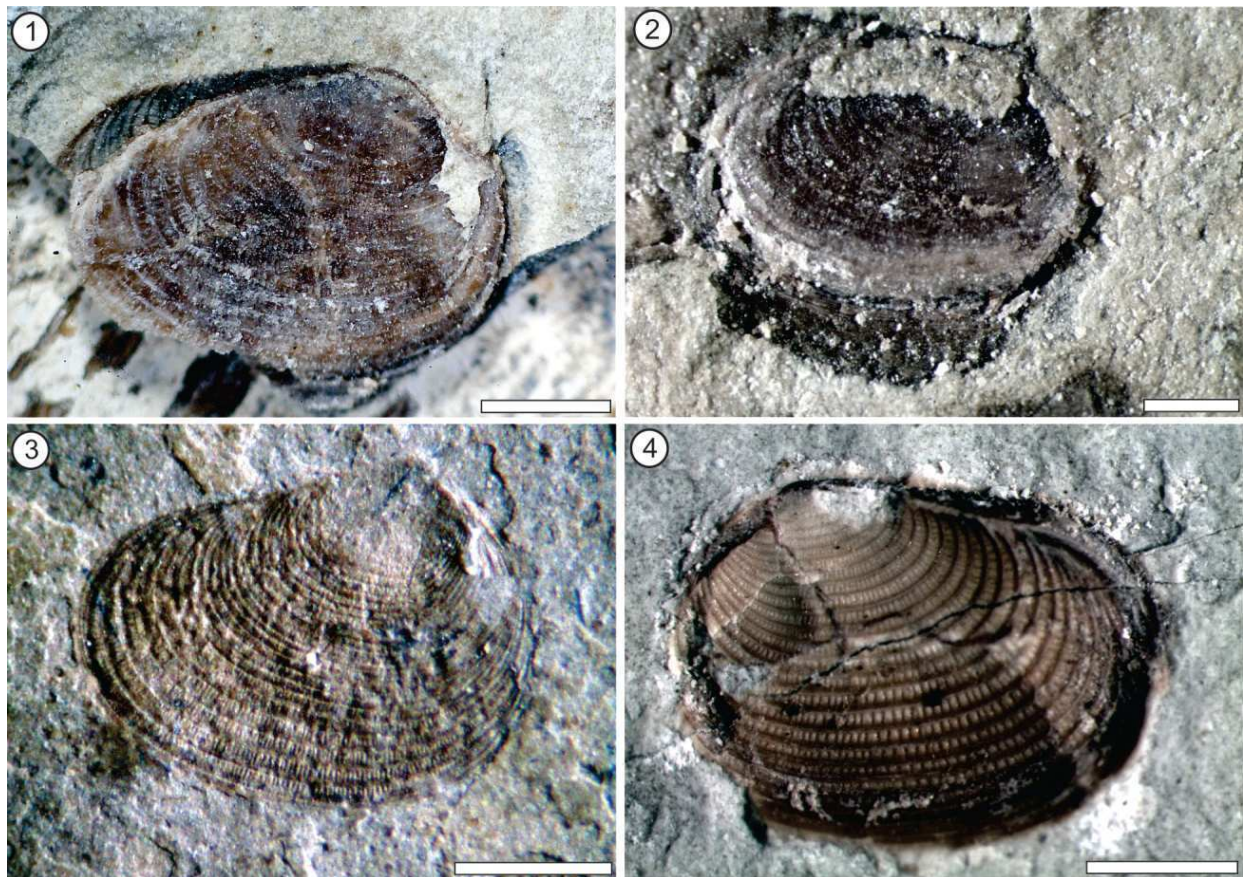


Figura 32. *Congestheriella rauhuti* Gallego *et al.*, 2010. 1-4. imágenes tomadas al microscopio óptico (CTES-PZ 7385-86, MPEF-PI 1170). En todos los especímenes se observaron la ornamentación estriada simple a lo largo de la conchilla. Escala gráfica 1-4=1mm.

Género indet. sp. A

(Figura 33)

Materiales: CTES-PZ 7312-315

Procedencia estratigráfica: Localidad cañadón Caracoles. Miembro Las Chacritas.

Edad: Jurásico Medio

Medidas (mm):

L	H	H/L	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c
4,5-8,1	3,4-6,1	0,6-0,94	2-4,5	1-2,1	0,4-1,5	0,7-1,2	1-2,7	1,2-3	1,7-4,5

Descripción: Las valvas, de tamaños medianos a grandes, presentan contornos de la conchilla de dos tipos: ovoide cicladiforme a subcircular teliniforme. El umbo es pequeño (0,5 mm) subterminal y no sobresale por encima del margen dorsal del caparazón. Por detrás del umbo se observó una pequeña concavidad (Figura 33). El margen dorsal está levemente arqueado y pasa continuamente al borde posterior. El margen anterior es más amplio y menos convexo que el margen posterior. Por otra parte, el margen ventral es regularmente convexo. La mayor altura de la valva se encuentra en la región anterior para las formas ovoides y en la región media para las formas subcirculares. Los caparazones poseen entre 50 a 80 líneas de crecimiento. La ornamentación entre las bandas de crecimiento está ausente o no es observable por su particular preservación.

Comentario: Los ejemplares de espinicaudados estudiados en el cañadón Caracoles podría corresponder por su similitud en contornos, tamaños y características litológicas, a la especie *Pseudestherites* sp. No obstante, los estudios de microscopía electrónica de barrido sobre las conchillas, no exhibieron información sobre el tipo de ornamentación entre las bandas de crecimiento (Figura 33). Por lo tanto, al no preservar la ornamentación de las bandas de crecimiento es difícil asignarla a una superfamilia o familia en particular.

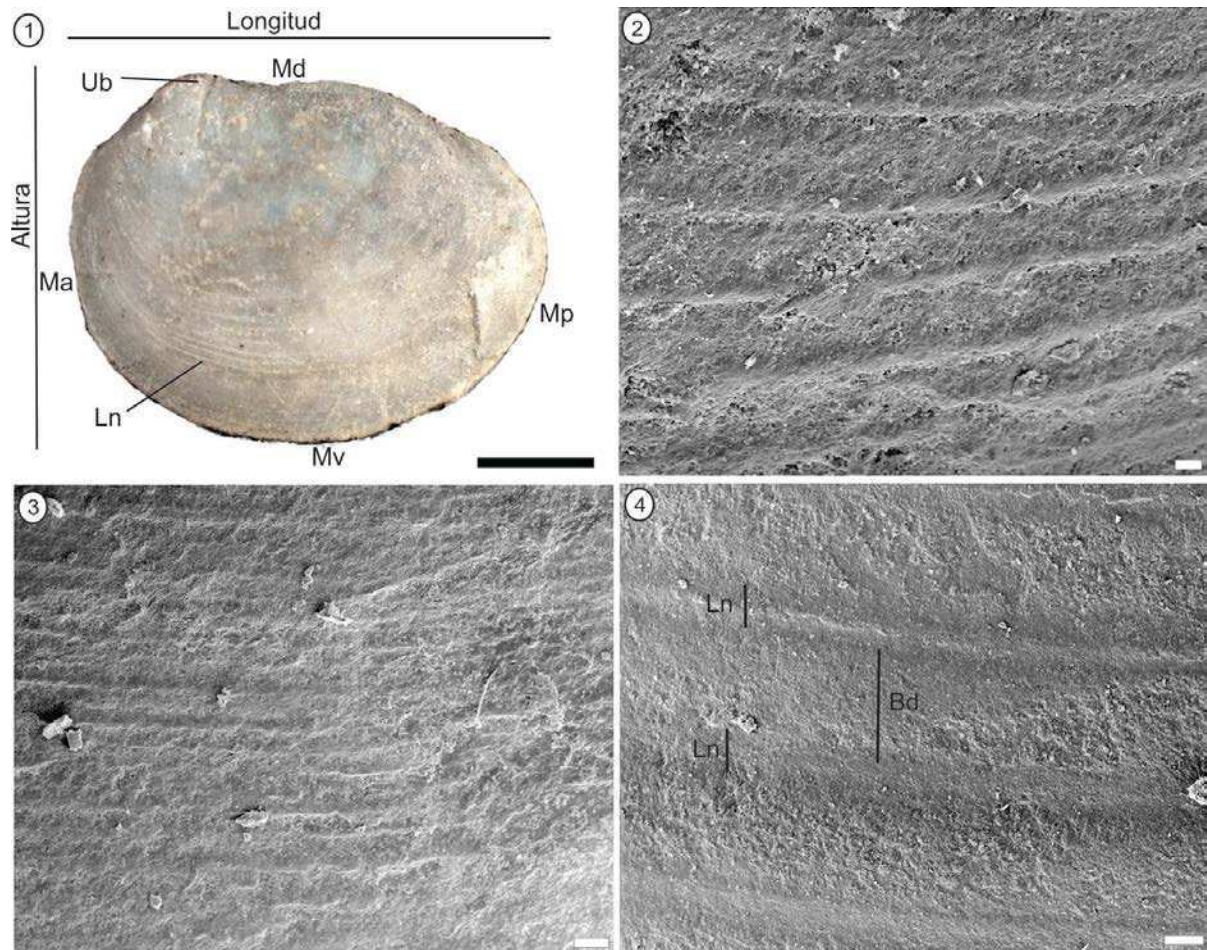


Figura 33. Espinicaudado de la localidad cañadón Caracoles, Miembro Las Chacritas. 1. Morfología externa de la valva de contorno ovoide. 2-4. Imágenes tomadas al microscopio electrónico (CTES-PZ 7312) donde se observan las líneas y bandas de crecimiento, no se distinguen la ornamentación. 2. Zona anterior. 3. Zona central. 4. Zona ventral. Bd= Banda de crecimiento; Ma= Margen anterior; Md= Margen dorsal; Mp= Margen posterior; Mv= Margen ventral; Ln= Línea de crecimiento; Ub= Umbo. Escala gráfica 1=1 mm; 2-4=0,02 mm.

LOCALIDAD CAÑADÓN LAHUINCÓ

El cañadón Lahuincó se sitúa aproximadamente 5 km al sur del cañadón Asfalto, su dirección es oeste-este, la naciente está en la sierra de Lonco Trapial, en dirección hacia el río Chubut. Se encuentra allí muy bien expuesta la Formación Cañadón Asfalto, con sus dos miembros, Las Chacritas y Puesto Almada.

El registro de fósiles en esta localidad es ampliamente conocido por la abundante megaflore de coníferas estudiada por Frenguelli (1949), donde se reconoce la presencia de los siguientes géneros: *Araucaria*, *Elatocladus*, *Brachyphyllum*, *Equisetum* y *Sphenopteris*. Esta asociación, en muchos niveles, se encuentra junto con restos de espinicaudados referidos a *Euestheria volkheimeri* Tasch y/o *Euestheria taschi* Vallati (Cabaleri *et al.*, 2010c). Volkheimer *et al.* (2008) mencionan una asociación palinológica, correspondiente a algas verdes coccales del género planctónico *Botryococcus*, esporas de Zygnemataceae del tipo *Spirogyra* (*Ovoidites* spp.), polen de Cheirolepidiaceae y Araucariaceae. Además, se hallaron restos de anuros que fueron asignados a la especie *Notobatrachus reigi* Báez y Nicoli.

AMBIENTES SEDIMENTARIOS

La asociación de facies del Miembro Las Chacritas para esta localidad, representa ambientes lacustres carbonáticos y fluviales, intercalados con depósitos de basaltos olivínicos (Figura 34). Los subambientes lacustres varían entre litorales someros y marginales hasta palustres con grandes espesores de paleosuelos. Una característica es la presencia de sistemas de humedales formados por la presencia de calizas lacustres intercaladas con lutitas, tobas, tufitas y areniscas (Cabaleri *et al.*, 2010c). Los canales fluviales se encuentran representados por depósitos deltaicos.

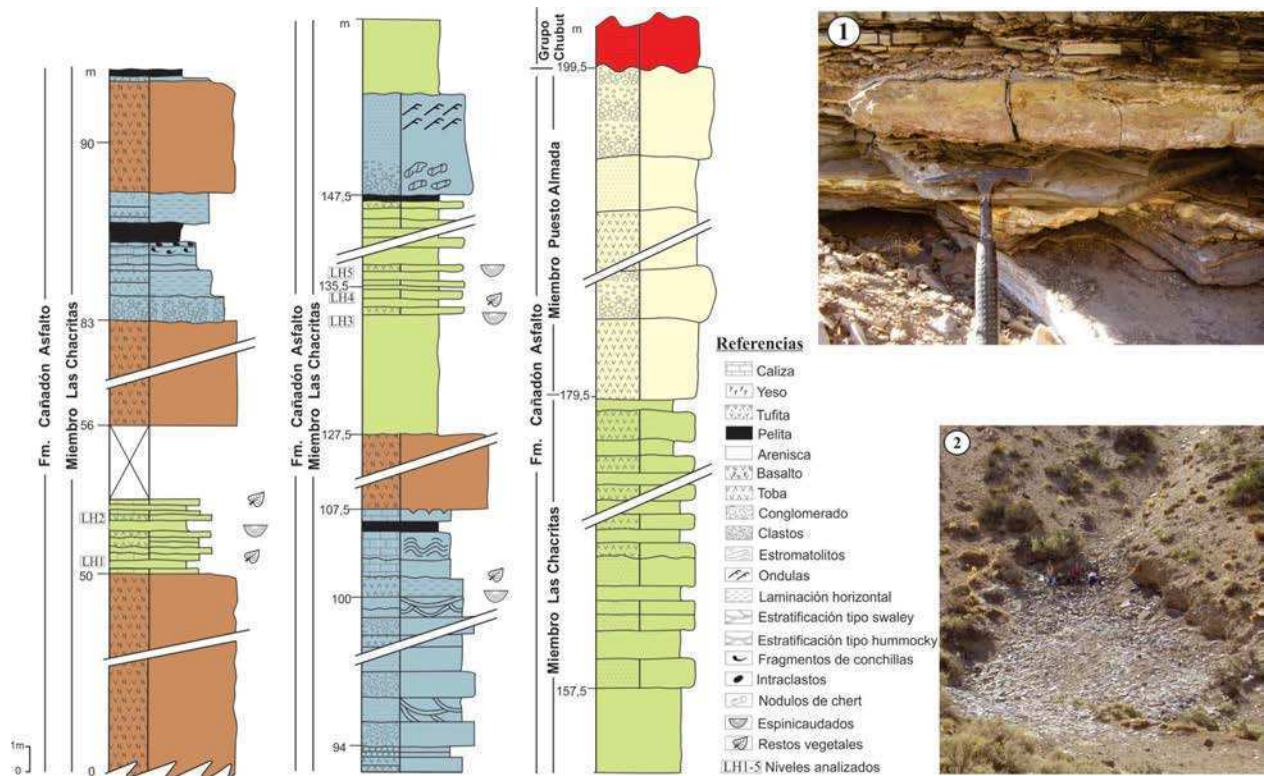


Figura 34. Perfil sedimentario de los miembros Las Chacritas y Puesto Almada en la localidad cañadón Lahuincó (extraído de Cabaleri *et al.*, 2010c). Esta secuencia sedimentaria está representada por depósitos lacustres y fluviales intercalados con flujos y filones capa de basálticos olivínicos. 1-2. Imágenes de los niveles muestreados.

ANÁLISIS PALEOECOLÓGICO

El análisis paleoecológico fue realizado en cinco niveles estratigráficos ubicados en la columna sedimentaria (Figura 34, recuadro en el perfil y Figura 40 y 41 en Anexo). En todas las muestras se identificó la especie *C. taschi*. En estos niveles fueron descriptos una gran variedad de restos de megaflores y de tetrápodos ornitisquios (Escapa *et al.*, 2008; Becerra *et al.*, 2013).

Población por nivel

En los niveles LH1, LH3 y LH5 las poblaciones presentaron rangos de tamaños hasta 4 mm de longitud, donde varían desde muy pequeños hasta relativamente grandes (Tabla 3). Por el contrario, en los niveles LH2 y LH4 abarcaron un rango de tamaños de 2 milímetros. Los individuos con los tamaños más grandes de los cinco niveles se observaron en el LH2.

Los niveles LH1, LH2, LH3 y LH5 presentaron una gran densidad de conchillas con bandas de crecimiento que llegan hasta 0,2 milímetros. Por otra parte, el nivel LH4 posee una

densidad baja de conchillas, especímenes de tamaños que no superan los 5 milímetros de longitud y bandas de crecimiento menores a 0,1 milímetros (Tabla 3). Sin embargo, en los cinco niveles se observó la presencia de bandas estrechas ($<0,1$ mm), principalmente en la zona central y en la zona dorsal del caparazón. Se distinguieron hasta 20 bandas estrechas en la región central en los individuos del nivel LH3 (Figuras 40 y 41 en Anexo).

En cuanto al análisis del *test* de normalidad (*Shapiro-Wilks* modificado, ver Anexo Tabla 7) los niveles LH2 y LH4 arrojaron valores que aceptan la hipótesis de una población con distribución normal, no obstante, los demás niveles presentaron valores que rechazan la hipótesis de normalidad. Estos resultados, también son reflejados en los gráficos de dispersión y de barras (ver en Anexo Figura 42 y 43).

Nivel	Especie	n	Longitud (mm)	Altura (mm)	Bandas de crecimiento	Ancho de las bandas (mm)	Densidad de especímenes (2cm)
LH1	<i>C. taschi</i>	42	1,2-5,7	0,8-4,5	23-60	0,01-0,17	5
LH2	<i>C. taschi</i>	45	3,5-7,6	2,6-6	44-55	0,01-0,19	6
LH3	<i>C. taschi</i>	65	0,9-6,3	0,6-4,8	27-65	0,01-0,24	7
LH4	<i>C. taschi</i>	32	2,2-4,7	1,5-3,6	40-68	0,01-0,1	3
LH5	<i>C. taschi</i>	60	1,2-5,7	1,1-5,1	30-60	0,01-0,2	6

Tabla 3. Resultados de los parámetros en cada nivel de poblaciones de *C. taschi*.

Los niveles LH1, LH2 y LH3 presentaron una distribución de los individuos en dos agrupamientos (Tabla 7 y Figuras 42 y 43 en Anexo). El grupo A corresponde a individuos de dimensiones pequeñas, no superan los 3,2 mm de longitud y 2,2 mm de altura, muchos tienen pocas bandas de crecimiento (30 aprox. y muy pocos llegan a un ancho de las bandas de 0,1 milímetros. No obstante, el grupo B poseen individuos con medidas mayores a 3,6 mm de longitud y 2,7 mm de altura, abundantes bandas de crecimiento y con un ancho de las bandas que alcanza a 0,24 milímetros (Tabla 2). En cuanto a la proporción de individuos entre los dos agrupamientos, en el nivel LH1 es de 1A:1B y en los niveles LH3 y LH5 es de 3A:1B.

Por otra parte, el nivel LH2 exhibió una curva con distribución normal y por el tamaño de los ejemplares analizados podrían corresponder al grupo B de los niveles LH1 y LH5 (Figura 42). En el nivel LH4, los tamaños de individuos no pertenecen exclusivamente a ninguno de los agrupamientos vistos, por el contrario estos individuos se encuentran entre el grupo A y B. Además, se observó un ejemplar con tamaño atípico para este nivel (L: 4,7 mm, H: 3,6 mm).

Nivel	Grupo	Longitud (mm)	Altura(mm)	Bandas de crecimiento	Ancho de las bandas (mm)
LH1	A	1,2-3,2	0,8-2,2	23-40	0,01-0,1
	B	4-5,7	2,8-4,5	50-60	0,01-0,17
LH3	A	0,9-2,6	0,6-1,7	27-48	0,01-0,04
	B	3,7-6,3	2,7-4,8	50-65	0,01-0,24
LH5	A	1,2-2,7	1,1-2,2	30-40	0,01-0,05
	B	3,6-5,7	3-5,1	50-60	0,01-0,2

Tabla 4. Agrupamiento de subpoblaciones en tres niveles de *C. taschi*.

Ontogénesis

En el estudio poblacional se observó un amplio rango de tamaños, los individuos más pequeños reconocidos en la mayoría de los niveles, pertenecientes al grupo A, podrían corresponder a estadios principalmente juveniles, por el contrario, los ejemplares de tamaños mayores pertenecientes al grupo B (>4 mm de longitud) sugieren estadios adultos. Los individuos que se encuentran entre estos dos grupos probablemente correspondan a estadios subadultos o adultos (Figura 35).

Los individuos adultos presentan abundantes bandas estrechas en la zona dorsal del caparazón (~0,01 mm de ancho) que cambian a bandas más amplias ($\geq 0,1$ mm de ancho), con algunas bandas estrechas intermedias en las zonas central y ventral. Por el contrario, los individuos juveniles sólo poseen pocas bandas de crecimiento entre 20-30 y estrechas en toda la valva, que ocasionalmente llegan a 0,08 mm de ancho (Figura 35). Además, se observaron diferencias en la ornamentación entre los dos tamaños del caparazón, la ornamentación en las valvas pequeñas exhibe un patrón reticular de pequeñas areolas, sin embargo en las conchillas más grandes, la ornamentación cambia de reticular a estrías radiales en la zona ventral y posterior del caparazón (Figura 18).

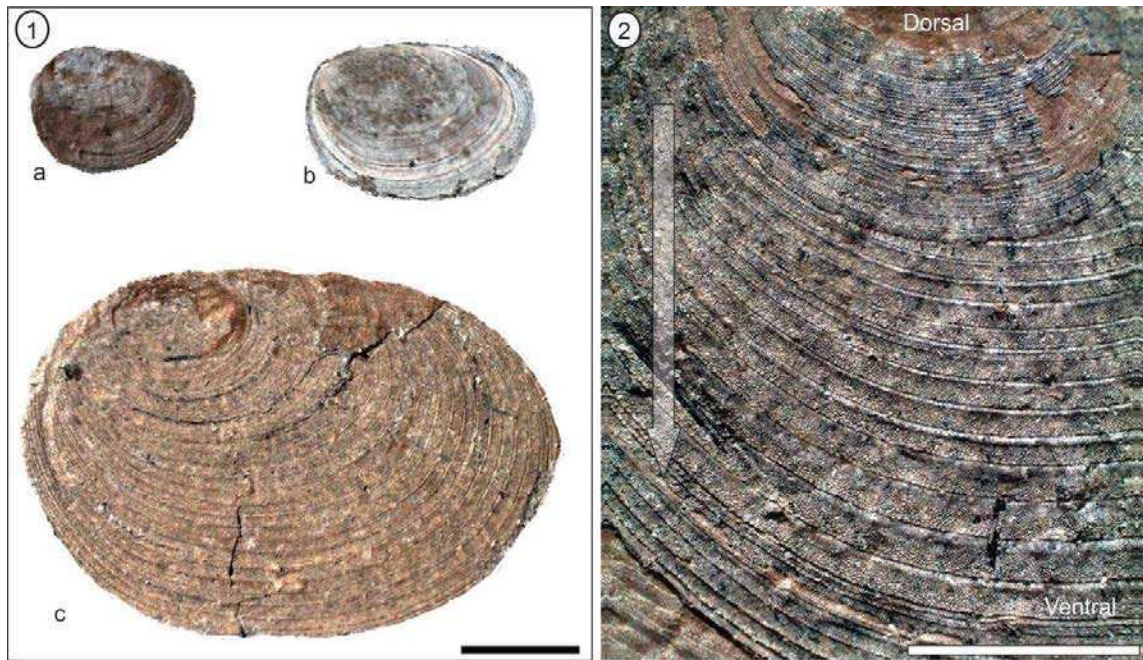


Figura 35. 1. Imágenes de los diferentes estadios crecimiento de la especie *C. taschi*: a, individuo pequeño (juvenil) con bandas de crecimiento estrechas, b individuo intermedio (sub-adulto), c, individuo de mayor tamaño (adulto) con bandas de crecimiento amplias en la zona central y ventral. 2. Imagen de la conchilla donde la flecha indica la dirección del crecimiento de los individuos. Escala gráfica 1=1mm; 2=0,5mm.

En varios ejemplares, principalmente del nivel LH3, se observaron discontinuidades en el desarrollo de las líneas y bandas de crecimiento, en la zona ventral media y posterior de la conchilla (Figura 36). Estas discontinuidades abarcan desde 2 a 5 bandas de crecimiento y con un arqueamiento de las líneas en dirección dorsal. Las marcas probablemente estén reflejando un impedimento normal de la muda durante un momento específico.

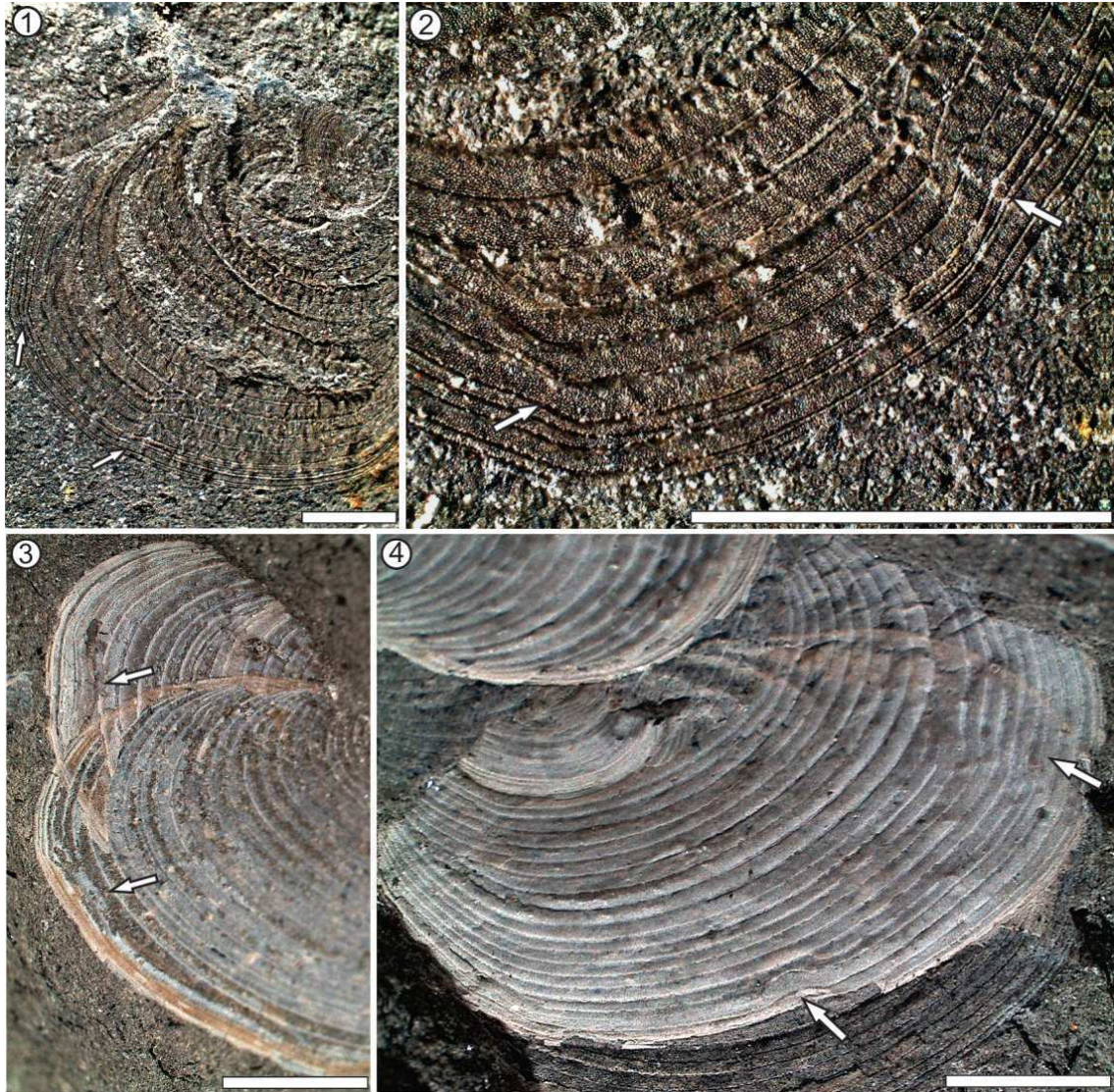


Figura 36. Discontinuidades en las líneas y bandas de crecimiento en las valvas de *C. taschi* (MEF-PI N° 1889). 1-2. Valvas con dos marcas en la zona ventral-posterior. 3. Marca en la valva izquierda y derecha del mismo caparazón en la zona posterior. 4. Valvas con dos marcas, una en la zona ventral y otra en la zona postero-ventral. Escala gráfica 1-4=1 mm.

Dimorfismo

En la observación de los caparazones de *C. taschi*, se diferenciaron dos morfotipos. El primero (M1) mantiene un contorno redondeado (subcircular) con margen dorsal convexo, que pasa gradualmente al margen posterior, este margen presenta su punto más extremo hacia la zona ventral. El segundo (M2) es más alargado, con margen dorsal recto, que pasa con ángulo pronunciado al margen posterior, el margen anterior es más convexo con respecto al primer morfotipo (Figura 37, ver en Anexo Figuras 40 y 41).

Estos dos morfotipos fueron distinguidos tanto en las conchilla más pequeñas (juveniles) como en las conchillas más grandes (adultos).

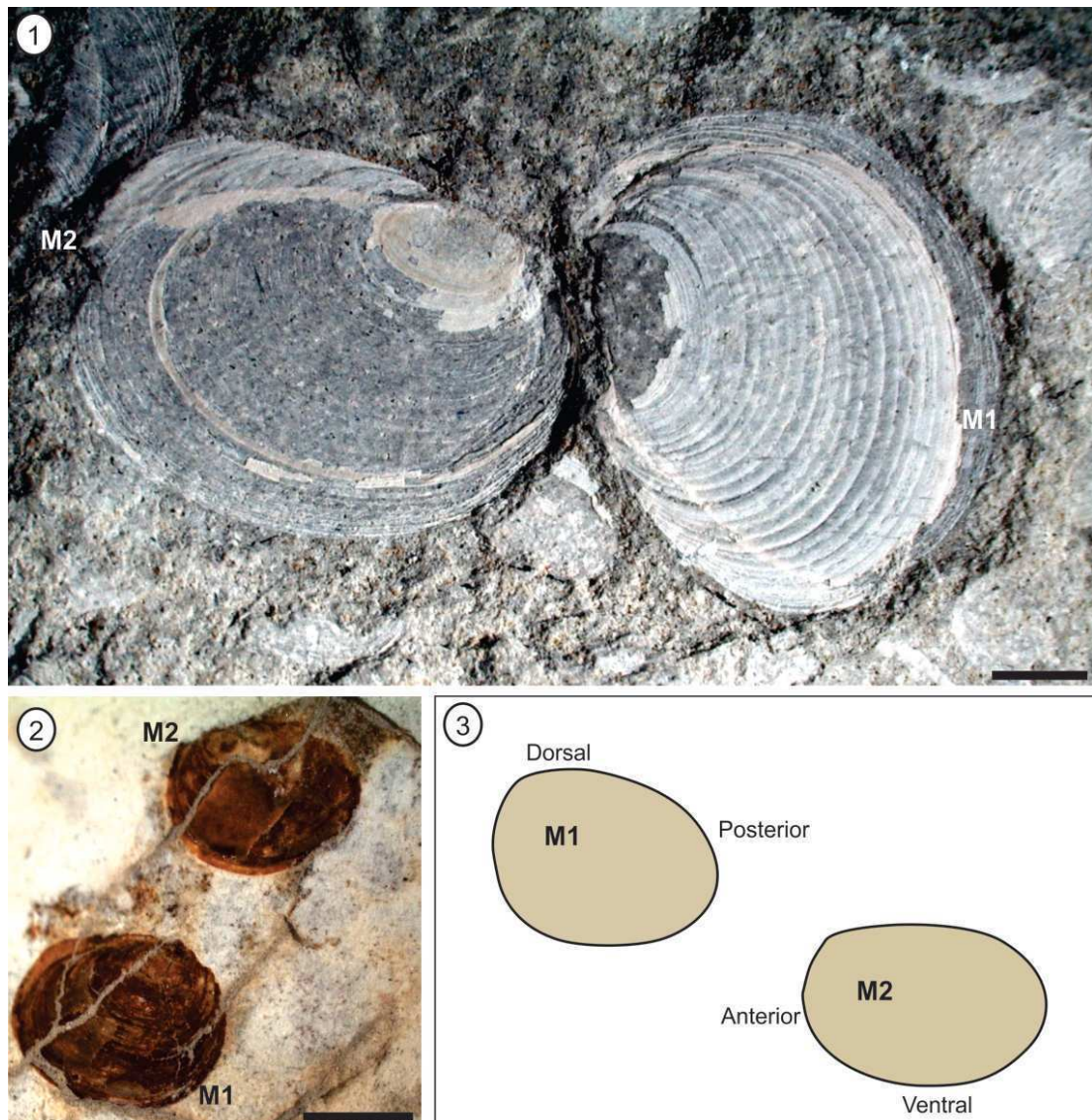


Figura 37. Dimorfismo de *C. taschi*. 1-2 Imágenes tomadas del microscopio óptico de los dos morfotipos en distintos niveles. 1. Adultos del nivel LH3. 2. Juveniles del nivel LH4. 3. Esquema de los contornos para cada morfotipo. Escala gráfica 1-2=1 mm.

Litofacies

Los cinco niveles con espinicaudados corresponden a la litofacies Limo volcánico con restos vegetales. Los niveles LH1, LH2, LH4 y LH5 presentan como características sedimentarias, laminación paralela de bajo régimen (generado por una velocidad baja de la corriente) y en los niveles LH3, LH4 laminación ondulítica (Tabla 5).

En todos los niveles se observaron restos vegetales asociados, algunos de ellos son restos completos de tallos, hojas y frutos (Figuras 40 y 41). Las briznas son abundantes y presentan una orientación paralela en planta sobre la roca (excepto el nivel LH2).

En el nivel LH4 se distinguen dos episodios de flujo fluido separados por una superficie de oxidación generada por un breve evento de exposición aérea del cuerpo de agua, lo que indicaría momentos de inundación y desecación del cuerpo de agua (Figura 41).

En resumen, las litofacies y las estructuras sedimentarias de los niveles analizados demuestran un ambiente lacustre de baja energía con aporte de cenizas volcánicas y presencia de materia orgánica.

Por las características litológicas y con evidencias de un flujo de baja energía y la ausencia de incompatibilidad ecológica es posible distinguir a estas asociaciones fósiles de espinicaudados como carácter autóctono.

Nivel	Litofacies	Estructuras sedimentarias	Restos asociados
LH1	Limo volcánico con abundante materia orgánica	Laminación paralela de bajo régimen	Briznas
LH2	Limo volcánico	Laminación paralela de bajo régimen	Briznas
LH3	Limo volcánico	Laminación ondulítica	<i>Elatocladus</i> sp., cono de <i>Araucaria</i> sp. y briznas
LH4	Limo volcánico sobre tufita	Laminación ondulítica y paralela de bajo régimen.	<i>Elatocladus</i> sp. y briznas
LH5	Limo volcánico	Laminación paralela de bajo régimen	<i>Elatocladus</i> sp. y briznas

Tabla 5. Litofacies, estructuras sedimentarias y fósiles asociados en cada uno de los cinco niveles.

Análisis químico

El análisis de EDX en el resto del caparazón de *C. taschi* y de la roca hospedante, permitió observar diferencias en la composición química de ambos (Figura 38). Las diferencias más importantes se encuentran en las concentraciones de los siguientes elementos químicos: silicio (Si), flúor (F), calcio (Ca), fósforo (P) y aluminio (Al). El sedimento contiene grandes cantidades de Si, pero carece o tiene en menor cantidad en los demás elementos químicos. Por el contrario, el caparazón exhibió una composición diferente con muy poca o nula presencia de Si. Estos elementos químicos estarían relacionados a la presencia principalmente de silicatos, para el sedimento y fosfato mineral, para los caparazones.

Las muestras A1-A4 fueron tomadas en la zona antero-dorsal del caparazón y las muestras A5 y A6 son de la roca. Por otra parte, las muestras B1-B8 fueron obtenidas en la zona ventral. Todas estas muestras exhibieron diferencias en las concentraciones de los elementos químicos (Tabla 7, Anexo). Por ejemplo, las muestras A1, A2, A3, A4, B5 y B6 presentaron mayores concentraciones principalmente de F, P y Al, y poca o ninguna concentración de Si (Figura 37).

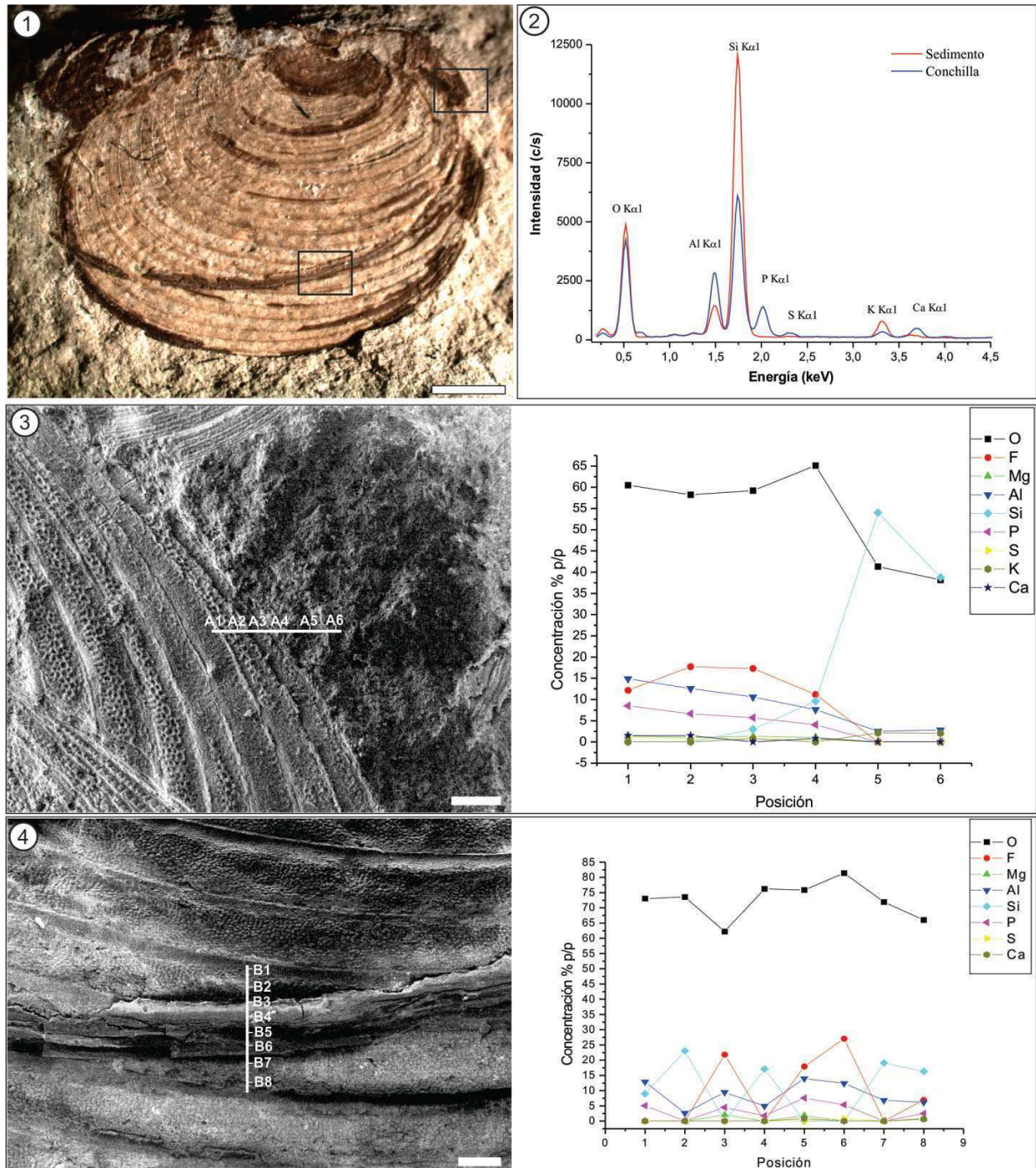


Figura 38. Análisis de EDX del caparazón de *C. taschi* del nivel LH5. 1. En el rectángulo se indican las secciones donde fueron tomadas las mediciones. 2. Espectros químicos del caparazón

y del sedimento. 3 y 4. Secciones analizadas en la parte antero-dorsal y ventral del caparazón, con sus respectivos resultados graficados a la derecha de cada imagen. Escala gráfica 1=1mm; 3-4=0,01 mm.

Esta variabilidad en las concentraciones químicas fue analizada a través del PCA (Análisis de componentes principales) para explicar el comportamiento de la variancia de estas muestras (Tabla 8). Como resultado, los dos primeros componentes explican el 77% de la variancia de las muestras. El primer componente (con el 57%) determina la presencia de Si para valores positivos y F, P y Al para valores negativos, es decir, la concentración de Si es inversamente proporcional a la concentración de estos otros elementos. El segundo componente (con el 19 %) muestra valores positivos para el O (oxígeno) y valores negativos principalmente para el Ca y Na (sodio) (Figura 39). Por consiguiente, cuando se observa la distribución de las muestras según estos dos componentes, se logra visualizar el agrupamiento de muestras y la diferenciación de unas con otras. Por ejemplo, las muestras de roca A5 y A6, poseen valores muy positivos para la concentración de Si. De esta manera se identificaron tres grupos (Figura 39): 1) A5 y A6 corresponden a la roca con altas concentraciones de Si pero ninguna presencia de Al, P y F; 2) A1, A2, A3, B5 y B6 representan a restos del caparazón con mayor concentración de Al, P y F y poco o nula evidencia de Si; 3) B1, B2, B3, B4, B7, B8 y A4 con valores intermedios a los otros dos grupos y corresponderían a una transición entre el resto del caparazón y la roca, probablemente debido a una desintegración parcial de las valvas. Además, las muestras que se incluyen en el grupo 2 coinciden con una zona del caparazón con coloración más intensa que las muestras incluidas en el grupo 3. Por consiguiente, estas diferencias de coloración podrían estar reflejando las distintas concentraciones de los elementos químicos dentro de un mismo caparazón (Figura 38).

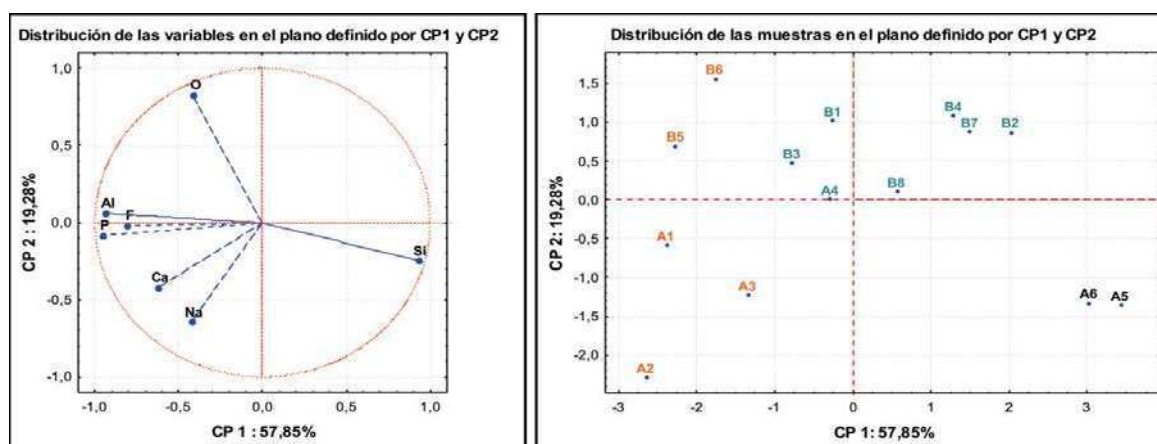


Figura 39. Resultados del análisis PCA exhibiendo el comportamiento de las variables (a la izquierda) y de las muestras según las variables (derecha). Se distinguieron tres grupos de muestras según la concentración de los elementos químicos.

ANEXO LOCALIDAD CAÑADÓN LAHUINCÓ

Figuras y Tablas

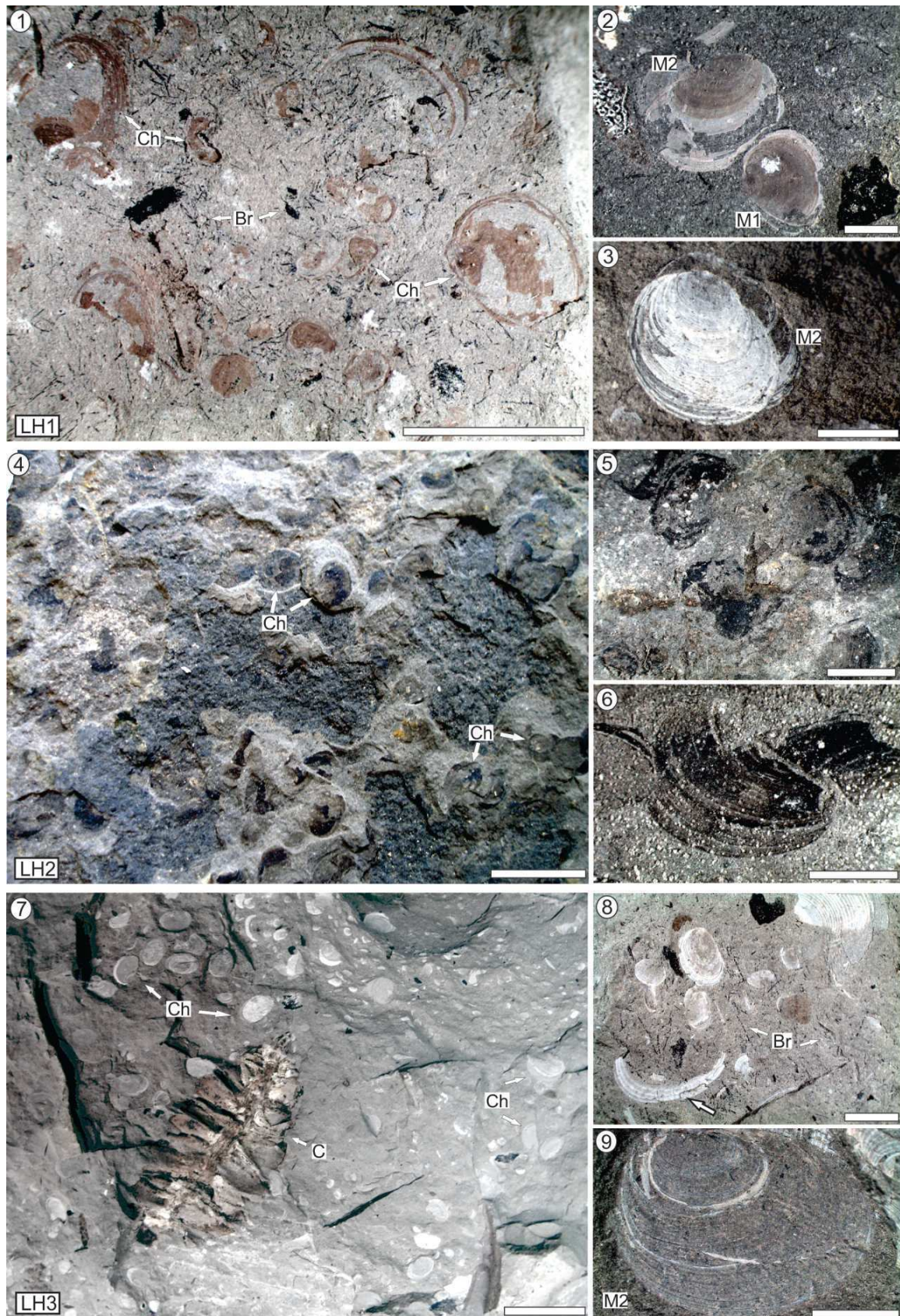


Figura 40. Niveles analizados con restos de caparazones de *C. taschi* en la localidad cañadón Lahuincó. 1-3. Nivel LH1 (MEF-PI N° 1889). 4-6. Nivel LH2 (CTES-PZ -7.678). 7-9. Nivel LH3 (CTES-PZ -7.679). 8. la flecha indica fragmento de las últimas bandas de crecimiento del

caparazón asociado al proceso de muda. Ch= Caparazones de espinicaudados; Br= briznas; C= Cono de *Araucaria* sp.; M1= morfotipo 1; M2= morfotipo 2. Escala gráfica 1,4,7= 10mm; 2-3,5-6,8-9= 2mm.

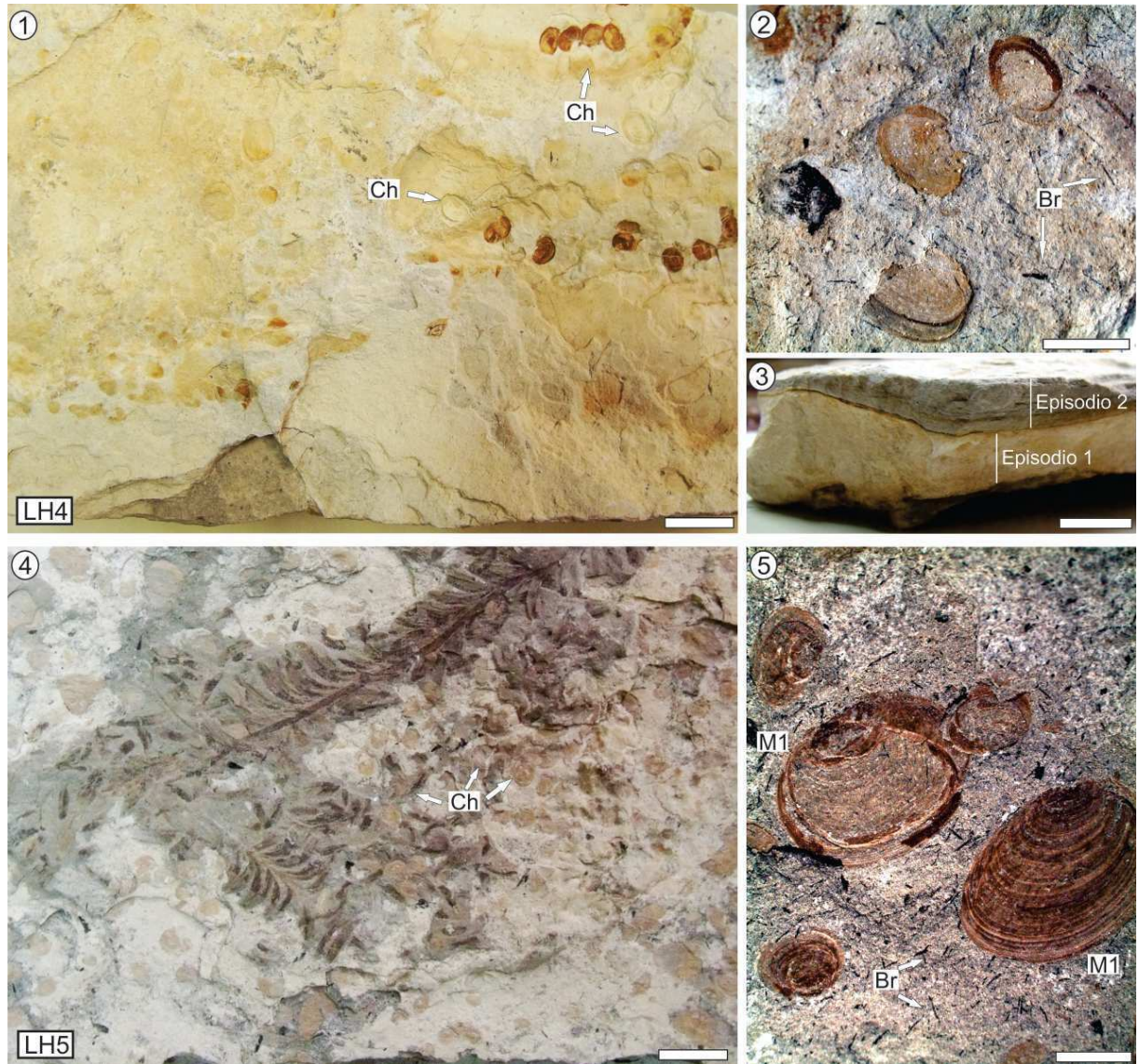


Figura 41. Niveles con restos de caparazones de *C. taschi* en la localidad cañadón Lahuincó. 1-3. Nivel LH4 (CTES-PZ -7.680). 3. se observan dos episodios de sedimentación lacustres separadas por un superficie de oxidación. 4-5. Nivel LH5 (CTES-PZ -7.678). 4. presencia de hojas de *Elatocladus* sp. Ch= Caparazones de espinicaudados; Br= briznas; M1= morfotipo 1; M2= morfotipo 2. Escala gráfica, 1,3-4= 10mm; 2,5= 2mm.

Nivel	Variable	n (especímenes)	Media (mm)	Test <i>Shapiro-Wilks</i>
LH1	Longitud	42	3,40	p= 0,0001
	Altura	42	2,49	p= 0,0001
LH2	Longitud	45	5,47	p= 0,4380
	Altura	45	4,08	p= 0,0643
LH3	Longitud	108	3,00	p= 0,0001
	Altura	108	2,22	p= 0,0001
LH4	Longitud	32	3,23	p= 0,5096
	Altura	32	2,34	p= 0,7728
LH5	Longitud	89	2,57	p= 0,0001
	Altura	89	2,00	p= 0,0001

Tabla 6. Resultados del test de normalidad (*Shapiro-Wilks* modificado) para los niveles LH1-5. Los niveles LH1, LH3 y LH5 presentaron diferencias significativas rechazando la hipótesis H_0 y aceptando la hipótesis H_1 . Por el contrario, los demás niveles aceptan la hipótesis H_0 .

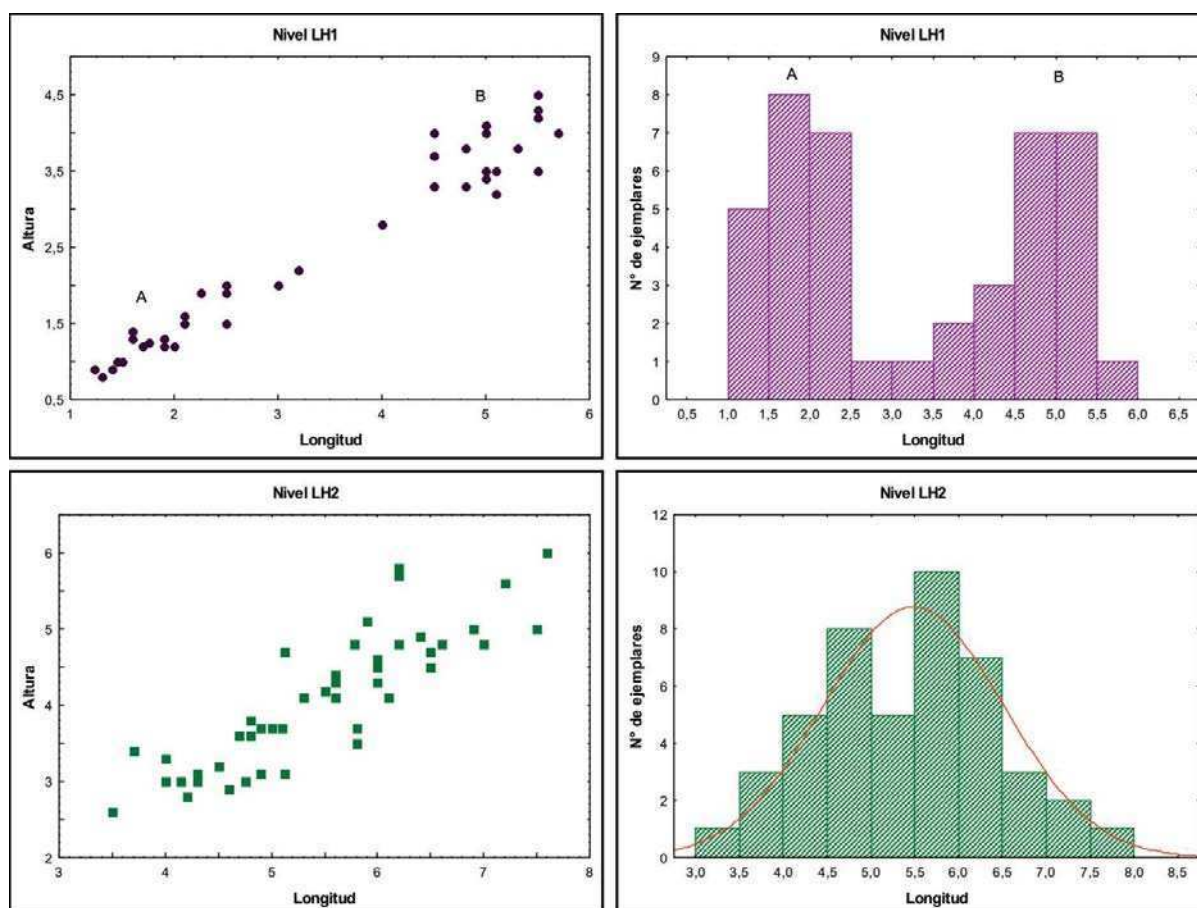


Figura 42. Gráficos de dispersión y gráficos de barras para los niveles LH1 y LH2. Se observaron dos agrupamientos independientes (A y B) para el nivel LH1. No obstante, el nivel LH2 presentó una distribución normal, formando un solo grupo, con mayor abundancia de individuos entre 5 y 6 mm de longitud.

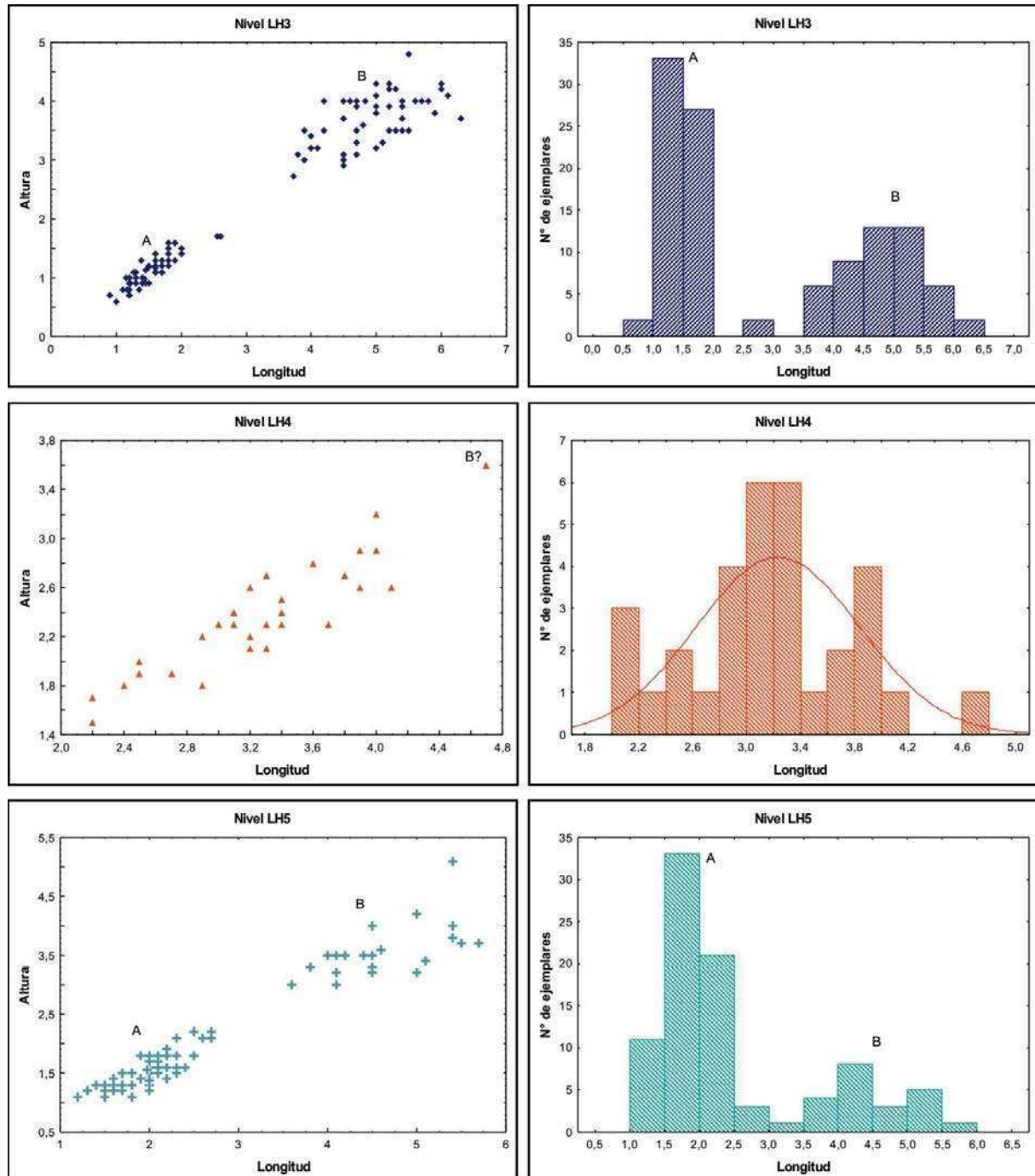


Figura 43. Gráficos de dispersión y gráficos de barras para los niveles LH3, LH2 y LH5. Se observaron dos agrupamientos independientes (A y B) para los niveles LH3 y LH5. Sin embargo, el nivel LH4 presentó una distribución normal y exhibe un solo grupo con mayor abundancia de individuos con tamaños de 3 mm promedio de longitud.

Análisis de EDX en una conchilla de <i>C. taschi</i> en el nivel LH5													
Muestras	O	F	Na	Mg	Al	Si	P	S	K	Ca	Ti	Fe	Zn
A1	60,48	12,17	0	1,41	14,9	0	8,51	1,02	0	1,5	0	0	0
A2	58,24	17,72	1,37	1,09	12,59	0	6,63	0,84	0	1,52	0	0	0
A3	59,22	17,32	1,29	1,33	10,58	2,99	5,71	0,81	0,74	0	0	0	0
A4	65,13	11,18	0	1,06	7,64	9,63	4,06	0,49	0	0,81	0	0	0
A5	41,31	0	0	0	2,52	54,01	0	0	2,16	0	0	0	0
A6	38,17	0	0	0	2,84	38,76	0	0	2,05	0	18,17	0	0
B1	73,04	0	0	0	12,9	9	5,06	0	0	0	0	0	0
B2	73,56	0	0	0	2,65	23,05	0	0	0,74	0	0	0	0
B3	62,21	21,83	0	2,03	9,47	0	4,45	0	0	0	0	0	0
B4	76,25	0	0	0	4,93	17,07	1,75	0	0	0	0	0	0
B5	75,85	17,93458	0	1,79	13,97	0	7,55	0	0	0,85	0	0	0
B6	81,4	27,03699	0	0	12,37	0	5,34	0,88	0	0	0	0	0
B7	71,91	0	0	0	6,84	19,07	0	0	2,17	0	0	0	0
B8	66,02	6,93	0	0,87	6,16	16,34	2,46	0,58	0	0,63	0	0	0

Tabla 7. Resultados de EDX para las muestras A1-6 y B1-8 con los valores de las concentraciones de los distintos elementos químicos.

Componentes principales (CP)	Autovalores	Total de la Variancia	Autovalores Acumulativo	% Acumulativo
1	4,049374	57,84820	4,049374	57,8482
2	1,349270	19,27528	5,398644	77,1235
3	0,747351	10,67644	6,145995	87,7999
4	0,478308	6,83297	6,624303	94,6329
5	0,266407	3,80581	6,890710	98,4387
6	0,076113	1,08733	6,966823	99,5260
7	0,033177	0,47396	7,000000	100,0000

Tabla 8. Resultados de la matriz de correlación de los Autovalores y la relación estadística.

Tablas de datos obtenidos de los parámetros morfométricos en cada nivel utilizados para los diferentes análisis:

Nivel LH1														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	5	4,1	3	1,4	0,35	0,7	2	2,1	2,7	0,82	50	0,02-0,17	no	
2	1,6	1,4	0,9	0,3		0,3	0,3	0,2	0,9	0,875	33	0,01-0,06	no	
3	4	2,8	2,1	1	0,3	0,7	1	1	1,9	0,7	60	0,01-0,07	Zona media	
4	5,3	3,8	3,1	1,6	0,6	0,9	1,4	1,3	2,4	0,716981	50	0,02-0,14	no	
5	1,3	0,8	0,5	0,3	0,4	0,2	0,35	0,27	0,8	0,615385			-	no se observan las bandas
6	1,23	0,9								0,731707			-	no se observan las bandas
7	1,4	0,9								0,642857			-	no se observan las bandas
8	1,45	1								0,689655			-	no se observan las bandas
9	1,9	1,3	0,9	0,3			0,6	0,5	0,8	0,684211	35	0,01-0,04	Generalizado	
10	1,7	1,2	0,9	0,6	0,25	0,4	0,4	0,5	0,9	0,705882			-	no se observan las bandas
11	5,1	3,5	2,8	1,4						0,686275	60	0,03-0,1	Zona ventral	
12	2,26	1,9	1	0,5	0,2	0,4	0,7	0,77	1,16	0,840708	45	0,02-0,04	-	
13	2,1	1,5								0,714286			-	no se observan las bandas
14	2,1	1,6	0,9	0,5	0,18	0,4	0,5	0,8	0,9	0,761905	35	0,01-0,03	-	
15	5,1	3,2	2,9	1,16	0,4	1,3		1,6		0,627451	58	0,02-0,18	Zona ventral	
16	4,8	3,8								0,791667		0,02-0,18	Zona ventral	
17	1,9	1,2	1			0,5		0,6	1	0,631579	32	0,01-0,05	-	
18	1,9	1,3								0,684211			-	no se observan las bandas
19	2,1	1,5		0,7	0,3		0,5		1,3	0,714286	50	0,01-0,03	Zona ventral	
20	5	3,4							3	0,68		0,01-0,2	Zona ventral	
21	4,5	4	1,9	1		1,3	2	2	2,5	0,888889		0,01-0,025	Zona ventral	
22	5,5	4,5	2							0,818182	50	0,01-0,1	Zona ventral	
23	5,5	3,5								0,636364			-	no se observan las bandas
24	4,8	3,3								0,6875			-	no se observan las bandas
25	4,5	3,7	2,3	2	0,5	1,5	2	2,2	3	0,822222		0,03-0,07	Zona ventral	
26	5,7	4								0,701754			-	no se observan las bandas
27	5,5	4,2					1,5	2	2,6	0,763636		0,02-0,15	Zona ventral	
28	5	4,1	2,3	1,5	0,6	1	1,6	2	2,5	0,82	53	0,01-0,1	Zona ventral	
29	5	3,5								0,7		0,01-0,1	Zona ventral	
30	3	2	1,5	0,8	0,3	1	0,7	1	1,5	0,666667	40	0,01-0,03	Zona ventral	

31	2,5	2	1	1	0,3	1	1	1,5	1,5	0,8	43	0,02-0,03	Zona ventral	
32	4,5	3,3	2	1	0,5	1,3	1,5	2	1,5	0,733333	55	0,02-0,1	Zona ventral	
33	3,2	2,2	2	1,2	0,4	0,7	1	1	1,5	0,6875	41	0,01-0,03	Generalizado	
34	1,75	1,25	1							0,714286	30	0,01-0,03	Generalizado	
35	2,5	1,9	1,2	0,7	0,4	0,8	1	1,2	1	0,76	36	0,01-0,04	Generalizado	
36	5	4	3	1,3	0,6	1,4	1,5	1,5	2,5	0,8	52	0,02-0,15		
37	5,5	4,3	3	1	0,3	1,5	1,5	1,5	3,3	0,781818	57	0,02-0,17	no	
38	1,5	1								0,666667	23	0,01-0,02	Generalizado	
39	4	2,8	1,7	1	0,4	1	1,3	1,5	2	0,7	53	0,01-0,1	Zona media	
40	2,5	1,5								0,6				no se observan las bandas
41	2	1,2								0,6				no se observan las bandas
42	1,6	1,3								0,8125				no se observan las bandas

Nivel LH2														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	4,6	2,9								0,630435				no se observan las bandas
2	4	3,3								0,825				
3	6,2	5,8	3,3	1,9	0,8	1,1	2	2,9	3,5	0,935484	50	0,02-0,14	Zona ventral	
4	6,5	4,7	3,4	1,9	0,6	1,7	1,8	1,9	3,9	0,723077	44	0,01-0,15		
5	6,1	4,1	3,3				1,5	1,9	2,9	0,672131		0,01-0,13		
6	4	3								0,75				
7	6,5	4,5								0,692308	48	0,02-0,14	Zona ventral	
8	5,6	4,3								0,767857				no se observan las bandas
9	7,2	5,6								0,777778				
10	7,1									0		0,02-0,145		
11	6	4,5								0,75				no se observan las bandas
12	5,8	3,5								0,603448				no se observan las bandas
13	4,9	3,7								0,755102		0,02-0,12		
14	3,7									0		0,02-0,06	Generalizado	
15	6	4,6								0,766667				no se observan las bandas

16	7	4,8								0,685714				no se observan las bandas
17	5,12	4,7								0,917969				no se observan las bandas
18	5,12	3,1								0,605469				no se observan las bandas
19	4,7	3,6								0,765957		0,01-0,08		
20	5,78	4,8								0,83045		0,02-0,12		
21	5,5	4,18								0,76				
22	5,1	3,7								0,72549				no se observan las bandas
23	5,9	5,1								0,864407	55	0,02-0,17		
24	6,4	4,9								0,765625				no se observan las bandas
25	4,9	3,1								0,632653				no se observan las bandas
26	4,75	3	2,2	1	0,4	1,2	0,9	1,1	2,5	0,631579				no se observan las bandas
27	4,15	3								0,722892				no se observan las bandas
28	4,8	3,8								0,791667		0,02-0,1	Zona dorsal	
29	7,6	6								0,789474		0,02-0,19		
30	5,3	4,1								0,773585		0,02-0,08		
31	3,7	3,4								0,918919		0,02-0,1		
32	4,5	3,2								0,711111		0,2-0,14		
33	5,6	4,4								0,785714		0,01-0,1		
34	6,2	4,8	3,1	1,5	0,6	1,5	1,8	1,7	2,9	0,774194		0,02-0,09		
35	5,6	4,1								0,732143				
36	4,8	3,6								0,75		0,02-0,17	Zonaventral	
37	5	3,7								0,74		0,02-0,1	Zona ventral	
38	6,6	4,8								0,727273		0,01-0,12	Zona media	
39	4,3	3,1								0,72093				no se observan las bandas
40	4,2	2,8								0,666667				no se observan las bandas
41	5,8	3,7								0,637931		0,02-0,14	Zona ventral y media	
42	6	4,3								0,716667		0,02-0,1		
43	6,2	5,7								0,919355				no se observan las bandas
44	7,5	5								0,666667		0,01-0,05	Generalizado	
45	4,3	3								0,697674				no se observan las bandas
46	3,5	2,6								0,742857		0,02-0,1		
47	6,9	5								0,724638		0,02-0,1	Zona dorsal	

Nivel LH3														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	4,9	3,5	2,8	0,7	0,16	1,15	1	1,35	2,2	0,714285714	62	0,01-0,17	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
2	5	3,8								0,76	54	0,01-0,16	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
3	4,7	3,1								0,659574468	50	0,01-0,18	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
4	4,5	2,9				1,2				0,644444444	58	0,01-0,17	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
5	1,6	1,17	0,8	0,4		0,4	0,48	0,5	0,88	0,73125	35	0,01-0,03		juvenil?
6	1,22	0,9								0,737704918		0,01-0,025		juvenil?
7	5,2	3,5					1,7	1,1	2,2	0,673076923	50	0,01-0,16	Zona ventral	-----
8	1,27	1,09	0,6	0,3			0,34	0,6	0,75	0,858267717	36	0,01-0,05		juvenil?
9	1,44	0,98	0,68	0,45	0,18	0,25	0,4	0,4	0,7	0,680555556	30	0,01-0,05		juvenil?
10	1,8	1,3	0,7	0,4	0,14	0,5	0,5	0,59	0,9	0,722222222	27	0,01-0,05		juvenil?
11	3,73	2,72	1,66	0,9	0,4	1,1	1,2	1,1	1,6	0,72922252	43	0,01-0,1	Zona ventral	-----
12	5,6	4		1,75				1,4		0,714285714	50	0,01-0,18		Estrech. en zona dorsal
13	4,82	4								0,829875519		0,01-0,19	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
14	1,5	1,18		0,48		0,4	0,5	0,43	0,9	0,786666667	30	0,01-0,03		juvenil?
15	1,4	0,9		0,7		0,4	0,3	0,4	0,7	0,642857143	34	0,01-0,02	Generalizado	juvenil?
16	1,4	1	0,8	0,4	0,1	0,35	0,3	0,5	0,9	0,714285714	48	0,01-0,035	Generalizado	juvenil?
17												0,02-0,18	Generalizado	Fragmento de adulto
18	1,7	1,1	0,8							0,647058824	30	0,01-0,035		juvenil?
19	1,15	1								0,869565217			Generalizado	juvenil?
20	1,5	0,9	0,7							0,6			Generalizado	juvenil?
21	1,4	0,9								0,642857143			Generalizado	juvenil?
22		4,1								#¡DIV/0!		0,02-0,23	no	Estrech. en zona dorsal
23	1,45	1,14	0,6	0,3	0,1	0,27	0,5	0,4	0,6	0,786206897	37	0,01-0,035		juvenil?
24	1,17	0,8								0,683760684			Generalizado	juvenil?
25	1,2	1								0,833333333		0,01-0,03	Generalizado	juvenil?
26	1,4	0,9							0,7	0,642857143	34	0,01-0,02		juvenil?
27	5	3,9	2,1	1,2		1,4		2	3	0,78	64	0,02-0,2	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
28	4,5	4	1,8	0,8	0,3	1	1,7	1,8	2	0,888888889	60	0,01-0,1	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal

29	5,5	3,5	2,9	1,1	0,4	1,3	1,3	1,36	2,9	0,636363636	63	0,01-0,13	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
30	1,4	1								0,714285714	-----		-----	-----
31	5	3,2								0,64	-----		-----	-----
32	5,2	4,2								0,807692308	-----	0,01-0,19	no	Estrech. en zona dorsal
33	2,56	1,7	1	0,4						0,6640625	40	0,01-0,04	Zona nedia	-----
34	5,4	4	2,7	1,7	0,5	1,5	1,8	1,5	2,7	0,740740741	60	0,01-0,18	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
35	5,7	4	3,2	1,2	0,6	1,5	1,5	1,9	2,6	0,701754386	62	0,01-0,17	no	-----
36	2,6	1,7	1,3	0,5	0,1	0,5	0,6	0,7	1,3	0,653846154	40	0,01-0,03	-----	-----
37	1,3	1	0,6	0,5	0,2	0,2	0,4	0,5	0,8	0,769230769	35	0,01-0,03	Generalizado	-----
38	1,7	1,1	0,7	0,2	0,1	0,4	0,4	0,4	0,7	0,647058824	27	0,01-0,025	Generalizado	-----
39	1,2	0,8								0,666666667	-----	-----	-----	-----
40	1	0,6								0,6	-----	-----	-----	-----
41											-----	0,02-0,15	no	Fragmento, Adulto?
42	1,6	1,1	0,6							0,6875	34	0,01-0,04	-----	-----
43	5,4	3,9								0,722222222	50	0,01-0,2	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
44	1,8	1,2	0,8	0,4	0,1	0,3	0,4	0,4	0,8	0,666666667	35	0,01-0,03	-----	-----
45	4,5	3								0,666666667	56	0,01-0,1	Zona central	Estrech. en zona dorsal
46	1,6	1,4	0,7	0,4	0,1	0,3	0,7	0,8	0,7	0,875	45	0,01-0,02	Generalizado	-----
47	1,2	1								0,833333333	-----	-----	-----	-----
48	5	4,1	2,7	1,5	0,5	1	1,3	1,9	2,4	0,82	65	0,01-0,2	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
49	1,45	0,9								0,620689655	27	0,01-0,02	-----	-----
50	5,3	3,5								0,660377358	-----	0,02-0,15	-----	-----
51	1,8	1,2	0,8	0,4	0,1	0,4	0,3	0,6	1	0,666666667	35	0,01-0,03	-----	-----
52	1,1	0,8	0,5	0,2	0,08	0,2	0,2	0,4	0,6	0,727272727	30	0,01-0,02	-----	-----
53	1,3	1								0,769230769	-----	-----	-----	-----
54	3,9	3								0,769230769	-----	0,01-0,18	Generalizado	Estrech. en zona dorsal
55	5,8	4		1,3		1,4	1,5	1,6	3	0,689655172	55	0,01-0,16	no	Estrech. en zona dorsal
56	1,3	0,9								0,692307692	-----	-----	-----	-----
57	4,5	3,7								0,822222222	-----	0,02-0,19	Zona ventral	Marcas?

58	5,9	3,8								0,644067797	-----	0,02-0,13		Marcas?
59	5,5	4,8								0,872727273	57	0,01-0,19	Zona ventral	-----
60	5,4	3,7		1,7	0,5	1,6	1,3	1,8	2,9	0,685185185	60	0,01-0,17	no	Estrech. en zona dorsal
61	5,1	3,3								0,647058824	-----	0,01-0,09	-----	Estrech. en zona dorsal
62	1,6	1,2	0,6	0,4	0,2	0,3	0,3	0,7	0,9	0,75	36	0,01-0,02	Generalizado	-----
63	1,6	1,1	0,7	0,5	0,1	0,2	0,5	0,5	0,7	0,6875	40	0,01-0,02	Generalizado	-----
64	1,6	1,2	0,8	0,4	0,1	0,4	0,5	0,7	0,9	0,75	35	0,01-0,02	Generalizado	-----
65	1,8	1,3	0,9	0,6	0,15	0,4	0,5	0,6	0,8	0,722222222	41	0,01-0,03	-----	-----
66	1,7	1,1								0,647058824	-----	0,01-0,02	Generalizado	-----
67	4,5	3,1								0,688888889	-----	0,01-0,1	-----	Estrech. en zona dorsal
68	1,8	1,6	0,8	0,6	0,9	0,2	0,6	0,7	0,7	0,888888889	50	0,01-0,04	Generalizado	-----
69	1,38	1,3								0,942028986	30	0,01-0,02	-----	-----
70	4	3,4								0,85	-----	0,01-0,2	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
71	2	1,4	1,2	0,4	0,15	0,3	0,3	0,5	0,9	0,7	51	0,01-0,02	Generalizado	-----
72	1,2	0,8								0,666666667	-----	-----	-----	-----
73	6,1	4,1								0,672131148	60	0,01-0,13	-----	Marcas en conchilla
74	1,2	0,9								0,75	-----	-----	-----	-----
75		4,8									-----	0,02-0,13	-----	Estrech. en zona dorsal
76	1,35	0,8	0,7	0,3		0,3	0,4	0,48	0,7	0,592592593	30	0,01-0,02	-----	-----
77	1,8	1,4	0,8	0,5		0,2	0,6	0,59	0,7	0,777777778	40	0,01-0,03	-----	-----
78	1,3	1,1								0,846153846	30	0,01-0,02	-----	-----
79	1,6	1,3								0,8125	-----	-----	-----	-----
80	1,2	1								0,833333333	---	-----	-----	-----
81	1,2	0,9								0,75	-----	-----	-----	-----
82	4,5	3,1	1,9	0,8	0,2	1,3	0,9	1,4	1,7	0,688888889	65	0,01-0,19	no	Estrech. en zona dorsal
83	1,5	1,2								0,8	30	0,01-0,02	Generalizado	-----
84	1,2	0,7								0,583333333	-----	-----	-----	-----
85	5,4	3,5								0,648148148	-----	0,02-0,2	Zona ventral	-----
86	5,3	4,2	2,6	1,2	0,4	1,5	1,8	2,6	3,1	0,79245283	-----	0,02-0,24	no	Estrech. en zona dorsal

87	1,6	1,4	0,8	0,5	0,2	0,4	0,7	0,6	0,9	0,875	50	0,01-0,02	Generalizado	-----
88	1,9	1,6								0,842105263	34	0,01-0,02	-----	-----
89	4,7	3,3	2	1	0,3	1,2	1,5	1,7	1,6	0,70212766	65	0,01-0,1	Zona media	Estrech. en zona dorsal
90	1,9	1,3								0,684210526	30	0,01-0,03	-----	-----
91	1,1	0,8								0,727272727	-----	-----	-----	-----
92	0,9	0,7								0,777777778	-----	-----	-----	-----
93	4	3,2		1,1			1,2		2,3	0,8	53	0,02-0,1	no	-----
94	4,7	3,5	2							0,744680851	65	0,01-0,15	Zona central	Estrech. en zona dorsal
95	5,2	4,3		1,6	0,5	1,4	1,4	2,2	2,6	0,826923077	57	0,02-0,18	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
96	4,2	4		1,6	0,4		1,5		2,3	0,952380952	54	0,02-0,16	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
97	1,6	1,1	0,7							0,6875	25	0,02-0,08	-----	Juvenil con bandas amplias
98	4,2	3,5								0,833333333	-----	0,01-0,16	no	Estrech. en zona dorsal
99	6	4,3				1,5		1,7		0,716666667	54	0,02-0,23	no	Estrech. en zona dorsal
100	6,3	3,7								0,587301587	50	0,01-0,15	Zona media	Estrech. en zona dorsal
101	4,8	3,6	2	1,2		1,1		1,8	2,3	0,75	55	0,02-0,16	Zona media	Estrech. en zona dorsal
102	1,7	1,3								0,764705882	41	0,01-0,03	-----	-----
103	2	1,5	0,8	0,5	0,3	0,4	0,5	0,9	0,9	0,75	40	0,02-0,08	-----	-----
104	3,8	3,1								0,815789474	60	0,01-0,1	Zona media	Estrech. en zona dorsal
105	5,2	3,9	2,4	1,3	0,3	1,2		1,8	2,9	0,75	61	0,01-0,19	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
106	1,7	1,2	1							0,705882353	35	0,01-0,03	Zona ventral	-----
107	1,2	0,7								0,583333333	-----	-----	-----	-----
108	1,7	1,2				0,4	0,48		0,7	0,705882353	40	0,01-0,02	Generalizado	-----

Nivel LH4														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	4,7	3,6	2,5	1			1,7	1,6	1,8	0,7659574	68	0,02-0,06	Zona ventral y media	Estrech. en zona dorsal
2	2,9	1,8								0,6206897	-----	-----	-----	no se observan las bandas

3	2,5	2								0,8	40	-----	-----	-----
4	2,2	1,5								0,6818182	-----	0,01-0,04	-----	-----
5	3,1	2,4								0,7741935	50	0,01-0,04	-----	-----
6	2,4	1,8								0,75	45	0,01-0,04	-----	-----
7	2,7	1,9								0,7037037	-----	-----	-----	-----
8	3,2	2,1	1,7	0,8	0,3	0,3	1	0,8	1,7	0,65625	-----	0,02-0,05	-----	-----
9	3	2,3								0,7666667	-----	-----	-----	no se observan las bandas
10	3,1	2,4								0,7741935	-----	-----	-----	no se observan las bandas
11	4	2,9								0,725	-----	0,02-0,06	-----	-----
12	2,2	1,5								0,6818182	65	0,02-0,1	Zona ventral y central	Bandas amplias en la base
13	2,5	1,9								0,76	-----	-----	-----	-----
14	2,9	2,2	1	0,5						0,7586207	-----	0,02-0,05	Generalizado	-----
15	3,6	2,8								0,7777778	-----	-----	-----	-----
16	3,3	2,3								0,6969697	50	0,02-0,05	Generalizado	-----
17	2,2	1,7								0,7727273	-----	-----	-----	-----
18	3,1	2,3								0,7419355	45	-----	-----	-----
19	3,2	2,6		0,6						0,8125	-----	0,02-0,05	Generalizado	-----
20	3,4	2,5	1,5	0,9		0,4				0,7352941	45	0,01-0,03	Generalizado	-----
21	3,4	2,4								0,7058824	-----	-----	-----	-----
22	3,3	2,7	1,7	0,7			1,2	1,4	1,4	0,8181818	-----	0,02-0,05	Generalizado	-----
23	3	2,3	1,7	0,7			0,8	0,9	1,5	0,7666667	-----	-----	-----	-----
24	3,3	2,1	2,1	0,6	0,2	0,3	0,9	0,6	1,3	0,6363636	52	0,02-0,4	Generalizado	-----
25	3,4	2,3	2	0,7			0,9	0,6	1,6	0,6764706	-----	-----	-----	no se observan las bandas
26	3,7	2,3	2,1	0,8	0,3	0,3	0,9	0,9	1,6	0,6216216	-----	-----	-----	no se observan las bandas
27	3,2	2,2	1,7	0,8	0,2	0,3	1	1	1,7	0,6875	55	0,02-0,03	Generalizado	-----
28	4,1	2,6	0,9				1	0,9	2	0,6341463	50	0,02-0,05	Generalizado	-----
29	3,9	2,9	0,8	0,9						0,7435897	55	0,02-0,05	Generalizado	-----
30	3,8	2,7								0,7105263	59	0,02-0,05	Generalizado	-----

31	3,9	2,6								0,6666667	60	0,02-0,05	Generalizado	-----
32	4	3,2	1,6	1,1	0,5	0,4	1,2	1,3	1,8	0,8	66	0,02-0,1	-----	Bandas amplias en la base

Nivel LH5														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	4,2	3,5	2	0,8	0,2	0,9	1	1,6	2,6	0,833333333	60	0,03-0,1	Zona ventral	-----
2	2	1,6								0,8	-----	-----	Generalizado	-----
3	1,8	1,5								0,833333333	-----	0,02-0,03	-----	-----
4	1,3	1,2	0,6	0,4	0,1	0,2	0,4	0,5	0,7	0,923076923	35	0,01-0,04	Generalizado	-----
5	1,2	1,1								0,916666667	-----	-----	-----	-----
6	5,4	5,1		1,9			1,5		2,2	0,944444444	50	0,02-0,19	-----	-----
7										-----	-----	0,03-0,1	Zona ventral	Fragmento Adulto
8	2,7	2,2	1	0,6	0,3	0,7	0,8	1,1	1,3	0,814814815	37	0,05-0,08	no	-----
9	5	4,2	1,9	1,7	0,8	1,8	1,4	2,7	2,6	0,84	50	0,03-0,13	Zona ventral	-----
10	2,1	1,5	0,9	0,8						0,714285714	-----	-----	-----	-----
11	4,5	3,3								0,733333333	-----	0,04-0,12		-----
12	2,2	1,9								0,863636364	-----	0,02-0,05	Generalizado	-----
13	1,9	1,4	1	0,6	0,1	0,6	0,5	0,6	1	0,736842105	-----	-----	-----	-----
14	2	1,5	1	0,5	0,1	0,4	0,4	0,6	0,9	0,75	-----	0,02-0,05		-----
15	2,3	1,5	1	0,5	0,1	0,6	0,6	0,6	1,1	0,652173913	-----	-----	-----	-----
16											-----	0,02-0,17	-----	Fragmento ventral
17	4	3,5	1,9	0,7	0,3	1	1,3	1,2	2	0,875	57	0,01-0,1	Zona central	Estrech. en zona dorsal
18	4,4	3,5	2,4	1,2	0,2	0,7	1,9	1,8	2,3	0,795454545	55	0,02-0,15	Zona ventral	-----

19											----	0,12	Zona ventral	Fragmento adulto
20	2,1	1,7	0,9	0,7	0,2	0,5	0,7	0,7	0,9	0,80952381	----	0,01-0,05	-----	-----
21	3,8	3,3								0,868421053	----	0,03-0,11	-----	-----
22	5,1	3,4	2,8	1,2	0,9	0,8	1,5	2	2,4	0,666666667	60	0,01-0,14	no	Estrech. en zona dorsal
23	1,4	1,3								0,928571429	----	-----	-----	-----
24	5	3,2								0,64	----	0,03-0,15	-----	-----
25	4,1	3				0,7		1,1		0,731707317	55	0,02-0,1	-----	-----
26	5,4	3,8	2,2	1,5						0,703703704	----	0,03-0,17	-----	-----
27	1,8	1,3	0,7	0,5						0,722222222	----	0,02-0,05	-----	-----
28	1,97	1,4	0,8	0,5			0,4	0,9		0,710659898	----	-----	-----	-----
29	1,8	1,3								0,722222222	----	-----	-----	-----
30	5,5	3,7								0,672727273	----	0,01-0,1	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
31	3,6	3	1,8	0,8	0,4	0,6	1,4	1,3	1,7	0,833333333	35	0,03-0,1	Zona ventral	-----
32	1,5	1,2								0,8	----	-----	-----	-----
33	2	1,2								0,6	----	-----	-----	no se observan las bandas
34	1,6	1,3								0,8125	----	-----	-----	no se observan las bandas
35	1,5	1,1								0,733333333	----	-----	-----	no se observan las bandas
36	1,7	1,3								0,764705882	----	-----	-----	
37											----	1,3	Zona ventral	Fragmento adulto
38	1,7	1,2								0,705882353	----	-----	-----	-----
39	1,6	1,2								0,75	----	-----	-----	no se observan las bandas
40	1,6	1,2								0,75	----	-----	-----	no se observan las bandas
41	2	1,4								0,7	----	-----		no se observan las bandas
42	2	1,3								0,65	----	-----	-----	no se observan las bandas
43	1,8	1,5								0,833333333	----	0,02-0,04	Generalizado	-----
44	2,5	2,2								0,88	----	-----	-----	no se observan las bandas
45	2	1,7								0,85	----	0,01-0,03	Generalizado	-----
46	2	1,8								0,9	----		-----	-----
47	4,6	3,6	2,5	1	0,3	0,9	1,4	1,3	1,3	0,782608696	50	0,02-0,1	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal

48	2	1,5								0,75	37	0,01-0,04	-----	-----
49	1,8	1,5								0,833333333	-----	-----	-----	no se observan las bandas
50	1,8	1,1								0,611111111	-----	-----	-----	no se observan las bandas
51	1,8	1,5								0,833333333	-----	-----	-----	no se observan las bandas
52	2	1,6	1	0,5	0,1	0,4	0,6	0,8	0,9	0,8	40	0,01-0,03	-----	-----
53	4,5	3,2	2,6	0,8	0,3	0,9	1,4	1,5	2,3	0,711111111	60	0,01-0,1	Zona ventral	Estrech. en zona dorsal
54	1,5	1,1								0,733333333	-----	-----	-----	-----
55	2,7	2,1	1,5	0,6	0,2	0,5	0,9	1	1,2	0,777777778	-----	0,01-0,05	-----	-----
56	2,4	1,6								0,666666667	-----	-----	-----	-----
57	1,5	1,3	0,5							0,866666667	50	0,01-0,02	Generalizado	-----
58	1,6	1,2	0,8	0,5		0,4	0,5	0,4	0,9	0,75	-----	-----	-----	-----
59	2,6	2,1	1,1	0,5	0,2	0,6	0,9	0,8	1,1	0,807692308	50	-----	-----	no se observan las bandas
60	1,9	1,8								0,947368421	-----	-----	-----	no se observan las bandas
61	2,3	2,1	1,2	0,5	0,2	0,4	0,7	0,8	1,3	0,913043478	50	0,01-0,04	Generalizado	-----
62	2,2	1,6	1,2							0,727272727	-----	0,01-0,04	Generalizado	-----
63	2	1,2								0,6	-----	0,01-0,04	Generalizado	-----
64	2,3	1,8								0,782608696	-----	0,01-0,04	Generalizado	-----
65	2,3	2,1								0,913043478	-----	0,01-0,04	Generalizado	-----
66	2,3	1,6								0,695652174	-----	0,01-0,04	Generalizado	-----
67	2,1	1,8								0,857142857	-----	-----	-----	-----
68	2,2	1,4	0,7	0,5	0,1	0,4	0,6	0,6	0,9	0,636363636	30	0,02-0,04	Generalizado	-----
69	2,5	1,8	1,3	0,5	0,19	0,5	0,7	0,8	1,2	0,72	45	0,02-0,05	Generalizado	-----
70	2,5	1,8	1	0,9	0,2	0,4	0,9	0,7	1,2	0,72	39	0,01-0,05	Generalizado	-----
71	1,5	1,3								0,866666667	-----	-----	-----	-----
72	2	1,6								0,8	-----	-----	-----	-----
73	2	1,38								0,69	-----	-----	-----	-----
74	4,1	3,2								0,780487805	-----	0,01-0,09	-----	Estrech. en zona dorsal
75	1,5	1,2								0,8	-----	-----	-----	-----
76	2,1	1,6	1,3	0,4	0,1	0,6	0,9	0,5	1	0,761904762	30	0,01-0,04	Generalizado	-----

77	1,97	1,56								0,791878173	-----	-----	-----	-----
78	1,5	1,3								0,866666667	-----	-----	-----	-----
79	1,5	1,1	0,9	0,3	0,1	0,2	0,6	0,5	0,6	0,733333333	-----	-----	-----	-----

LOCALIDAD CAÑADÓN ASFALTO

La localidad cañadón Asfalto se encuentra a 15 kilómetros al sur de la aldea Cerro Córdor, inmediatamente al N del cañadón Lahuincó, su dirección es oeste-este. En esta localidad se encuentra muy bien expuesta la Formación Cañadón Asfalto, con sus miembros Las Chacritas y Puesto Almada.

En esta localidad Gallego y Cabaleri (2005) y Martínez *et al.* (2007) mencionaron la presencia de los siguientes invertebrados: el espinicaudado ?*Euestheria taschi* (Eosestheriidae), ostrácodos (Darwinuloidea) y bivalvos cf. *Diplodon* y *Sphaeridae*?

AMBIENTES SEDIMENTARIOS

El Miembro Las Chacritas exhibe un espesor de 187 m (Figura 44). En su base afloran lutitas negras bituminosas, que pasan a calizas con nódulos de *chert* y con grietas de desecación, luego aparecen con mayor frecuencia calizas tobáceas con presencia de estromatolitos planares y domales, brechas carbonáticas y basaltos olivínicos (Salani, 2003). En las secciones sedimentarias es frecuente la estratificación ondulítica asimétrica (Cabaleri *et al.*, 2010c). Prosiguen espesas coladas y filones capa de basaltos olivínicos de color verde oscuro a negro, que presentan disyunción columnar poco marcada. En toda la secuencia están representados unos 12 tramos basálticos (Silva Nieto *et al.*, 2002a). Sobre estos basaltos, continúan calizas de color castaño claro, en ocasiones bioturbadas, con fina laminación algal difusa, estromatolitos planares y domales. Las calizas se encuentran interestratificadas con lutitas y limolitas de color gris verdoso a negro, con abundantes restos de conchillas (Cabaleri y Armella, 1999; Cabaleri *et al.*, 2005). Sobre los basaltos superiores registra una secuencia evaporítica, en la que se identificaron niveles de calizas de textura brechosa, bancos de yeso y sílice. El Miembro Las Chacritas culmina con una secuencia de 18 m integrada por pelitas negras con intercalaciones de tobas, areniscas tobáceas y calizas en la parte basal (Cabaleri *et al.*, 2010c). Los afloramientos del Miembro Puesto Almada, alcanzan un espesor de 25 m, están compuestos principalmente por intercalaciones de tobas y areniscas tobáceas con presencia de nódulos de sílice, estratificación ondulítica, grietas de desecación y restos de conchillas de invertebrados (Cabaleri *et al.*, 2010c).

La asociación de facies de ambos miembros representa un sistema lacustre desarrollado durante el *rifting*. El Miembro Las Chacritas está caracterizado por ciclos de contracción y expansión del cuerpo acuático, con facies someras, marginales y palustres interrumpidas por

flujos basálticos. El Miembro Puesto Almada representa facies del margen lacustre con influencia piroclástica (Cabaleri *et al.*, 2014).

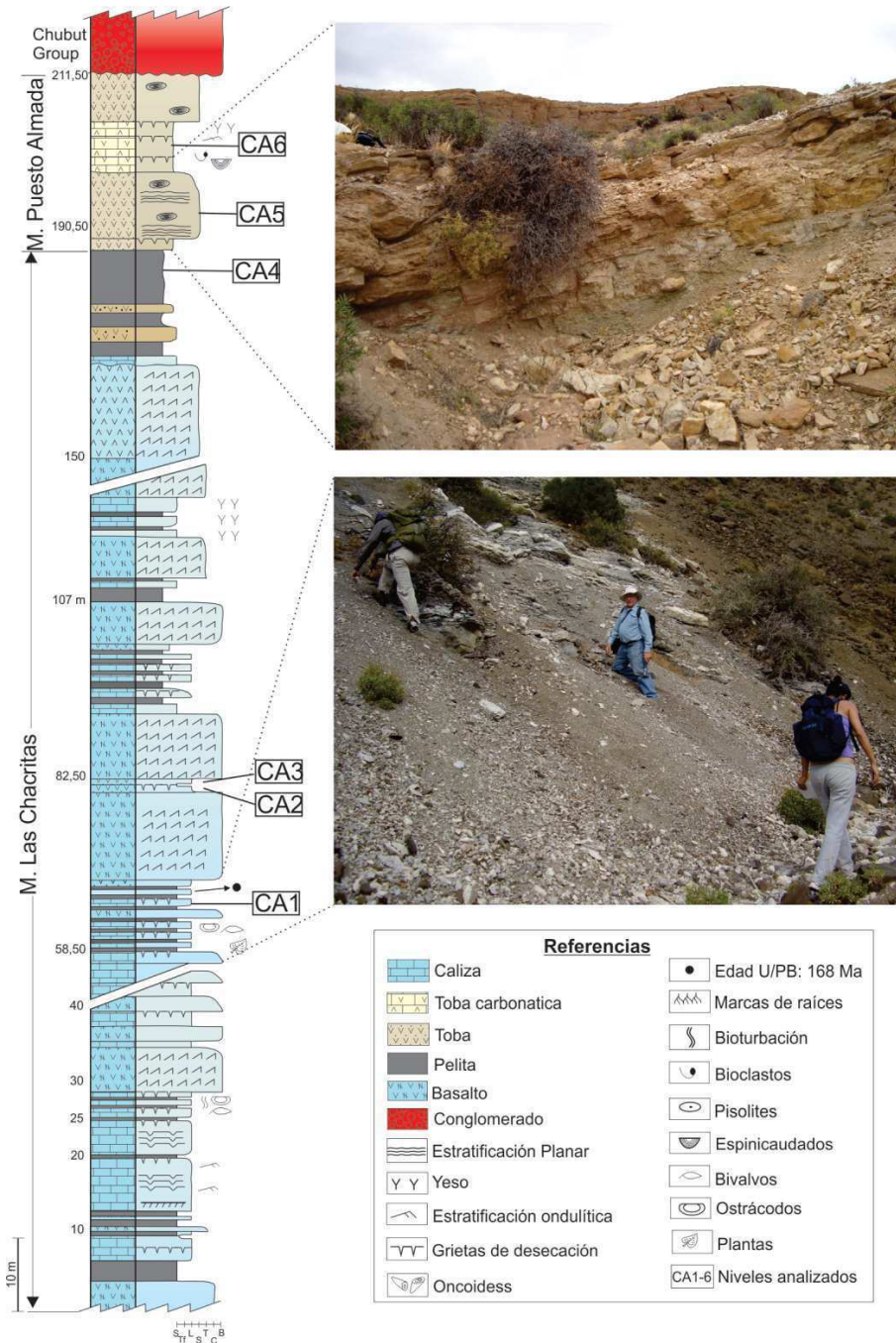


Figura 44. Perfil sedimentario de la localidad cañadón Asfalto, Miembros Las Chacritas y Puesto Almada. La asociación de facies exhibe un sistema lacustre de facies someras con eventos de expansión y contracción influenciados por episodios volcánicos. La imagen superior muestra depósitos de canales y la imagen inferior muestra depósitos lacustres referidos a los niveles fosilíferos.

ANÁLISIS PALEOECOLÓGICO

El análisis paleoecológico fue realizado en seis niveles estratigráficos ubicados en la columna sedimentaria (Figuras 44, 48 y 49). Los primeros cuatro niveles corresponden a facies del Miembro Las Chacritas y los dos últimos son del Miembro Puesto Almada.

Población por nivel

Las especies descritas aparecen en distintos niveles exhibiendo una compleja distribución estratigráfica (Tabla 9). En el Miembro Las Chacritas se identificaron las especies *W. patagoniensis*, *C. taschi* y *Carapacestheria* sp. A. y para el Miembro Puesto Almada se identificó la especie *Wolfestheria* sp. (Figuras 48 y 49).

Las poblaciones en cada nivel presentaron diferencias y similitudes en los tamaños de los organismos, abundancia y densidad (Tabla 9 y Tabla 11 en Anexo). El nivel CA4 exhibió la población con mayor rango de tamaños (3 mm de longitud) en relación a los otros cinco niveles, además contiene los individuos de menor tamaño. El nivel CA6 presentó los individuos de mayor tamaño y los niveles CA2 y CA3 presentaron poblaciones del mismo tamaño (Figuras 51 y 52).

Los niveles CA1, CA3 y CA5 exhibieron la menor abundancia y densidad. Por el contrario, la densidad y abundancia fue mayor en el nivel CA4 seguido de los niveles CA6 y CA2. El nivel CA6 posee los individuos de mayor tamaño y con bandas de crecimiento mayores a 0,1 mm de ancho. En el nivel CA2 los individuos no mostraron bandas de crecimiento que superen a 0,05 mm de ancho (aunque muy pocos se lograron medir). Por otra parte, el nivel CA4 contiene los individuos que presentaron mayor cantidad de bandas de crecimiento y muchas de ellas son estrechas.

Nivel	Especie	n	Longitud (mm)	Altura(mm)	Bandas de crecimiento	Ancho de las bandas (mm)	Densidad de Sp. (2cm)
CA1	<i>W. patagoniensis</i>	6	4,1-5	2,5-4,3	40-49	0,01-0,1	1
CA2	<i>C. taschi</i>	11	3,2-5,5	2,3-3,7	50-60	0,02-0,05	3
CA3	<i>C. taschi</i>	5	3,3-5	2,5-4,5	40-52	0,02-0,15	1
CA4	<i>Carapacestheria</i> sp. A	31	2,9-6	2,2-4,6	37-70	0,01-0,18	6
CA5	<i>Wolfestheria</i> sp.	5	4,7-5,5	3,5-4	40	0,01-0,15	1
CA6	<i>Wolfestheria</i> sp.	15	5,5-7,5	4,5-5,7	40-45	0,1-0,25	5

Tabla 9. Resultados del análisis en tres niveles de poblaciones de la localidad cañadón Asfalto.

En cuanto al análisis del *test* de normalidad (*Shapiro-Wilks* modificado, ver Anexo Tabla 11), el único nivel que mostró diferencias significativas en las dos variables (longitud y altura) es el nivel CA4, aceptando la hipótesis H_1 . Este nivel muestra una gran abundancia de individuos que comprenden entre 3-3,5 mm de longitud (grupo A) e individuos que tienen entre 5-6,5 milímetros (grupo B) (Figura 52, Anexo). El resto de los niveles no manifestaron diferencias significativas en tamaños y por lo tanto se acepta la hipótesis H_0 (Figura 51, Anexo). Por otra parte, se observaron diferencias significativas para las variables longitud en el nivel CA1 y altura en el nivel CA5, de cualquier manera, estos resultados no se consideran confiables para el *test* por no superar la mínima cantidad de individuos medidos (10).

Ontogénesis

En el estudio poblacional se observaron diferencias en los tamaños de los individuos, principalmente en el nivel CA4 (*Carapacestheria* sp. A). Los individuos del grupo A podrían corresponder a estadios juveniles o sub-adultos con tamaños de 2,5-3,5 mm y los individuos del grupo B a estadios adultos >3,5 milímetros (Figura 45). Los individuos que se encuentran entre estos dos grupos probablemente correspondan a estadios intermedios. Los demás niveles también presentaron diferencias de tamaños entre los individuos, sin embargo, la mayoría superan los 3,5 mm de longitud y podrían corresponder a adultos con distintos grados de crecimiento, excepto algunos ejemplares de *C. taschi* (Figura 51).

Todas las especies descritas presentaron un umbo muy pequeño cercano a los 5 milímetros. En la zona dorsal, las primeras bandas de crecimiento son muy estrechas con un ancho promedio de 0,05 mm en la mayoría de las especies, excepto en el nivel CA6 y en algunos individuos de la especie *C. taschi*, quienes evidenciaron bandas de 0,08 mm de ancho. En muchos ejemplares las bandas se mantienen estrechas en el resto del caparazón (en niveles CA1, CA2, CA4, CA5), con pocas bandas de crecimiento y más anchas. Sin embargo, otros individuos presentaron bandas mayores a 0,1 mm en casi todo el caparazón (nivel CA6). Además, se identificaron en las especies *C. taschi* y *Carapacestheria* sp. A bandas muy estrechas en la base del caparazón.

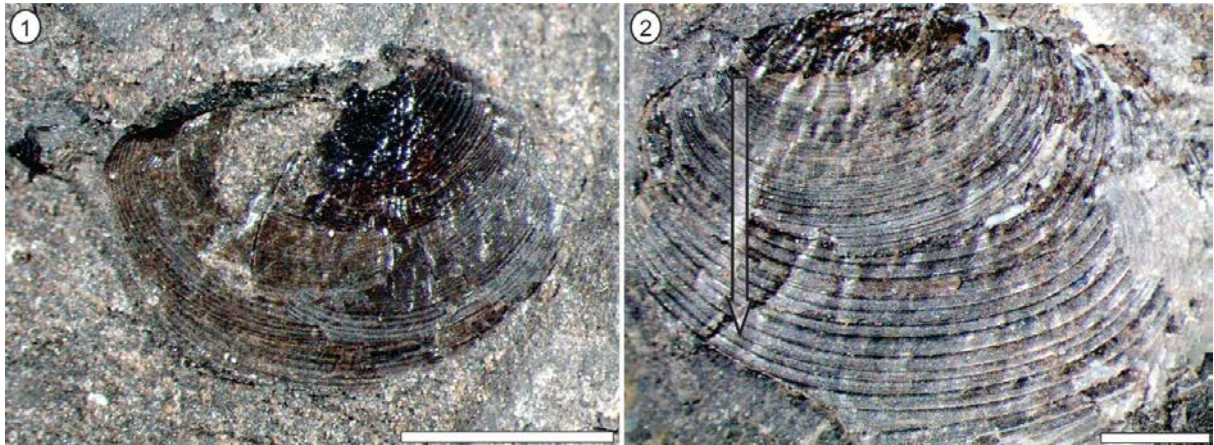


Figura 45. *Carapacestheria* sp. A en el nivel CA4 (CTES-PZ -7.688). 1. Resto de caparazón de pequeño tamaño correspondiente al grupo A (¿juveniles?). 2. Resto de caparazón de tamaño moderado correspondiente al grupo B (¿adultos?). En los dos especímenes se observan bandas muy estrechas en la zona dorsal del caparazón. La flecha indica la dirección del crecimiento del caparazón. Escala gráfica 1-2=1 mm.

En el nivel CA4 se observaron discontinuidades en el desarrollo de las líneas y bandas de crecimiento en la zona ventral del caparazón (Figura 46). Estas marcas abarcan desde 2 a 5 bandas de crecimiento y poseen un arqueamiento de las líneas en dirección dorsal.

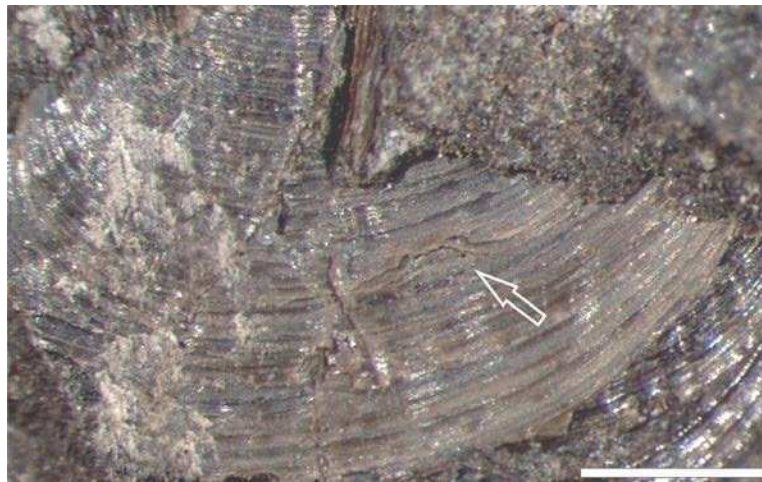


Figura 46. Discontinuidades en las líneas de crecimiento en los caparazones de *Carapacestheria* sp. A en la zona ventral del caparazón (CTES-PZ -7.688). Escala gráfica = 1 mm.

Dimorfismo

La especie *W. patagoniensis* exhibió dos morfotipos de caparazones correspondientes al nivel CA1 (Figura 47). El primero (M1) mantiene un contorno redondeado (subcircular) con el umbo ocupando una posición central, se caracteriza por presentar el margen dorsal con un fuerte

arqueamiento hacia la zona posterior y un margen ventral más o menos recto. El segundo (M2) exhibe un contorno ovalado, alargado posteriormente, con una posición del umbo subterminal, el margen dorsal es menos convexo que el margen ventral y no refleja un arqueamiento en la zona posterior. En la especie *Carapacetheria* sp. A también fueron reconocidos dos morfotipos de caparazones, idénticos a los descritos para la especie *C. taschi* en la localidad cañadón Lahuincó (Figura 24, en la localidad cañadón Lahuincó). En las demás especies no se lograron distinguir distintos morfotipos debido a la pobre preservación de las valvas (sólo en algunos ejemplares se logró observar el contorno).

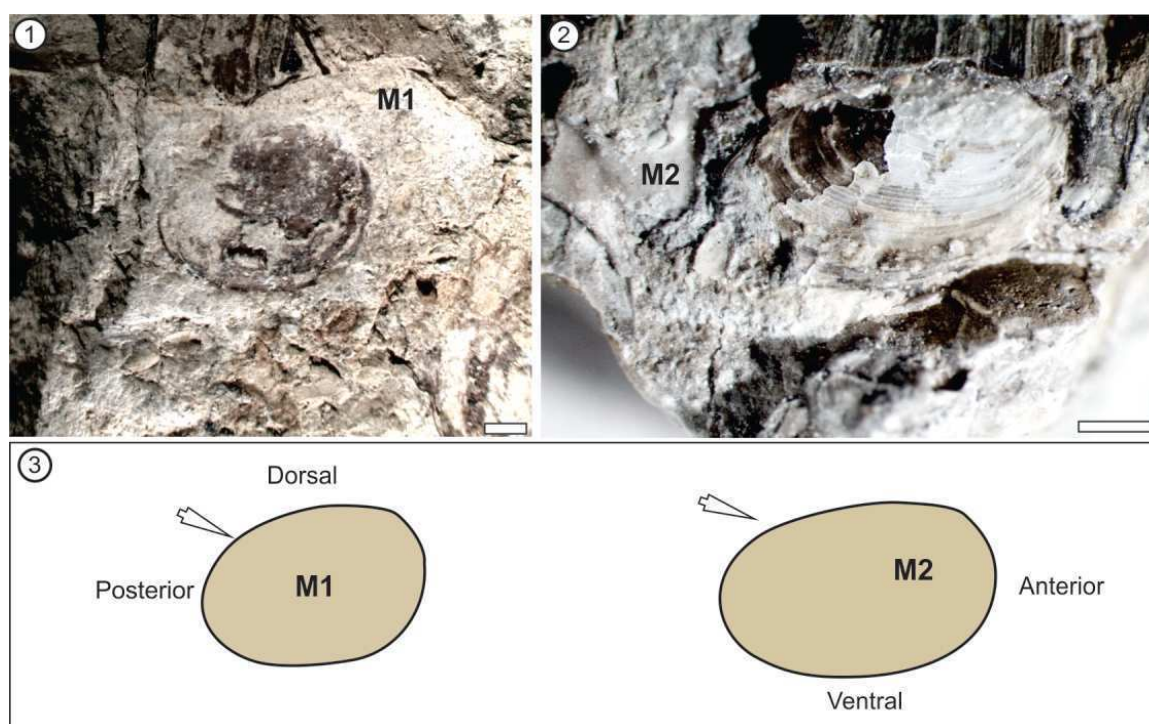


Figura 47. Restos de valvas de *W. patagoniensis* exhibiendo dos morfotipos (CTES-PZ -7.690). 1. Morfotipo 1 (M1) de contorno subcircular. 2. Morfotipo 2 (M2) de contorno ovalado. 3. Esquema generalizado de los morfotipos donde se indican con flechas la mayor diferencia entre ellos, la zona postero-dorsal. Escala gráfica 1 milímetro.

Litofacies

Los niveles con espinicaudados y restos orgánicos asociados exhibieron distintas litologías con estructuras sedimentarias (Tabla 10).

Los niveles CA2, CA3 y CA4 corresponden a la misma litofacies, limo volcánico con laminación paralela de bajo régimen y ondulítica. Por otra parte, los niveles CA1, CA5 y CA6 corresponden a rocas carbonáticas, es decir, que el cuerpo de agua presentó características

químicas diferentes a los otros niveles. En casi todos los niveles fue registrada la influencia de actividad volcánica, excepto en el nivel CA1.

Los niveles CA1, CA3 y CA5 presentaron abundantes restos de conchillas de moluscos y ostrácodos, asociados a los espinicaudados (Figura 48 y 49). Los niveles CA2 y CA4 exhibieron fragmentos vegetales carbonosos indeterminados, briznas y folíolos de *Elatocladus* sp.

Por las características litológicas, con evidencias de un flujo de baja energía y la ausencia de incompatibilidad ecológica es posible distinguir a estas asociaciones fósiles de espinicaudados como carácter autóctono.

Nivel	Litofacies	Estructuras sedimentarias	Restos asociados
CA1	Caliza pardo blanquecina, laminadas	Laminación ondulítica	Moluscos y ostrácodos
CA2	Limo volcánico	Laminación paralela de bajo régimen	Restos carbonosos
CA3	Limo volcánico	Laminación ondulítica	Restos carbonosos, moluscos y ostrácodos
CA4	Limo volcánico con abundante materia orgánica	Laminación paralela de bajo régimen.	<i>Elatocladus</i> sp. Briznas
CA5	Toba arenosa carbonática	Laminación paralela de bajo régimen	Molusco y ostrácodos
CA6	Toba arenosa de grano fino carbonática	Laminación ondulítica	-----

Tabla 10. Litofacies, estructuras sedimentarias y restos fósiles asociados en cada uno de los seis niveles.

ANEXO LOCALIDAD CAÑADÓN ASFALTO

Figuras y Tablas

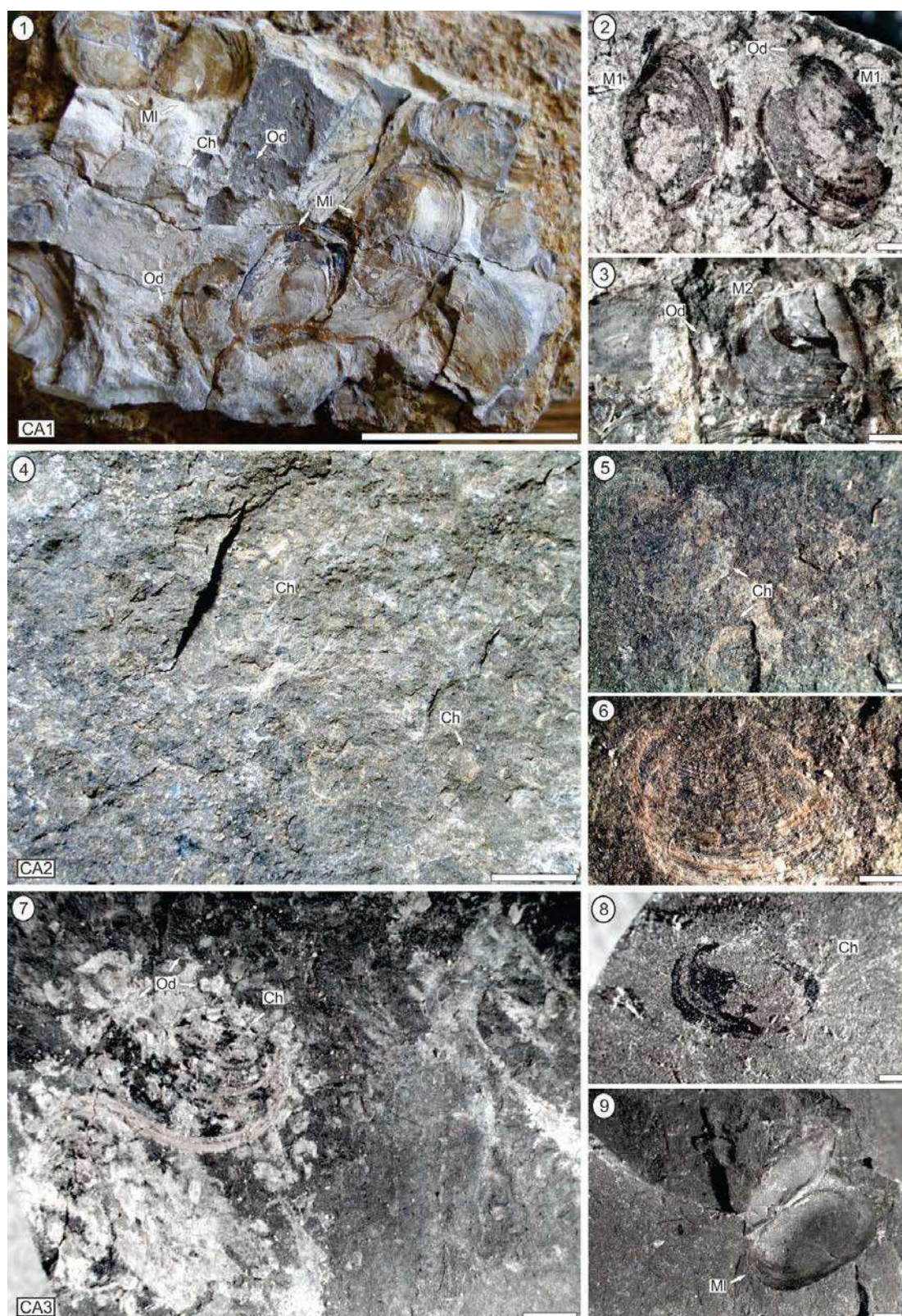


Figura 48. Niveles analizados en la localidad cañadón Asfalto, Miembro Las Chacritas. 1-3. Nivel CA1 representado por la especie *W. patagoniensis* junto a abundantes los restos de cf. *Diplodon* y ostrácodos (CTES-PZ -7.690). 4-6. Nivel CA2 con restos de valvas de *Carapacestheria taschi*, la preservación no permitió distinguir claramente la morfología de las mismas (CTES-PZ -7.681). 7-9. Nivel CA3 constituido por *C. taschi*, restos de moluscos y

abundantes ostrácodos (CTES-PZ -7.684). Ch= valvas de espinicaudados; Br= briznas; C= Cono de *Araucaria* sp.; Od= ostrácodos; Ml= moluscos; M1= morfotipo 1; M2= morfotipo 2. Escala gráfica, 1,4= 10mm; 2-3,5-9= 1mm.

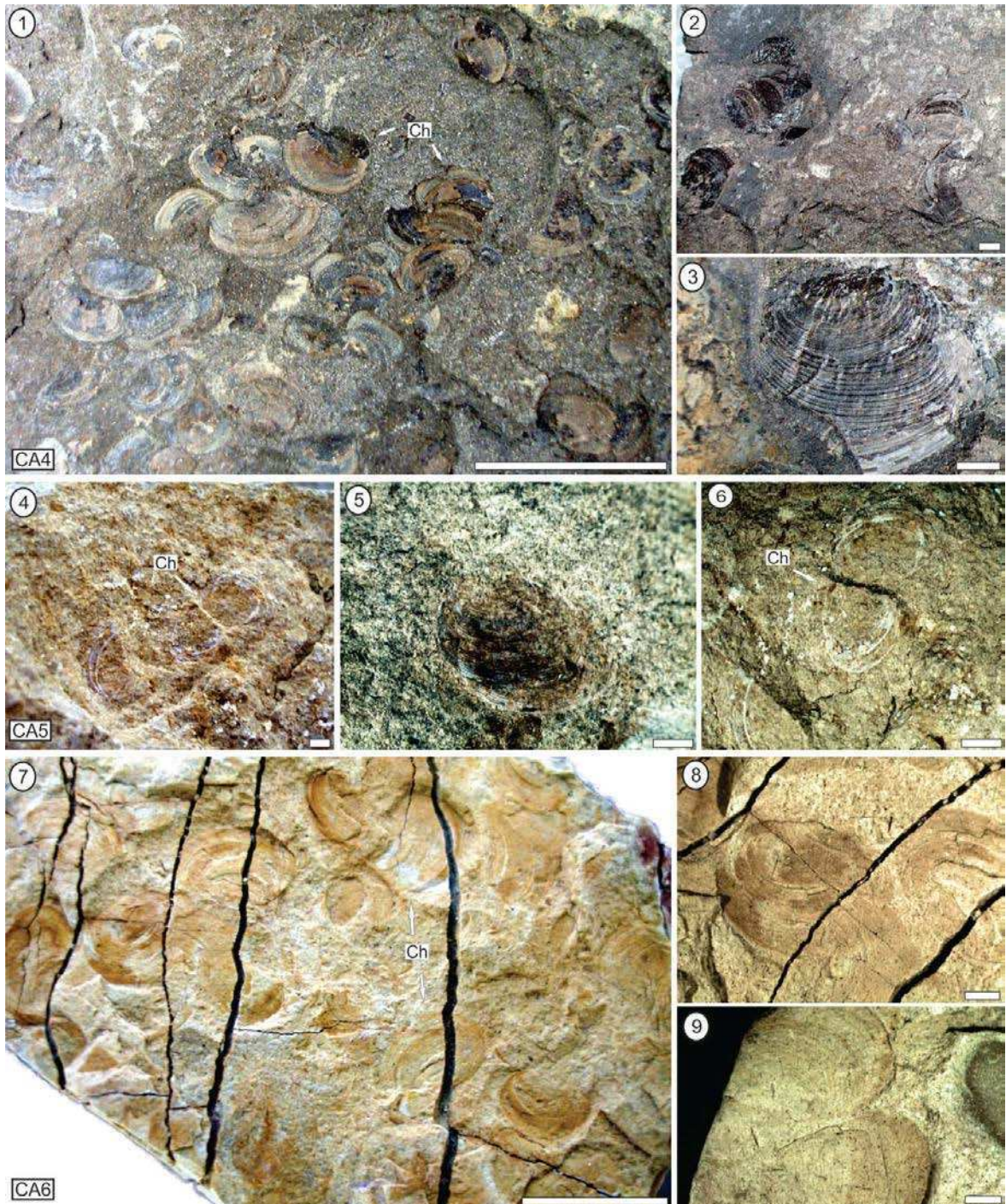


Figura 49. Niveles analizados en la localidad cañadón Asfalto, Miembro Las Chacritas (CA4) y Miembro Puesto Almada (CA5 y CA6). 1-3. Nivel CA4, *Carapacestheria* sp. A junto a restos vegetales (CTES-PZ -7.686). 4-6. Nivel CA5 con restos de valvas de *Wolfestheria* sp., moluscos y ostrácodos (CTES-PZ -7.693). 7-9. Nivel CA6 constituido por *Wolfestheria* sp. (CTES-PZ -7.695). Ch= valvas de espinicaudados. Escala gráfica, 1,7= 10 mm; 2-6,8-9= 1 mm.

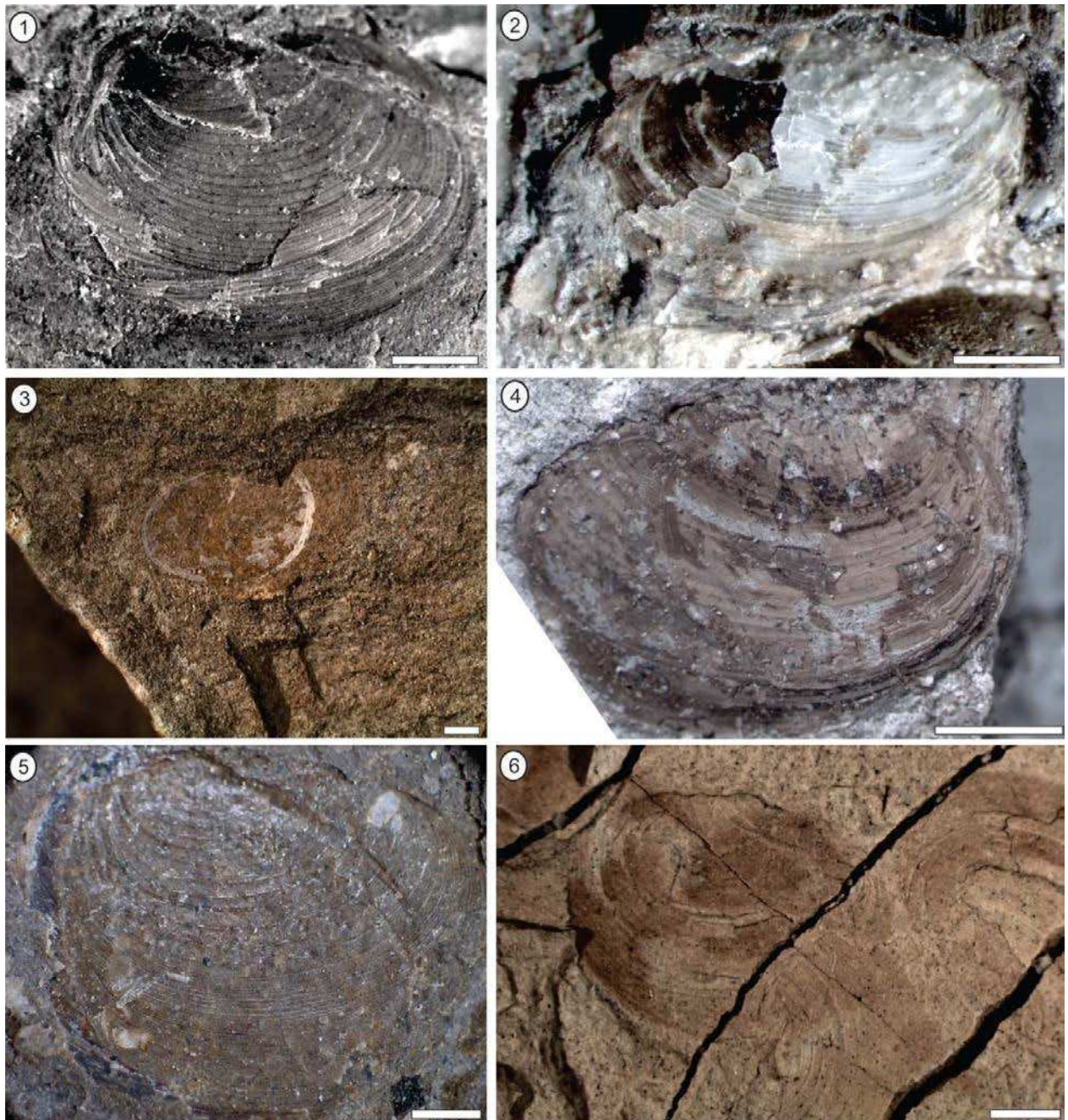


Figura 50. Restos de valvas de las especies de espinicaudados en la localidad cañadón Asfalto. 1-2. *W. patagoniensis* de contornos elípticos en el nivel CA1 (CTES-PZ -7.690). 3. *Wolfestheria* sp. de contorno subcircular (CTES-PZ -7.693). 4. Nivel CA4, *Carapacestheria* sp. A de contorno subcircular (CTES-PZ -7.686). 5. *C. taschi* de contorno subcircular en el nivel CA2 (CTES-PZ -7.681). 6. Nivel CA6, restos de la especie *Wolfestheria* sp. (CTES-PZ -7.695). Escala gráfica 1-6=1mm.

Nivel	Variable	n (especímenes)	Media (mm)	Test <i>Shapiro-Wilks</i>
CA1	Longitud	6	4,50	p= 0,0010
	Altura	6	3,17	p= 0,4655
CA2	Longitud	11	4,26	p= 0,8098
	Altura	11	3,07	p= 0,2258
CA3	Longitud	5	4,06	p= 0,9433
	Altura	5	3,14	p= 0,6760
CA4	Longitud	31	4,02	p= 0,0146
	Altura	31	2,95	p= 0,0032
CA5	Longitud	5	5,22	p= 0,1408
	Altura	5	3,88	p= 0,0060
CA6	Longitud	15	6,63	p= 0,3053
	Altura	15	5,13	p= 0,1118

Tabla 11. Resultados del *test* de normalidad (*Shapiro-Wilks* modificado). Los niveles CA1, CA2, CA3, CA5 y CA6 no mostraron diferencias significativas y por lo tanto se acepta la hipótesis H_0 . En el nivel CA4 los tamaños mostraron diferencias significativas rechazando la hipótesis H_0 y aceptando la hipótesis H_1 . Por otra parte, los niveles CA1, CA3 y CA5 contienen pocos individuos medidos lo cual hace que el método sea menos eficiente.

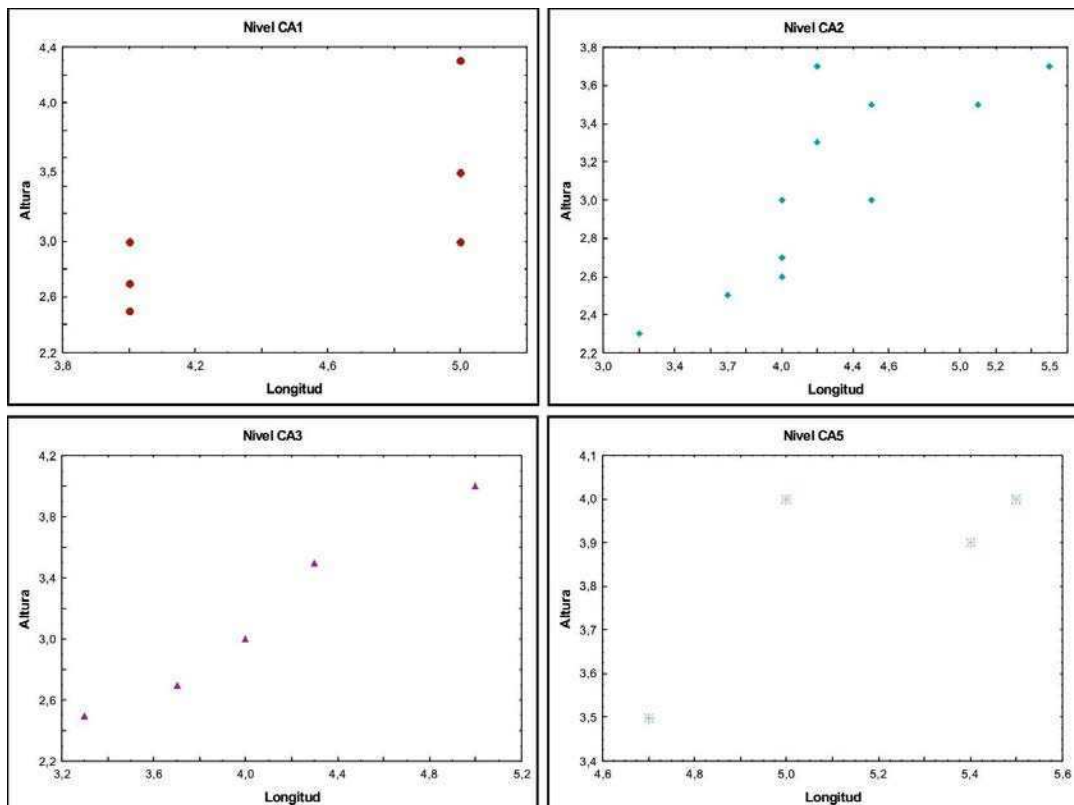


Figura 51. Gráficos de dispersión de los niveles CA1, CA2, CA3 y CA5 de las variables Longitud y Altura. La mayoría de los individuos presentaron tamaños mayores a 3 mm de longitud. Los niveles CA2 y CA3 exhibieron rangos de tamaños más amplios que CA1 y CA5.

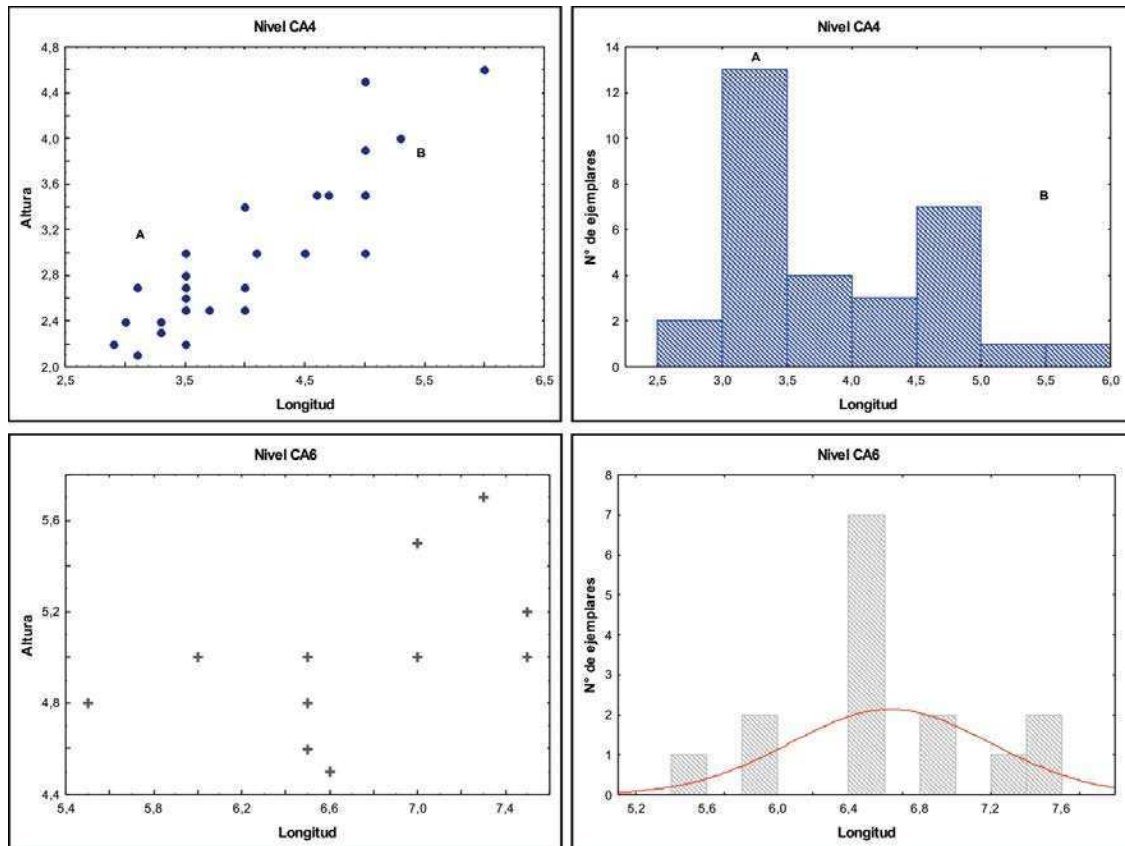


Figura 52. Gráficos de dispersión y de barras del nivel CA4 (arriba) y CA6 (abajo), donde se muestran diferencias significativas de tamaños distinguiéndose dos agrupamientos (A y B) para el nivel CA4.

Tablas con los datos de los parámetros utilizados para los diferentes análisis:

Nivel CA1														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	5	3,5								0,7	40	0,02-0,1	Zona ventral	
2	4	2,5								0,625	45	0,05	Zona ventral	
3	4	3								0,75				
4												0,05		Fragmento
5	5	3								0,6		0,05	Zona ventral	
6	5	4,3								0,86				
7	4	2,7	2,5	0,8	0,4	1,1	0,9	1	2,4	0,675	49	0,01-0,05		

Nivel CA2														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	5,5	3,7	3	1	0,5	1,5	1,5	17	3	0,672727	60	0,05		
2	4,5	3								0,666667				No se distinguen las bandas
3	4,5	3,5								0,777778	50	0,03		
4	4,2	3,3								0,785714				No se distinguen las bandas
5	4	3								0,75				No se distinguen las bandas
6	4	2,7								0,675				No se distinguen las bandas
7	5,1	3,5		0,8		1,7	1,6	2	2,6	0,686275	55	0,02		No se distinguen las bandas
8	4,2	3,7								0,880952				
9	4	2,6								0,65				
10	3,2	2,3								0,71875				
11	3,7	2,5								0,675676				

Nivel CA3														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1		4,5							3	#iDIV/0!	52	0,05		
2	4	3								0,75		0,05		No se distinguen las bandas
3										#iDIV/0!		0,05		
4	3,3	2,5								0,757576		0,1		No se distinguen las bandas
5	3,7	2,7								0,72973				No se distinguen las bandas
6	4,3	3,5								0,813953				No se distinguen las bandas
7	5	4	2,5	1,7	0,9	1,2	1,5	1,8	2,8	0,8	40	0,02-0,15	zona central	

Nivel CA4														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	4	3,4	3	1	1	0,5	1,2	1,5	2	0,85	64	0,01-0,09	Zona central y ventral	
2	3,3	2,3	1,7	0,7		0,1	1	1	1,5	0,69697	51	0,01-0,06	Zona central	
3	4,1	3	3	1,2		0,5			2	0,731707	50	0,01-0,05	Zona central y ventral	
4	3,3	2,4	2	0,9	0,2	0,5	1	1,2	1,5	0,727273	55	0,01-0,03		Estrechamiento generalizado
5	4,6	3,5	3	1,3		0,5	1,2	1,2	1,7	0,76087	70	0,01-0,05	Zona central y ventral	
6	3,1	2,1	2	0,7	0,2	0,3	1	1	1,7	6,774194	40	0,01-0,05		
7	5	3,9	2,5							0,78	70	0,03-0,1	Zona central	
8	3,1	2,7	1,7	0,7	0,7	0,2	1,5	1,4	1,5	0,870968	40	0,01-0,03		
9	3,5	2,2	1,8	1	0,2	0,3	1,1	1	2	0,628571	45	0,01-0,03		
10	5	4,5								0,9	68	0,01-0,18	Zona dorsal y central	
11	3,5	3	2	0,5		0,3	1,2	1,2	1,9	0,857143	40	0,01-0,03		
12	5,3	4	2,5	1,5			1	1,5	2,5	0,754717	60	0,03-0,1	Zona central	
13	5	3,5	3							0,7	50	0,03-0,1	Zona central	
14	3	2,4								0,8	37	0,02-0,05		

15	3,5	2,5								0,714286		0,02-0,07		
16	5	3					1,2	1,3	2,2	0,6		0,02-0,05	Zona ventral	
17	4,5	3	2,5	1,2	0,2	0,7	1,2	1,3	2,5	0,666667	57	0,02-0,1	Zona central	
18	4	2,5	2,6						2	0,625		0,01-0,05	Zona central y ventral	
19	3,5	2,8	1,7	1	0,2	0,4	1	1,3	1,5	0,8	58	0,01-0,05	Zona central	
20	3,5	2,5	1,9	1	0,3	0,7	1,2	1,2	1,9	0,714286	50	0,01-0,05		
21	3,5	2,5	2	1				1	2	0,714286	60	0,01-0,05		
22	3,7	2,5	2	1	0,5	0,5	1,1	1,2	2	0,675676	47	0,02-0,06	generalizado	
23	6	4,6	3	1,5	0,7	1,5	1,5	1,7	3,3	0,766667				
24	2,9	2,2								0,758621				
25	3,5	2,5								0,714286				
26	3,5	2,7								0,771429	45	0,01-0,05	Generalizado	
27	5	3,5								0,7		0,02-0,05	Generalizado	
28	3,5	2,6	1,3	1	0,3	0,7	1,2	1	1,8	0,742857	40	0,01-0,05	Generalizado	
29	4,5	3								0,666667				
30	4	2,7								0,675				
31	4,7	3,5	2,7	1	0,3	0,8	1,8	1,5	2,3	0,744681	60	0,02-0,1	Zona ventral	

Nivel CA5														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	5,5	4	2,5	1,6	0,5	0,8	1,7	2	3	0,727273	35	0,02-0,15	Zona central	Cicatriz
2	4,7	3,5								0,744681		0,01-0,1	-	
3	5	4								0,8			-	
4	5,5	4								0,727273		0,02-0,05	-	
5												0,02-0,05	Zona ventral	Fragmento
6													-	Fragmento
7	5,4	3,9								0,722222			-	
8												0,01-0,07	-	

Nivel CA6														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	7,3	5,7								0,780822			Zona ventral	no se observan las bandas
2	5,5	4,8								0,872727	40	0,1-0,2	-	
3	6,5	5					1,5	2	3	0,769231			-	no se observan las bandas
4	6	5								0,833333			-	no se observan las bandas
5	6,5	4,8								0,738462		0,1-0,15	Zona ventral	
6	6,5	5								0,769231		0,1-0,25	-	no se observan las bandas
7	7	5	4		0,7	2,3	1,5	2	3,5	0,714286	48		-	no se observan las bandas
8	7,5	5,2								0,693333		0,13	-	no se observan las bandas
9	6,5	5								0,769231			-	no se observan las bandas
10	7,5	5								0,666667			-	no se observan las bandas
11	7	5,5								0,785714	45		Zona ventral	no se observan las bandas
12	6,6	4,5								0,681818			-	no se observan las bandas
13	6,5	4,6								0,984615			-	no se observan las bandas
14	6	5								0,833333			Zona ventral	no se observan las bandas
15	6,5	5								0,769231			-	no se observan las bandas

LOCALIDAD CAÑADÓN LAS CHACRITAS

El cañadón Las Chacritas fue definido como la localidad tipo del Miembro Las Chacritas. Este cañadón se encuentra emplazado en el margen derecho del río Chubut, enfrente de la Aldea Cerro Cóndor, su dirección es de oeste-este.

Con respecto a los restos fósiles, Gallego y Cabaleri (2005) y Gallego *et al.* (2011) mencionaron la presencia de los siguientes invertebrados: el espinicaudado *Euestheria volkheimeri* Tasch (Eosestheriidae), ostrácodos (Darwinuloidea, *Penthesilenula magna*) y bivalvos cf. *Diplodon*. Además, se identificó y describió el dinosaurio *Patagosaurus fariasi* Bonaparte (Rauhut *et al.*, 2005).

AMBIENTES SEDIMENTARIOS

El perfil en la localidad cañadón Las Chacritas comprende un espesor de 157 metros (Figura 53). En la base se observa un nivel basáltico de gran espesor, luego siguen calizas con estromatolitos, tobas, pelitas y areniscas que contienen grietas de desecación, yeso, bioturbación y restos de conchillas. En el tramo superior se observaron niveles de flujos hiperconcentrados con restos de vertebrados. Los basaltos olivínicos intercalados con secuencias carbonáticas, corresponderían a coladas y filones capa con espesores de hasta 20 metros, los cuales intruyen a las sedimentitas (Cabaleri *et al.*, 2010c).

La asociación de facies para esta localidad se encuentra representada por los ambientes lacustres carbonáticos, lacustres siliciclásticos y ambientes fluviales intercalados con depósitos basálticos. Los ambientes lacustres están comprendidos en sistemas de humedales que se caracterizan por la presencia de calizas lacustres intercaladas con lutitas, tobas, tufitas y areniscas, de subambientes litorales someros y marginales hasta palustres, con paleosuelos que sufrieron momentos de desecación (Cabaleri *et al.*, 2010a).

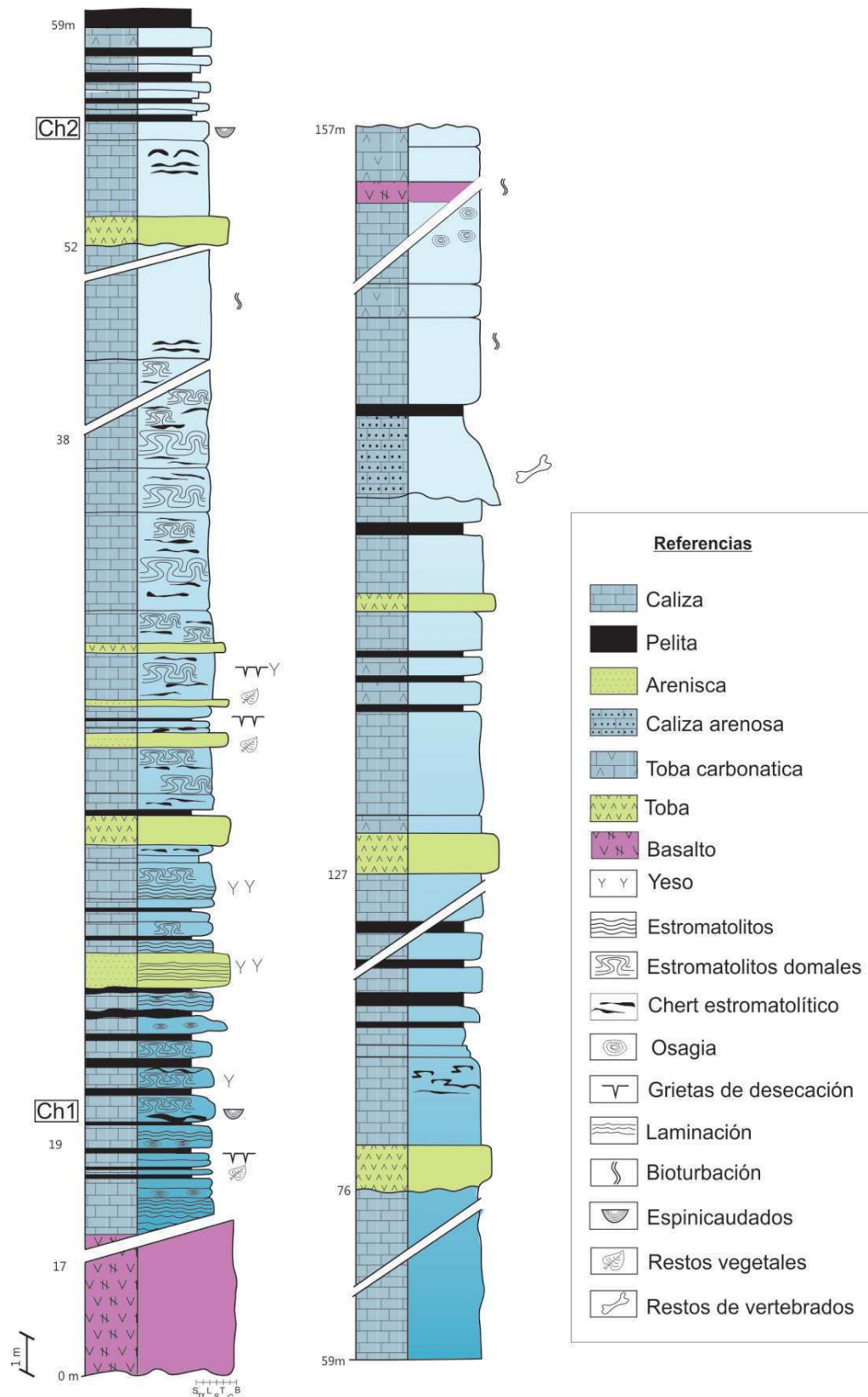


Figura 53. Perfil sedimentario de la localidad cañadón Las Chacritas, Miembro Las Chacritas (Cabaleri *et al.*, 2010c). La localidad se encuentra representada por facies lacustres carbonáticas, lacustres siliciclásticas y ambientes fluviales intercalados con depósitos basálticos.

ANÁLISIS PALEOECOLÓGICO

El análisis paleoecológico fue realizado en dos niveles estratigráficos ubicados en la columna sedimentaria (Figura 53).

Población por nivel

La especie *Carapacestheria* sp. B fue hallada en los dos niveles analizados (Figura 55, Anexo). Estos dos niveles exhibieron poblaciones con individuos de tamaños similares (Tabla 12). Además, el número de bandas de crecimiento y el ancho también fueron análogos entre las dos poblaciones, aunque en pocos individuos se lograron contabilizar estas variables. Por otra parte, se reconocieron diferencias en la densidad de especímenes, donde fue mayor en el nivel Ch1. Los resultados del *test* de normalidad para los dos niveles manifestaron valores mayores a $p=0,05$ (Tabla 13, Anexo), por lo tanto, se acepta la H_0 para las dos poblaciones.

Nivel	Especie	n	Longitud (mm)	Altura (mm)	Bandas de crecimiento	Altura de las bandas (mm)	Densidad de Sp. (2cm)
Ch1	<i>Carapacestheria</i> sp. B	15	3,5-5,8	2,5-4,3	25-40	0,01-0,25	5
Ch2	<i>Carapacestheria</i> sp. B	11	3-5,5	2,2-4	30	0,02-0,25	3

Tabla 12. Niveles de poblaciones de *Carapacestheria* sp. B. Resultados de análisis en los niveles de poblaciones de la localidad cañadón Las Chacritas.

Ontogénesis

En el análisis poblacional se distinguieron diferentes tamaños de individuos, estas diferencias podrían corresponder a distintos estadios del desarrollo. Los tamaños cercanos a 3 mm corresponden a un estadio juvenil y los que superan los 4 mm a estadios adultos (Figura 56). Otra característica de la especie es el cambio de ornamentación en la valva, que podría estar vinculado a la ontogenia de la especie. En la zona dorsal la ornamentación consiste en una puntuación muy pequeña, que luego en la zona central y ventral cambia a un retículo y estrías con barras transversales.

En la mayoría de los individuos de las dos poblaciones, se observaron bandas con un espaciamiento estrecho, ubicadas entre bandas más amplias en la zona central y ventral de las valvas. Las bandas estrechas exhibieron un ancho de 0,02 mm y las bandas más amplias presentaron un ancho de 0,2 mm (Figura 54).

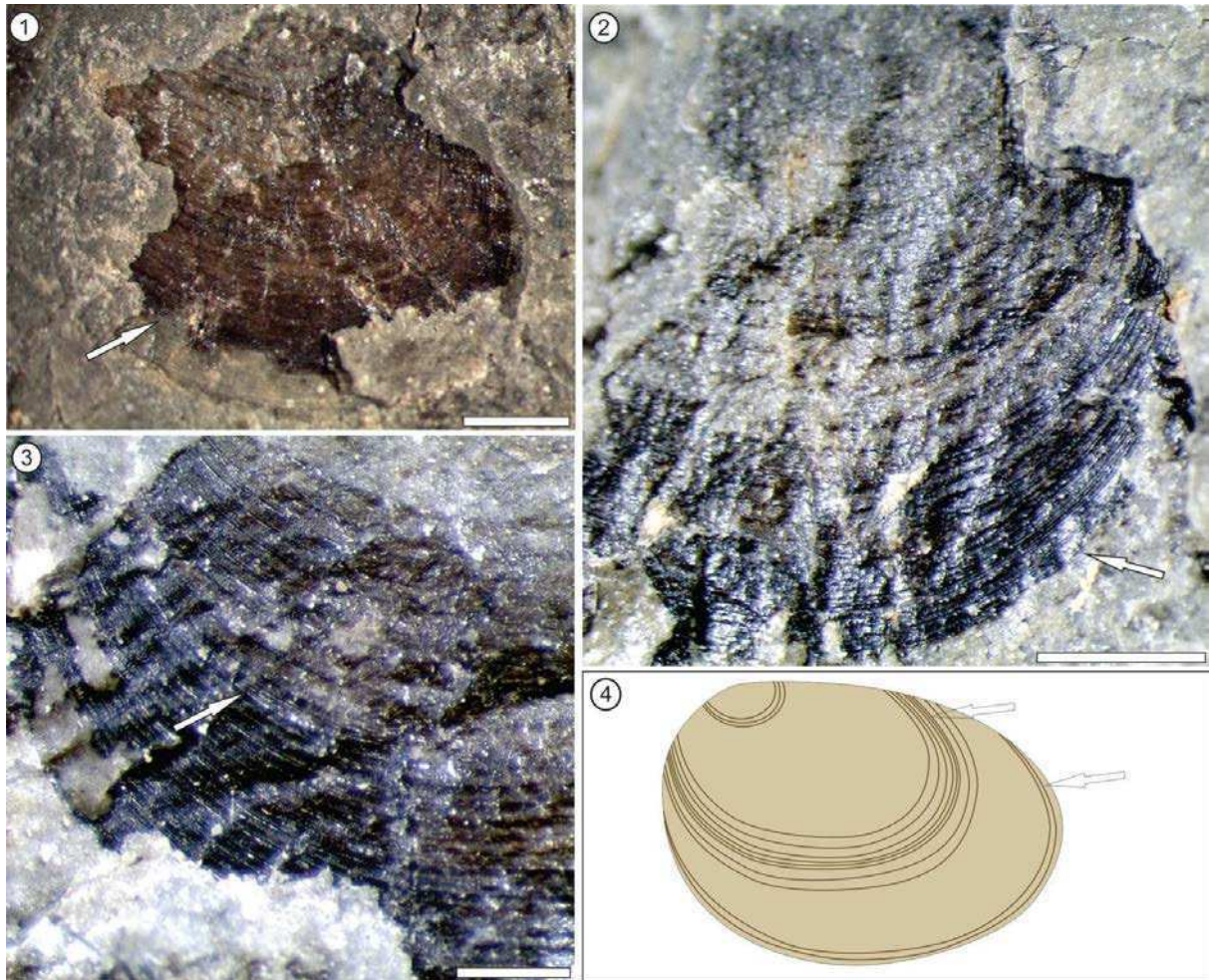


Figura 54. *Carapacestheria* sp. B. 1-3. Restos de valvas con bandas de crecimiento amplias y estrechas (indicado por la flecha) en la zona central y ventral (CTES-PZ -7.677). 4. Esquema del caparazón con la presencia de bandas estrechas y amplias. Escala gráfica 1-3=1mm.

Dimorfismo

En la especie *Carapacestheria* sp. B se logró reconocer dos contornos diferentes en las valvas, sin embargo, la preservación no permitió una detallada comparación de estos dos morfotipos. Uno de los morfotipos presenta un contorno redondeado, subcircular, mientras que el segundo exhibe un contorno ovalado. Estos morfotipos son semejantes a los descritos para la especie *Carapacestheria* sp. A presente en la localidad cañadón Asfalto.

Litofacies

Los niveles analizados con restos de espinicaudados se reconocieron en calizas con marcas de raíces (Ch1) y laminación paralela (Ch2). En el nivel Ch1 la roca es de color verde, con abundantes restos de caparazones y restos vegetales carbonosos asociados (Figura 55). Por otra parte, la roca del nivel Ch2 es de color blanquecina sin restos de organismos asociados donde

los restos de espinicaudados están concentrados en un sector de la muestra (¿para autóctonos?). En general, las facies corresponderían a un cuerpo acuático con sedimentación carbonática de baja energía y por lo tanto mantiene un carácter autóctono para la asociación fósil.

Nivel	Litofacies	Estructuras sedimentarias	Restos asociados
Ch1	Caliza verdosa	Marcas de raíces	Restos vegetales carbonosos
Ch2	Caliza blanquecina	Laminación paralela de bajo régimen	-----

Tabla 13. Litofacies, estructuras sedimentarias y restos asociados en cada uno de los niveles.

ANEXO LOCALIDAD CAÑADÓN LAS CHACRITAS

Figuras y Tablas

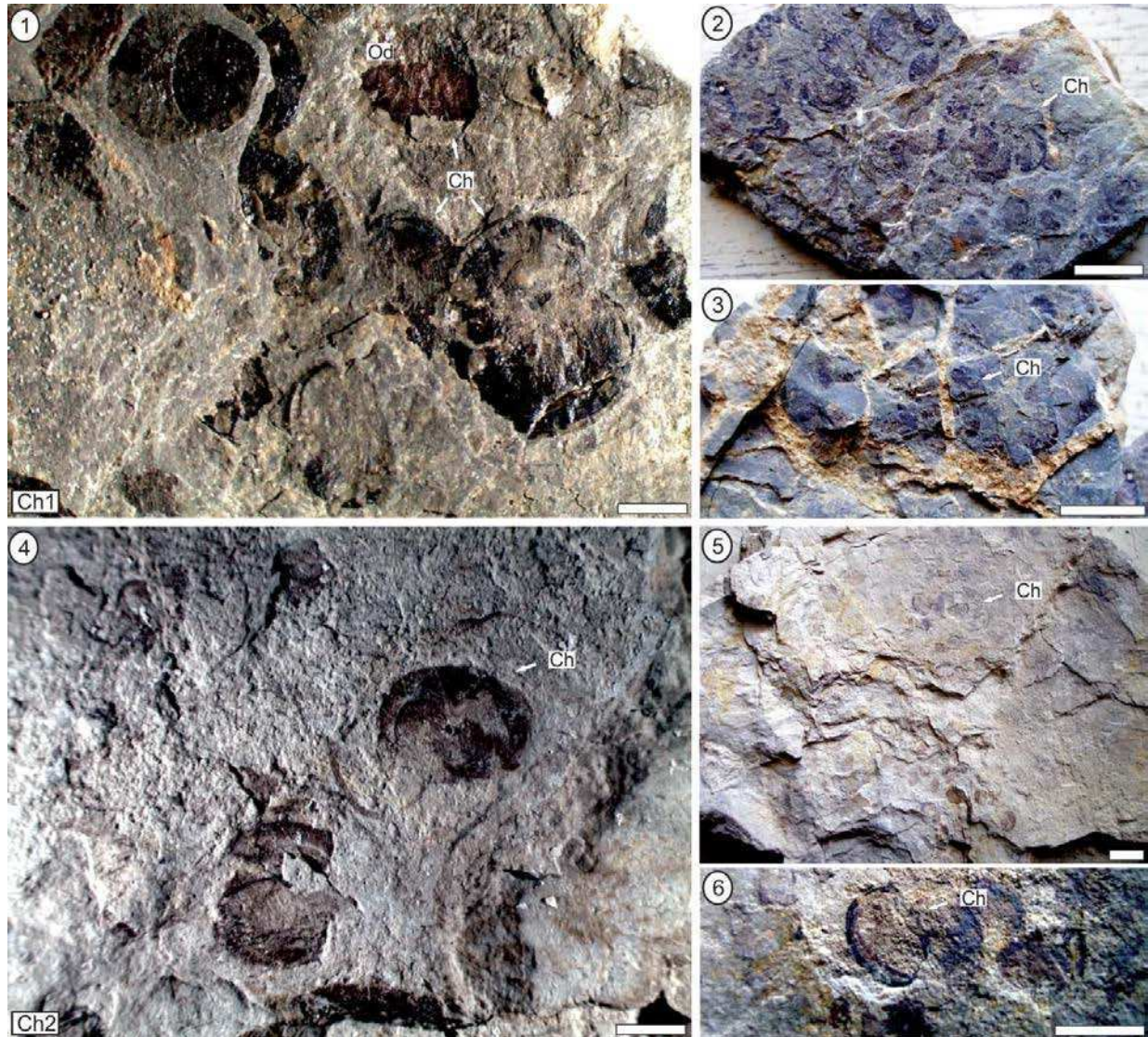


Figura 55. Niveles analizados en la localidad cañadón Las Chacritas, Miembro Las Chacritas. 1-3. Nivel Ch1 representado por la especie *Carapacetheria* sp. B (CTES-PZ -7.676-7). 3. Se observan marcas de raíces. 4-6. Nivel Ch2 en roca carbonática con restos de valvas concentradas en un sector de la muestra. Ch= valvas de espinicaudados. Escala gráfica 1,4= 2 mm; 2-3,5-6=5mm.

Nivel	Variable	n (especímenes)	Media (mm)	Test <i>Shapiro-Wilks</i>
Ch1	Longitud	13	4,49	p= 0,1426
	Altura	13	3,42	p= 0,8203
Ch2	Longitud	11	3,98	p= 0,0612
	Altura	11	3,00	p= 0,3743

Tabla 13. Resultados del test de normalidad (*Shapiro-Wilks* modificado). Los dos niveles Ch1 y Ch2 no exhibieron diferencias significativas, y por lo tanto se acepta la hipótesis H_0 .

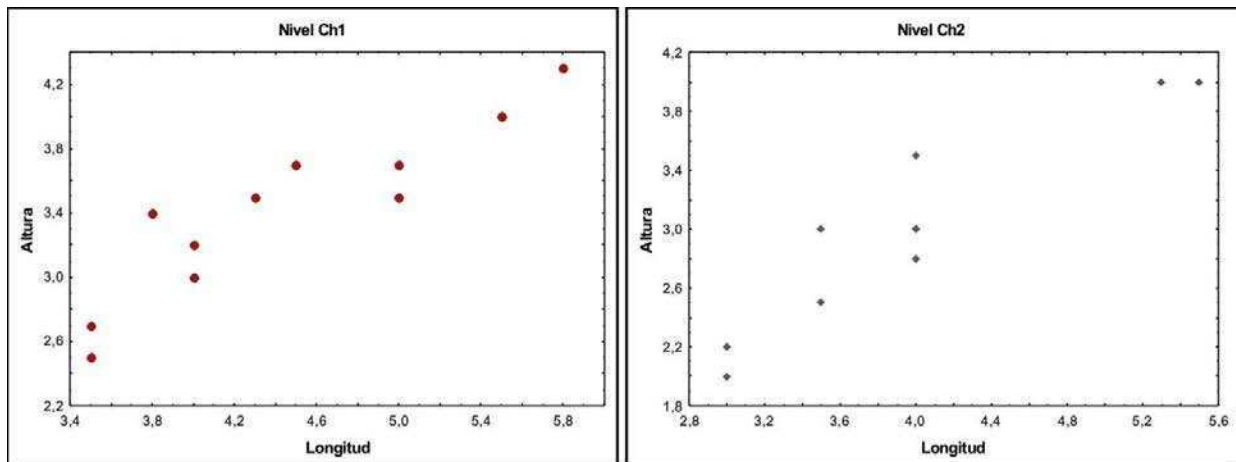


Figura 56. Gráficos de dispersión de los niveles Ch1 y Ch2. En los gráficos se observan una distribución homogénea de los individuos. Las poblaciones presentaron un amplio rango de tamaños.

Tablas con los datos de los parámetros utilizados para los diferentes análisis:

Nivel Ch1														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	3,5	2,7								0,771429		0,02-0,15		
2	3,8	3,4								0,894737		0,05-0,24		
3	5	3,7								0,74		0,15	Zona ventral	
4	4	3								0,75	25			
5	4	3								0,75				
6	3,5	2,5								0,714286				
7	5	3,5								0,7				
8	4,5	3,7	2,5	1,2	0,5	1	1,5	1,3	2	0,822222		0,05-0,15		
9	4,3	3,5		1,1						0,813953		0,1-0,2		
10	4	3,2	2							0,8		0,01-0,1	Zona ventral	
11	5,5	4								0,727273	30	0,05-0,25		
12	5,5	4								0,727273				
13	5,8	4,3								0,741379	40	0,05-0,2	Zona ventral	
14												0,25		Fragmento
15												0,15		Fragmento
16												0,02-0,2		Fragmento

Nivel Ch2														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	4	3								0,75		0,03-0,1	Zona ventral	
2	3	2,2								0,733333				
3	5,3	4	2,5	1,7	0,7		2		2,5	0,754717				
4	3	2	1	0,7	0,2	0,8	0,7	1	2	0,666667				
5	3,5	2,5		1			1,1			0,714286	30	0,02-0,1	Zona central	
6	4	3								0,75		0,03-0,25		
7	4	3,5								0,875				
8										-		0,02-0,08		Fragmento ventral
9	3,5	3								0,857143				
10	5,5	4								0,727273				
11	4	3								0,75				

12	4	2,8								0,7					
----	---	-----	--	--	--	--	--	--	--	-----	--	--	--	--	--

LOCALIDAD CAÑADÓN CARRIZAL

El cañadón Carrizal se encuentra a 500 metros al Sur de la aldea Cerro Cóndor, muy próximo a la localidad cañadón Las Chacritas. Su sentido es oeste a este, en dirección hacia el río Chubut.

En la bibliografía sobre la fauna de invertebrados y vertebrados no se registraron menciones sobre especies identificadas para esta localidad. Sin embargo, Gallego y Cabaleri (2005) y Cabaleri *et al.* (2010c) incluyen a la localidad cañadón Carrizal como probable portador de fauna, semejantes o idénticas a las localidades cañadón Las Chacritas, cañadón Asfalto y cañadón Lahuincó.

AMBIENTES SEDIMENTARIOS

El perfil sedimentario comprende alrededor de 100 m (Figura 57). La secuencia comienza con bancos de basaltos, que pasan a bancos de calizas con estromatolitos y nódulos de sílice, es frecuente la presencia de restos de invertebrados de espinicaudados. Por arriba, los bancos de calizas comienzan a exhibir grietas de desecación, precipitaciones de yeso y en ciertas ocasiones aparecen niveles de conglomerados y pelitas. Inmediatamente, luego de toda esta secuencia, vuelven a reaparecer bancos de basaltos de 30 m de espesor. En la sección superior del perfil las calizas contienen mayor frecuencia de yeso y se intercalan con niveles de conglomerados. El perfil culmina con bancos de areniscas masivas y presencia de tobas y tufitas (Cabaleri *et al.*, 2005).

La asociación de facies se encuentra representada por un ambiente lacustre carbonático salino somero/marginal, con eventos de evaporación e ingreso de sedimentos de origen fluvial. Esta secuencia fue interrumpida por varios eventos de flujos basálticos. El ambiente de sedimentación fue propicio para el desarrollo principalmente de estromatolitos e invertebrados.

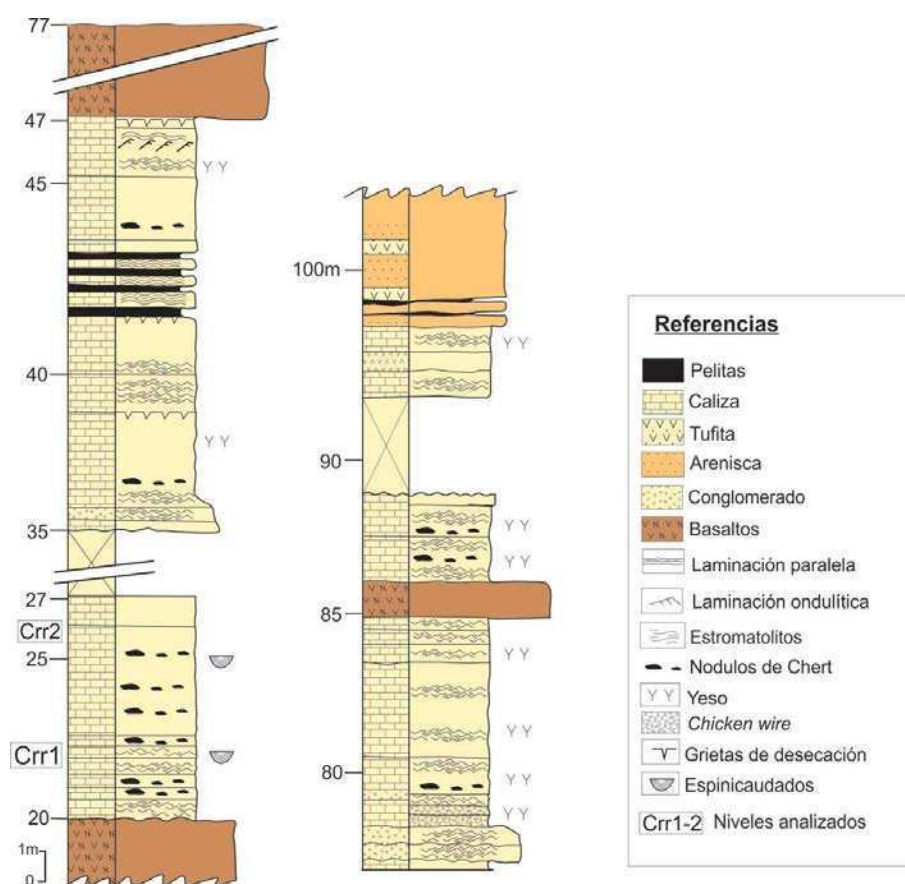


Figura 57. Perfil sedimentario de la localidad cañadón Carrizal, Miembro Las Chacritas. Se encuentra representado por facies lacustres carbonáticas de ambiente somero/marginal con presencia de estromatolitos, grietas de desecación, yeso e invertebrados. En el perfil se distinguen areniscas y conglomerados relacionados a depósitos fluviales (modificado de Cabaleri *et al.*, 2005).

ANÁLISIS PALEOECOLÓGICO

Población por nivel

La especie *Carapacestheria* sp. B fue identificada en todos los dos niveles analizados (Tabla 14, Figuras 57 y 60). El nivel Crr1 presentó un mayor rango de tamaños e individuos más grandes que el nivel Crr2. Además, el número de bandas de crecimiento y su ancho es mayor en los individuos del nivel Crr1 que en el nivel Crr2. Sin embargo, este último nivel mantuvo un ancho de banda constante de 0,05 y en el nivel Crr1 muchos individuos exhibieron bandas más estrechas en la zona dorsal y ventral del caparazón. La mayor densidad de individuos fue para el nivel Crr2.

El *test* de normalidad fue aplicado a los dos niveles (Tabla 16, Anexo). En el primer nivel, las dos variables (longitud y altura) no exhibieron diferencias significativas, aceptando la hipótesis H_0 . En este nivel se observó una mayor abundancia de individuos cercana a los 5 mm de longitud (Figura 55). Por otra parte, el segundo nivel presentó diferencias significativas en la distribución normal de los tamaños de individuos, es decir, se rechaza la hipótesis H_0 y se acepta la hipótesis H_1 (Tabla 16). En este nivel no se reconoció una abundancia de tamaños predominante, al contrario, exhibió una distribución homogénea de los tamaños de individuos (Figura 55).

Nivel	Especie	n	Longitud (mm)	Altura(mm)	Bandas de crecimiento	Ancho de las bandas (mm)	Densidad de Sp. (2cm)
Crr1	<i>Carapacestheria</i> sp. B	27	3-6,8	2,6-5,1	33-45	0,03-0,3	5
Crr2	<i>Carapacestheria</i> sp. B	25	2,3-3,7	1,5-3	20-25	~0,05	7

Tabla 14. Resultados de análisis en dos niveles de poblaciones de la localidad cañadón Carrizal.

Ontogénesis

En el análisis poblacional se distinguieron individuos de tamaños muy disímiles que podrían considerarse distintos estadios ontogenéticos. En el nivel Crr1 se presentó sólo un individuo pequeño de 3 mm de longitud, por el contrario en el nivel Crr2 los individuos pequeños fueron más abundantes y con tamaños alrededor de 2,5 mm de longitud. Muchos individuos del nivel Crr1 presentaron bandas amplias a lo largo de la conchilla, sin evidencia de estrechamiento (Figura 52), que solo se registraron en las últimas bandas de crecimiento. No obstante, otros individuos presentaron bandas estrechas en la zona media y central del caparazón.

Con respecto a la ornamentación, existe un cambio desde un patrón punteado a estrías y retículos en la zona central del caparazón. Hacia la zona ventral, la ornamentación es principalmente estriada con barras transversales que generan un retículo en la parte superior de la banda (Figura 24). En la zona ventral del caparazón se distinguieron variaciones en la disposición de las líneas y bandas de crecimiento. Las líneas están inclinadas en dirección a la zona dorsal. En algunos especímenes esta alteración se observó en una o dos líneas de crecimiento, pero en otros casos fueron más líneas las que presentaron esta inclinación (Figura 58).

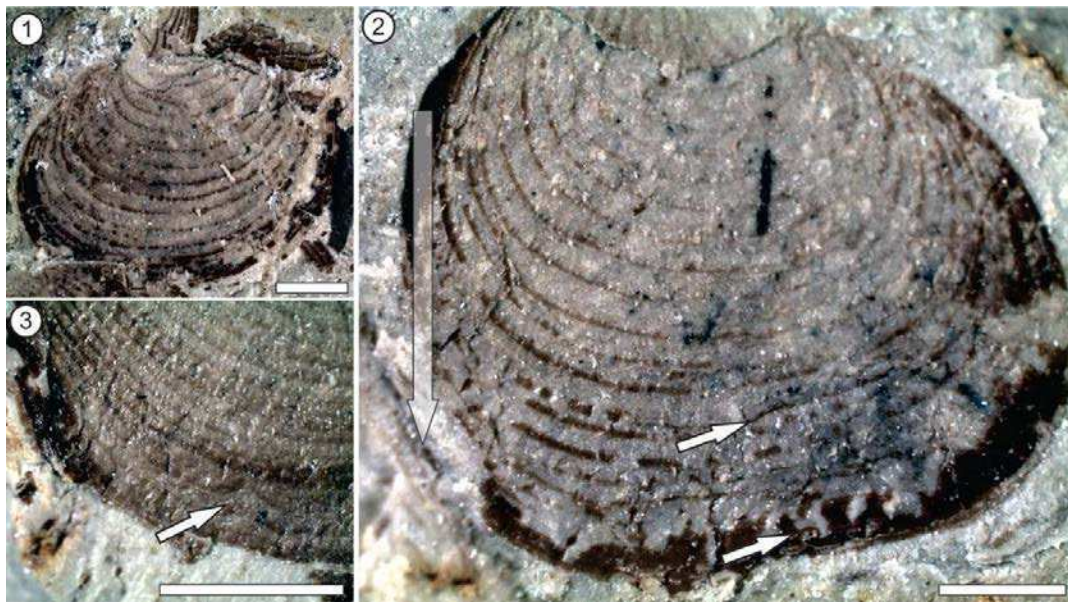


Figura 58. Restos de *Carapacestheria* sp. B correspondiente al nivel Crr2 (MEF-PI 1890). 1. Valvas con bandas de crecimiento de 0,02 mm de ancho y bandas estrechas en la zona ventral. 2. Bandas amplias de 0,03 mm de ancho con marcas o alteraciones en la inclinación de las líneas de crecimiento. 3. Bandas de crecimiento de 0,01 mm de ancho y presencia de marcas en la zona ventral del caparazón. Escala gráfica 1-3=1mm.

Dimorfismo

La especie *Carapacestheria* sp. B en esta localidad, exhibió dos formas diferentes de valvas. La primera (M1) es principalmente subcircular, con un margen postero-dorsal fuertemente arqueado, el umbo es subterminal. El segundo (M2) es más ovalado, alargado posteriormente, con un margen dorsal levemente recto y el margen ventral más amplio y convexo que el primer morfotipo, el umbo es subcentral (Figura 59).

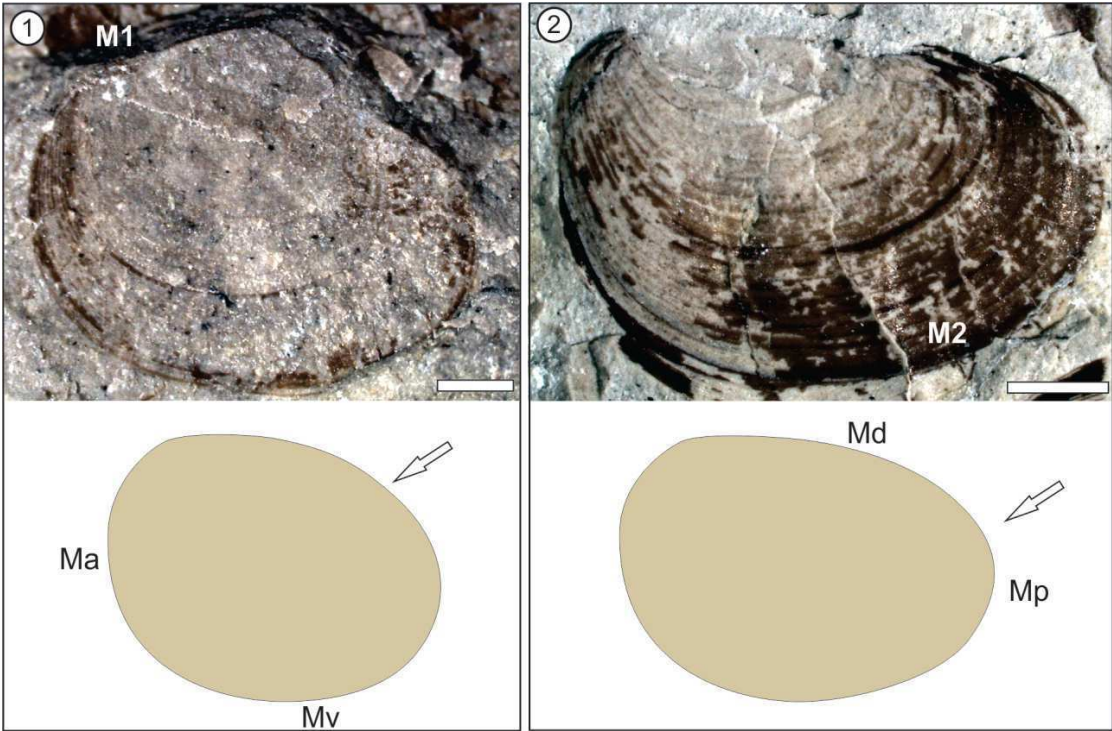


Figura 59. *Carapacestheria* sp. B (MEF-PI 1890). Distinción de morfotipos M1 y M2 con sus respectivos esquemas en la parte inferior de la figura. Las flechas indican la principal diferencia entre ambos. El M1 presenta un margen postero-dorsal arqueado y el M2 con un margen dorsal levemente recto y ventral más amplio. Ma= Margen anterior; Md= margen dorsal; Mp= Margen posterior; Mv= Margen ventral. Escala gráfica 1-2=1mm.

Litofacies

Los niveles analizados con espinicaudados corresponden a calizas con laminación paralela (Crr2) o masiva (Crr1) (Tabla 15). No se registraron restos de restos asociados. Estas litofacies corresponderían a un cuerpo acuático con sedimentación carbonática marginal. El trasnposrte habría sido de baja energía probablemente producido por el oleaje, no obstante no se registraron evidencias de conchillas retransportadas y esta asociación podría ser de carácter autóctono.

Nivel	Litofacies	Estructuras sedimentarias	Restos asociados
Crr1	Margas	Masiva	-----
Crr2	Margas	Laminación paralela de bajo régimen	-----

Tabla 15. Litofacies, estructuras sedimentarias y restos asociados en cada uno de niveles.

ANEXO LOCALIDAD CAÑADÓN CARRIZAL

Figuras y Tablas

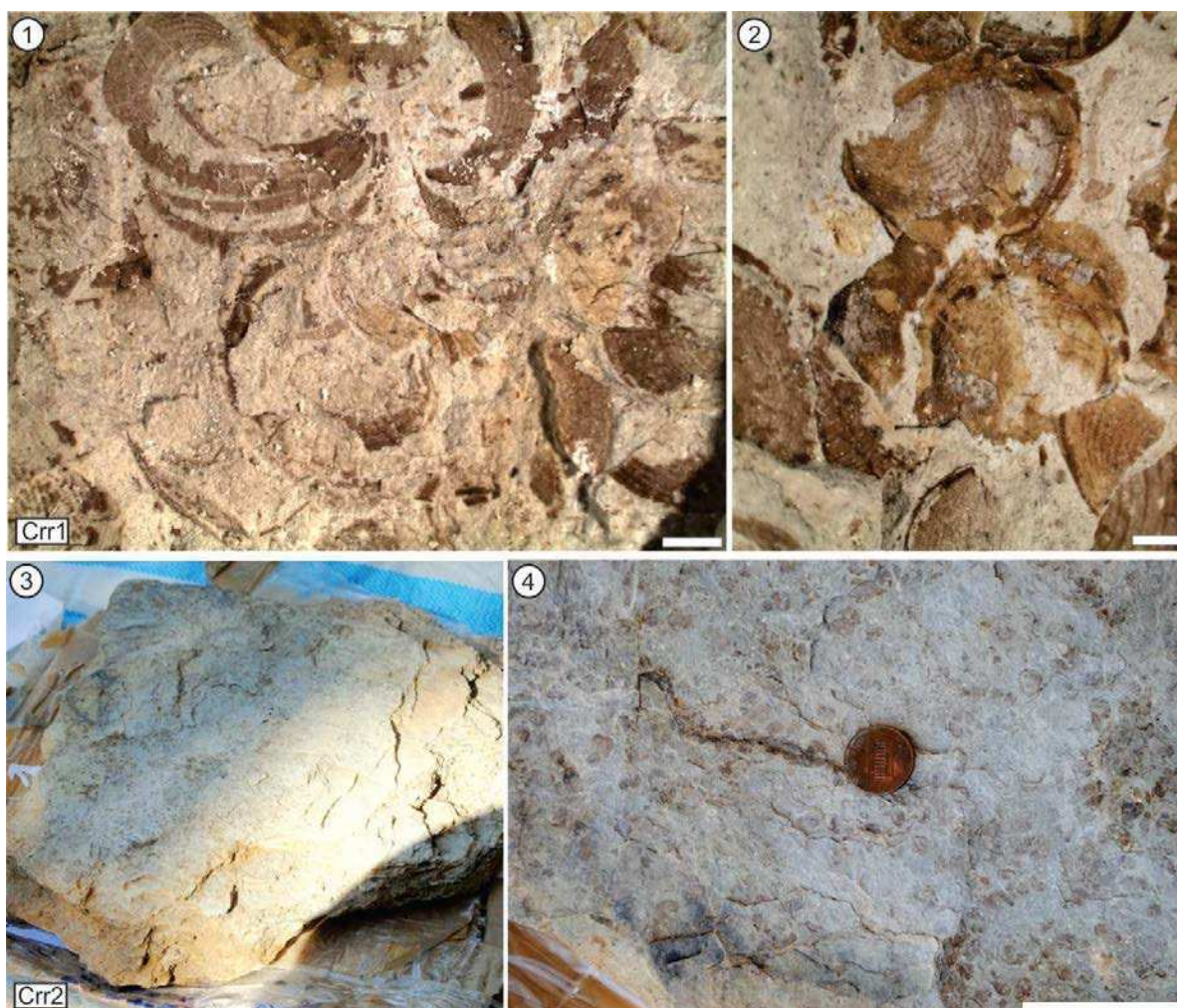


Figura 60. Niveles analizados en la localidad cañadón Carrizal, Miembro Las Chacritas. 1-4. En los dos niveles se reconoció la especie *Carapacestheria* sp. B (MEF-PI 1890). 1-2. Nivel Crr1, se observaron abundantes restos de caparazones donde se distinguen fácilmente las bandas y líneas de crecimiento. 3-4. Nivel Crr2, abundantes caparazones de espinicaudados donde no se lograron observar claramente las bandas de crecimiento. Escala gráfica: 1-2= 1 mm; 4= 100 mm.

Nivel	Variable	n (especímenes)	Media (mm)	Test <i>Shapiro-Wilks</i>
Crr1	Longitud	27	5,37	p= 0,6090
	Altura	27	3,91	p= 0,5807
Crr2	Longitud	25	3,09	p= 0,0400
	Altura	25	2,19	p= 0,0260

Tabla 16. Resultados del *test* de normalidad (*Shapiro-Wilks* modificado). El primer nivel no exhibe diferencias significativas, y por lo tanto se acepta la hipótesis H_0 . Por otro lado, el nivel Crr2 muestra valores menores de $p= 0,05$, por lo cual se podría aceptar la hipótesis H_1 .

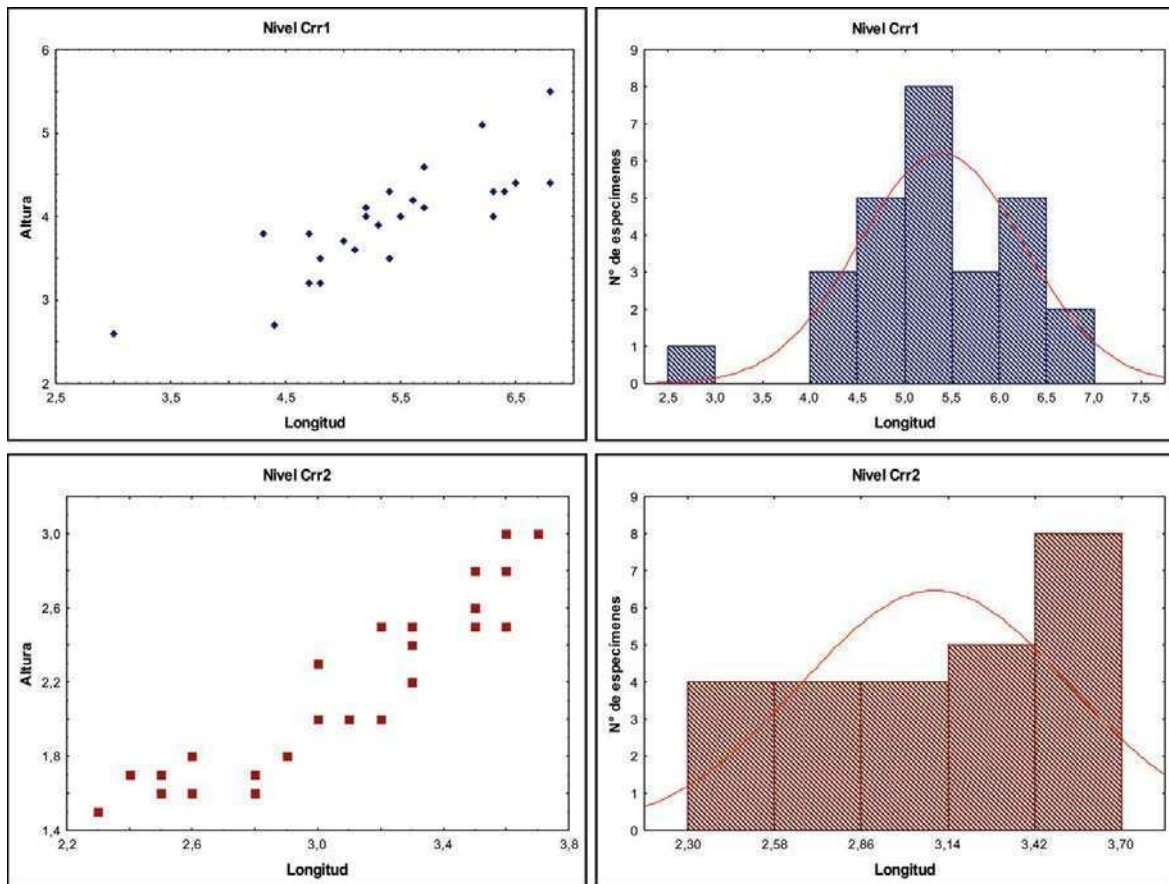


Figura 61. Gráfico de dispersión y barras de las variables longitud y altura en los dos niveles analizados. En el nivel Crr1 los tamaños de individuos con mayor abundancia fueron cercanos a los 5 milímetros. En el nivel Crr2 se observó una distribución homogénea en los tamaños de los individuos.

Tablas con los datos de los parámetros utilizados para los diferentes análisis:

Nivel Crr1														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	4,4	2,7	2	0,8	0,3	1,1	1	1,2	2,2	0,613636				
2	5,7	4,1								0,719298				
3	4,4	2,7								0,613636				
4	5,2	4,1								0,788462	45	0,03-0,2	Zona ventral	Bandas anchas en general
5	3	2,6								0,866667	35	0,1		
6	4,7	3,2	3,3	1,2	0,3	0,8	1,3	1,6	2,4	0,680851	40	0,05-0,1	Zona central y ventral	
7	5,4	3,5	3	1,4	0,4	1	1,5	1,5	2,6	0,648148	35	0,03-0,2	Zona ventral	
8	4,8	3,2	1,3				1,3			0,666667	33	0,03-0,2	Zona ventral	
9	6,3	4,3								0,68254				
10	6,4	4,3								0,671875				
11	5,5	4								0,727273		0,03-0,2		
12										-----		0,3	Zona ventral	Fragmento
13	5,2	4								0,769231				Marcas
14	4,3	3,8								0,883721				
15	5,5	4								0,727273				
16	4,7	3,8								0,808511				
17	5,7	4,6								0,807018		0,03-0,2	Zona ventral	Bandas amplias en general
18	5	3,7								0,74				
19	6,8	5,5								0,808824				
20	5,1	3,6								0,705882				
21	6,5	4,4								0,676923				
22	5,4	4,3								0,796296				
23	6,3	4		1,5						0,634921	38	0,05-0,25	Zona ventral	Bandas amplias en general
24	6,8	4,4								0,647059	35	0,05-0,3		
25	5,6	4,2								0,75	37	0,05-0,3		

26	6,2	5,1								0,822581		0,04-0,25	Zona central	
27	5,3	3,9								0,735849		0,3	Zona ventral	
28	4,8	3,5								0,729167	28	0,2		Marcas

Nivel Crr2														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	3	2								0,666667	20	0,05	Generalizado	Preservación difusa
2	3,5	2,5								0,714286				Preservación difusa
3	3,3	2,2								0,666667				Preservación difusa
4	3,5	2,6								0,742857			Generalizado	Preservación difusa
5	2,8	1,6								0,571429		0,05		Preservación difusa
6	2,8	1,7								0,607143				Preservación difusa
7	2,3	1,5								0,652174				Preservación difusa
8	3,1	2								0,645161				Preservación difusa
9	3,6	2,5								0,694444			Generalizado	Preservación difusa
10	2,5	1,7								0,68				Preservación difusa
11	2,4	1,7								0,708333				Preservación difusa
12	2,6	1,6								0,615385	21	0,05		Preservación difusa
13	2,9	1,8								0,62069				Preservación difusa
14	3,2	2								0,625				Preservación difusa
15	3,3	2,5								0,757576			Generalizado	Preservación difusa
16	3,5	2,6								0,742857	25	0,05		Preservación difusa
17	3	2,3								0,766667				Preservación difusa
18	3,6	2,8								0,777778				Preservación difusa
19	3,5	2,8								0,8				Preservación difusa
20	3,7	3								0,810811				Preservación difusa
21	3,2	2,5								0,78125				Preservación difusa
22	3,3	2,4								0,727273			Generalizado	Preservación difusa
23	3,6	3								0,833333				Preservación difusa

24	2,5	1,6								0,64		0,05		Preservación difusa
25	2,6	1,8								0,692308				Preservación difusa

LOCALIDAD CAÑADÓN LOS LOROS

El cañadón Los Loros se encuentra a 5 km al norte de la aldea Cerro Cóndor, cercano al cañadón Las Chacritas. Su dirección es de oeste a este, con desembocadura en el río Chubut.

En la bibliografía sobre la fauna de invertebrados y vertebrados de la Formación Cañadón Asfalto no existen menciones sobre especies identificadas para esta localidad.

AMBIENTES SEDIMENTARIOS

El perfil realizado en la localidad cañadón Los Loros comprende 50 m (Figura 62). Los primeros 15 m se encuentran representados principalmente por calizas con presencia de estromatolitos, bioturbación, estratificación y restos vegetales. Además, es frecuente la aparición de nódulos y niveles de sílice. A continuación, se registran 20 m de una intercalación de bancos de areniscas con margas laminadas. Por último, aparecen 10 m de calizas intercaladas con niveles piroclásticos que presentan grietas de desecación. El techo del perfil culmina con basaltos olivínicos.

La asociación de facies se encuentra representada por un ambiente lacustre carbonático. Este ambiente se caracteriza por la presencia de calizas y margas con estromatolitos, bioturbación y restos vegetales, sugiriendo un subambiente litoral con episodios de desecación. En el cuerpo lacustre se acumularon sedimentos fluviales representados por areniscas, y depósitos piroclásticos, hacia los niveles superiores. La sedimentación en el sistema a lacustre está interrumpida por flujos basálticos.

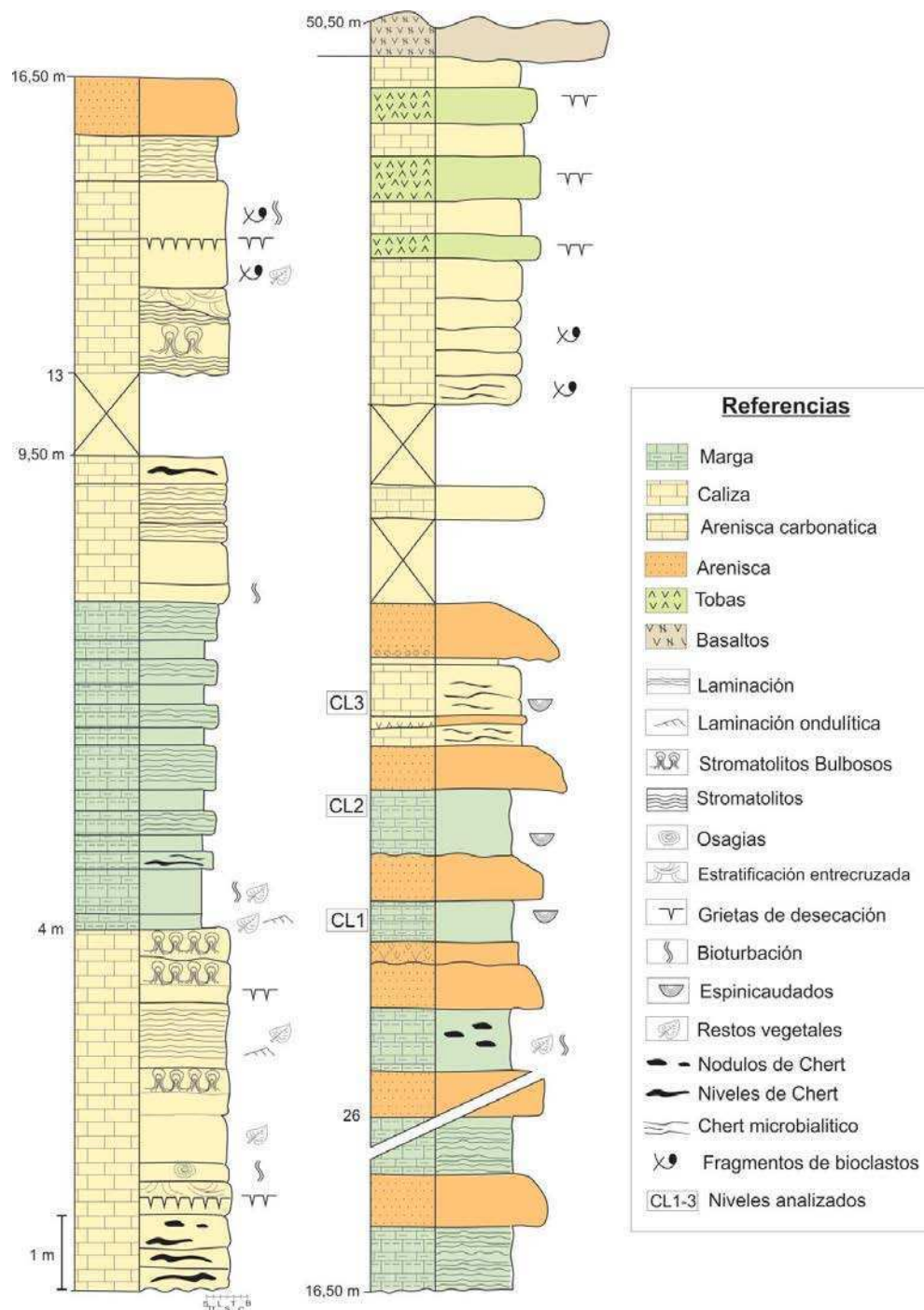


Figura 62. Perfil sedimentario de la localidad cañadón Los Loros, Miembro Las Chacritas. Se encuentra representado por facies lacustres carbonáticas marginales con presencia de estromatolitos, bioturbación, restos vegetales e invertebrados.

ANÁLISIS PALEOECOLÓGICO

El análisis paleoecológico fue realizado en tres niveles estratigráficos ubicados en la columna sedimentaria (Figura 62).

Población por nivel

La especie *Pseudestherites* sp. fue hallada para todos los niveles analizados (Tabla 17 y Figura 65). El nivel CL1 presentó la población con los individuos más grandes, con un amplio rango de tamaños y con mayor número de bandas de crecimiento, que llegaron a 0,3 mm de ancho. Para el nivel CL2 los individuos fueron los más pequeños, con rango de tamaños restringidos, por otra parte, no se lograron contabilizar el total de las bandas de crecimiento. Además, este nivel exhibió la densidad más baja de los tres niveles. Por último, en el nivel CL3 la población mostró un rango de tamaños intermedio entre los niveles CL1 y CL2, con un ancho de banda similar al nivel CL2 y una mayor densidad que los otros dos niveles.

En el nivel CL1 la mayoría de los individuos poseen tamaños de 6,3 a 8 milímetros. Para nivel CL2 los individuos poseen tamaños 1,2 a 3,5 mm, mientras que para el nivel CL3 la población fue más homogénea y limitada a un pequeño rango de tamaño (Figura 66).

Nivel	Especie	n	Longitud (mm)	Altura(mm)	Bandas de crecimiento	Ancho de las bandas (mm)	Densidad de Sp. (2cm)
CL1	<i>Pseudestherites</i> sp.	32	3,3-8,3	2,3-6,5	25-47	0,03-0,3	4
CL2	<i>Pseudestherites</i> sp.	16	1,2-3,5	1-2,5	10-20	0,04-0,2	1
CL3	<i>Pseudestherites</i> sp.	14	2,9-4,5	2,2-3,3	25-35	0,02-0,2	5

Tabla 17. Resultados de análisis en tres niveles de poblaciones de la localidad cañadón Los Loros.

Con respecto al *test* de normalidad (*Shapiro-Wilks* modificado), ninguno de los tres niveles presentó diferencias significativas (Tabla 19, Anexo). Es decir, las poblaciones exhibieron una distribución normal en los tamaños de los organismos, apoyando la idea de que provienen de una misma población o que el ambiente habría sido estable. No obstante, la variable altura en el nivel CL3 muestra un valor menor de $p=0,05$, cual podría estar relacionado con la presencia de dimorfismo en la población.

Ontogénesis

En el análisis poblacional se diferenciaron individuos de pequeños tamaños (1,2 mm en longitud) y otros mayores (8 mm de longitud), estas diferencias podrían corresponder a distintos estadios del desarrollo. En los gráficos de dispersión (Figura 66), se visualizan estas diferencias de tamaños, un grupo podría comprender a juveniles (1,2-2,5 mm de longitud) y el resto a adultos, aunque incluso estos también muestran amplias diferencias de tamaños (entre 3 y 8mm). Los tamaños más pequeños presentaron bandas estrechas que no superan a 0,05 mm de ancho y pocas bandas de crecimiento (<15). No se registraron cambios de ornamentación a lo largo de la superficie de la conchilla como en otras especies, sin embargo, las fosas en la zona dorsal fueron más pequeñas y de mayor tamaño en la zona ventral. En cuanto a las bandas de crecimiento, mayormente, las valvas evidencian bandas estrechas entre bandas más amplias, y abundantes bandas estrechas en la zona ventral de la conchilla, aunque en muchos casos no presentaron bandas de crecimiento estrechas (Figura 63).

Algunas valvas presentaron discontinuidades en el desarrollo de las líneas y bandas de crecimiento en la zona postero-ventral del caparazón. Estas discontinuidades se observaron en el nivel CL1 y abarcan cerca de 5 bandas de crecimiento (Figura 63).

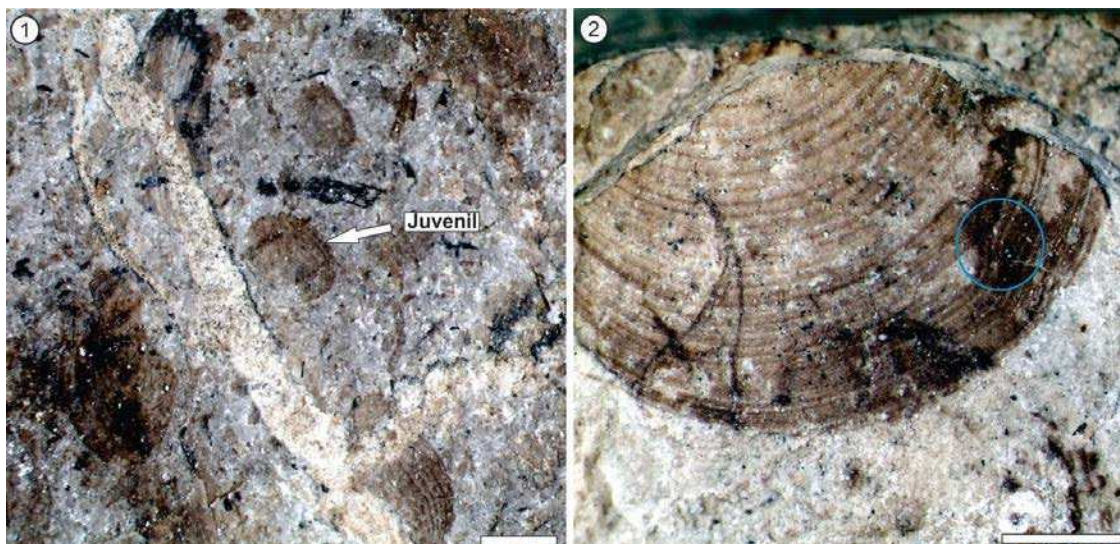


Figura 63. Valvas de *Pseudestherites* sp. (CTES-PZ 7316). 1. Presencia de valvas pequeñas correspondientes a juveniles. 2. Bandas de crecimiento amplias en zona central y bandas estrechas en zona ventral, en círculo se indican discontinuidades en las líneas de crecimiento. Escala gráfica: 1-2=1mm.

Dimorfismo

La especie *Pseudestherites* sp. exhibió dos formas de caparazones distintas. Un morfotipo (M1) es principalmente circular con un margen posterior fuertemente arqueado y un margen dorsal corto. El otro morfotipo (M2) es más alargado posteriormente, con un margen dorsal y ventral amplio. La mayoría de los ejemplares presentaron el primer morfotipo descrito (Figura 64).

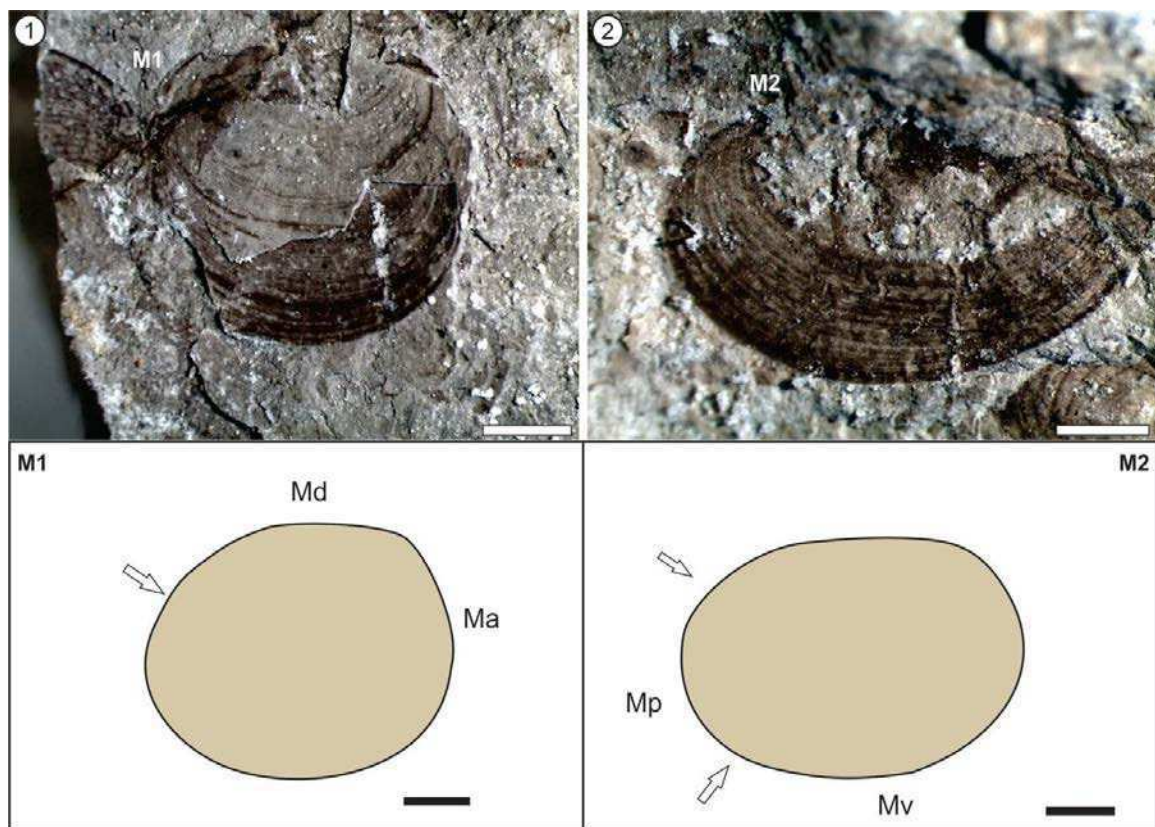


Figura 64. *Pseudestherites* sp. (CTES-PZ 7317). 1-2. Distinción de morfotipos M1 y M2 con sus respectivos esquemas en la parte inferior de la figura. Las flechas indican las diferencias entre ambos. El M1 presenta un margen posterior arqueado y el M2 un margen dorsal y ventral más amplio. Escala gráfica 1-2=1 mm.

Litofacies

Los niveles analizados con restos de caparzones de espinicaudados se encuentran en calizas con restos vegetales (briznas o restos carbonosos) (Tabla 18). Las facies corresponderían a un cuerpo acuático con sedimentación carbonática marginal. En el nivel CL2 las valvas están

orientadas al igual que los restos vegetales, lo cual indicaría que la asociación fue transportada dentro del mismo ambiente (parautóctonos).

Nivel	Litofacies	Estructuras sedimentarias	Restos asociados
CL1	Calizas	-----	Briznas
CL2	Calizas	Laminación ondulítica	Briznas orientadas
CL3	Calizas	Laminación ondulítica	Resto carbonoso

Tabla 18. Litofacies y estructuras en cada uno de niveles.

ANEXO LOCALIDAD CAÑADÓN LOS LOROS

Figuras y Tablas

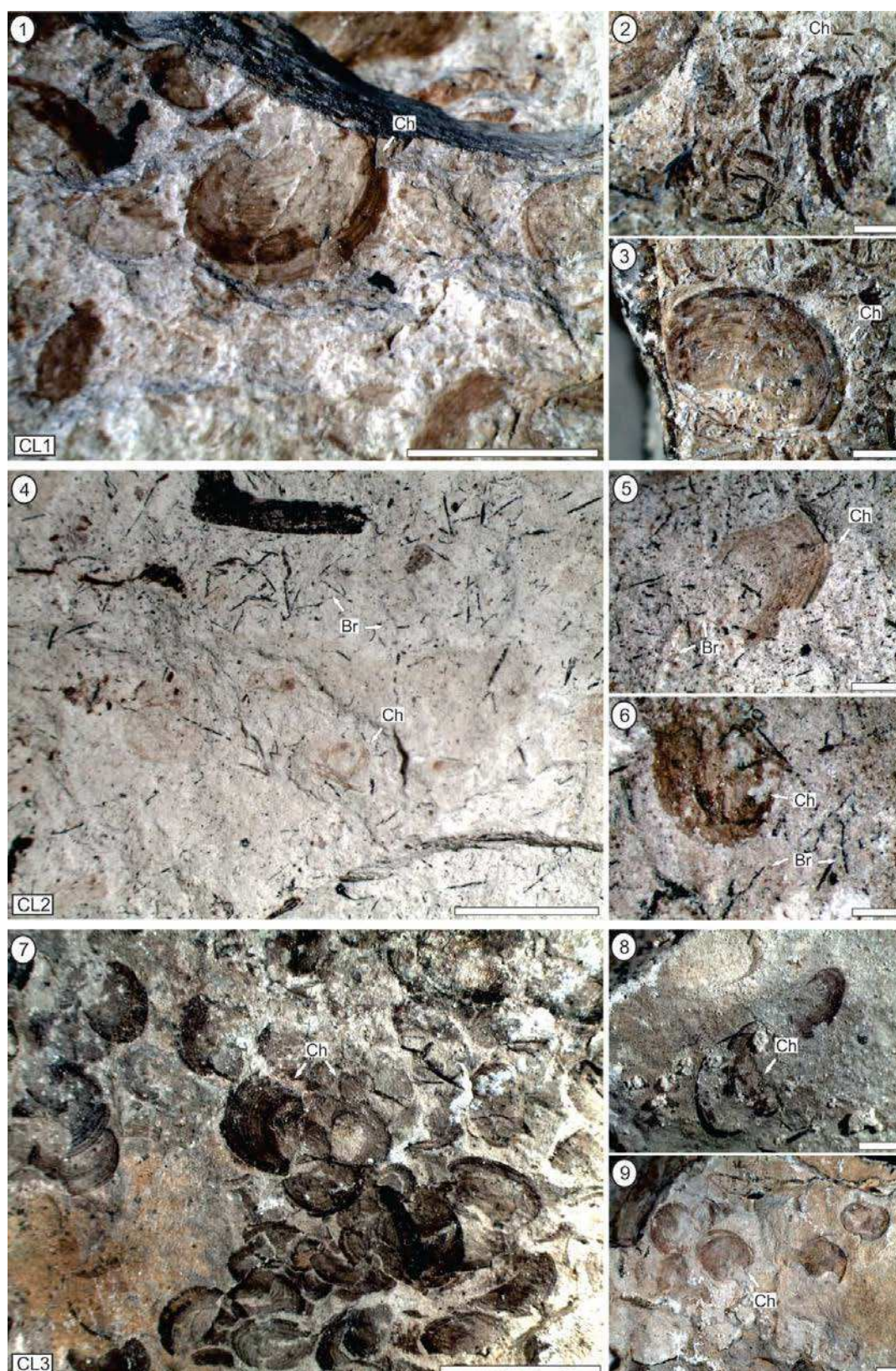


Figura 65. Niveles analizados en la localidad cañadón Los Loros, Miembro Las Chacritas. 1-9. En los tres niveles se reconoció la especie *Pseudestherites* sp. 1-3. Nivel CL1 se observaron abundantes fragmentos ventrales de las valvas y restos vegetales (CTES-PZ 7316). 4-6. Nivel CL2 pocos fragmentos de espinicaudados y abundantes briznas orientadas (CTES-PZ 7317). 7-9.

Nivel CL3, abundantes conchillas concentradas en un sector de la roca (CTES-PZ 7318). Ch= conchillas de espinicaudados, Br= briznas. Escala gráfica: 1, 4, 7= 5 mm; 2-3,5-6, 8-9= 1 mm.

Nivel	Variable	n (especímenes)	Media (mm)	Test <i>Shapiro-Wilks</i>
CL1	Longitud	32	6,56	p= 0,2164
	Altura	32	4,87	p= 0,4704
CL2	Longitud	16	2,39	p= 0,7446
	Altura	16	1,69	p= 0,3696
CL3	Longitud	14	3,74	p= 0,8555
	Altura	14	2,72	p= 0,0237

Tabla 19. Resultados del *test* de normalidad (*Shapiro-Wilks* modificado). Los tres niveles no exhibieron diferencias significativas y por lo tanto se acepta la hipótesis H_0 . No obstante, la variable altura en el nivel CL3 muestra un valor menor de $p= 0,05$, cual podría estar relacionado con la presencia de dimorfismo en la población.

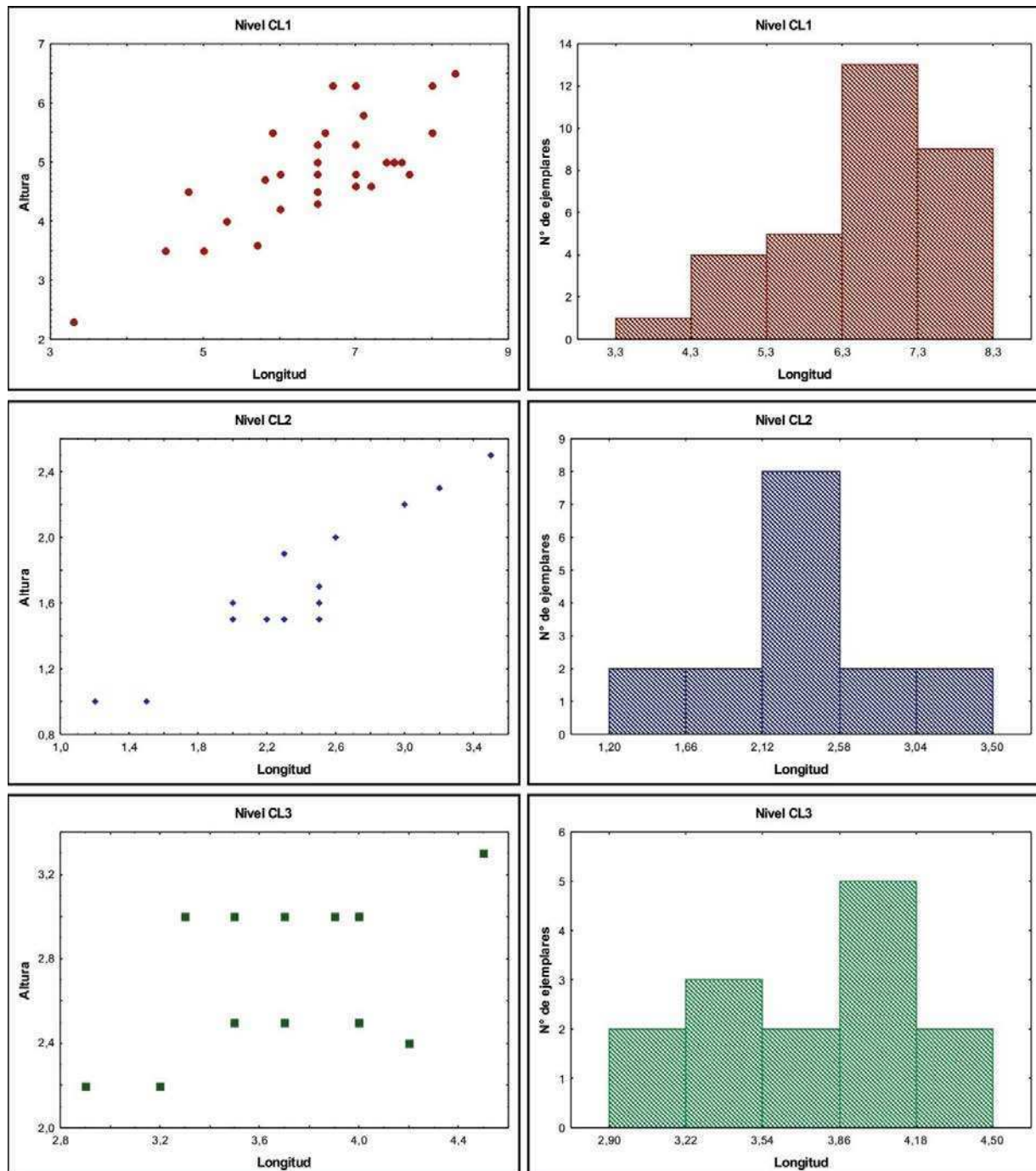


Figura 66. Gráficos de dispersión las variables longitud y altura, y grafico de barras de la variable Longitud. En el nivel CL1 hay mayor abundancia de individuos entre 6,3 y 7,3 mm de longitud. En el nivel CL2 los individuos son más pequeños y la mayoría posee tamaños promedio de 2,4 milímetros. En el nivel CL3 la población es más homogénea y limitada a un pequeño rango de tamaño.

Tablas con los datos de los parámetros utilizados para los diferentes análisis:

Nivel CL1														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	7,6	5				1,7		2,3	3,8	0,657894737		0,03-0,07	Zona central	
2										----		0,5-0,13	Zona central	
3	8	6,3					3	2,6	4,3	0,7875	25	0,1-0,2	Zona ventral	
4	6,5									---		0,08-0,23	Ninguna	Bandas amplias
5	8	5,5	4,3	2			2,5	3,5	3,6	0,6875		0,08-0,2		No se lograron contabilizar las bandas
6	5,3	4								0,754716981		0,03-0,2	Zona ventral	
7	7,5	5								0,666666667		0,1-0,16		
8	7	4,6								0,657142857		0,13		Preservación difusa
9	7,7	4,8								0,623376623	45	0,03-0,13	Zona central	
10										----		0,05-0,07		Fragmento ventral
11	6,5	4,3								0,661538462	35	0,05-0,13	Zona ventral	
12	7	4,8								0,685714286		0,05-0,1	Zona central y ventral	
13	6,6	5,5	3,5		0,5	1,6	2	2,5	3	0,833333333	47	0,05-0,1	Zona central	
14	6,7	6,3								0,940298507		0,07-0,13		Preservación difusa
15	8,3	6,5	4,5							0,78313253		0,05-0,08	Zona central	
16	7,1	5,8	3,4	2	0,7	1	2,3	3	3,2	0,816901408	30	0,08-0,2		Bandas anchas en general
17										-----		0,05-0,2	Zona ventral	Fragmento ventral
18	7,2	4,6								0,638888889				Preservación difusa
19	6	4,2					1,9	2	2,7	0,7	27	0,05-0,08	En la zona central	Preservación difusa
20	7	6,3								0,9		0,05-0,17	Zona ventral	
21	7,4	5								0,675675676		0,1-0,15		Fragmento ventral
22	5,8	4,7								0,810344828	38	0,05-0,18	Zona ventral/central	
23	5,7	3,6								0,631578947		0,09-0,13		Fragmento ventral

24		5								-----	33	0,13-0,2		
25	6,5	4,8							3,5	0,738461538	38	0,05-0,1		
26	6	4,8								0,8	27	0,15-0,3		Bandas amplias
27		4,5								-----	36	0,05-0,17	Zona central	
28	4,8	4,5	3,1	1,4	0,4	1	1,7	1,7	1,9	0,9375	25	0,13-0,27	Ninguna	Bandas amplias
29	5	3,5				1,5		0,9		0,7		0,05-0,1	En la zona central	Preservación difusa
30	6,5	5	2,7		1					0,769230769		0,03-0,1	En la zona central	
31										-----		0,12-0,2	Ninguna	Conchilla iIncompleta
32	8,5									-----		0,02-0,1	Ninguna	
33	3,3	2,3								0,696969697		0,12		
34	5,9	5,5	3	1,5	0,9	1,9	2	3	3,4	0,93220339	30	0,25	Zona ventral	
35	6,5	5,3								0,815384615		0,07-0,15	Zona ventral	
36	7,5	5								0,666666667		0,15-0,2	Ninguna	
37	7	5,3		1,5	0,6	1,5	2	2,8	4	0,757142857		0,15	Ninguna	
38										-----		0,2-0,23	Ninguna	
39	7			3						-----		0,04-0,2	Zona ventral	
40	4,5	3,5								0,777777778		0,2	Ninguna	
41	7,5	5								0,666666667			Zona central	
42	6,5	4,5								0,692307692		0,25	Ninguna	

Nivel CL2														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	2	1,5								0,75				Preservación difusa
2	2	1,6								0,8		0,05	Ninguna	Preservación difusa
3	2,5	1,7								0,68	12		Ninguna	
4	2,5									0				Preservación difusa
5	3,5	2,5	1,75	0,5	0,25	1				0,714285714	20	0,1		

6	1,5	1								0,666666667			Zona central y ventral	Preservación difusa
7	2,5	1,6								0,64			Zona Ventral	
8	3	2,2								0,733333333		0,05	Zona Ventral	
9	2,2	1,5								0,681818182				Preservación difusa
10	2,3	1,5								0,652173913		0,03		
11	1,2	1								0,833333333	10	0,04		
12	3,2	2,3								0,71875		0,05		
13	2,5									-----		0,05	Ninguna	Preservación difusa
14	2,6	2								-----	10	0,2		Preservación difusa
15	2,3	1,9								-----			Zona Central	
16	2,5	1,5								-----				Preservación difusa

Nivel CL3														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	4,2	2,4		1,3	0,4		1,2	1,3	2	0,571428571	25	0,2	Ninguna	
2	3,3	3							1,5	0,909090909		0,15	Ninguna	
3	4									----				Conchilla cubierta
4		3								----				Conchilla cubierta
5	2,9	2,2								0,75862069				Conchilla cubierta
6		3,3								-----		0,15	Ninguna	
7	3,2	2,2	1,6				1	1	1,7	0,6875		0,05-0,1	Zona ventral	
8	3,7	2,5	2	0,7			1,5	1,2	2	0,675675676		0,05-0,15	Zona ventral	
9	3,7	3								0,810810811				Conchilla cubierta
10	4	3								0,75				Conchilla cubierta
11										-----		0,15	Ninguna	
12										-----	30	0,05	Zona ventral	
13	4	2,5								0,625		0,02-0,05		

14	3,5	3								0,857142857		0,05-0,1	Zona ventral	
15	3,5	2,5								0,714285714		0,1	Ninguna	
16	3,9	3								0,769230769				Conchilla cubierta
17	4	2,5	2			1,3	1	1,2	2	0,625	35	0,05		

LOCALIDAD CAÑADÓN CARACOLE

La localidad cañadón Caracoles se encuentra 10 kms al norte de la aldea Cerro Cóndor, en la margen oeste del río Chubut. El Miembro Las Chacritas de la Formación Cañadón Asfalto se encuentra en discordancia sobre las vulcanitas de la Formación Lonco Trapial.

El hallazgo de restos fósiles para esta localidad fue conocido recientemente, Monferran *et al.* (2011) mencionan una particular asociación fosilífera que se destaca por su diversidad y tipo de preservación, como bioclastos silicificados, formando una concentración fósil (ver Figura 65, Anexo). Los restos identificados comprenden principalmente diferentes invertebrados: moluscos, bivalvos y gastrópodos, espinicaudados y ostrácodos. Además, aparecen restos vegetales indeterminados (*Brachyphyllum*, talos de algas calcáreas, etc.).

AMBIENTES SEDIMENTARIO

El perfil sedimentario muestra en el tramo inferior 23 m de espesor cubierto por derrubio, en el que se distinguieron bancos aislados de calizas estromatolíticas de 60 cm espesor y restos de troncos dispersos (Figura 67). En el tramo superior, el perfil está compuesto por bancos tabulares de coquinas con restos de bivalvos, bancos delgados de tufitas con briznas y estructura de tipo entrecruzada tabular planar y grietas de desecación. Continúan niveles de calizas lajosas, tobas y pelitas. En los últimos 5 m de la sucesión aflora un nivel fosilífero de 30 cm de espesor, de geometría lenticular, compuesto por una tufita carbonática y abundantes restos de conchillas silicificadas. El nivel fosilífero está cubierto por bancos de caliza microbialítica, con niveles discontinuos de *chert* negro (Claudia Armella com. pers., 2011). La asociación de facies para el Miembro Las Chacritas corresponde a un sistema lacustre carbonático con influencia de cenizas volcánicas.

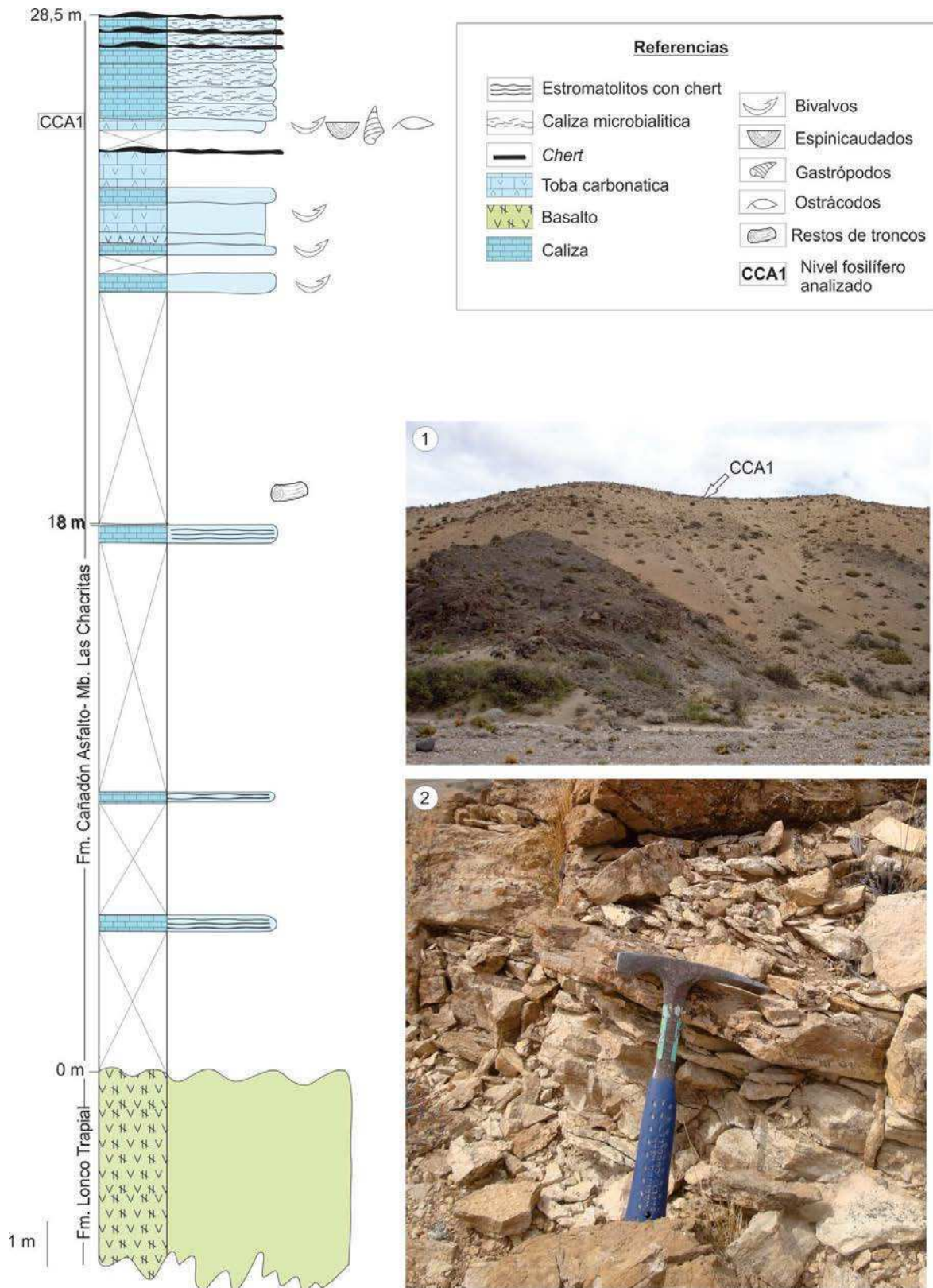


Figura 67. Perfil sedimentario de la localidad cañadón Caracoles, Miembro Las Chacritas (realizado por la Dra. C. Armella). El perfil exhibe los niveles fosilíferos referentes a un sistema lacustre carbonático con influencias volcánicas. 1. localidad donde se realizó el perfil. 2- nivel fosilífero.

ANÁLISIS PALEOECOLÓGICO

Población

El análisis fue realizado en un nivel fosilífero denominado CCA1 (Figura 67). El test de normalidad (*Shapiro-Wilks* modificado, ver Anexo Tabla 21) indicó la aceptación de la hipótesis de una población con distribución normal. La mayoría de los ejemplares están cerca de la media (6,4 mm de longitud y 4,9 mm de altura) y muy pocos se alejan hacia tamaños más grandes o pequeños (Anexo, Figura 71). Estos espinicaudados presentaron una baja densidad de ejemplares.

Nivel	Especie	n	Longitud (mm)	Altura (mm)	Bandas de crecimiento	Ancho de las bandas (mm)	Densidad de especímenes (2cm)
CCA1	----	50	4,5-8,1	3,4-6,1	40-63	0,01-0,19	2

Tabla 20. Resultados de análisis de la población de la localidad cañadón Caracoles.

Ontogénesis

Los especímenes analizados no mostraron diferencias significativas en los tamaños (Figura 71), por lo tanto no habría una distinción de estadios ontogenéticos. La ornamentación del caparazón no pudo ser observada, y por lo tanto no se pudieron realizar inferencias que indiquen cambios de ornamentación durante el crecimiento del organismo.

Se contabilizaron más de 40 bandas de crecimiento por especímenes, variando desde bandas estrechas (0,01 mm) a bandas amplias (0,19 mm). No obstante, la mayoría de las conchillas no superan a 0,1 mm de ancho de banda.

Dimorfismo

Se diferenciaron dos morfotipos de conchillas. El primero (M1) mantiene un contorno subcircular (teliniforme) con una fuerte inclinación en el margen postero-dorsal. El segundo (M2) es más alargado de contorno ovalado (cicladiforme), con margen dorsal casi recto, pasando gradualmente al margen posterior donde toma mayor convexidad a la altura de la línea media del caparazón, el margen ventral es más amplio y el margen anterior es de mayor convexidad que el primer morfotipo (Figura 68).

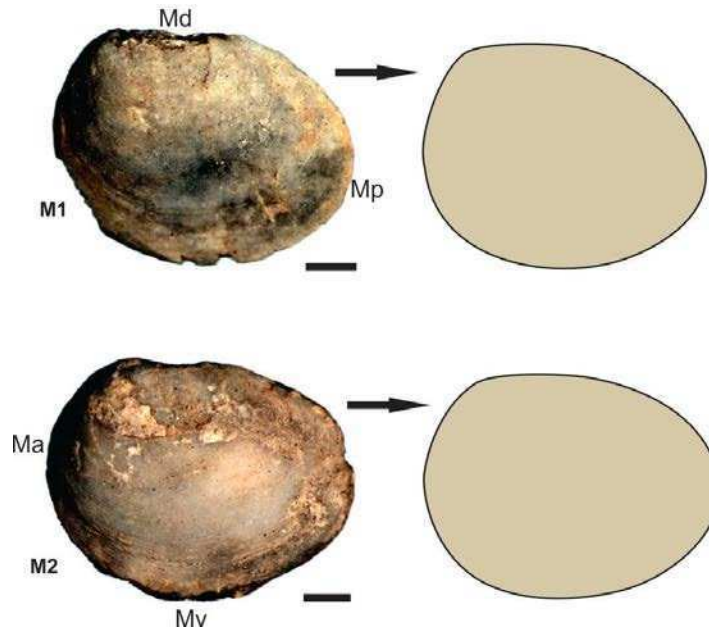


Figura 68. Morfotipos de caparazones hallados en la localidad cañadón Caracoles: Morfotipo 1 (M1) y Morfotipo 2 (M2) (CTES-PZ 7312). A la izquierda se observa una imagen de cada morfotipo y a la derecha se encuentra el esquema del contorno de cada una. La mayor diferencia se encuentra en el margen postero-dorsal. Ma= Margen anterior; Md= Margen dorsal; Mp= Margen posterior; Mv= Margen ventral. Escala gráfica 1mm.

Litofacies

Este nivel analizado muestra una compleja asociación de organismos fósiles con una preservación distinta a las demás localidades de la Formación Cañadón Asfalto (Figura 70). Por este motivo se realizó un estudio detallado de la litofacies, para obtener una mejor interpretación del origen de esta concentración fósil.

Descripción: *Caliza Oncolítica* (Figura 69)

Esta facies comprende un nivel de acuñado, de 5 m de longitud y 30 cm de espesor. Contiene abundantes oncoides de 0,7 mm a 0,1 mm, que muestran microlaminación micrítica concéntrica en torno al núcleo. Los siliciclastos (1%) son de cuarzo con tamaños que varían entre 0,2 mm y 0,05 milímetros. Los bioclastos (5%) varían entre 0,5 mm y 3 mm de longitud, corresponden a conchillas de ostrácodos, bivalvos y restos vegetales de hojas y semillas. La matriz está compuesta por microesparita. El cemento se presenta en forma de meniscos. Las cavidades de los oncoides y bioclastos están rellenos por cuarzo microcristalino. Hay un marcado reemplazo a pseudoesparita (10 μ m), en mosaicos cristalinos de diferentes tamaños, con bordes

de granos difusos y contactos suturados. Se identificó una mayor abundancia de restos de bivalvos y espinicaudados, siguen en abundancia ostrácodos, gastrópodos y restos vegetales indeterminados.

Interpretación: La geometría del nivel sugiere que la facies representa una zona marginal de una laguna carbonática. Los núcleos de los oncoides corresponden a un sistema de raíces pequeñas. La abundante presencia de estas raíces, junto con restos de bioclastos, indican una zona marginal de baja energía, poca profundidad y mucha productividad. La presencia de las capas micríticas laminares son atribuidas a la actividad de las algas. El tipo de cemento es indicador de la zona vadosa. La silicificación secundaria y el posterior reemplazo carbonático provocaron la preservación de los restos orgánicos, sucedidos en una etapa de diagénesis temprana.

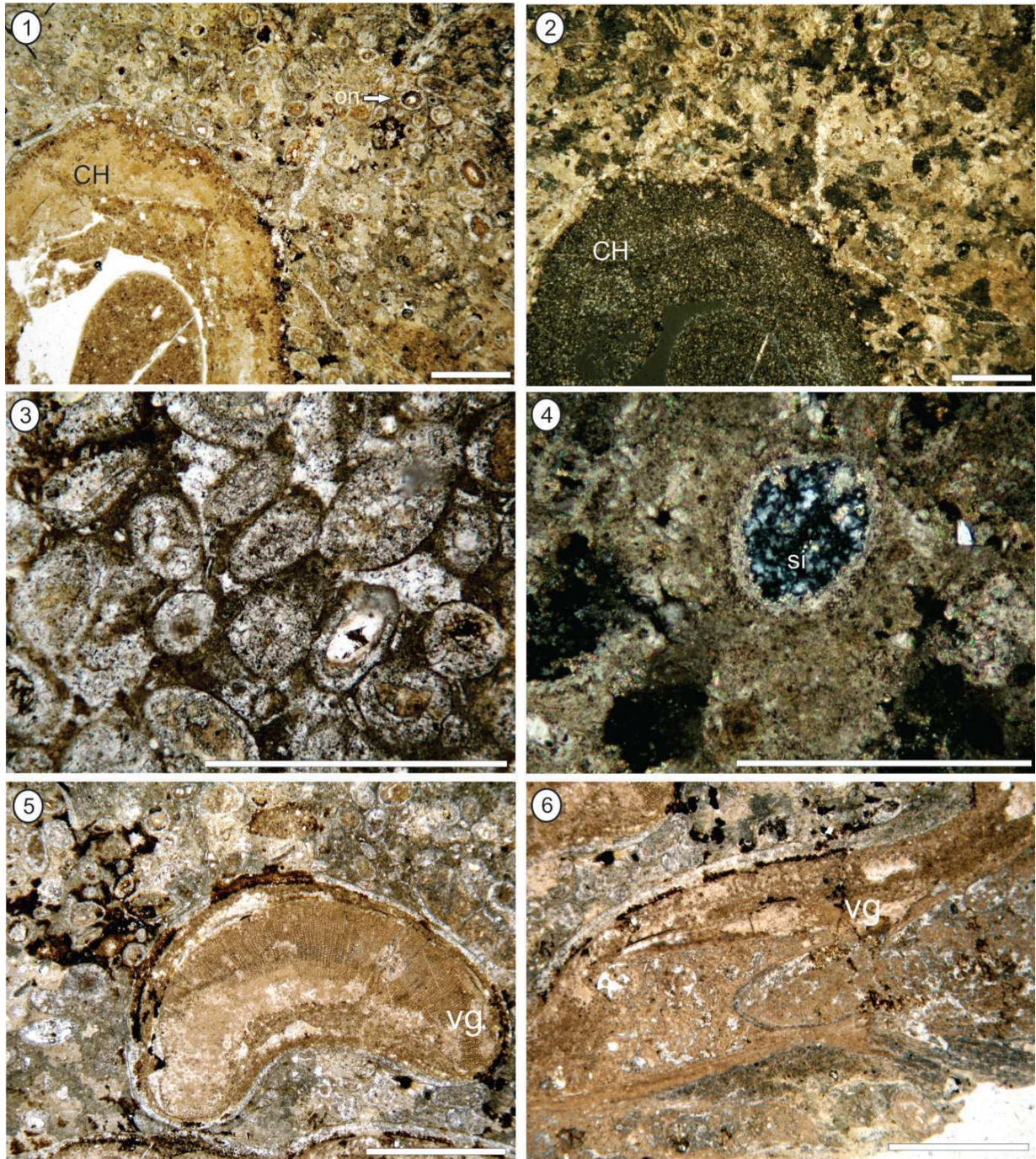


Figura 69. Caliza Oncolítica. 1. Oncoides en una matriz de microesparita y resto de conchilla de un molusco. 2. Con luz polarizada se observa el relleno de sílice y reemplazo en mosaico de pseudoesparita. 3. Detalle de oncoides y restos de siliciclastos. 4. Resto de conchilla de ostrácodos relleno por sílice. 5-6. Resto vegetal correspondiente a coníferas por la presencia de vasos. Ch= Conchilla de molusco; On = Oncoide; Si= silicio; Vg= resto vegetal. Escala gráfica: 1-6=0,5 mm.

ANEXO LOCALIDAD CAÑADÓN CARACOLE

Figuras y Tablas

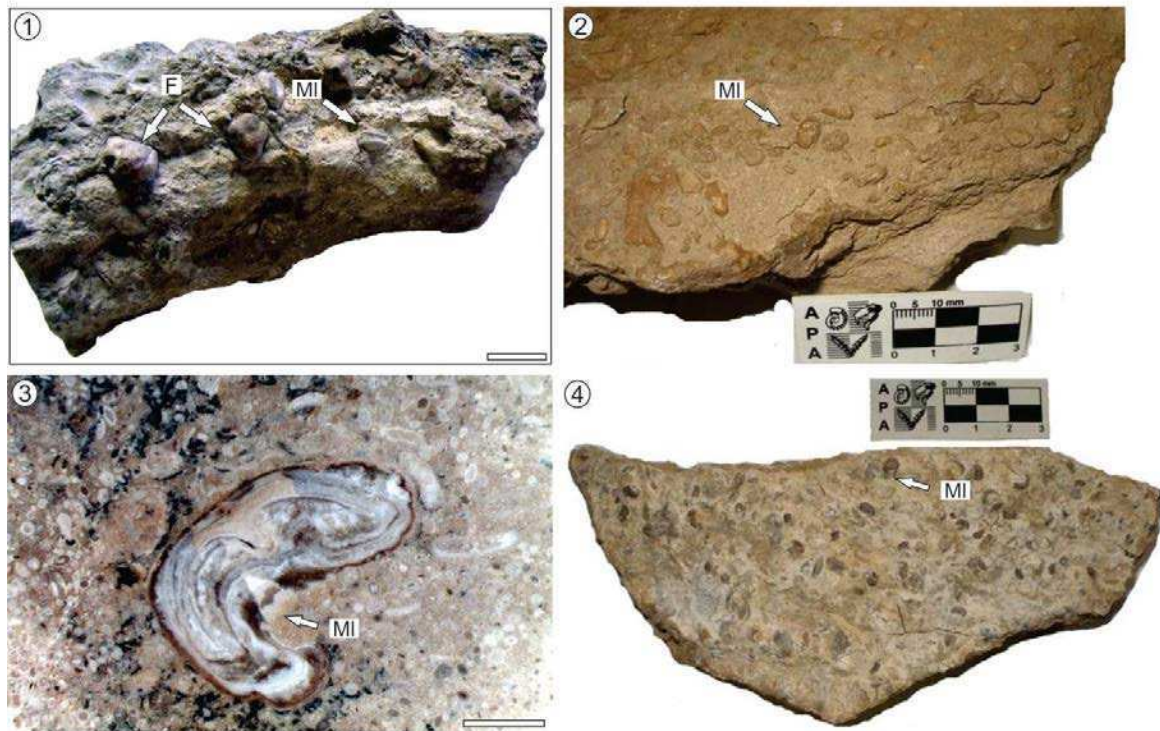


Figura 70. Muestras con restos fósiles de la localidad cañadón Caracoles. 1-4. Los restos se encuentran preservados como bioclastos silicificados que sobresalen de la roca (CTES-PZ 7312-14). 3. Corte de una sección de la muestra donde se observa un molde de molusco. F= Fragmento indeterminado; MI= Molusco. Escala gráfica 1=10 mm; 3= 1mm.

Nivel	Variable	n (especímenes)	Media (mm)	Test <i>Shapiro-Wilks</i>
CCA1	Longitud	71	6,44	p= 0,4480
	Altura	71	4,89	p= 0,6943

Tabla 21. Resultados del *test* de normalidad (*Shapiro-Wilks* modificado). Los resultados aceptan la hipótesis H_0 , la población presenta una distribución normal.

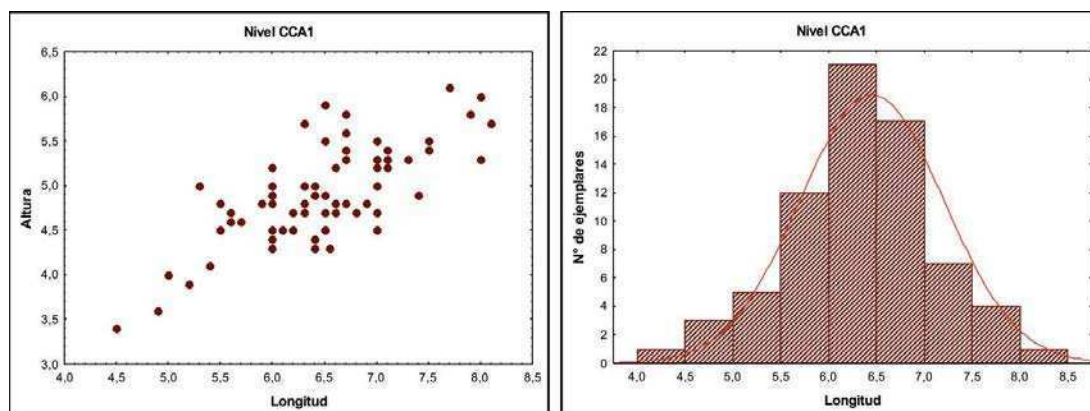


Figura 71. Gráficos de dispersión y de barras donde se muestra una población con distribución normal. Mayor abundancia de tamaños de individuos, cercano a los 6,5 mm de longitud.

Tablas con los datos de los parámetros utilizados para los diferentes análisis:

Nivel CCA1														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	6	4,3				1,2	2,2	2	3,6	0,71666667		0,05-0,1		difuso
2	6,6	4,7	4	1,8	0,6	1,5	2	2	3,2	0,71212121	40	0,02-0,07		
3	6,1	4,5	2,5	1,8	0,6	1,4	2	2	2,9	0,73770492	40	0,05-0,15	Zona central	
4	6,6	5,2	3	1,9	0,6	1,6	2,3	2,3	3,3	0,78787879	40	0,05-0,1	Zona central	
5	6	4,8	2,7	1,5	0,6	1,5	1,9	2	3	0,8	45	0,05-0,08		
6	7,1	5,4	3	1,9	0,6	1,5	1,9	2,2	3,1	0,76056338				difuso
7	6,7	5,3				1,9		2,2		0,79104478				difuso
8	6,3	5	2,2	1,9	0,7	1,7	2,2	2,2	3,2	0,79365079	47	0,05-0,07		
9	5,6	4,6								0,82142857				
10	7	5	2,5	1,8	0,8	2,2	2	2,1	3,4	0,71428571		0,05-0,16	Zona central	
11	6	4,9								0,81666667				difuso
12	7	5,2	3	1,7	0,7	1,3	2,4	2,3	3,3	0,74285714		0,05-0,17		
13	6,3	4,7	2,5	1,5	0,6	1,4	2,3	2,4	3,1	0,74603175				
14	5,4	4,1								0,75925926				difuso
15	6,5	4,9								0,75384615		0,05-0,1		
16	6,7	5,6								0,8358209				difuso
17	6,6	4,8	3,5	1,9	0,7	1,7	2	2,3	3,1	0,72727273	45	0,04-0,17		
18	6,7	5,4	3	1,9	0,5	1,5		2,3		0,80597015				
19	6,4	4,4								0,6875				
20	7,4	4,9								0,66216216				
21	4,9	3,6		1,4						0,73469388				

22	7,7	6,1	4,5	1,3						0,79220779				difuso
23	6,7	4,8	4,2	1,4			2,3			0,71641791				
24	6,5	4,7					1,8		3,4	0,72307692		0,03-0,19		
25	6,4	4,9	3,4	1,3	0,6	1,2	1,9	2,2	3,5	0,765625				
26	5,9	4,8	3,67	1,4	0,7	1,2	1,5	1,7	3,9	0,81355932				
27	6,7	5,8	4,2	1,7	0,8	1,6	2,5	2,1	3	0,86567164	60	0,01-0,07		
28	5,6	4,7		1,3						0,83928571				
29	7,3	5,3	4	1,4	0,5	1,2	1,8	2	3	0,7260274	56	0,01-0,07	Zona ventral	
30	6,4	5	3,6	1	0,4	1,5	1,9	2	3,5	0,78125		0,01-0,07	Zona ventral	
31	4,5	3,4	2,3	1,1	0,5	0,7	1,3	1,3	1,7	0,75555556				
32	7,9	5,8	3,8	2,1	1,1	1,3	2,7	2,5	3,6	0,73417722	63	0,02-0,12	Zona central	
33	7,1	5,2	3,6	1,6	0,6	1,4	2,1	2,1	3,8	0,73239437	57	0,01-0,08		
34	8,1	5,7								0,7037037		0,01-0,08		
35	6,8	4,7	3,7	1,6	0,6	1,4	2	2,3	3	0,69117647		0,01-0,06		
36	6,4	4,4	3,4	1,6	0,4	1,2	1,6	2,1	2,8	0,6875	40	0,03-0,19		
37	6	5,2	3	2	0,5	1,5	2	2,3	3	0,86666667		0,01-0,06		
38	6	5								0,83333333		0,01-0,06		
39	6,3	5,7	3	1,8	1	2	1,7	2,5	3,5	0,9047619		0,01-0,06	Zona central	
40	6,5	4,5	2,8	1,5	0,8	2	2	2,2	3,5	0,69230769	50	0,01-0,08		
41	7	4,5	3,3	1,5	0,5	2	1,8	2	3,5	0,64285714		0,01-0,15	Zona ventral	
42	6,3	5	2,6	1,5	0,5	2	2	3	2,5	0,79365079				
43	6,5	4,5								0,69230769				
44	5,5	4,8	3	1,3	0,5					0,87272727				
45	5,7	4,6	3	1,5	0,5	2	2	2,3	2,5	0,80701754				
46	7	5,3								0,75714286				

47	6,55	4,3			1,5	2	2	3		0,45801527		0,01-0,1		
48	6,4	4,3	3,3	1,3	0,7	2,1	1,5	2	3	0,671875				
49	5	4								0,8				
50	6,5	4,5	2,7	15	0,5	2	2	1,9	3	0,69230769				difuso
51	7	4,7	3	2	0,7	1,9	2	2,5	3,5	0,67142857				
52	8	5,3	3,7	2		2,7	2,5	3	4	0,6625		0,02-0,2	Zona ventral	
53	5,2	3,9	2,5	1,1	0,9	1	2	1,2	3	0,75		0,01-0,07		
54	6,9	4,8	3,9	1,5	1	1,5	2	2,5	3,5	0,69565217		0,01-0,1		
55	6,3	5	2,5	1,9	0,8	2	2	2,5	3,5	0,79365079				
56	5,5	4,5								0,81818182		0,01-0,1		
57	6,3	4,8	3,5	2	0,7	1	1,9	2	3,5	0,76190476				
58	6,5	5,5	3,5	1,5	0,7	1,5	2	2	4	0,84615385		0,01-0,07	Zona ventral	
59	6	4,5	3,3	1,5	1	1,1	1,5	1,6	3,5	0,75				
60	6	4,4				1,3		2	3	0,73333333				
61	7,1	5,3		1,6	1	1,7	2	2,2	3,5	0,74647887		0,01-0,15	Zona central	
62	6,2	4,5	2,8	1,3	0,7	2	1,7	2,2	3	0,72580645				
63	8	6	3,5	2	1,3	2,5	2,5	2,5	4,5	0,75		0,02-0,07		
64	7,5	5,5								0,73333333				
65	5	4	2	1,5	0,5	1,5	1	1,5	3	0,8		0,01-0,05	Zona central	
66	7,5	5,4	3,3	1,5	0,6	2,2	1,5	2,3	3,5	0,72				
67	6,2	4,7	3	1,5	0,6	1,6	1,7	1,3	3,3	0,75806452				
68	5,3	5	2,5	1,5	0,8	1,5	2	2,2	3,9	0,94339623				
69	6,5	5,9	3	2	0,5	1,5	2,1	2	2,9	0,90769231				
70	6	4,9								0,81666667				
71	7	5,5	3	2	0,5	2,3	1,5	2	3,8	0,78571429		0,01-0,1		

LOCALIDAD CAÑADÓN MIYANAO

El cañadón Miyanao se localiza 15 km hacia el sur de la aldea Cerro Cóndor, cercano al cañadón Lahuincó. Su dirección es de oeste a este bajando por el río Chubut.

AMBIENTES SEDIMENTARIOS

El perfil realizado comprende más de 140 m (Figura 72). El perfil comienza con bancos de basaltos que se intercalan con bancos de calizas y tobas que poseen restos vegetales, invertebrados y estromatolitos. Luego se presentan aproximadamente 100 metros de basaltos olivínicos. La sección superior se caracteriza por una secuencia intercalada de pelitas y areniscas tobáceas masivas o laminadas con restos de conchillas, vegetales, presencia de yeso y grietas de desecación.

La asociación de facies se encuentra representada en la sección inferior por un ambiente lacustre carbonático marginal/somero que fue interrumpido en varios momentos por flujos basálticos. Luego la actividad lávica fue muy intensa generando grandes espesores. Por último, un sistema acuático siliciclástico se establece con influencias fluviales (areniscas) y caída de cenizas.

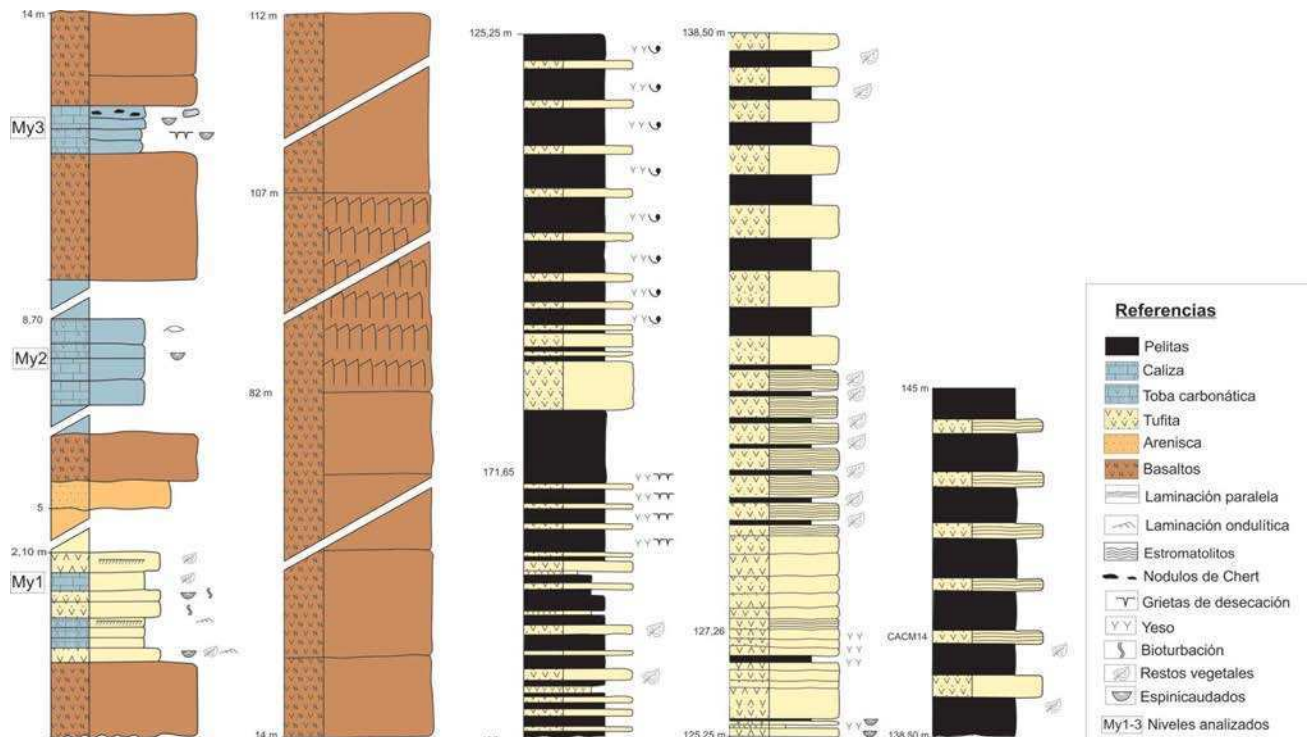


Figura 72. Perfil sedimentario de la localidad cañadón Miyanao, Miembro Las Chacritas. Se encuentra representado por facies lacustres carbonáticas en la sección inferior. La sección media

corresponde a grandes espesores de flujos basálticos olivínicos. La sección superior es considerada un ambiente lacustre siliciclástico.

ANÁLISIS PALEOECOLÓGICO

El análisis paleoecológico fue realizado en tres niveles estratigráficos ubicados en la columna sedimentaria (Figura 72).

Población por nivel

La especie *Menucoestheria* sp. fue identificada todos los niveles (Tabla 22, Figura 74). El nivel My1 presentó sólo un ejemplar completo, la mayoría están fragmentados. El nivel My2 es el de mayor densidad de los tres niveles. Los tres niveles exhibieron tamaños de individuos semejantes en longitud y altura. Por otra parte, la mayoría de los individuos presentaron bandas con 0,05 mm de ancho promedio y algunos exhibieron bandas que llegan a 0,1 milímetros.

No se realizó el *test* de normalidad por la escasa cantidad de individuos analizados. No obstante, el gráfico de dispersión realizado para el nivel My2 mostró una distribución homogénea en los tamaños de los individuos (Figura 75).

Nivel	Especie	n	Longitud (mm)	Altura(mm)	Bandas de crecimiento	Ancho de las bandas (mm)	Densidad de Sp. (2cm)
My1	<i>Menucoestheria</i> sp.	1	4	2,5	----	0,02-0,07	----
My2	<i>Menucoestheria</i> sp.	11	3,2-5,7	2,5-4,3	60-65	0,02-0,1	3
My3	<i>Menucoestheria</i> sp.	3	5	3-4	60	0,02-0,05	1

Tabla 22. Resultados de análisis en tres niveles de poblaciones de la localidad cañadón Miyanao.

Ontogénesis

En el análisis poblacional no se distinguieron individuos que tengan tamaños muy diferentes para considerarlo como distintos estadios ontogenéticos, aunque solamente un ejemplar presentó un tamaño pequeño de 3,2 mm de longitud y en cuanto al resto, superan los 3,5 mm de longitud. Con respecto a la ornamentación, el retículo domina en toda la superficie del caparazón, la zona dorsal contiene areolas de pequeños tamaños, luego las areolas se vuelven muy grandes en la base de la banda en las zonas central y ventral. En cuanto a la observación de

las bandas de crecimiento, la mayoría de los individuos exhibieron un promedio de bandas estrechas de 0,05 milímetros. Las bandas estrechas fueron reconocidas en la zona dorsal y en la zona ventral de las valvas. En la zona central predominaron, en general, bandas más amplias.

Dimorfismo

La especie *Menucoestheria* sp. exhibió dos formas de valvas (Figura 73). La primera (M1) es principalmente subcircular con un margen postero-dorsal fuertemente arqueado. La segunda (M2) es más ovalada, alargada posteriormente, con un margen dorsal levemente recto y el margen ventral más amplio y convexo que el morfotipo M1.

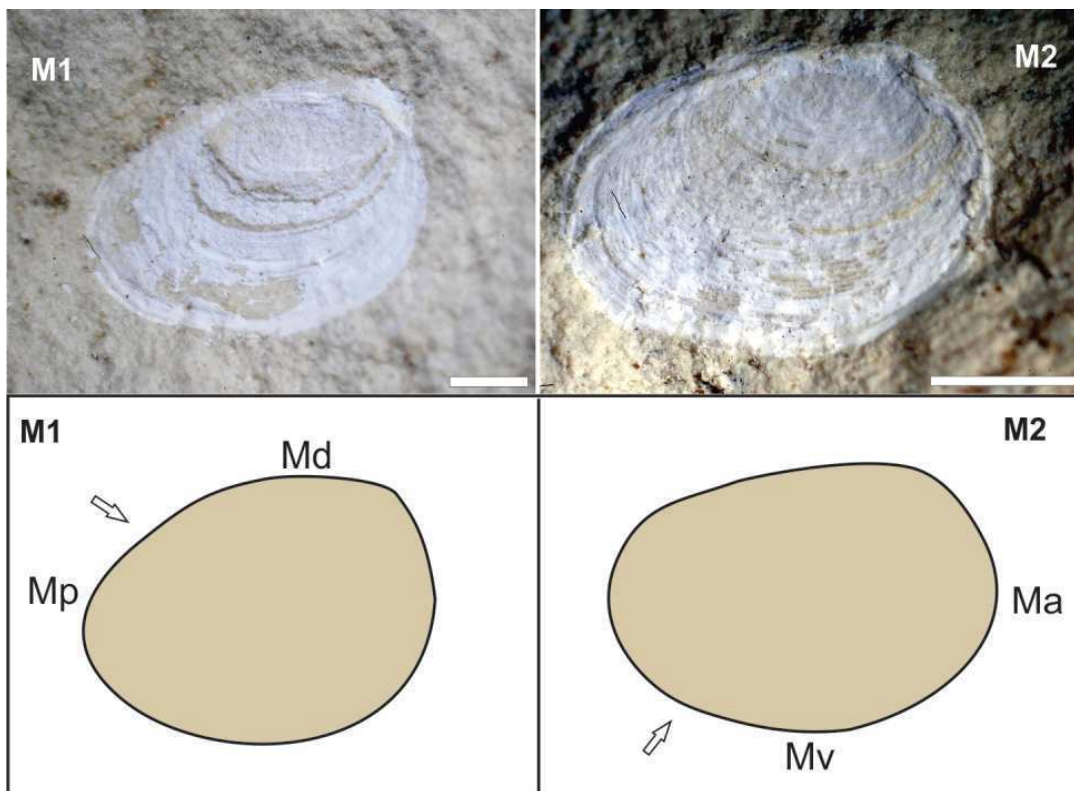


Figura 73. *Menucoestheria* sp. Distinción de morfotipos M1 y M2 con sus respectivos esquemas en la parte inferior de la figura (CTES-PZ 7321). Las flechas indican las diferencias entre ambos. El M1 presenta un margen postero-dorsal arqueado y el M2 con un margen dorsal levemente recto y ventral más amplio. Ma= Margen anterior; Md= margen dorsal; Mp= Margen posterior; Mv= Margen ventral. Escala gráfica 1-2=1mm.

Litofacies

Los niveles analizados con restos de espinicaudados se encuentran en calizas con laminación ondulítica de oleaje asociados a abundantes restos de moluscos bivalvos. Además, se

identificaron conchillas de ostrácodos y restos vegetales (Tabla 23). Estas litofacies corresponderían a un cuerpo subácueo con sedimentación carbonática en sub-ambiente marginal.

Nivel	Litofacies	Estructuras sedimentarias	Restos asociados
My1	Calizas	-----	Bivalvos (cf. <i>Diplodon</i>) y ostrácodos
My2	Calizas	Laminación ondulítica de oleaje	Bivalvos (cf. <i>Diplodon</i>), ostrácodos y restos carbonosos
My3	Calizas	Laminación ondulítica de oleaje	Bivalvos (cf. <i>Diplodon</i>) y restos carbonosos

Tabla 23. Litofacies, estructuras sedimentarias y restos asociados en cada uno de niveles.

ANEXO LOCALIDAD CAÑADÓN MIYANAO

Figuras y Tablas

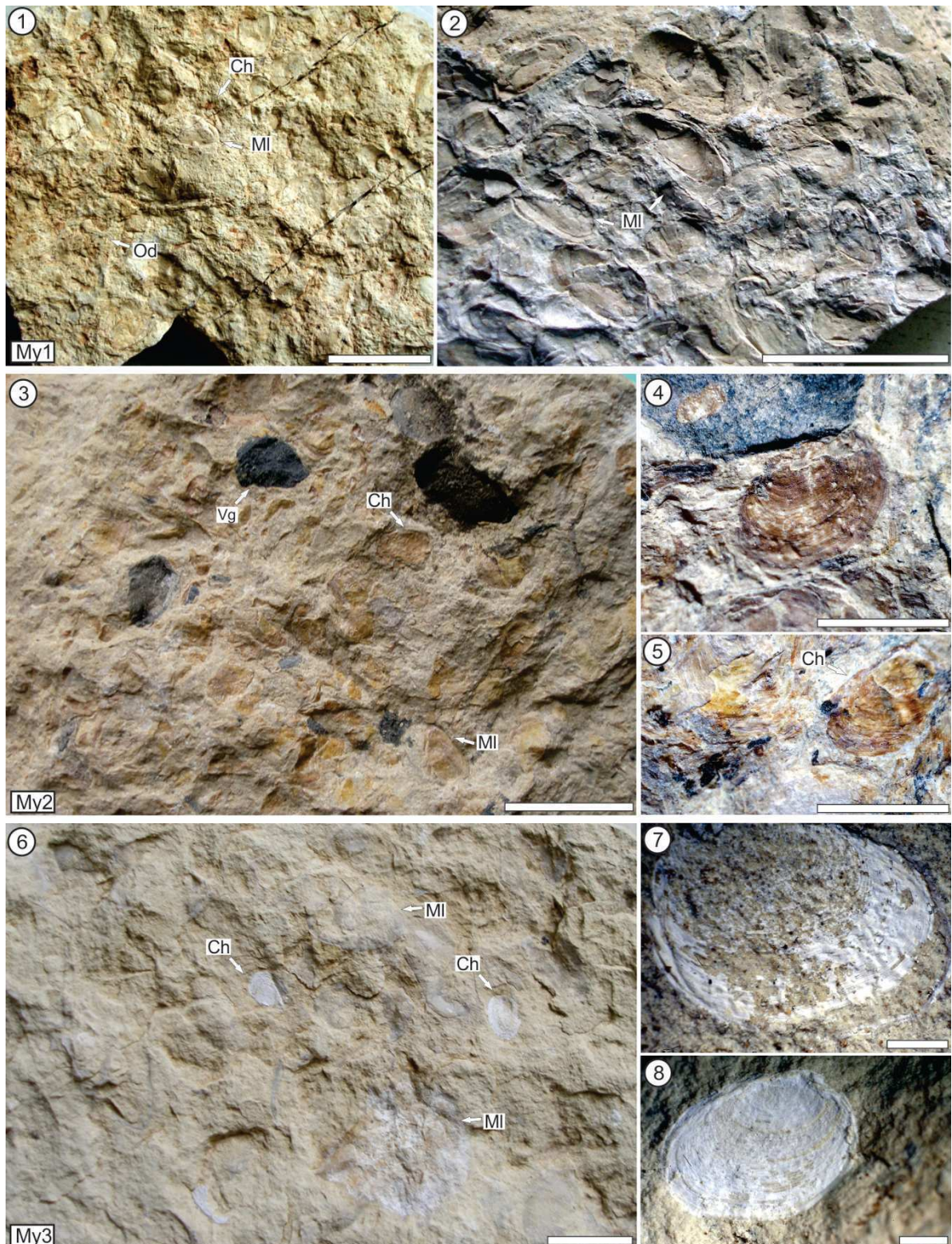


Figura 74. Niveles analizados en la localidad cañadón Miyanao, Miembro Las Chacritas. 1-8. En los tres niveles se reconoció la especie *Menucoestheria* sp. 1-2. Nivel My1, se observaron principalmente abundantes restos de moluscos bivalvos y ostrácodos (CTES-PZ 7319). 3-5. Nivel My2, valvas de espinicaudados, moluscos bivalvos y fragmentos vegetales (CTES-PZ 7320). 6-8. Nivel My3, pocas valvas de espinicaudados y abundantes restos de bivalvos (CTES-

PZ 7321). Ch= valvas de espinicaudados, Ml= Conchillas de moluscos bivalvos, Od= caparazones de ostrácodos Vg= resto vegetal carbonoso. Escala gráfica 1-6=5mm; 7-8=1mm.

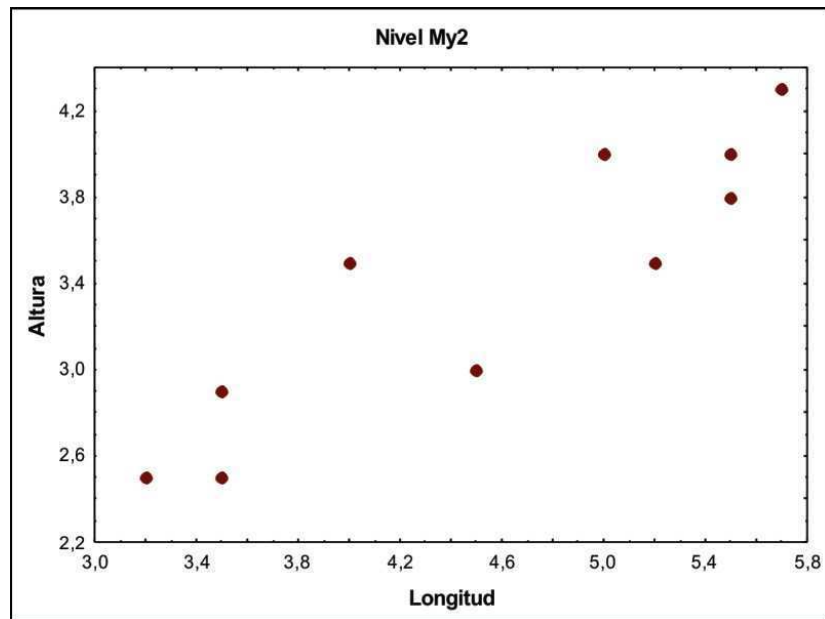


Figura 75. Gráfico de dispersión de las variables longitud y altura, en el nivel My2. La dispersión de los tamaños no exhiben una frecuencia predominante.

Tablas con los datos de los parámetros utilizados para los diferentes análisis:

Nivel My1														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	4	2,5								0,625		0,02-0,07		Preservación difusa

Nivel My2														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	3,5	2,9								0,828571429				
2	4	3,5								0,875	60	0,02-0,05	Generalizado	
3	5,5	3,8								0,690909091		0,02-0,07	Generalizado	
4	3,5	2,5	1,7	0,8	0,3	0,6	1	0,9	1,5	0,714285714		0,02-0,05	Generalizado	
5	5,2	3,5								0,673076923			Generalizado	
6	5	4								0,8	65	0,02-0,05	Generalizado	
7	3,2	2,5								0,78125	60	0,02-0,05	Generalizado	
8	5	4								0,8			Generalizado	
9	5,5	4								0,727272727				
10	5,7	4,3								0,754385965		0,02-0,1		
11	4,5	3								0,666666667				

Nivel My3														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	5	4								0,8				
2	5	3,9	2	2	0,5	1,3	2	3	3	0,78		0,02-0,05	Generalizado	
3	5	3								0,6	60	0,02-0,04	Generalizado	

LOCALIDAD ESTANCIA LA SIN RUMBO

La estancia La Sin Rumbo se encuentra a 20 km al norte de la aldea Cerro Cóndor. Sus afloramientos se encuentran en el margen de la ruta provincial N° 12.

Gallego *et al.* (2011) mencionan la presencia de una rica diversidad de invertebrados acuáticos para esta localidad. La fauna está constituida por: una especie de espinicaudado (Fushunograptidae), el ostrácodo *Penthesilenula sarytirmenensis*, el molusco *cf.* *Diplodon* y resto de un gastrópodo no identificado y capullos de insectos tricópteros (*Conchindusia* isp., *Ostracindusia* isp. y *Terrindusia* isp.).

AMBIENTES SEDIMENTARIO

El perfil realizado en la localidad Estancia La Sin Rumbo comprende 45 m de espesor, compuesto principalmente por bancos de tobas correspondientes al Miembro Puesto Almada (Figura 76). En la sección inferior se reconocieron bancos de tufitas de 3 m de espesor con grietas de desecación, bioturbación y restos de bivalvos, que pasan a niveles de material piroclástico con restos de fósiles. En la sección media del perfil aparece un banco de arenisca tobácea con base erosiva y estratificación entrecruzada planar tabular, que gradan a bancos de tobas que dominan por varios metros. En la sección superior, los bancos de tobas están intercalados con areniscas tobáceas con grietas de desecación, restos de invertebrados, marcas de raíces y bioturbación (Gallego *et al.*, 2011).

La asociación de facies se encuentra representada por ciclos de contracción y expansión, de un ambiente lacustre siliciclástico. Este ambiente se caracteriza por la presencia de tobas, tufitas y areniscas con restos de invertebrados y paleosuelos, sugiriendo un subambiente litoral/marginal que en varios momentos se habría desecado. Además, se distinguen depósitos fluviales (Gallego *et al.*, 2011).

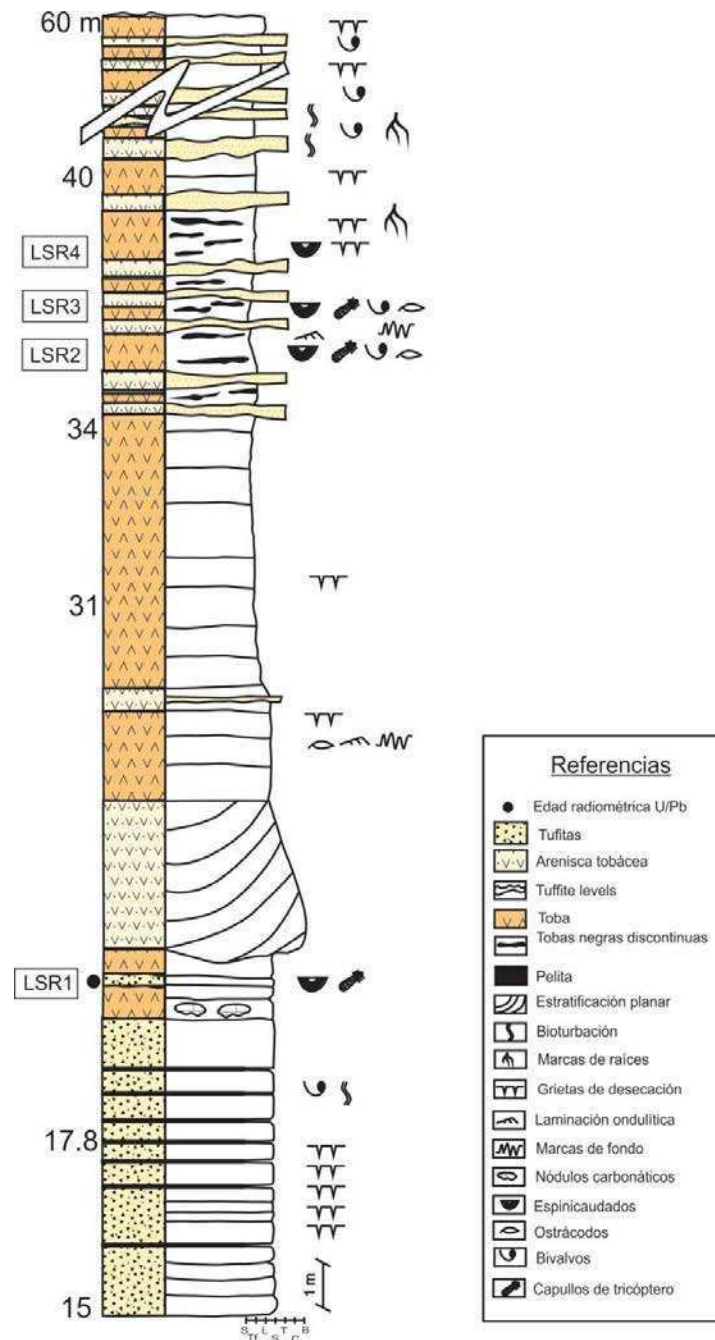


Figura 76. Perfil sedimentario de la localidad Estancia La Sin Rumbo, Miembro Puesto Almada. Se encuentra representado por facies lacustres marginales con influencia de depósitos fluviales y flujos piroclásticos. LSR1, LSR2, LSR3 y LSR4 son los niveles analizados con espinicaudados.

ANÁLISIS PALEOECOLÓGICO

El análisis paleoecológico fue realizado en cuatro niveles estratigráficos ubicados en la columna sedimentaria (Figura 76 y Figura 80 y 81 en Anexo).

Población por nivel

La especie *Wolfestheria smekali* fue hallada en todos los niveles analizados (Tabla 24). El nivel LSR1 presentó una población con un limitado rango de tamaños y pocas bandas de crecimiento. Los niveles LSR2 y LSR3 exhibieron tamaños similares que superan al nivel anterior y con abundantes bandas de crecimiento. Por otra parte, el nivel LSR4 presentó un amplio rango de tamaños y los individuos más grandes (> 5 mm) de todos los niveles, con una gran densidad de especímenes. Además, este nivel contiene pocas bandas de crecimiento y alturas que llegan a 0,2 milímetros.

Nivel	Especie	n	Longitud (mm)	Altura (mm)	Bandas de crecimiento	Altura de las bandas (mm)	Densidad de especímenes (2cm)
LSR1	<i>W. smekali</i>	21	3-3,8	2-2,9	20-34	0,02-0,1	4
LSR2	<i>W. smekali</i>	15	3,5-4,5	2,5-3,6	43-50	0,01-0,1	3
LSR3	<i>W. smekali</i>	21	2,8-4,7	2-3,6	35-45	0,01-0,1	4
LSR4	<i>W. smekali</i>	54	2,5-5,7	2-4	25	0,02-0,2	8

Tabla 24. Resultados de los niveles de poblaciones analizados para la localidad Estancia La Sin Rumbo.

Con respecto al *test* de normalidad (*Shapiro-Wilks* modificado), ninguno de los cuatro niveles presentó diferencias significativas (Tabla 46 y Figura 82, Anexo). Por lo tanto, las poblaciones exhibieron una distribución normal en los tamaños de los organismos, sustentando la idea de que provienen de una misma población o que el ambiente habría sido estable. No obstante, la variable altura en el nivel LRS4 muestra un valor menor de $p=0,05$, lo cual podría corresponder a diferencias de morfotipos.

Ontogénesis

En el nivel LSR4 se diferenciaron individuos de pequeños tamaños a medianos (2,5 mm en longitud) y otros mayores (5 mm de longitud), estas diferencias podrían corresponder a distintos estadios del desarrollo. Los más pequeños podrían corresponder a juveniles o sub-adultos con valvas de 2,3-3mm de longitud y 2-2,5 mm de altura y 0,05-0,1 mm de ancho para las badas de crecimiento. Los caparazones de *W. smekali* presentaron cambios en la ornamentación desde

estrías, con abundantes barras transversales, a pocas o ninguna de ellas en la zona ventral. En cuanto a la observación de las bandas de crecimiento, en muchas ocasiones los caparazones exhibieron bandas estrechas entre bandas más amplias y abundantes bandas estrechas en la zona ventral (Figura 77).

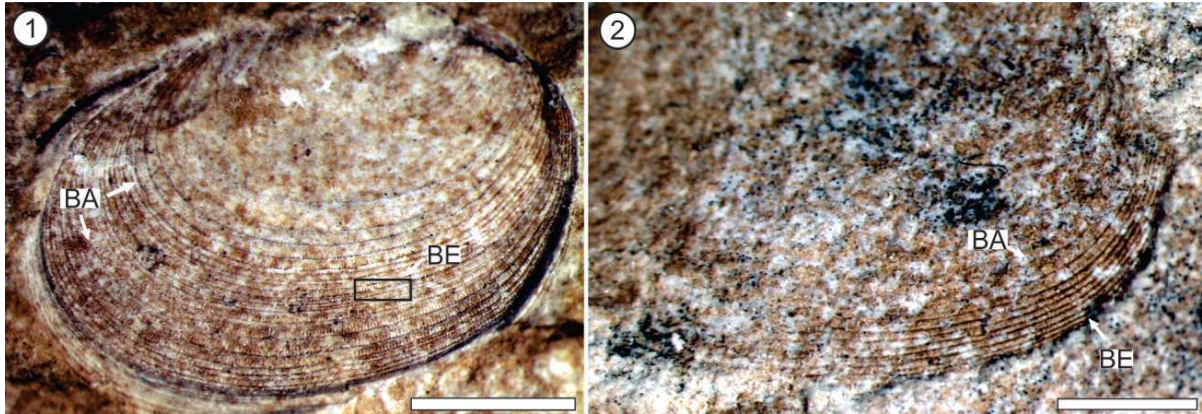


Figura 77. Valvas de *Wolfestheria smekali* (CTES-PZ 7288). 1. Bandas de crecimientos amplios en la zona central y bandas estrechas en la zona central y ventral. 2. Valva con bandas de crecimiento amplias y estrechas en la zona ventral. BA= Bandas amplias; BE= Bandas estrechas. Escala gráfica 1-2=1mm.

Dimorfismo

Se reconocieron dos morfotipos para la especie *W. smekali* (Figuras 80 y 81). Estos morfotipos fueron analizados por análisis de *Eigenshape* en 30 especímenes y los resultados fueron volcados a una evaluación de componentes principales para explicar los cambios de contornos en los dos morfotipos. Los tres primeros componentes explicaron el 37% de la variación de los contornos (Figura 78). El primer componente (ES1) parece describir la “redondez” del caparazón con valores más positivos hacia una forma redonda y más negativos hacia una forma ovalada/alargada. El segundo componente (ES2) explica los cambios en los márgenes posterior y dorsal, mayor arqueamiento hacia valores más positivos. El tercer componente (ES3) describe la variación de forma en el margen dorsal.

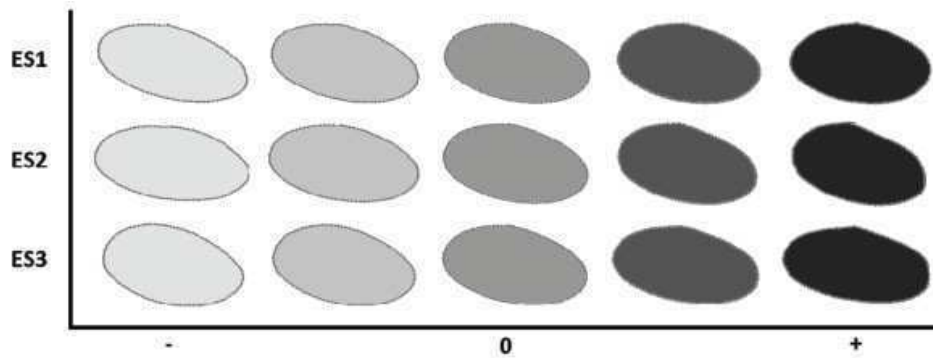


Figura 78. Tendencias en el cambio de formas obtenidas por los primeros tres componentes principales, explicando el 37% de la variación de los morfotipos en *W. smekali*.

El análisis de agrupamiento (por el método de *Wards*) de los tres componentes principales generó dos grupos distintos (Figura 79). Un grupo referido a un morfotipo (M1) y el segundo grupo corresponde a otro morfotipo (M2). El primero (M1) es más subcircular con el margen dorsal arqueado hacia la zona posterior y el margen posterior más amplio y menos convexo. El segundo morfotipo (M2) que posee un margen dorsal ligeramente recto y valvas de contorno ovado/alargado. Estas diferencias también se observaron al comparar en un gráfico de dispersión entre los dos componentes principales separando los dos agrupamientos que reflejan los morfotipos (Figura 79).

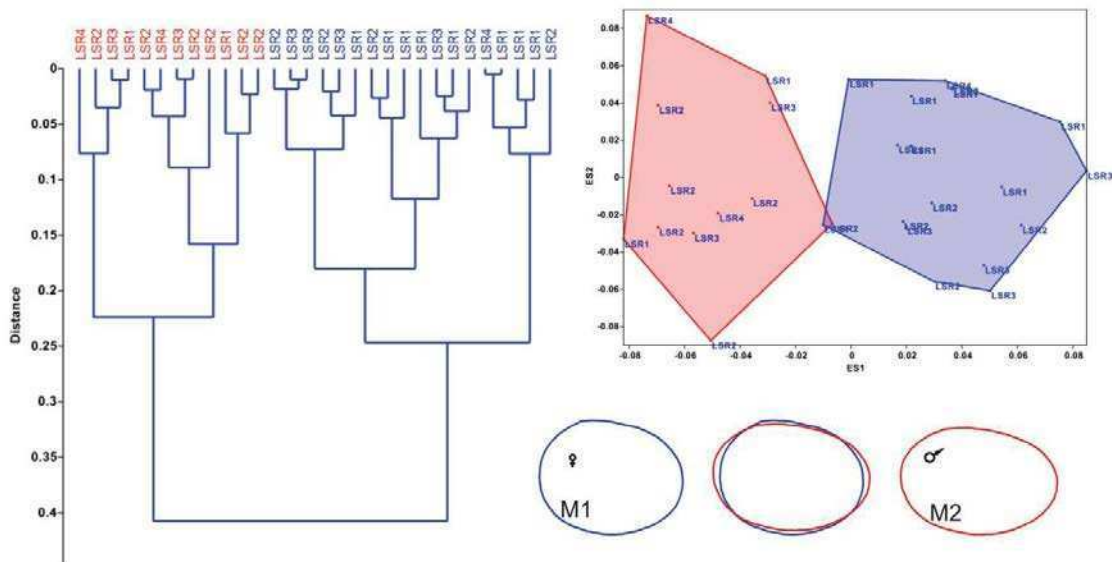


Figura 79. A la izquierda, el análisis de agrupamiento utilizando la información obtenida de los tres primeros componentes principales. A la derecha se representa la distribución de los caparazones usando los dos primeros componentes, por debajo se esquematizan los contornos de los caparazones (Monferran *et al.*, 2013b).

Litofacies

Las litofacies que contienen restos de caparzones de espinicaudados corresponden a rocas denominadas limo volcánico, y presentan diferentes características sedimentarias (Tabla 25). En los primeros tres niveles se identificaron otros invertebrados asociados: capullos de tricópteros (*Conchindusia* isp. y *Ostracindusia* isp.), moluscos (cf. *Diplodon*) y ostrácodos (*Penthesilenula sarytirmenensis*). Estos niveles indicarían ambientes estables de aguas bien oxigenadas, principalmente indicados por la presencia de larvas de tricópteros. Por otro lado, el nivel LSR4 presenta grietas de desecación indicando momentos inestables del cuerpo acuático.

Nivel	Litofacies	Estructuras sedimentarias	Restos asociados
LSR1	Limo volcánico	Masiva	<i>Conchindusia</i> isp.
LSR2	Limo volcánico	Masiva	<i>Ostracindusia</i> isp., cf. <i>Diplodon</i> y <i>Penthesilenula</i> <i>sarytirmenensis</i>
LSR3	Limo volcánico	Marcas de fondo y ondulitas de oleaje	
LSR4	Limo volcánico	Grietas de desecación	-----

Tabla 25. Litofacies, estructuras sedimentarias y fauna asociada para cada uno de los niveles.

ANEXO LOCALIDAD ESTANCIA LA SIN RUMBO

Figuras y Tablas

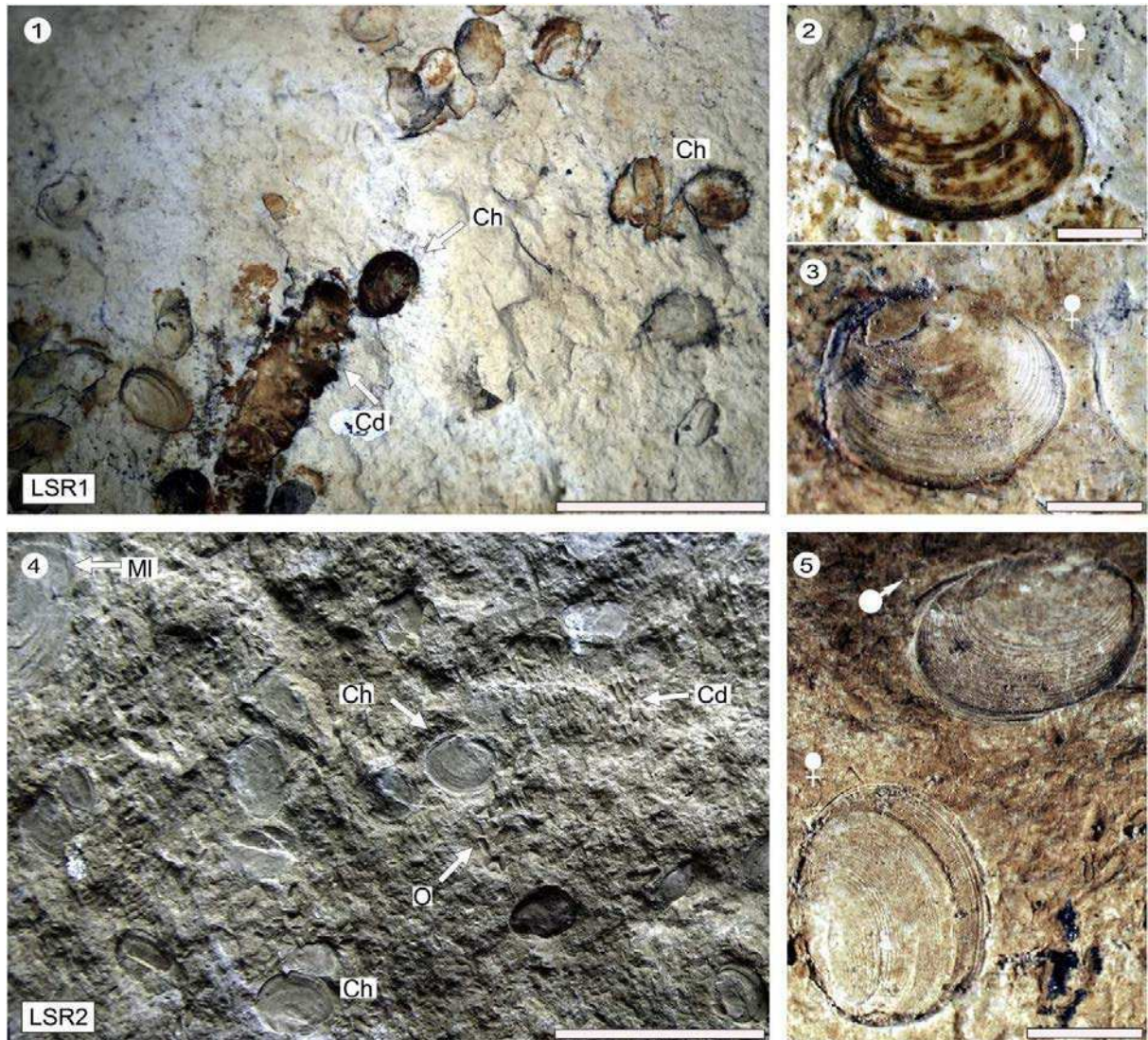


Figura 80. Niveles analizados en la localidad Estancia La Sin Rumbo, Miembro Puesto Almada. 1-5. Poblaciones de *W. smekali* en dos niveles. 1-3. Nivel LSR1 con restos de caparazones de espinicaudado junto a capullos de tricópteros (CTES-PZ 7260). 2-3. Morfotipo 1, caparazón subcircular Morfotipo 1. 4-5. Nivel LSR2 con restos de conchillas de ostrácodos, moluscos y capullos de tricópteros (CTES-PZ 7283). 5. Dos morfotipos de *W. smekali*. Ch= espinicaudados; Cd= tricópteros; MI= moluscos. Escala gráfica 1, 4 =1 mm; 2-3,5 =1mm (Monferran *et al.*, 2013b).

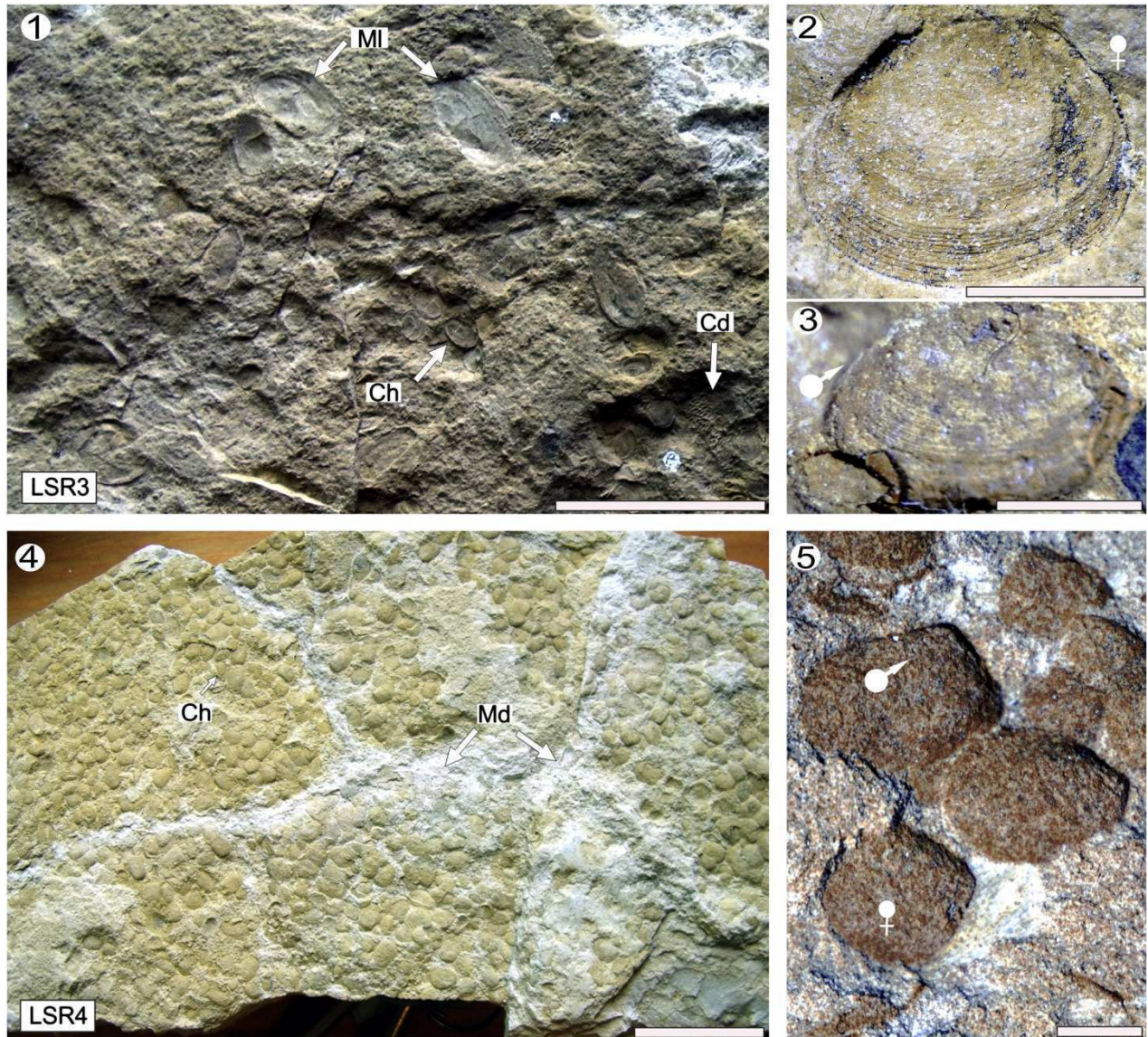


Figura 81. 1-5. Poblaciones de *W. smekali* en dos niveles. 1-3. Nivel LSR3 con restos de conchillas de ostrácodos, moluscos y capullos de tricópteros (CTES-PZ 7288). 2 Morfotipo 1, caparazón subcircular. 3. Morfotipo 2, caparazón elíptico. 4-5. Nivel LSR4 con abundantes restos de conchillas y grietas de desecación (CTES-PZ 7280). 5. Dos morfotipos que corresponden a distintos sexos. Ch= espinicaudados; Cd= *caddisflies*- tricópteros; Md= grietas de desecación; MI= moluscos. Escala gráfica: 1, 4 =10mm; 2-3, 5 =2mm (Monferran *et al.*, 2013b).

Nivel	Variable	n (especímenes)	Media (mm)	Test <i>Shapiro-Wilks</i>
LSR1	Longitud	21	3,34	p= 0,0611
	Altura	21	2,47	p= 0,6133
LSR2	Longitud	15	3,97	p= 0,2362
	Altura	15	3,14	p= 0,1701
LSR3	Longitud	21	3,84	p= 0,9713
	Altura	21	2,89	p= 0,8332

LSR4	Longitud	54	4,42	p= 0,0512
	Altura	54	3,25	p= 0,0196

Tabla 26. Resultados del *test* de normalidad (*Shapiro-Wilks* modificado). Los tres primeros niveles no exhibieron diferencias significativas, y por lo tanto se acepta la hipótesis H_0 . No obstante, la variable altura en el nivel LSR4 muestra un valor menor de $p= 0,05$ y la variable longitud está sobre el límite (Monferran *et al.*, 2013b).

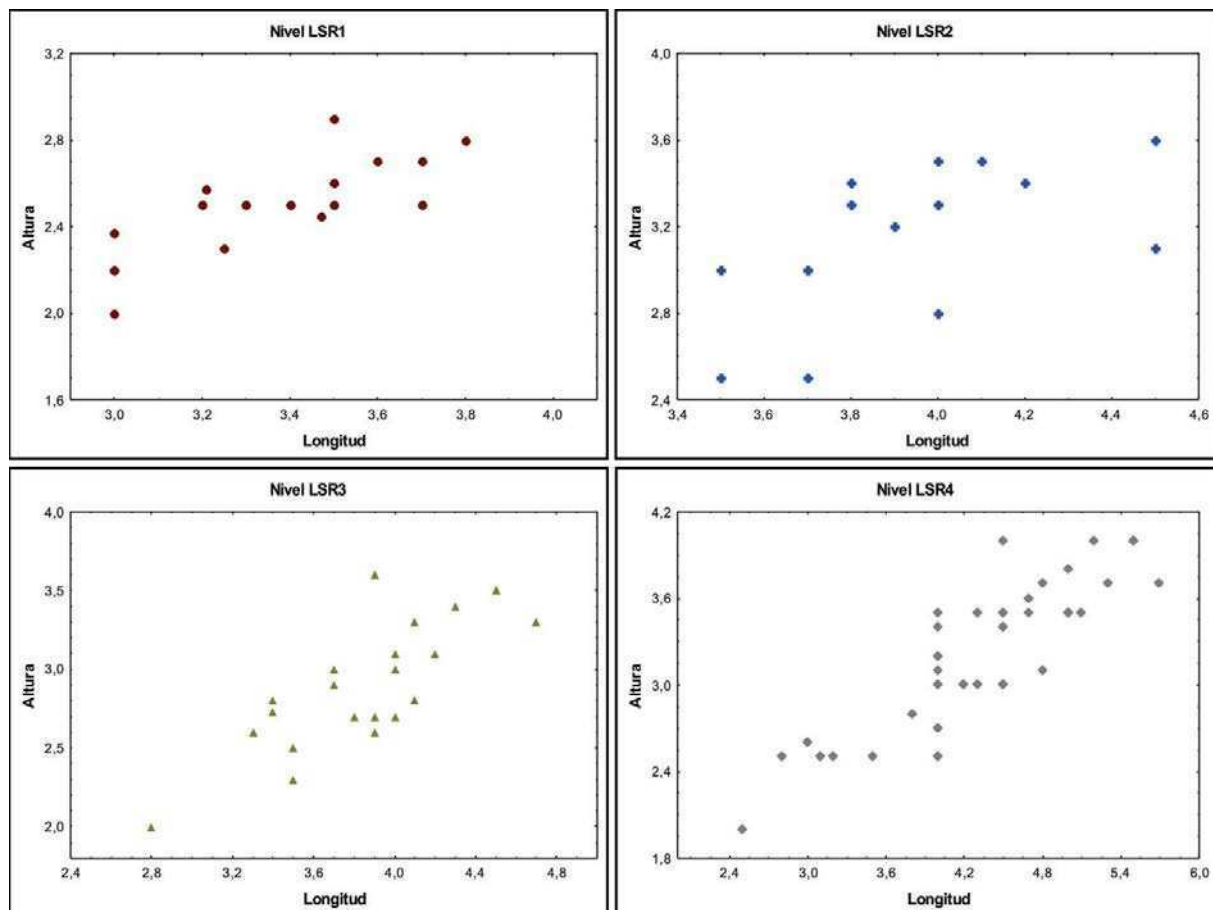


Figura 82. Gráficos de dispersión las variables longitud y altura de los caparzones de *W. smekali* de la localidad Estancia La Sin Rumbo. En el nivel LSR1 la mayor abundancia de individuos son principalmente de 3,5 mm de longitud. En el nivel LSR2, LSR3 y LSR4 los individuos son de mayor tamaño que el nivel LSR1. El nivel LSR4 posee los individuos de mayor tamaño de todos los niveles (Monferran *et al.*, 2013b).

Tablas con los datos de los parámetros utilizados para los diferentes análisis:

Nivel LSR1														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	3,4	2,5	2	0,7	x	0,5	1	1	1,6	0,735294118	27	0,02-0,1	Zona central y ventral	
2	3	2,2	1,6	0,9	0,3	0,5	1,1	1	1,5	0,733333333	20	0,04-0,1	Zona central y ventral	
3	3,7	2,7	2	1,2	0,4	0,7	1	1,3	2	0,72972973	28	0,02-0,07	Zona central y ventral	
4	3,3	2,5	1,6	1	0,3	1	1	1	1,7	0,757575758	34	0,05		
5	3,8	2,8	2,1	0,5	0,6	0,9	1,5	1,4	2	0,736842105	25	0,02-0,1	Zona central y ventral	
6	3,5	2,5	2	1,4	0,5	0,5	1,1	1	1,6	0,714285714	25	0,05	Zona ventral	
7	3,3	2,5	2,4	1,5	0,3	0,6	1	1,2	2	0,757575758	25	0,05		
8	3,5	2,9	1,9	1	0,4	1,1	1,5	1,6	2	0,828571429	30	0,02-0,1	Zona central y ventral	
9	3,4	2,5	1,9	1	0,4	0,8	1,2	1,2	2	0,735294118	29	0,05		
10	3,2	2,5	1,8	1,3	0,3	0,9	1	1,3	1,6	0,78125	28	0,02-0,1	Zona central y ventral	
11	3,6	2,7								0,75				
12	3,7	2,5								0,675675676				
13	3,5	2,6								0,742857143		0,05		
14	3	2,2								0,733333333	22	0,05	Zona ventral	
15	3	2,37								0,79	23			
16	3,47	2,45								0,706051873				
17	3,21	2,57								0,800623053				
18	3,5	2,6								0,742857143		0,05		
19	3,25	2,3								0,707692308				
20	3	2,2								0,733333333				
21	3	2								0,666666667				

Nivel LSR2														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	4	3,5								0,875	44	0,02-0,1	Zona central y ventral	
2	4,1	3,5								0,853658537	43	0,01-0,1	Zona ventral	
3	4,5	3,6								0,8	45		Zona central y ventral	
4	3,5	2,5								0,714285714	44		Zona ventral	
5	4,2	3,4								0,80952381	50	0,05	Zona central y ventral	
6	3,5	3								0,857142857	46	0,01-0,1	Zona ventral	
7	3,7	2,5	2,5	1,7	0,3	0,7	1	1	2,3	0,675675676	43		Zona central y ventral	
8	3,8	3,4	2,5	1,5	0,4	1,1	1,5	1,6	2,2	0,894736842	46	0,05	Zona ventral	
9	3,7	3	2	1,4	0,4	0,8	1,2	1,2	2	0,810810811	47	0,01-0,1		
10	4,5	3,1	2,7	1,3	0,3	0,9	1,5	1,7	2,5	0,688888889		0,05	Zona ventral	
11	3,9	3,2								0,820512821				
12	4	2,8								0,7				
13	3,7	3								0,810810811		0,05		
14	3,8	3,3								0,868421053			Zona ventral	
15	4	3,3								0,825				

Nivel LSR3														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	2,8	2								0,714285714	40	0,05		
2	3,3	2,6								0,787878788	35		Zona ventral	
3	3,4	2,8								0,823529412	46			
4	3,4	2,73								0,802941176	43	0,05	Zona ventral	
5	3,5	2,5								0,714285714	42		Zona central y ventral	

6	3,5	2,3								0,657142857	39		Zona ventral	
7	3,7	2,9								0,783783784	50	-0,05	Zona central y ventral	
8	3,7	3								0,810810811	44	-0,05		
9	3,8	2,7								0,710526316	45	0,01-0,1		
10	3,9	2,6								0,666666667		-0,05	Zona ventral	
11	3,9	3,6								0,923076923				
12	3,9	2,7								0,692307692				
13	4	3								0,75				
14	4	3,1								0,775			Zona ventral	
15	4	2,7								0,675				
16	4,1	3,3								0,804878		-0,05		
17	4,1	2,8								0,6829268		0,01-0,1	Zona central y ventral	
18	4,2	3,1								0,7380952				
19	4,3	3,4								0,7906977				
20	4,5	3,5								0,7777778		0,01-0,1	Zona central y ventral	
21	4,7	3,3								0,7021277				

Nivel LSR4														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	2,5	2								0,8				No se distinguen los contornos
2	2,8	2,5								0,892857143				No se distinguen los contornos
3	3	2,6								0,866666667				No se distinguen los contornos
4	3,1	2,5								0,806451613				No se distinguen los contornos
5	3,2	2,5								0,78125				No se distinguen los contornos
6	3,5	2,5								0,714285714			Zona ventral	No se distinguen los contornos
7	3,8	2,8								0,736842105	25	0,02-0,03	Zona central y ventral	No se distinguen los contornos
8	4	3,5								0,875				No se distinguen los contornos

9	4	3								0,75				No se distinguen los contornos
10	4	2,7								0,675			Zona ventral	No se distinguen los contornos
11	4	3,2								0,8				No se distinguen los contornos
12	4	3,1								0,775				No se distinguen los contornos
13	4	3,2								0,8				No se distinguen los contornos
14	4	2,5								0,625			Zona ventral	No se distinguen los contornos
15	4	3								0,75				No se distinguen los contornos
16	4	3,4								0,85				No se distinguen los contornos
17	4,2	3								0,7142857			Zona central y ventral	No se distinguen los contornos
18	4,2	3								0,7142857				No se distinguen los contornos
19	4,3	3,5								0,8139535				No se distinguen los contornos
20	4,3	3								0,6976744			Zona central y ventral	No se distinguen los contornos
21	4,3	3								0,6976744				No se distinguen los contornos
22	4,3	3,5								0,8139535				No se distinguen los contornos
23	4,5	3								0,6666667				No se distinguen los contornos
24	4,5	3								0,6666667				No se distinguen los contornos
25	4,5	3,4								0,7555556				No se distinguen los contornos
26	4,5	3,5								0,7777778				No se distinguen los contornos
27	4,5	3								0,6666667				No se distinguen los contornos
28	4,5	4								0,8888889				No se distinguen los contornos
29	4,5	3								0,6666667				No se distinguen los contornos
30	4,5	3								0,6666667				No se distinguen los contornos
31	4,5	3,5								0,7777778				No se distinguen los contornos
32	4,5	3								0,6666667				No se distinguen los contornos
33	4,5	3								0,6666667				No se distinguen los contornos
34	4,5	3,4								0,7555556				No se distinguen los contornos
35	4,7	3,5								0,7446809				No se distinguen los contornos
36	4,7	3,6								0,7659574			Zona ventral	No se distinguen los contornos

37	4,8	3,1								0,6458333				No se distinguen los contornos
38	4,8	3,7								0,7708333				No se distinguen los contornos
39	5	3,5								0,7				No se distinguen los contornos
40	5	3,8								0,76				No se distinguen los contornos
41	5	3,5								0,7				No se distinguen los contornos
42	5	3,5								0,7				No se distinguen los contornos
43	5	3,5								0,7				No se distinguen los contornos
44	5,1	3,5								0,6862745				No se distinguen los contornos
45	5,2	4								0,7692308				No se distinguen los contornos
46	5,3	3,7								0,6981132				No se distinguen los contornos
47	5,5	4								0,7272727			Zona ventral	No se distinguen los contornos
48	5,5	4								0,7272727				No se distinguen los contornos
49	5,5	4								0,7272727				No se distinguen los contornos
50	5,7	3,7								0,6491228				No se distinguen los contornos
51	4,5	3,4											Zona ventral	No se distinguen los contornos
52	4,7	3,6												No se distinguen los contornos
53	5	3,5												No se distinguen los contornos
54	5,1	3,5												No se distinguen los contornos

EL TORITO, SIERRA DE LA MANEA Y CAÑADÓN LOS CHIVOS

Las tres localidades fueron incluidas en esta sección, por presentar una fauna y características sedimentarias semejantes. La estancia El Torito se encuentra aproximadamente a 10 km al norte de la aldea Cerro Cóndor donde fue definido el Miembro Puesto Almada. Las localidades Sierra de la Manea y cañadón Los Chivos se encuentra más al norte, a más de 30 km de la aldea.

Estas localidades presentan una fauna muy característica de la Formación Cañadón Asfalto compuesta por restos de peces y espinicaudados. La fauna de peces incluye a las especies *Tharrias feruglioi* Bordas, *Coccolepis groeberi* Bordas y *Luisiella inexcitata* Bocchino y el espinicaudado *Congestheriella rauhuti* Gallego (López-Arbarello *et al.*, 2013; Gallego *et al.*, 2011).

AMBIENTES SEDIMENTARIOS

El Miembro Puesto Almada en estas tres localidades se encuentra constituido principalmente por niveles tobas y tufitas, intercaladas con calizas laminadas tipo ritmitas, bioturbadas, de color castaño amarillo, con grietas de desecación (Figura 83). Los bancos de calizas, en ocasiones, se encuentran alterados por niveles de sílice. En las tres localidades se hallaron restos de espinicaudados y peces.

En la localidad El Torito son muy frecuentes las areniscas con tamaño de grano mediano a grueso, con estratificación entrecruzada y cemento carbonático. Se distinguió en el tramo medio del perfil una sucesión de calizas, tobas y pelitas con restos de peces, bioturbación, marcas de fondo, laminación ondulítica y grietas de desecación. Luego prosigue una sucesión de 3 m de bancos de areniscas con restos de troncos silicificados en posición de vida y caídos, de hasta 1,60 m de longitud (Cabaleri *et al.*, 2010c). Para la localidad cañadón Los Chivos, el Miembro Puesto Almada se encuentra entre la Formación Lonco Trapial y el Grupo Chubut. Las litofacies están representadas por tobas carbonáticas laminadas con restos de peces y espinicaudados. Por último, en la localidad Sierra de la Manea se han descripto grandes espesores de bancos de calizas laminadas con grietas de desecación y niveles de sílice. Entre éstos se observaron niveles de tobas, tufitas y areniscas con laminación ondulítica (Figura 83).

Por las características sedimentarias mencionadas, la asociación de facies en las tres localidades corresponderían a un ambiente lacustre con sedimentación carbonática, referido a un subambiente marginal/litoral donde desembocaban pequeños ríos (excepto en la localidad

cañadón Los Chivos). En estos ambientes hubo aporte de material piroclástico, evidenciado por la presencia de numerosos bancos de tobas y tufitas.

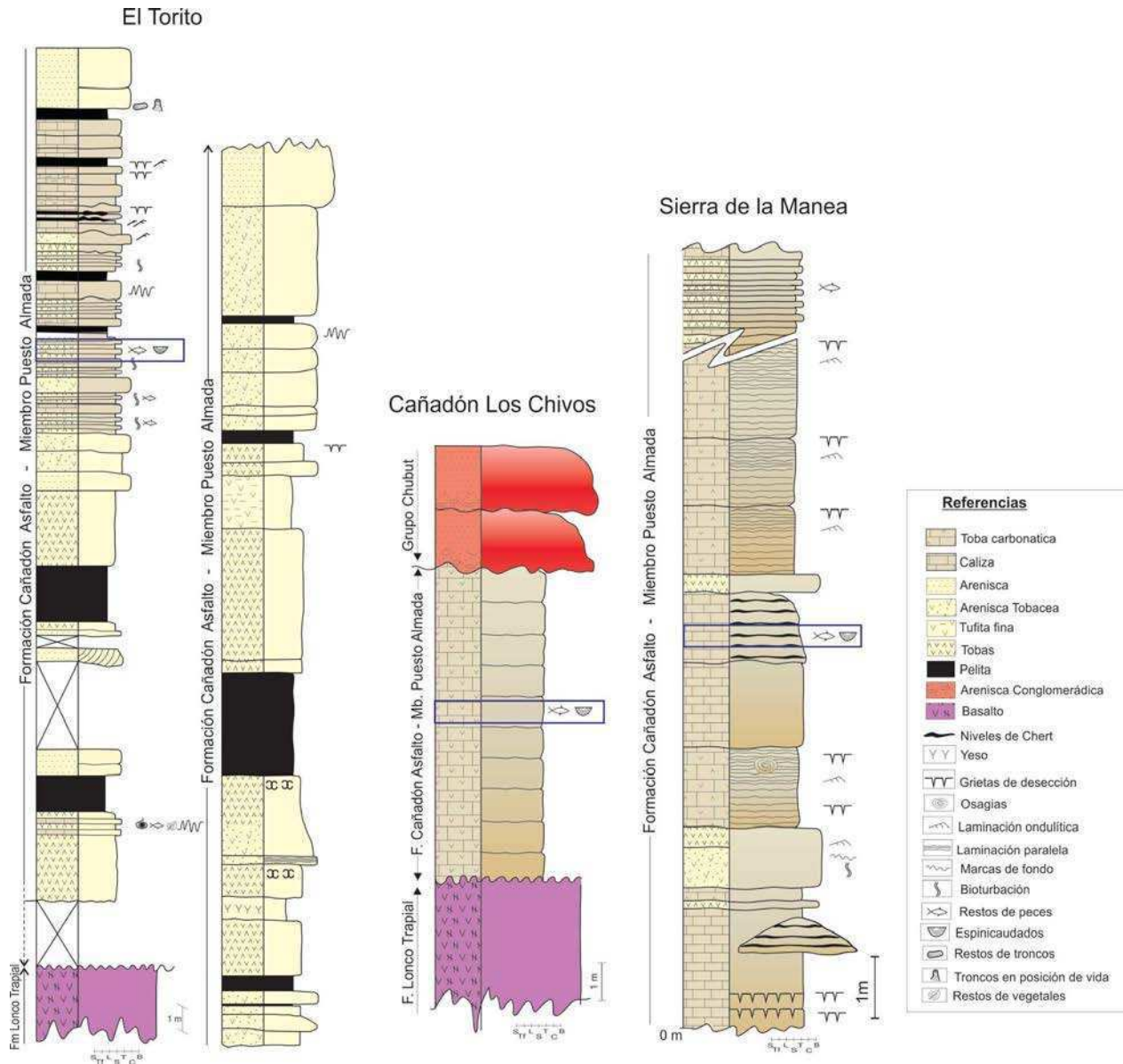


Figura 83. Las tres localidades contienen similares características sedimentarias y el mismo ensamble faunístico. Los paleoambientes corresponden a sistemas lacustres marginal/litoral con presencia de fauna de peces y flora de restos de troncos. El recuadro indica los niveles analizados (modificado de Cabaleri *et al.*, 2010c).

ANÁLISIS PALEOECOLÓGICO

El análisis paleoecológico fue realizado en tres niveles, cada uno corresponde a una localidad (Figura 83).

Población por nivel

Los tres niveles analizados exhibieron poblaciones con tamaños similares (Tabla 27, Figura 85 en Anexo). La mayoría de los especímenes presentaron un ancho de banda de tamaño cercano a 0,1 mm, otros llegaron hasta 0,15 milímetros. La densidad fue muy baja en las tres localidades. En las tres localidades los ejemplares presentaron bandas estrechas en la zona ventral de sus caparazones.

En el análisis del *test* de normalidad (*Shapiro-Wilks* modificado, Anexo Tabla 29) arrojó valores que aceptan la hipótesis de una población con distribución normal para las tres localidades.

Nivel	Especie	n	Longitud (mm)	Altura (mm)	Bandas de crecimiento	Altura de las bandas (mm)	Densidad de especímenes (2cm)
SM	<i>C. rauhuti</i>	17	2,5-4,5	1,6-3,5	17-42	0,02-0,15	1
ET	<i>C. rauhuti</i>	7	2,9-4,4	2,4-3,9	28-45	0,02-0,15	1
LCV	<i>C. rauhuti</i>	7	3,1-4,5	2,5-3,7	25-45	0,03-0,1	1

Tabla 27. Niveles de poblaciones de *C. rauhuti* en las localidades Sierra de la Manea, estancia El Torito y cañadón Los Chivos.

Ontogénesis

Los especímenes analizados exhibieron una amplia variedad de tamaños (Figura 86), por lo tanto podría haber una distinción de estadios ontogenéticos. Los individuos que presentaron tamaños cercanos a 2,5 mm de longitud y menos de 25 bandas de crecimiento, podrían corresponder a estadios juveniles. El umbo es muy pequeño 0,2 milímetros. Las bandas de crecimiento generalmente mostraron un promedio de 0,1 mm de ancho, sólo se observaron bandas estrechas en la zona ventral.

Dimorfismo

Se reconocieron dos morfotipos de valvas. El primer morfotipo (M1) mantiene un contorno redondeado (subcircular), con margen dorsal convexo hacia la zona posterior, generando mayor convexidad debajo de la línea media de la valva. El margen anterior es más amplio que el posterior y menos convexo. El segundo morfotipo (M2) es más alargado (ovalado), con margen dorsal recto, pasando con un ángulo más pronunciado al margen posterior donde toma mayor convexidad a la altura de la línea media de la valva, el margen ventral es más amplio y el margen anterior de mayor convexidad que en el primer morfotipo M1 (Figura 84).

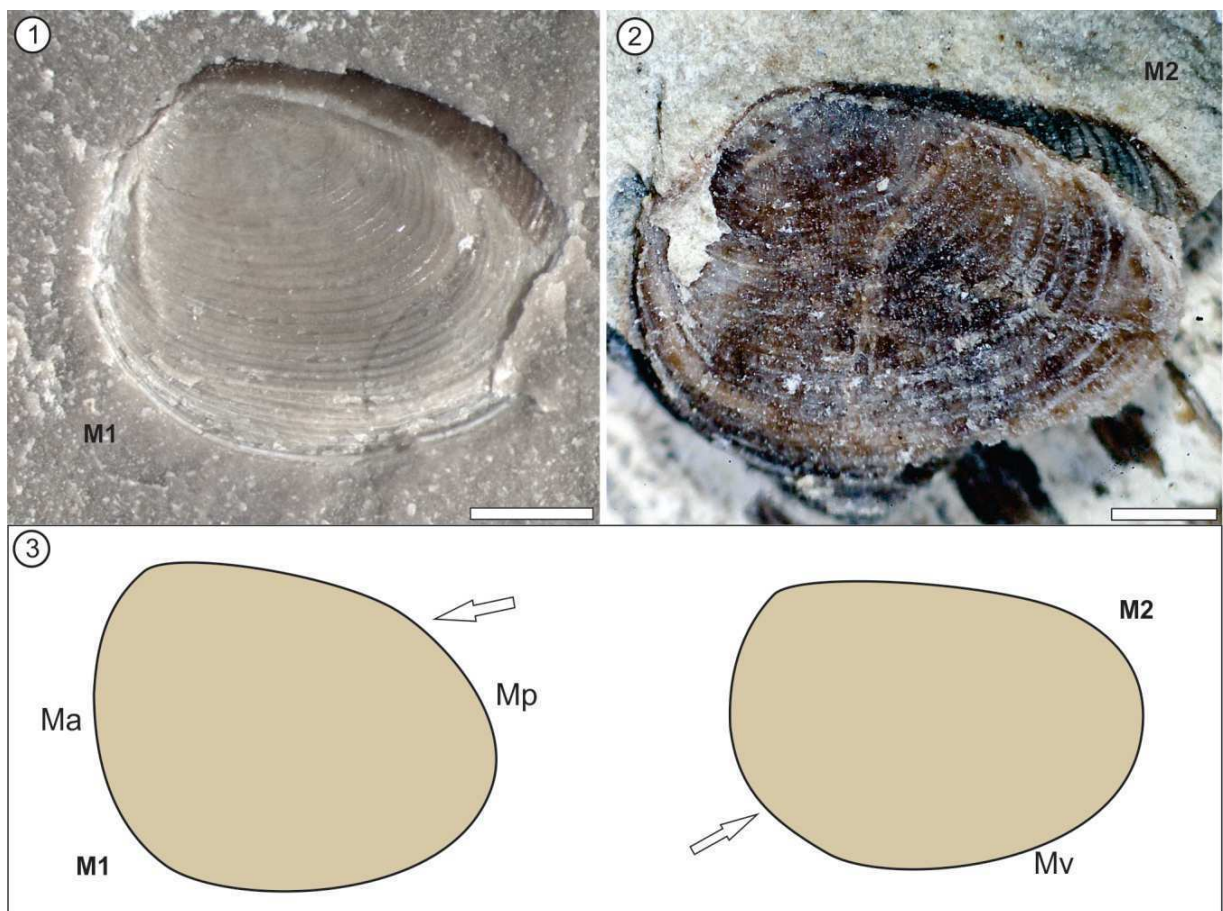


Figura 84. *Congestheriella rauhuti* Gallego exhibiendo dos morfotipos de valvas (CTES-PZ 7385). 1. El Morfotipo 1 (M1). 2. Morfotipo 2 (M2). 3. Esquemas correspondientes a los dos morfotipos, las flechas indican las diferencias más significativas. La mayor diferencia se encuentra en el margen posterior y anterior de la valva. Ma= Margen anterior; Md= Margen dorsal; Mp= Margen posterior; Mv= Margen ventral. Escala gráfica 1-2=1mm.

Litofacies

Los niveles analizados con restos de espinicaudados se encuentran en calizas laminadas con restos de peces (Tabla 28). Las facies corresponderían a un cuerpo acuático con sedimentación carbonática de baja energía.

Nivel	Litofacies	Estructuras sedimentarias	Restos asociados
SM	Calizas	Laminación paralela	Peces
ET	Calizas	Laminación paralela	Peces
LCV	Calizas	Laminación paralela	Peces

Tabla 28. Litofacies, estructuras sedimentarias y restos de fósiles asociados en las tres localidades.

**ANEXO LOCALIDADES: SIERRA DE LA MANEA, EL TORITO
Y CAÑADÓN LOS CHIVOS**

Figuras y Tablas

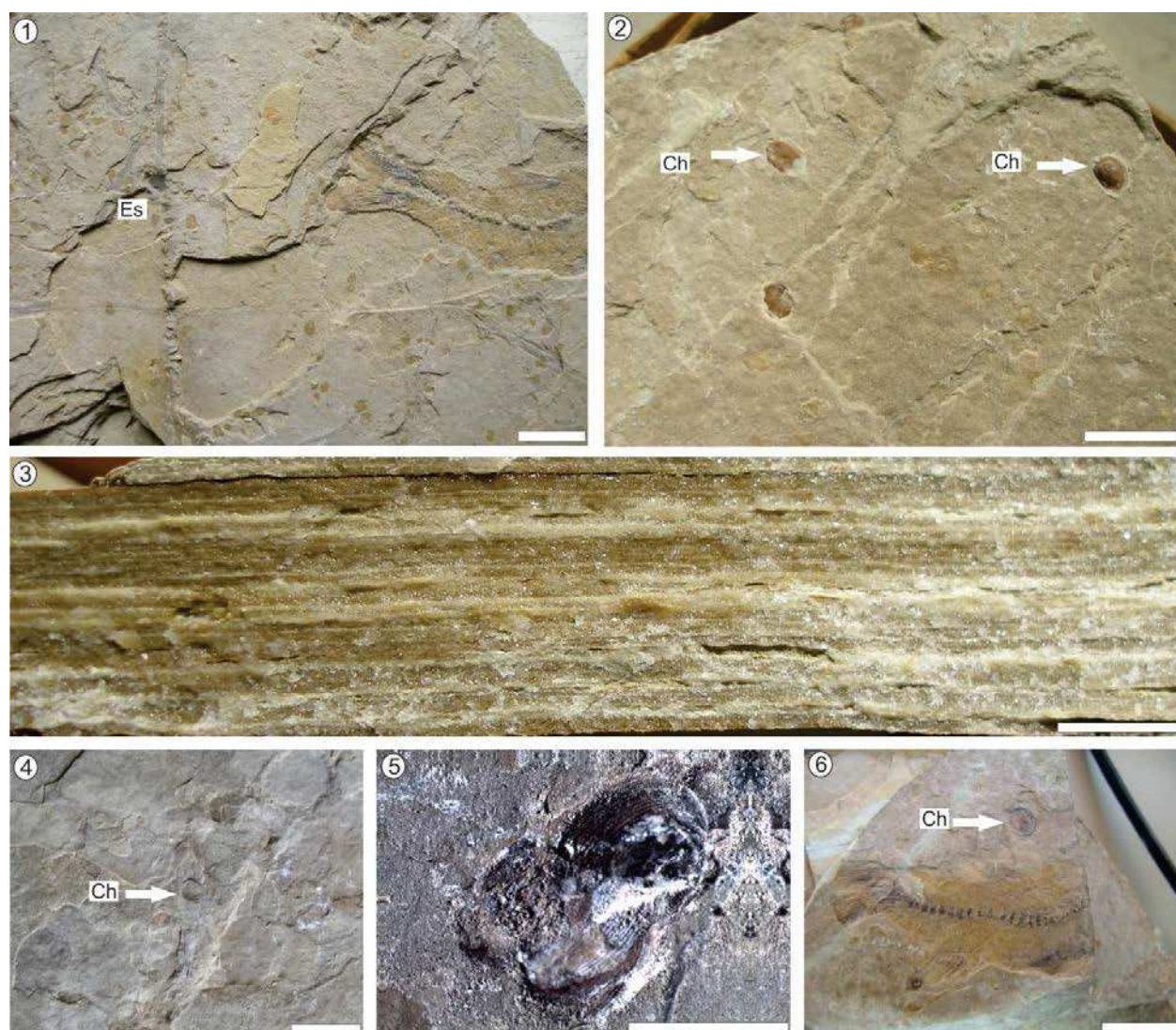


Figura 85. Niveles analizados con presencia de peces y el espinicaudado *Congetheriela rauhuti* Gallego *et al.* 2010. 1-3. Sierra de la Manea, moldes de espinicaudados, abundantes escamas junto a peces (MPEF-PI 1170). 3. Ritmita. 4-5. Cañadón Los Chivos, restos de valvas de espinicaudados y en ciertas ocasiones se observaron agrupamientos de varias valvas (MPEF-PI 1171). 6. El Torito, resto del pez *Tharrihas ferugloi* y valvas (MPEF-PI 1172). Es= escamas; Ch= espinicaudados. Escala gráfica 1-3, 6 =10 mm; 4-5=5mm.

Nivel	Variable	n (especímenes)	Media (mm)	Test <i>Shapiro-Wilks</i>
SM	Longitud	17	3,48	p= 0,1216
	Altura	17	2,69	p= 0,4937
ET	Longitud	7	3,87	p= 0,3377
	Altura	7	3,64	p= 0,4222
LCV	Longitud	7	2,94	p= 0,6314
	Altura	7	2,22	p= 0,4550

Tabla 29. Resultados del *test* de normalidad (*Shapiro-Wilks* modificado) para los tres niveles

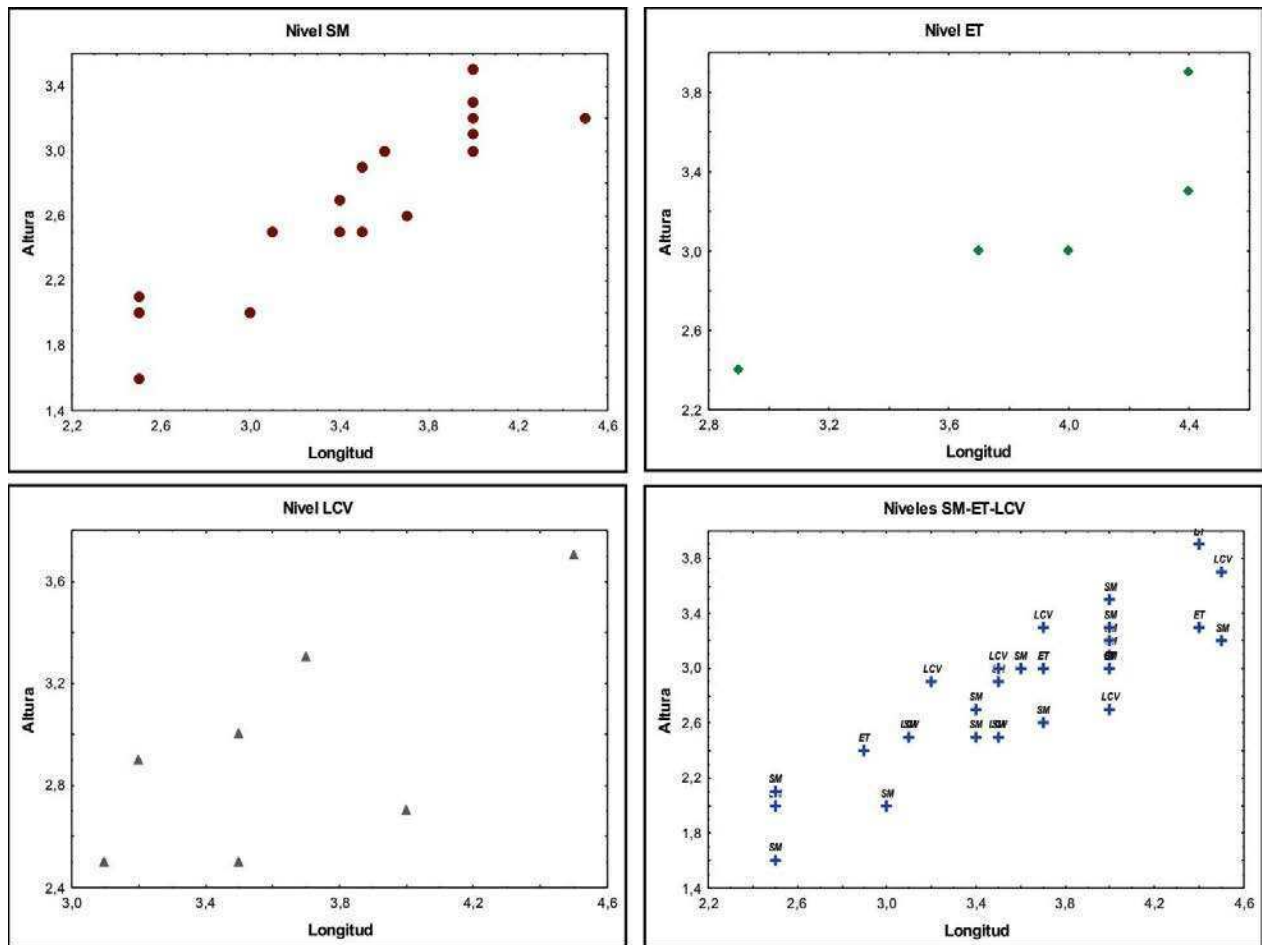


Figura 86. Gráficos de dispersión de los niveles SM (Sierra de la Manea), ET (El Torito) y LCV (cañadón Los Chivos). El último a la derecha incluye las tres localidades. No se observaron diferencias en los rangos de tamaños entre los tres niveles.

Tablas con los datos de los parámetros utilizados para los diferentes análisis:

Nivel SM														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	A	b	c	H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	4	3,1	1,5	1	0,5	1	1	1,5	2,5	0,775	17	0,15	Zona ventral	
2	3,5	2,5								0,714286	18	0,1-0,15	Zona ventral	
3	3,7	2,6					1,1	1	2	0,702703	30	0,05		
4	3,5	2,9					1,2	1,5	1,2	0,828571	42	0,02-0,05	Zona ventral	
5	4	3								0,75	40	0,02-0,05		
6	4	3,2								0,8				
7	2,5	1,6								0,64	23	0,02-0,05		
8	3,4	2,5								0,735294		0,05-0,1		
9	4	3,3								0,825	30	0,05-0,15	Zona ventral	
10	3	2	1	1			1	1	1,5	0,666667	28	0,1-0,15	Zona ventral	
11	4	3,5	2	1	0,4	1	1,7	1,5	2,3	0,875	36	0,05-0,1	Zona ventral	
12	3,1	2,5	1,3	0,7	0,5	0,7	1	1,3	1,5	0,806452	26	0,07		
13	2,5	2								0,8	20	0,05-0,1	Zona ventral	
14	3,4	2,7	1,5	0,7	0,5	1	1	1,3	1,5	0,794118	34	0,05	Zona ventral	
15	2,5	2,1								0,84	22	0,1		
16	4,5	3,2								0,711111	30	0,1		
17	3,6	3	1,7	0,5	0,4	1	1,3	1,5	2	0,833333	27	0,1	Zona ventral	

Nivel ET														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	3,7	3								0,810811	40	0,02-0,15	Zona ventral	
2	4	3								0,75	45	0,07		
3	4	3								0,75	39	0,05-0,1		
4	3,7	3		1			1,3	1,5	1,5	0,810811	30	0,15		

5	4,4	3,9								0,886364	43	0,1		
6	4,4	3,3	2	1	0,4	0,7	1,3		2	0,75	28	0,05-0,15		
7	2,9	2,4								0,827586				No se distinguen las líneas

Nivel LCV														
n	L	H	Ch	Cr	Av	Arr	a	b	c	I=H/L	n° de bandas	Ancho de banda	Bandas estrechas	Observaciones
1	3,7	3,3	1,5	1	0,5	1	1,5	1,5	2,1	0,89189 2	33	0,05-0,1	Zona ventral	
2	3,1	2,5								0,80645 2	30	0,1	Zona ventral	
3	4	2,7								0,675				
4	3,5	2,5								0,71428 6	25	0,1	Zona ventral	
5	3,2	2,9								0,90625	30	0,05-0,1		
6	3,5	3	1,5	1		0,8	1,3	1,5	2	0,85714 3	40	0,03-0,1	Zona ventral	
7	4,5	3,7								0,82222 2	45	0,03-0,05	Zona ventral	

6. DISCUSIÓN



DIVERSIDAD ESPECÍFICA DE LOS ESPINICAUDADOS

Una gran diversidad de especies de espinicaudados fue identificada y descripta en la Formación Cañadón Asfalto, sub-cuenca Cerro Cóndor, también se registraron otras especies de invertebrados correspondientes a moluscos, ostrácodos e insectos.

Se reconocieron **nueve especies de espinicaudados** para la Formación Cañadón Asfalto divididos en 4 familias (Cuadro 4). La familia Eosestheriidae presenta la mayor diversidad de especies (*Carapacestheria taschi*; *Carapacestheria* sp. A; *Carapacestheria* sp. B; *Menucoestheria* sp.), luego la familia Fushunograptidae (*Wolfestheria patagoniensis*; *Wolfestheria* sp.; *Wolfestheria smekali*) y por último, las familias Anthronestheriidae (*Pseudoestherites* sp.) y Afrograptidae (*Congestheriella rauhuti*). Estas especies fueron identificadas en distintas localidades y niveles estratigráficos. Las especies *C. taschi*, *Carapacestheria* sp. B y *C. rauhuti* aparecen en más de una localidad (Cuadro 4).

En la localidad cañadón Asfalto las diferentes especies exhiben una distribución estratigráfica particular, en la sección inferior del Miembro Las Chacritas se encuentra *W. patagoniensis*, luego en estratos superiores aparece *C. taschi* y al final de la sección superior se identifica *Carapacestheria* sp. A. Por otra parte, para el Miembro Puesto Almada se encuentra la especie *Wolfestheria* sp. (Cuadro 4).

Las primeras especies de espinicaudados de la Formación Cañadón Asfalto fueron definidas por Tasch (en Tasch y Volkheimer, 1970) y luego por Vallati (1986), quienes describieron los caparazones bajo microscopio óptico. Durante el desarrollo de esta Tesis, estas especies fueron identificadas y redefinidas sistemáticamente a través de las imágenes obtenidas por el microscopio electrónico de barrido (MEB), que permitió lograr una mayor resolución en la identificación de la ornamentación. La especie *Cyzicus (Euestheria) taschi* definida por Vallati es considerada aquí como *Carapacestheria taschi* por la presencia de una ornamentación reticular que cambia a estrías con barras transversales en la zona postero-ventral del caparazón (ver más adelante). La especie *Cyzicus (Lioestheria) patagoniensis* estudiada por Tasch presenta una ornamentación compuesta por estrías radiales con numerosas barras transversales que dominan el caparazón, por lo tanto se la incluye dentro de la familia Fushunograptidae correspondiente al género *Wolfestheria*.

Miembros	Localidades	Especies	Características particulares	Estatus taxonómico
Puesto Almada	Sierra de la Manea	<i>Congestheriella rauhuti</i> Gallego et al., 2010	Caparazón pequeño de contorno ovoide, cicladiforme, con margen dorsal recto. La ornamentación consiste en estrías radiales de 0,04 a 0,01 mm de ancho. Las líneas de crecimiento presentan 10 perforaciones por 0,12 milímetros.	Familia Afrograptidae
	Estancia El Torito			
	Cañadón Los Chivos			
	Estancia La Sin Rumbo	<i>Wolfestheria smekali</i> Monferran, et al., 2013a	Las valvas son de pequeños tamaños, con contornos teliniformes ovados a cicladiformes subcircular. Estrías radiales con numerosas barras transversales (<6) en zona dorsal y central del caparazón. En la zona ventral las estrías no presentan barras, están más separadas y tienen base triangular.	Familia Fushunograptidae
	Cañadón Asfalto	<i>Wolfestheria</i> sp.	El caparazón presenta valvas de contorno subcircular. Estrías radiales con numerosas barras transversales (<7). Las estrías presentan un aspecto sinuoso, se dividen en sus bases y suelen bifurcarse hacia el techo de la banda, en la zona ventral del caparazón.	
<i>Wolfestheria patagoniensis</i> (Tasch) comb. nov.		Las valvas son de contorno elípticos alargadas posteriormente a subcircular. Estrías radiales (0,003 a 0,03 mm) con numerosas barras transversales (>10). En la zona dorsal, se reconoce una malla puntiforme, luego pasan a las estrías que dominan el resto del caparazón.		
Las Chacritas		<i>Carapacestheria</i> sp. A	Valvas con contornos subcirculares de tamaño pequeño a moderado. La ornamentación consiste en un retículo con areolas poligonales irregulares de 0,005 a 0,038 mm de diámetro, en la zona dorsal y anterior de la valva, cambiando lateralmente a estrías radiales (50-60 por milímetro), en la zona central del caparazón. Las estrías abarcan la zona ventral y posterior (35 % de superficie) con numerosas barras transversales.	Familia Eosestheriidae
	<i>Carapacestheria taschi</i> (Vallati) comb. nov.	Contornos ovoides a subcirculares. La ornamentación consiste en retículo con areolas de 0,007-0,02 mm de diámetro, desde más grandes en la parte inferior, hasta más pequeñas en la parte superior de la banda de crecimiento, luego cambia a estrías radiales (50-60 por milímetro) que abarcan un 20 % de la superficie. Las estrías poseen barras transversales en la zona postero-ventral del caparazón.		
	Cañadón Lahuincó			

Las Chacritas	Cañadón Las Chacritas	<i>Carapacestheria</i> sp. B	Contornos ovoides a subcircular cicladiformes. En la zona dorsal y central una ornamentación puntiforme de 0,003 mm de diámetro que cambia a un retículo con areolas de 0,08-0,018 milímetros. En la zona ventral las estrías son finas y sinuosas (60 por milímetro y ocupa un 25% de superficie). Las estrías poseen barras transversales. Éstas pueden bifurcarse en la parte superior.	Familia Eosestheriidae
	Cañadón Carrizal			
	Cañadón Miyanao	<i>Menucoestheria</i> sp.	Los caparazones son de mediano tamaño, con contorno cicladiforme desde ovoide a subcircular. Retículo forman areolas circulares, alargados entre 0,007 a 0,035 milímetros. En la zona dorsal el retículo forma areolas pequeñas y en la zona central y ventral adquieren mayores dimensiones. Las estrías no contienen barras transversales y están restringidas en la zona ventral del caparazón, separadas por 0,04 milímetros. Presentan nodos en las líneas de crecimiento.	Familia Anthronestheriidae
	Cañadón Los Loros	cf. <i>Pseudoestherites</i> sp.	Las valvas son de pequeños a grandes tamaños, con contornos desde ovoides a subcircular. La ornamentación consistió en abundantes fosas regulares a irregulares desde 0,007 a 0,01 milímetros	
	Cañadón Caracoles	Género indet. sp. A	Los caparazones son de pequeños a grandes tamaños, desde ovoides a subcircular.	-----

Cuadro 4. Características de las especies de espinicaudados identificadas en cada una de las localidades correspondiente a la Formación Cañadón Asfalto, sub-cuenca Cerro Cóndor.

En la localidad cañadón Caracoles, los ejemplares de espinicaudados presentaron un estilo de preservación en forma de moldes internos silicificados, que no permitió la identificación de la ornamentación necesaria para determinar la especie correspondiente. No obstante, estos espinicaudados podrían corresponder por su similitud en contornos, tamaños y características litológicas de los niveles portadores, a la especie *Pseudestherites* sp.

En el Miembro Puesto Almada se identificaron la especie *Congestheriella rauhuti* definida por Gallego *et al.* (2010) en varias localidades y la especie *Wolfestheria smekali* Monferran *et al.* (2013a) solamente en una localidad, y *Wolfestheria* sp. de la localidad cañadón Asfalto (Cuadro 4).

SISTEMÁTICA

A continuación se examina en detalle la ubicación sistemática de las especies descriptas para cada una de las Familias identificadas:

1. Familia Eosestheriidae: a) *Carapacestheria taschi*; b) *Carapacestheria* sp. A; c) *Carapacestheria* sp. B; d) *Menucoestheria* sp.

Los **eosestheriideos** se caracterizan por presentar una gran variedad de contornos de caparazones y una ornamentación reticular principalmente en la zona dorsal y anterior, cambiando a estrías radiales en la zona ventral y posterior del caparazón. Esta familia posee una enorme diversidad de géneros y especies estudiadas principalmente para el Jurásico Superior y Cretácico Inferior de China y Asia (Li *et al.*, 2007). Los géneros con mayor diversidad de especies son: *Yanjiestheria*, *Eosestheria* y *Pseudograptia*. No obstante, otros géneros fueron definidos para el oeste del Gondwana, como *Carapacestheria*, *Hardapestheria* y *Menucoestheria*, este último se encuentra en el Triásico de Argentina y Chile. Las características principales que distinguen a los diferentes géneros son; los tamaños de areolas formadas por el retículo, la ubicación, abundancia y el porcentaje de las estrías en el caparazón, además del contorno y tamaño del caparazón (Cuadro 5).

A partir de los datos mencionados anteriormente se plantean los siguientes interrogantes: ¿pertenecen realmente a alguno de los géneros previamente descritos?, por ejemplo, *Carapacestheria taschi* ¿puede ser incluido dentro del género *Carapacestheria*?. Las cuatro especies identificadas ¿son especies diferentes?

- a) La especie ***Carapacestheria taschi*** (Vallati) nov. comb. fue definida como *Euestheria taschi* por Vallati (1986), e incluida en la familia Euestheriidae. A partir de la observación de imágenes del MEB y junto a las nuevas características reconocidas en el capítulo anterior (Resultados), esta especie es incluida dentro de la familia Eosestheriidae. La especie *Carapacestheria taschi* exhibe características particulares tales como el rango de tamaños de las areolas formadas por el retículo, abundancia de las estrías, etc. (Cuadro 4). Estas características son compartidas con algunos géneros: a) el tamaño de las areolas < 0,02 mm, coincide con el género *Yanjiestheria* y *Menucoestheria*; b) las areolas de formas irregulares, subcirculares son semejantes a *Menucoestheria* y *Eosestheria*; c) la transición del retículo a estrías de manera lateral en la zona postero-ventral es similar a los géneros *Menucoestheria* y *Carapacestheria*; d) la existencia de más de 40 estrías por milímetro (abarca un 20% del caparazón) es compartida con los dos géneros mencionados anteriormente; y d) estrías con presencia de barras transversales semejantes a *Carapacestheria*.

En resumen, las características analizadas para la especie *Carapacestheria taschi* son compartidas con los géneros *Yanjiestheria*, *Menucoestheria* y *Carapacestheria*, con mayor afinidad hacia estos dos últimos. Por lo tanto, esta especie podría estar refeljando un taxón con características transicionales entre el género del Triásico y del Jurásico.

Género	Descripción	Procedencia y Edad
<i>Eosestheria</i> Chen, 1976	Tamaños moderados a grandes. Contorno elíptico a subcircular. Ornamentación reticular irregularmente triangular, rectangular, pentagonal. Areolas de 0,02 a 0,2 mm de diámetro. Estrías radiales rectas o irregulares que se bifurcan. Hasta 40 estrías por milímetro.	Jurásico Superior-Cretácico de China, Mongolia y Siberia.
<i>Abrestheria</i> Wang, 1981	Caparazones de pequeños tamaños. Retículo con areolas poligonal en la parte dorsal del caparazón. Estrías radiales sinuosas que se bifurcan hacia la parte superior de la banda. Las estrías no poseen barras transversales. Líneas de crecimiento con una reticulación en la zona dorsal y margen aserrado en la zona ventral.	Jurásico Superior y Cretácico Inferior del norte de China.
<i>Guiestheria</i> Shen, 1982	Contorno elíptico a rómbico. Bandas de crecimiento anchas y planas. Ornamentación reticular poligonal con tamaño mediano a grande (zona dorsal); la reticulación grande desaparece en la zona ventral de la banda de crecimiento; zona ventral y posteroventral con un reticulado orientado radialmente, pequeño y apretado.	Cretácico de China
<i>Pseudograpta</i> Novojilov, 1954	Caparazones grandes, elípticos a subcirculares. Retículo ortogonal con areolas de gran tamaño, ocupando la zona dorsal y central del caparazón. Las estrías son cortas y delgadas, desplazadas hacia los lados, se bifurcan y poseen casualmente barras transversales. Las estrías están restringidas a la parte inferior de la banda y parte ventral del caparazón. Líneas de crecimiento marcadas fuertemente.	Jurásico Medio-Superior del oeste de Europa y este de Asia.
<i>Carapacestheria</i> Shen, 1994	Contorno ovoide a subcircular. Ornamentación reticular con areolas de 0,02 a 0,036 mm de diámetro en la zona dorsal, central y anterior del caparazón. Cambia a estrías radiales (40 por mm) en la zona postero-ventral con presencia de pocas barras transversales. Puntuaciones pequeñas entre las estrías radiales y en las mallas del reticulado.	Jurásico Inferior-Medio de Antártica
<i>Menucoestheria</i> Gallego y Covacevich, 1998	Ornamentación constituida por un retículo de areolas o polígonos (isodiamétricos o alargados en sentido anteroposterior), con dimensiones que varían entre 0,012 y 0,036 mm y estrías radiales gruesas a delgadas con una separación de 0,012 a 0,050 mm (con 20 a 80 estrías por milímetro) en la zona postero-ventral del caparazón. Estrías sin barras transversales	Triásico Superior de Argentina y Chile
<i>Yanjiestheria</i> Chen, 1976	Caparazones de tamaños moderados, elípticos, ovalados y subcirculares. Ornamentación reticular con areolas menores a 0,02 mm de diámetro, que pasa a estrías en la zona central del caparazón con bandas de transición. Estrías radiales muy finas en la zona ventral o postero-ventral (más de 40 por mm), con abundantes barras transversales.	Jurásico Superior-Cretácico Inferior de China
<i>Hardapestheria</i> Stigall, 2014	Caparazones muy pequeños <1,5 mm, elípticos a subcirculares. Ornamentación reticular y puntiforme, la ornamentación radial es dominante en el caparazón con 80 estrías por milímetro. Éstas se anastomosan y son muy	Jurásico Inferior del oeste de África

	finas.	
<i>Pingquania</i> Wang, 2008	Caparazón de gran tamaño, 10-13 mm, ovado o elíptico. Ornamentación reticular con areolas pequeñas, estrías radiales que se bifurcan en la base con interespacio de 0,03 mm en la zona ventral.	Jurásico Superior de China

Cuadro 5. Características de los caparazones y procedencia de los principales géneros de la familia Eoesestheriidae.

- b) La especie ***Carapacestheria* sp. A** presenta características que se asemejan más a las especies de antártica. Sin embargo, presenta areolas muy pequeñas y estrías que abarcan una gran parte de la superficie de la valva con numerosas barras transversales. A diferencia de *C. taschi*, esta especie muestra areolas con un mayor rango de tamaños, las estrías abarcan mayor superficie con numerosas barras transversales (Cuadro 4). No obstante, estas características no son suficientemente exclusivas para proponer una nueva especie y por lo tanto, *Carapacestheria* sp. A podría estar emparentada sistemáticamente con la especie *Carapacestheria taschi*. Además, estas dos especies comparten los mismos contornos y morfotipos. Por lo tanto, estas diferencias podrían estar relacionadas a características intraespecíficas.
- c) ***Carapacestheria* sp. B** presenta semejanzas con la especie *C. taschi*, como la presencia de areolas del mismo tamaño y estrías con numerosas barras transversales que ocupan el 25 % de las superficies del caparazón (Cuadro 4). Sin embargo, los contornos de los caparazones son distintos y la presencia de una malla puntiforme de 0,003 mm de diámetro es exclusiva para esta especie. Probablemente, *Carapacestheria* sp. B sea una especie distinta a *C. taschi* pero compartirían su pertenencia al mismo género.
- d) ***Menucoestheria* sp.** exhibe características que implican diferencias con respecto a las otras tres especies de la familia, por ello se la incluye en el género *Menucoestheria*. No obstante, se observan diferencias con la diagnosis de este género, por ejemplo, la transición de ornamentación reticular a estrías no se presenta de manera lateral en la zona media, sino ventralmente hacia las últimas bandas de crecimiento. Otra particularidad es la presencia de nodos, nódulos o cuentas (*beads*) en las líneas de crecimiento, las que antiguamente fueron un carácter diagnóstico para la familia Afrograptidae. Sin embargo, Shen (2003) realiza una revisión y comparación de distintos géneros y manifiesta que la presencia de estos nodos en las líneas de crecimiento no es exclusiva de esta familia y está relacionada con una función sensorial, y por lo tanto, deja de ser un carácter taxonómico importante.

En el trabajo de Shen (2003) se menciona el caso del género *Nigerestheria* Chen 1976 del Cretácico Inferior del norte de África, la cual exhibe una ornamentación reticular y estrías radiales en la zona ventral características de los eosestheriideos. No obstante, este género era considerado dentro la familia Afrograptidae por la presencia de nodos en las

líneas de crecimiento. Actualmente, el género *Nigerestheria* fue reconsiderado y reasignado a la familia Eosestheriidae. Otro género que probablemente exhibe nodos en las líneas de crecimiento es *Pingquania* Wang 2008, observados en las imágenes publicadas por Wang (2008). En síntesis, *Menucoestheria* sp. presenta características similares a las especies descritas para el Triásico, no obstante la transición de ornamentación es distinta, por lo que podría corresponder a un nuevo género o especie, que será motivo de análisis en futuros trabajos.

2. Familia Anthronestheriidae: *Pseudestherites* sp.

Esta especie fue asignada al género *Pseudestherites* por la presencia de fosas o cavidades irregulares pequeñas (<0,01 mm), que dominan toda la superficie del caparazón. Este género comprende una gran diversidad de especies del Cretácico Inferior de China y sólo dos especies fueron descritas para el Cretácico de la Argentina, *P. musacchioi* Gallego y Shen 2004 correspondiente a la Formación La Amarga y *P. rivarolai* Gallego 2005 de la Formación Lagarcito. No obstante, Volkheimer *et al.* (2009) menciona la presencia de este género para la Formación Cañadón Calcáreo. Las características de esta especie descrita para la Formación Cañadón Asfalto deberán ser analizadas con mayor detalle y comparada con las especies descritas para la Argentina y China, resolviendo su ubicación dentro de la familia Anthronestheriidae.

3. Familia Afrograptidae: *Congestheriella rauhuti* Gallego *et al.* 2010.

La familia, que incluye formas con costillas y ornamentación estriada entre las líneas de crecimiento, estaba restringida hasta el momento al Jurásico tardío – Cretácico temprano de África Central y China, y recientemente ha sido citada para el Cretácico del norte de Brasil. Por otra parte, el género *Congestheriella* se encuentra en el Jurásico Superior y Cretácico Inferior de América, África y China. Gallego *et al.* (2010) describen una nueva especie denominada *Congestheriella rauhuti* para la Formación Cañadón Asfalto, en el Miembro Puesto Almada. Esta especie se caracteriza por el contorno ovoide, cicladiforme, con una ornamentación compuesta por estrías radiales en toda la superficie del caparazón y presencia de nodos (*beads*) en las líneas de crecimiento. La especie se diferencia de la especie tipo *Congestheriella lualabensis* Leriche 1913 en la convexidad del caparazón, en esta última especie las líneas de crecimiento presentan margen aserrado y fuertes costillas nodosas (Gallego *et al.*, 2010). La especie Argentina presenta una amplia distribución estratigráfica

para la Formación Cañadón Asfalto, en el Miembro Puesto Almada, abarcando la sub-cuencas Cerro Cóndor y Fossati.

4. Familia Fushunograptiidae: a) *Wolfestheria smekali*; b) *Wolfestheria* sp.; c) *Wolfestheria patagoniensis*.

Dos géneros muy conocidos y ampliamente distribuidos dentro de esta familia son *Cratostracus* Huang 1977 del Cretácico y *Qinghaestheria* Wang 1983 del Jurásico Superior, ambos provenientes de China. El primero presenta márgenes aserrados en las bandas crecimiento, las estrías contienen pocas barras transversales y están intercaladas con pequeñas crestas (Li y Batten, 2004). El segundo, también posee márgenes aserrados en las bandas, con estrías que contienen abundantes barras transversales con puntuaciones y la parte superior de la banda es lisa (Li, 2004). El género *Wolfestheria* fue definido por Monferran *et al.* (2013a) sobre la base de las características particulares, como la presencia de estrías radiales con numerosas barras transversales en la zona dorsal y central del caparazón, que genera un entramado o ‘malla’, luego estas estrías están más separadas y con menos barras transversales en la zona ventral.

a) *Wolfestheria smekali* Monferran *et al.*, 2013a, ver Cuadro 4.

b) *Wolfestheria* sp. presenta similitudes con respecto a la especie tipo, tales como, abundantes barras trasversales que genera una ‘malla’ en la zona central, el ancho y abundancia de las estrías. No obstante, el contorno del caparazón es distinto y las estrías en la zona ventral son sinuosas y delgadas, que se dividen en su base y parte superior de la banda (Cuadro 4). Por tal motivo, esta especie puede considerarse como una especie distinta a la especie tipo.

c) *Wolfestheria patagoniensis* (Vallati) comb. nov. muestra una malla puntiforme en la zona dorsal que no exhiben las otras dos especies. Las estrías contienen numerosas barras trasversales en toda la superficie del caparazón (Cuadro 4). Esta especie posee características particulares que la distingue de las otras dos especies del género.

BIOESTRATIGRAFÍA

Los espinicaudados durante el Mesozoico continental presentaron una gran diversidad y abundancia de especies, por lo que son utilizados como una importante herramienta bioestratigráfica (Kozur y Weems, 2007). Esta fauna fue estudiada profundamente por más de 50 años en el Mesozoico de China y por consiguiente, se han publicado numerosos trabajos sobre correlaciones bioestratigráficas y tendencias evolutivas para esa región (Chen y Hudson 1991; Shen *et al.*, 2002; Chen, 2003; Chen *et al.*, 2007). La fauna de espinicaudados de la Formación Cañadón Asfalto es la más diversa y abundante, con respecto a otros grupos de invertebrados (ej. moluscos), y en muchos niveles estratigráficos fueron los únicos restos fósiles reconocidos. Los resultados muestran que la mayoría de las localidades presentan una única especie de espinicaudados, excepto en la localidad cañadón Asfalto donde se reconocieron tres especies (Cuadro 4). Por este motivo, se propone una distribución bioestratigráfica tentativa para las especies de espinicaudados identificadas para la Formación Cañadón Asfalto, soportada por las dataciones radiométricas absolutas de U-Pb, en zircones realizados por diferentes autores (Figura 87).

El género *Carapacestheria* fue definido como indicador bioestratigráfico para el Toarciano-Aaleniano (límite del Jurásico Inferior-Medio) de la Formación Kirkpatrick en el Sur de la Isla Victoria, Antártida (Stigall *et al.*, 2008). Este género presenta una amplia distribución en el Miembro Las Chacritas (Formación Cañadón Asfalto). La especie *Carapacestheria taschi* se encuentra en la localidades cañadón Lahuincó y cañadón Asfalto. La datación de un nivel de toba en la localidad cañadón Lahuincó (Cúneo *et al.*, 2013), aportó una edad de **178. 7 Ma (Toarciano)**. Por otra parte, Hauser *et al.* (2013), en base a dataciones de zircones de un nivel de tufitas, obtuvieron una edad de **167 + - Ma (Bathoniano)** para la sección medio-inferior de la formación, aflorante en la localidad cañadón Asfalto. Lo expresado demuestra que, la especie *C. taschi* comprende un biocrón que abarca 10 Ma aproximadamente. Además, la especie *Carapacestheria* sp. A (considerada semejante a *C. taschi*) está presente en los últimos niveles del Miembro Las Chacritas, lo que demuestra que su biocrón podría ser más extenso (Figura 87). Por otra parte, la especie *Carapacestheria* sp. B se encuentra en las localidades cañadón Las Chacritas y cañadón Carrizal y probablemente en el cañadón Caracoles. Estas localidades no poseen actualmente dataciones radiométricas, sin embargo, la presencia de éste género estaría indicando una edad jurásica media. En síntesis, se establece que la presencia de este género indicaría una **edad toarciana-aleniana a bathoniana** para el Miembro Las Chacritas.

Por otra parte, la localidad cañadón Miyanao está representada por una especie del género del Triásico *Menucoestheria*, por lo tanto plantearía la ampliación del biocrón para este género. No obstante esta especie podría corresponder a un género nuevo (por sus características como la presencia de nodos en las líneas de crecimiento, discutidas anteriormente en el capítulo Sistemática).

Como en el caso anterior, la presencia del género *Pseudestherites* también genera cierta controversia en la edad de los niveles portadores, por ser un grupo taxonómico restringido hasta ahora al Cretácico Inferior de China y Argentina. La especie *Pseudoestherites* sp. fue reconocida en la localidad Los Loros donde Salani (2007) realizó una datación de un basalto, obteniendo una edad de **170.9 ± 4 Ma (Aaleniano-Bajociano)**.

El género *Wolfestheria* es el único género que tiene representantes en los dos Miembros de la Formación Cañadón Asfalto. La especie *Wolfestheria patagoniensis* se encuentra en la sección inferior aflorantes en la localidad cañadón Asfalto (Miembro Las Chacritas), los niveles portadores de esta especie fueron asignados al Bathoniano, como resultado de una datación de **167 ± 3 Ma** (Hauser *et al.*, 2013). La especie *Wolfestheria smekali* está presente en la localidad Estancia La Sin Rumbo (Miembro Puesto Almada), los niveles fosilíferos para esta secuencia dieron una edad oxfordiana de **161 ± 3 Ma** (Cabaleri *et al.*, 2010b). Por otra parte, la presencia de la especie *Wolfestheria* sp. en la sección superior de la localidad cañadón Asfalto (Miembro Puesto Almada) podría indicar una edad **calloviana-oxfordiana**, por su posición estratigráfica entre las especies *W. patagoniensis* y *W. smekali* (Figura 87).

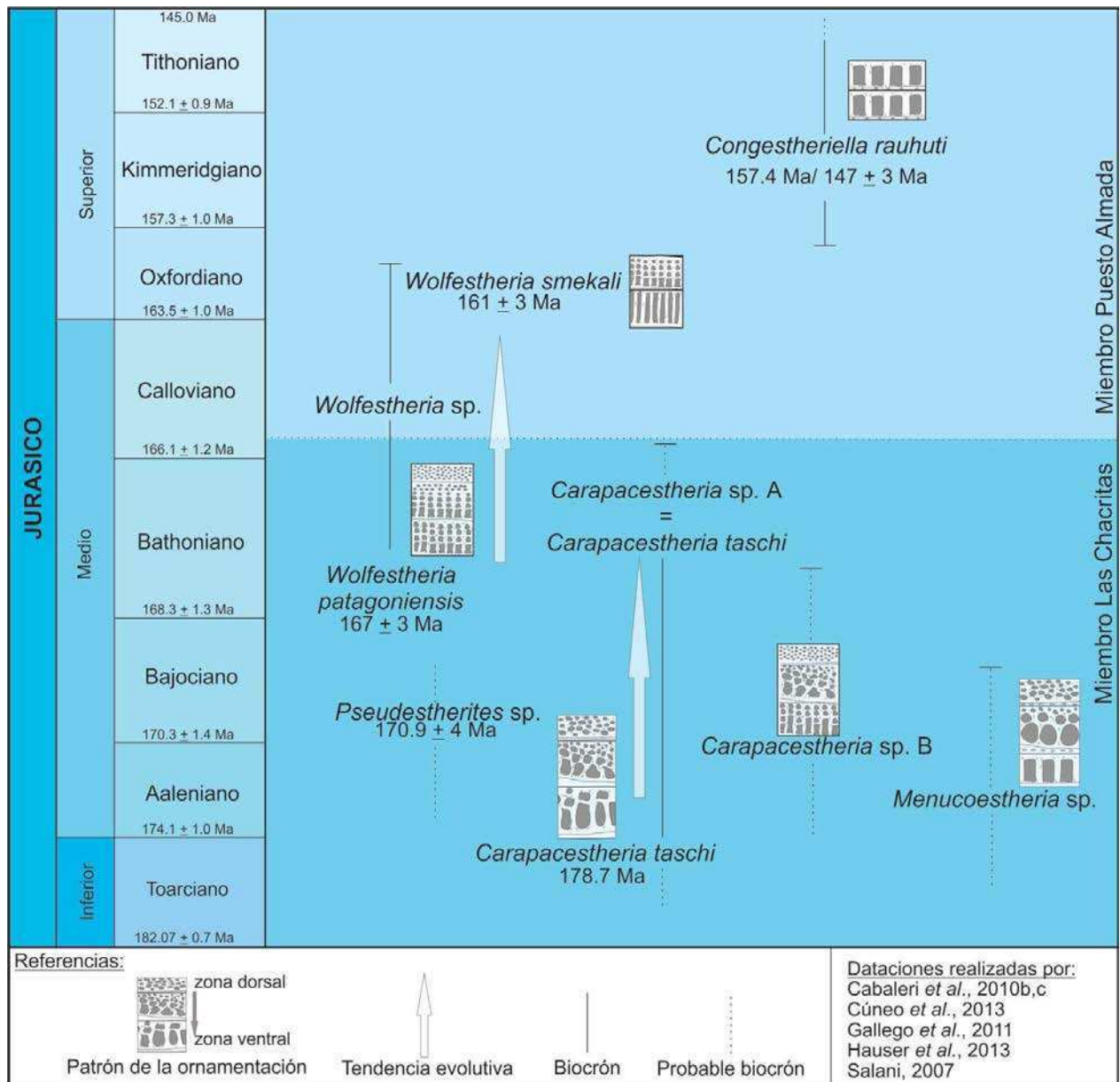


Figura 87. Representación esquemática de la distribución bioestratigrafía a partir de las especies de espinicaudados de la Formación Cañadón Asfalto.

Por último, la especie *C. rauhuti* se encuentra presente en varias localidades del Miembro Puesto Almada. En dos de ellas se realizaron dataciones absolutas: a) en la localidad Puesto El Quemado sobre un nivel de toba que arrojó una edad de 157.4 Ma (Cúneo et al., 2013); y b) en la localidad Punta Biotita (oeste de la estancia El Torito) donde se dataron las biotitas de un nivel de tobas por el método K/Ar, que aportaron una edad de 147 ± 3 Ma (Cabaleri et al., 2010c; López-Albarello et al., 2013). Por lo tanto, se establece de acuerdo con todos los datos mencionados, que la especie *C. rauhuti* presenta un biocrón que se extiende entre **157.4 Ma (Kimmeridgiano)** y **147.1 Ma (Tithoniano)**.

Las dataciones relativas que se han realizado durante los últimos años fueron sobre la base de las asociaciones de palinomorfos, los que sugieren para el Miembro Las Chacritas una edad bajociana temprana a bathoniana temprana (Volkheimer *et al.*, 2008), sin embargo, nuevos datos amplían su rango estratigráfico incluyendo el Toarciano (Olivera *et al.*, 2013). Por otro lado, las asociaciones de palinomorfos del Miembro Puesto Almada no arrojaron una edad precisa, no obstante ser buenos indicadores ambientales (Cabaleri *et al.*, 2013). En cuanto a la fauna de vertebrados, la asociación de peces del Miembro Puesto Almada sugiere una edad oxfordiana-kimmeridgiana (López-Arbarello *et al.*, 2013).

Recientemente, Cúneo *et al.* (2013) proponen una única edad para la Formación Cañadón Asfalto de 176-178 Ma y para la Formación Cañadón Calcáreo (Miembro Puesto Almada de Silva Nieto *et al.*, 2003) de 157 Ma, dejando en evidencia un *gap* (hiato) de 20 Ma (el Jurásico Medio) entre ambas unidades sin una propuesta o explicación que justifique la ausencia de este lapso temporal en la Cuenca cañadón Asfalto. Sin embargo, como se ha discutido y demostrado a lo largo de esta sección, la fauna de invertebrados presentes en la Formación Cañadón Asfalto exhibe un registro temporal a lo largo del Jurásico Medio, y que además, los distintos paleoambientes se habrían desarrollados de manera continua durante este período dentro de la Cuenca Cañadón Asfalto.

IMPLICANCIAS EVOLUTIVAS

La presencia de las especies de espinicaudados reconocidas para la Formación Cañadón Asfalto sugiere importantes implicancias evolutivas para las familias y géneros involucrados. A continuación se evaluará el impacto de cada uno de ellos.

La mayoría de los clados de espinicaudados carecen de una hipótesis filogenética evolutiva. Por lo tanto, las interpretaciones evolutivas y la historia bioestratigráfica están basadas en su posición estratigráfica (Stigall *et al.*, 2014).

Los **eosestheriideos** son muy abundantes en el Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Europa y Asia. En este último continente, durante el Cretácico Inferior se registra una notable fauna de invertebrados y vertebrados conocida como la Biota Jehol, donde los eosestheriideos fueron dominantes (referidos como la “fauna de *Eosestheria*”) (Li *et al.*, 2007). El origen y diversificación de esta familia fue propuesto para el continente de Laurentia a partir del Jurásico

Superior, hasta que luego Shen (1994) publica el primer género de la familia para el Jurásico Medio de la Antártida, y posteriormente Gallego y Covacevich (1998) definen el género *Menucoestheria* Gallego y Covacevich 1998 para el Triásico de Argentina y Chile. Estos datos implican un cambio en las hipótesis del origen de los eosetheriideos, proponiendo un origen gondwánico y su posterior diversificación y migración durante el Jurásico, desde el sur de América del Sur a través del continente de Antártida, hacia Asia y Europa (Shen, 1994; Martins-Neto *et al.*, 2003; Gallego, 2010). No obstante, los limitados registros de los espinicaudados del Mesozoico Sudamericano siguen teniendo rangos geográficos y temporales acotados, por lo tanto, la determinación de los patrones migratorios y de dispersión sólo puede ser provisoria (Stigall *et al.*, 2014). Además, Gallego y Shen (2006) proponen una evolución paralela para los espinicaudados del Hemisferio Norte y del Hemisferio Sur, mientras que las relaciones evolutivas entre las faunas triásicas del género *Menucoestheria* y eosetheriideos están aún sin resolver.

La presencia de una fauna de eosetheriideos dominante y diversa en el Miembro Las Chacritas de la Formación Cañadón Asfalto, implica un importante sustento para la diversificación de la familia durante el Jurásico Medio en el oeste de Gondwana. La presencia del género *Carapacestheria* demuestra una vinculación con la fauna de Antártida (Formación Kirkpatrick). Sin embargo, las especies de la Formación Cañadón Asfalto presentan diferencias con respecto a las de Antártida, esto podría ser debido a una evolución paralela y endemismo de las especies de cada una de las unidades portadoras. Por otra parte, la presencia del género *Menucoestheria* en la Formación Cañadón Asfalto apoya el origen y evolución de la familia en Argentina y evidencia una relación estrecha con los eosetheriideos jurásicos. Además, los géneros *Menucoestheria* y *Carapacestheria* poseen características muy semejantes (Cuadro 5) y probablemente estén más emparentadas filogenéticamente, siendo el género mencionado en segundo término derivado del primero. Un género recientemente descubierto, *Hardapestheria* del Jurásico Inferior de Namibia (África), presenta características muy distintas a los géneros mencionados anteriormente (Cuadro 5), su aparición refleja una temprana evolución de los eosetheriideos para el Jurásico (Stigall *et al.*, 2014), soportando la propuesta de un origen gondwánico para la familia.

En resumen, los eosetheriideos del Jurásico Medio ya reflejan una amplia diversificación para el oeste del Gondwana y probablemente este fue el momento donde se produjo su dispersión hacia Europa y Asia (Figura 88). Esta fauna presente en la Formación Cañadón Asfalto contribuye al esclarecimiento de las relaciones evolutivas entre los géneros de eosetheriideos, su

origen y diversificación. Los trabajos futuros con la generación de clados filogenéticos podrían resolver, aún más, las relaciones evolutivas de éste y otros grupos jurásicos.

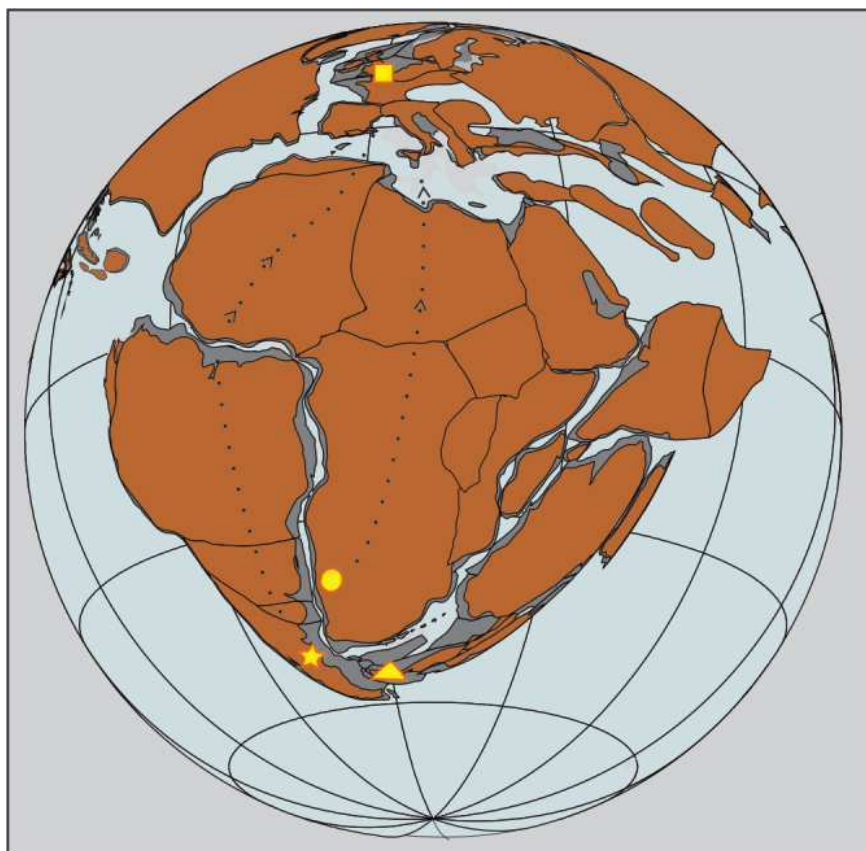


Figura 88. Esquema paleogeográfico del Jurásico Inferior-Medio centralizado en el supercontinente Gondwana basado en Ross y Scotese (2000). Distribución de la fauna de eosetheriideos: Formación Cañadón Asfalto (Argentina) Jurásico Inferior alto-Medio (estrella); Formación Kirkpatrick (Antártida) Jurásico Inferior alto-Medio bajo (triángulo); Formación Kalkrand (Sur de África, Namibia) Jurásico Inferior (círculo); Grupo Great Estuarine (Escocia) Jurásico Medio alto (cuadrado). Líneas punteadas indican las probables rutas de dispersión de los eosetheriideos.

El registro de la familia **Anthronesteriidae** comprende tres géneros, ellos son: *Pseudestherites* del Cretácico Inferior de China y Argentina (Zhang *et al.*, 1796; Prámparo *et al.*, 2005; Gallego y Shen, 2006), *Anthronestheria* Chen y Hudson 1991 del Jurásico Medio de Gran Bretaña (Chen y Hudson, 1991) y *Ethmosestheria* Stigall y Hartman 2008 del Cretácico Superior de Madagascar (Stigall y Hartman, 2008). En Argentina, sólo dos especies fueron descriptas para el Cretácico Inferior, *P. musacchioi* Gallego y Shen, correspondiente a la Formación La Amarga (Neuquén) y *P. rivarolai* Gallego de la Formación Lagarcito (San Juan). No obstante, se identificaron ejemplares del mismo género para la Formación Cañadón Calcáreo por Volkheimer *et al.* (2009). La presencia de *Pseudestherites* en la Formación Cañadón Asfalto implica el

primer registro del género para el Jurásico y por lo tanto el más antiguo a nivel mundial. Estos registros apoyan el concepto de un importante centro de diversificación para el centro-sur de la Argentina durante el Jurásico Medio y el Cretácico Inferior.

Una situación similar a *Pseudestherites* también es compartida por el género *Wolfestheria*, este género es uno de los más antiguos y sustenta la radiación de la familia Fushunograptiidae para el Jurásico Medio-Superior. La especie *Estheriellites zavattieri* Tassi *et al.*, 2015 del Triásico Medio de la Argentina es el registro más antiguo de esta familia (Tassi *et al.*, 2015). Por otra parte, esta familia muestra una gran expansión durante el Jurásico Superior y Cretácico Inferior. La fauna de la Formación Cañadón Asfalto evidencia una sucesión de especies del género *Wolfestheria* con una tendencia a la reducción de las barras transversales en la zona ventral del caparazón, producto de la evolución del género (Figura 87). El registro de *Wolfestheria* en el Gondwana ofrece nuevas posibilidades para la comprensión de la evolución y distribución de este grupo. Sobre la base de los registros mencionados por Tasch (1969) y Chen y Shen (1985), los primeros “lioestheriideos” o fushunograptiideos, probablemente evolucionaron durante el Devónico. Es posible también, que estos hayan derivado del gran grupo de los “euestheriideos”, abundantes durante el Pérmico y Triásico, además comprenden muchos otros taxones tales como *Asmussia* Pacht 1849, *Euestheria* Depéret y Mazeran 1912, *Lioestheria* Raymond 1946 y *Cyclestherioides* Raymond 1946 (Monferran *et al.*, 2013a).

La familia **Afrograptidae** comprende cuatro géneros del Jurásico y Cretácico de África, Asia y América. El género *Congestheriella* Kobayashi 1954 se encuentra en el Jurásico Superior y Cretácico Inferior de América y África. Gallego y Martins-Neto (2006) y Gallego *et al.* (2010) realizan un detallado análisis evolutivo sobre la base de las características de la ornamentación y su posición estratigráfica entre los géneros *Congestheriella* de *Graptoestheriella* Cardoso 1965 del Cretácico Inferior de Brasil, *Afrograpta* Novojilov 1958 del Cretácico de África y *Camerunograpta* Novojilov 1958 del Cretácico de África. Estos géneros son considerados como constituyentes de la provincia biogeográfica ASA (Sur de América-África) para el Jurásico Superior-Cretácico Inferior (Gallego *et al.*, 2010). Esta propuesta evolutiva sugiere a la especie *Congestheriella rauhuti* como una especie ancestral (con una edad oxfordiana-kimmeridgiana) dentro de la ASA, dando luego origen a *Congestheriella olsoni* Bock 1953 de la Formación La Quinta en Venezuela de edad titoniana y *Congestheriella lualabensis* Leriche 1913 en África y Brasil de edad kimmeridgiana-barremiana. A partir de esta radiación surgirían dos géneros y tres especies *Graptoestheriella fernandoi* Cardoso 1965 con una edad valanginiana-hauteriviana y *G.*

brasiliensis Oliveira 1953 con una edad tithoniana-barremiana, ambas de Brasil y *Camerunograptus* de África con una edad berriasiana-barremiana. Gallego y Rinaldi (2004) sugieren una probable dispersión-migración de estas especies de espinicaudados de América del Sur a través del río paleo-Orinoco-Amazonas (con un área de influencia mayor al 25% de su extensión actual) en conexión con otros grandes ríos de África (Congo o Níger). Por otra parte, la fauna de Asia y Europa tuvo una evolución paralela con géneros típicos como *Nestoria* Wang 1981, *Keratestheria* Wang 1981 y *Zhestheria* Chen y Shen 1977 (Shen *et al.*, 2004). No obstante, algunas especies de espinicaudados entre estas dos regiones (ASA y Asia) exhiben afinidades, por ejemplo, la presencia de *Pseudograptus* Novojilov 1954 y *Orthestheria* Chen 1976 en ambas regiones (Gallego y Martins-Neto, 2006). Chen y Shen (1977) mencionan la presencia de la especie *Congestheriella tuberculata* Chen y Shen 1977 en el Cretácico de China sugiriendo una expansión de la familia desde el Hemisferio Sur hasta el Hemisferio Norte a través del margen norte del mar de Tethys. En la Figura 89, se propone un esquema paleogeográfico relacionado con la probable dispersión-expansión del género *Congestheriella* y de la familia Afrograptidae a través del tiempo.

En síntesis, la presencia de *Congestheriella* y *Wolfestheria* en el Miembro Puesto Almada confirman una evolución más antigua de estos géneros, y sus respectivas familias desde el Hemisferio Sur hasta el Hemisferio Norte.

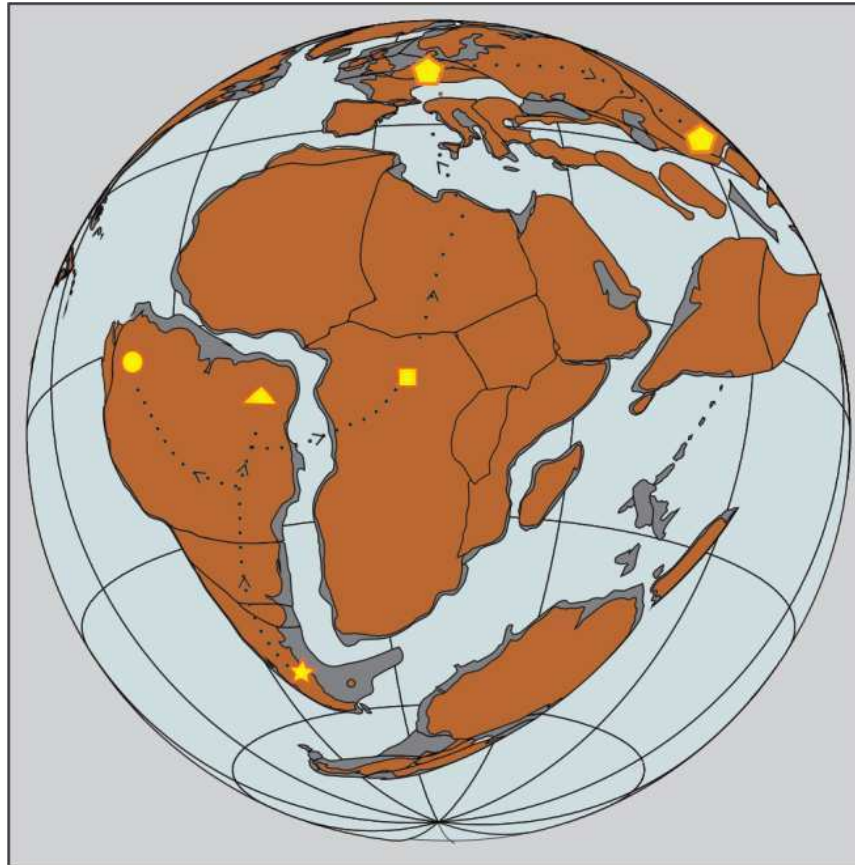


Figura 89. Esquema paleogeográfico del Jurásico Superior-Cretácico Inferior centralizado en el supercontinente Gondwana basado en Ross y Scotese (2000). Distribución de la fauna de *Congestheriella*: Formación Cañadón Asfalto (Argentina) Jurásico Inferior alto-Medio (estrella); Formaciones Rio do Peixe-Souza (Brasil) Jurásico Superior alto -Cretácico Inferior (triángulo); Formación La Quinta (Venezuela) Jurásico Superior alto (círculo); Serie Lualaba (África) Jurásico Superior alto-Cretácico (cuadrado). Fauna de Asia y Europa (pentágono). Líneas punteadas indican la probable dispersión de los afrograptiideos, en especial el género *Congestheriella* (basado en Shen y Chen, 1977; Gallego y Caldas, 2001).

PALEOECOLOGÍA DE LOS ESPINICAUDADOS

Los resultados obtenidos en la sección “análisis paleoecológico” del capítulo anterior, brindaron una enorme información sobre la paleoecología de las especies de espinicaudados de la Formación Cañadón Asfalto. En primer lugar, se discuten las características autoecológicas (ontogénesis, dimorfismo y poblaciones) para cada especie y por último, las implicancias paleoambientales y las relaciones sinecológicas (comunidades).

AUTOECOLOGÍA

Las metodologías aplicadas otorgaron nuevos enfoques que permiten realizar inferencias más precisas sobre la paleoecología de los espinicaudados. En esta sección se discutirán los aspectos referidos a la ontogénesis, dimorfismo y poblaciones, luego según estos aspectos se caracterizará a cada una de las especies analizadas. Por último se interpretarán algunas particularidades observadas en las distintas especies.

- *Ontogénesis*

Cambios en la ontogenia fueron descriptos para los siguientes taxones: *Ethmosestheria mahajangaensis* Stigall y Hartman 2008, *Euestheria luanpingensis* Shen y Niu 1987, *Carapacestheria* y *Eulimnadia* (Zhang *et al.*, 1990; Stigall y Hartman, 2008; Brown *et al.*, 2014). En estos taxones se distinguen por lo menos cuatro estadios (juvenil, joven adulto, adulto y post-adulto) correspondientes a cambios en el tamaño y morfología del caparazón, número de bandas de crecimiento y ornamentación (ver capítulo “Aspectos Generales de los Espinicaudados”). En las especies analizadas para la Formación Cañadón Asfalto, también se observaron estas mismas diferencias en las características de los individuos, por lo tanto, se proponen tres estadios ontogenéticos para las especies analizadas: a) juvenil; b) ‘sub-adulto’ y c) adulto.

- a) Juvenil: Este estadio ontogenético corresponde a tamaños muy pequeños que no superan los 2,5 mm de longitud, posee pocas bandas de crecimiento, 10 aprox., generalmente estrechas. La ornamentación es particular, ya que no presentan todas las características

típicas, descritas para la especie, por ejemplo en *C. taschi* los juveniles sólo exhibieron la ornamentación reticular, pero no la ornamentación estriada. Stigall *et al.* (2005) mencionan una clara gradación ontogenética entre la ornamentación reticular y estrías radiales en los especímenes de Antártida correspondientes al género *Carapacetheria*. Esta idea se sustenta por la propia biología de los espinicaudados, los individuos atraviesan por los estadios juvenil y adulto en un mismo caparazón, por lo tanto esta superficie refleja todos los momentos del desarrollo ocurridos en el individuo.

- b) ‘Sub-adulto’ o ‘joven adulto’: Corresponde a tamaños intermedios entre juveniles y adultos, poseen todas las características de la ornamentación propia de las especies, con menor número de bandas de crecimiento que en el adulto. Este estadio probablemente corresponda a una etapa de transición entre el juvenil y el adulto, es decir, cuando las gónadas comienzan a madurar.
- c) Adulto: En esta etapa se observan las características de los contornos y de la ornamentación típica para cada especie. Los tamaños son muy variables, superan los 3,5 mm de longitud, con numerosas bandas de crecimiento y algunos ejemplares presentan abundantes bandas estrechas en el margen ventral del caparazón, que algunos autores (Tasch, 1969) asignan a la etapa de senilidad del individuo.

- *Dimorfismo*

Se reconocieron dos tipos principales de formas (contornos) de caparazones para las especies analizadas, excepto en *Wolfestheria* sp. donde su preservación impidió el reconocimiento claro de morfotipos o la ausencia de ellos. Los resultados del análisis de *Eigenshape* aplicado en la localidad Estancia La Sin Rumbo presentó tres diferencias principales entre estos dos morfotipos, la primera diferencia es la condición de la “redondez” del caparazón, la segunda diferencia son los cambios entre el margen dorsal y posterior, con mayor arqueamiento para el morfotipo M1, y la tercera distinción es la variación de forma en el margen dorsal.

Estas diferencias de formas en las conchillas fueron vistas en *Euestheria luanpingensis* Shen y Niu, *Eulimnadia inflecta* Mattox, *Eulimnadia diversa* Mattox, *Cyzicus* Simón, *Leptestheria* Ueno, *Caenestheria* Sars, *Paralimnadia* Wolf y *Limnadiopsis* Spencer y Hall. Las valvas de los caparazones de los machos son más largas que altas, con margen dorsal recto, en

cambio las hembras, poseen valvas más altas que largas, por la presencia de la cámara de incubatriz (Tasch, 1969; Webb, 1979; Zhang *et al.*, 1990; Stigall *et al.*, 2014). Por lo tanto, estos morfotipos reconocidos en este análisis podrían corresponder a hembras (M1) y a machos (M2).

Los sistemas de reproducción en los espinicaudados son variados y pueden ser: dioicos, androdioico, hermafrodita o partenogenéticos, lo que hace difícil poder descifrar cuál de ellos correspondió a las especies fósiles analizadas. No obstante, Weeks (2012) menciona que para un sistema de reproducción dioica las poblaciones presentan una frecuencia de 50% de machos y 50% de hembras, ya que ambos sexos están obligados a reproducirse, sin embargo, para el sistema androdioico (machos + hermafroditas) presentan una proporción de 70% hermafroditas y 30% de machos (los machos están en baja frecuencia, ya que los hermafroditas pueden autofecundarse). Considerando estas proporciones, Astrop *et al.* (2013) proponen contabilizar los morfotipos para inferir sus proporciones y lograr descubrir qué mecanismos de reproducción mantenían las especies fósiles. Esta interpretación se puso a prueba en la localidad Estancia La Sin Rumbo, en la que no se observó una diferencia de frecuencias sustancial entre los dos morfotipos (Figura 90), es decir, probablemente la especie *W. smekali* presentaba un sistema de reproducción dioica (Monferran *et al.*, 2013b).

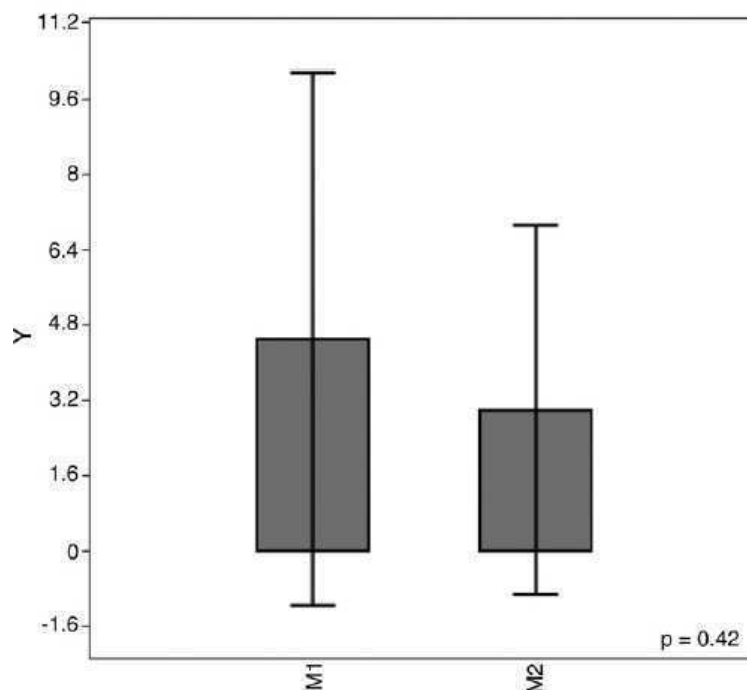


Figura 90. Gráfico de cajas, no se observó una diferencia significativa ($p=0,42$) en la frecuencia entre los dos morfotipos medidos en 30 especímenes de dos niveles.

- *Poblaciones*

El término **población** alude a un conjunto de organismos de la misma especie que ocupan un área más o menos definida (Begon *et al.*, 2006). Este concepto es utilizado por la mayoría de los libros de ecología y en varias ocasiones el estudio de poblaciones se realiza través del tiempo. Por lo tanto, un nivel estratigráfico podría corresponder a una población cumpliendo ciertos requisitos. En esta Tesis se puso a prueba la posibilidad de distinguir tipos de poblaciones principalmente por sus características biológicas (tamaño de los especímenes, número de bandas de crecimiento, etc.), cuales reflejarían inferencias paleoambientales.

El estudio de las poblaciones en las especies fósiles es un aspecto muy complejo e importante para las reconstrucciones ambientales, es allí donde los mecanismos básicos de evolución (mutación, selección natural) generan nuevas variantes genotípicas y/o nuevas especies (Soler, 2003). Para la reconstrucción de las poblaciones se tuvieron en cuenta las **implicancias biológicas** del grupo en estudio (ej. dispersión, tasa de reproducción) y los **procesos tafonómicos** (ej. transporte).

Las **implicancias biológicas** de este grupo fueron expuestas con detalle en el capítulo “Aspectos Generales de los Spinicaudata”. Los espinicaudados en un corto tiempo llegan a la madurez sexual y en pocos días pueden ser muy abundantes (Weeks *et al.*, 1997). Además, éstos producen cientos de huevos que se acumulan en el sedimento, sin embargo, no todos los huevos eclosionan al mismo tiempo (“*bet-hedging*”), lo que lleva al desarrollo de un reservorio de huevos en el cuerpo acuático (De Stasio, 1989). Muchas veces, para que estos huevos eclosionen el ambiente acuático debe secarse y luego rehidratarse (Thiéry, 1996). Por lo tanto, las poblaciones de espinicaudados pueden contener individuos provenientes de una simple eclosión o de varias eclosiones de una misma cohorte o de diferentes cohortes. Por lo tanto, se establece que una población puede descender de huevos que eclosionaron todos al mismo tiempo o derivar de varias secuencias, además, estos huevos tal vez provengan de una población anterior o de una mezcla de poblaciones. En ambientes actuales la co-ocurrencia de larvas, juveniles y adultos podría ser el resultado de una eclosión continua (Benvenuto *et al.*, 2009).

En cuanto a los **procesos tafonómicos** se consideraron dos muy importantes, la **dispersión tafonómica** y el **time averaging** (resolución temporal), que generan mezclas temporales y espaciales de los organismos que fueron expuestos en el capítulo Materiales y Métodos.

En todos los niveles analizados en la Formación Cañadón Asfalto los restos de espinicaudados exhibieron una asociación monoespecífica de carácter autóctono.

Kidwell y Bosence (1991) proponen una clasificación según el grado de mezcla temporal: 1) asociación de censo (*Census assemblages*) refleja una mezcla temporal mínima de días o años; 2) asociación promediada dentro del hábitat (*Within-habitat time-averaged assemblages*) expresa un período de estabilidad relativa del ambiente y están en el orden de un mínimo de años y décadas, con un máximo de miles o tal vez millones de años en función del ambiente; 3) asociación condensadas ambientalmente (*Environmentally condensed assemblages*) abarca periodos de cambios ambientales, se produce mezcla de especies no relacionadas ecológicamente y comprende miles a millones de años; y 4) asociación bioestratigráfica condensada (*Biostratigraphically Condensed*) que expresa largos periodos geológicos, las especies de sucesivas cronozonas se mezclan en un único nivel y abarca desde cien mil a varios millones de años. De acuerdo con estos términos, los **resultados obtenidos** indicarían que la asociación de espinicaudados en todos los niveles analizados presenta una mezcla temporal referida a una asociación de censo o una asociación promediada dentro del hábitat según Kidwell y Bosence (1991).

El análisis del **test de normalidad** (a partir de las hipótesis H_0 y H_1), apoyado por la representación de los datos en los gráficos de dispersión y de barras, demostró ser una buena herramienta para distinguir frecuencias de tamaños y por lo tanto poder inferir las poblaciones fósiles según la información biológica previamente analizada. Los niveles que aceptaron la hipótesis nula (exhiben una distribución normal) indicarían individuos de una misma generación proveniente de huevos que eclosionaron a tiempos similares, y/o evidencian condiciones ambientales constantes para el crecimiento de los individuos. Mientras que los niveles que rechazan la hipótesis nula y aceptan la hipótesis 1 (los ejemplares se apartan de la media), probablemente correspondan a generaciones diferentes provenientes de huevos que eclosionaron en distintos momentos, y/o que las condiciones ambientales habrían cambiado.

De esta manera, para cada una de las especies analizadas se distinguen diferentes **tipos de poblaciones** teniendo en cuenta principalmente las implicancias biológicas (frecuencia de tamaños, estadio ontogenéticos, etc.) y secundariamente observaciones de características sedimentarias y procesos tafonómicos (orientación de los elementos, fragmentación, etc.).

ESPECIES DE ESPINICAUDADOS DE LA FORMACIÓN CAÑADÓN ASFALTO

1) *Carapacestheria taschi* (Figura 91):

Ontogénesis: Se reconocen tres estadios ontogenéticos para esta especie, considerando las observaciones de ornamentación, tamaños de los caparazones, números y ancho de las bandas de crecimiento.

a) Juvenil: caparazones de 0,9-2,5 mm de longitud y 1,1-2,2 mm de altura, 20-30 bandas de crecimiento con un ancho de 0,01-0,08 milímetros. La ornamentación consistió un retículo con areolas muy pequeñas de 0,004-0,01 mm de diámetro.

b) 'Sub-adulto': Caparazones de 2,5-3,5 mm de longitud y 1,7-3 mm de altura, 25-35 bandas de crecimiento con un ancho de 0,01-0,1 milímetros. La ornamentación consistió un retículo con areolas pequeñas 0,004-0,02 mm de diámetro y estrías radiales.

c) Adulto: Caparazones de 3,5-7,6 mm de longitud y 3-6 mm de altura, 40-70 líneas de crecimiento con un ancho de 0,01-0,2 milímetros. La ornamentación consistió en un retículo con areolas pequeñas 0,004-0,02 mm de diámetro y estrías con barras transversales en la zona postero-ventral y ventral. Algunos presentan bandas muy estrechas en el margen ventral.

La gran abundancia de bandas de crecimiento en el estadio juvenil podría estar relacionada con un rápido crecimiento antes de la madurez sexual y las bandas estrechas en la zona ventral estarían en relación al momento de la reproducción (Weeks *et al.*, 1997).

Dimorfismo: Los morfotipos se observan en caparazones de los tres estadios.

Morfotipo (M1): caparazón de contorno subcircular con margen dorsal convexo orientado posteriormente. El punto más extremo de del margen posterior se encuentra por debajo de la línea media de la altura, el margen anterior es más amplio y menos convexo con respecto al segundo morfotipo.

Morfotipo (M2): es más alargado, con margen dorsal recto, que pasa con ángulo pronunciado al margen posterior. Este margen (posterior) presenta su punto más extremo a la misma altura media de la valva.

Poblaciones: Se distinguen principalmente tres tipos de poblaciones. Los restos de espinicaudados son considerados autóctonos, aunque las briznas están orientadas en muchos niveles, el transporte fue escaso o de baja energía.

Población A. Compuesto por individuos de dimensiones pequeñas con un promedio de 2 mm de longitud y 1,5 mm de altura, algunos pocos llegan a medir más de 3 mm de longitud y 2 mm de altura. Los individuos poseen pocas bandas de crecimiento (20 aproximadamente) y muy pocos llegan a un ancho de las bandas de 0,1 milímetros. Este tipo de población está representada principalmente por juveniles y algunos sub-adultos (proporción 80:20). Niveles LH1, LH3, LH5 y CA4.

Población B. Corresponde a individuos de grandes dimensiones con un promedio de 5,7 mm de longitud y 4 mm de altura, con numerosas bandas de crecimiento (30 aproximadamente). Este tipo de población está representada principalmente por adultos y algunos sub-adultos (proporción 80:20). Niveles LH1, LH3, LH5 y CA4.

Población C. Los tamaños de los individuos considerados para esta población poseen promedios que están ubicados entre los tipos de población A y población B. Se distinguen todos los estadios ontogenéticos. Por ejemplo, en el nivel LH2 contiene un tamaño promedio de 5 mm de longitud y 4 mm de altura, con pocos ejemplares que llegan a los 3 mm y 7 mm de longitud. Otro caso es el nivel LH4, con tamaños promedios de 3,2 mm de longitud y 2,3 mm de altura. Estas dos poblaciones presentan diferencias entre los promedios, no obstante, se los incluye en la población tipo C por presentar todos los estadios ontogenéticos. Niveles LH2, LH4, CA2, CA3.

Las poblaciones A y B están registradas en los mismos niveles (Nivel LH1, LH3, LH5 y CA4), las diferencias mencionadas indican que estas dos poblaciones se originaron a partir de diferentes puestas de huevos, y por lo tanto, de eclosiones con diferencias temporales. Además, esto indica que las poblaciones no fueron coetáneas. La gran abundancia de restos de individuos de la población A demuestra que tuvieron una muerte inmediata, sin lograr alcanzar el estadio adulto y/o su máximo crecimiento. No hay evidencia de transporte para ninguna de las dos poblaciones, descartando su aloctonía. La población C está en niveles diferentes, con respecto a las otras dos poblaciones, presenta todos los estadios ontogenéticos y probablemente provengan de eclosiones sucesivas (Benvenuto *et al.*, 2009). No obstante, la diferencia en los promedios de tamaños (LH2 vs LH4) indican condiciones ambientales distintas para cada nivel.

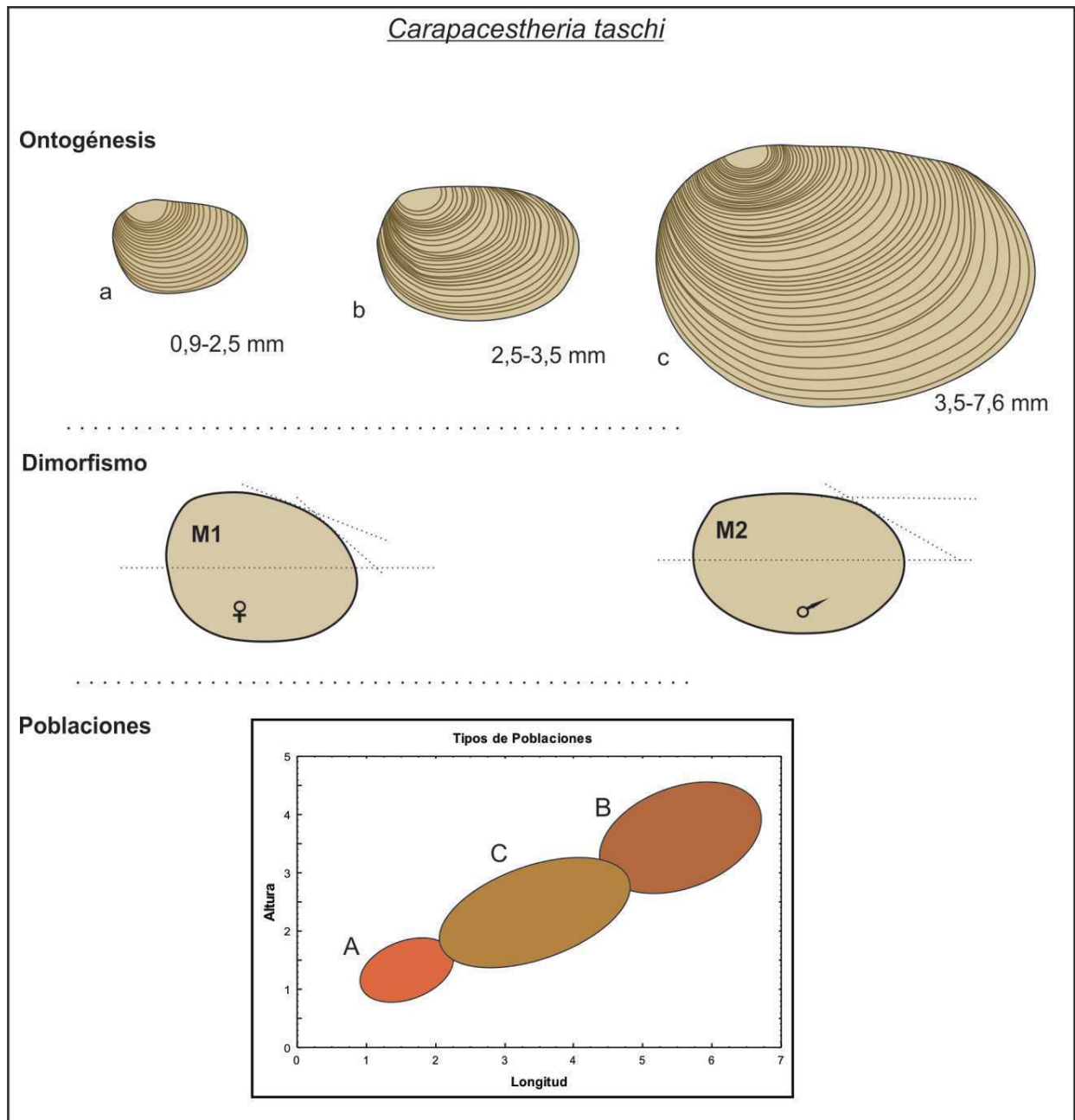


Figura 91. Características autoecológicas de la especie *Carapacestheria taschi*. Ontogenia (medidas correspondiente a la longitud), dimorfismo y poblaciones.

2) *Carapacestheria* sp. B (Figura 92):

Ontogénesis: Se reconocen dos estadios ontogenéticos.

- b) ‘Sub-adulto’: caparazón de 2,3-3,5 mm de longitud y 1,5-2,5 mm de altura. 20-33 bandas de crecimiento con 0,05-0,2 mm de ancho.

c) Adulto: caparazón de 3,5-8 mm de longitud y 2,2-6,1 mm de altura. 30-63 bandas de crecimiento con 0,05-0,3 mm de ancho. La mayoría presenta bandas muy estrechas en el margen ventral.

El estadio juvenil no fue hallado, sin embargo, la ornamentación en la zona dorsal de los adultos podría estar reflejando las características de los juveniles. Por lo tanto, los juveniles habrían presentado una ornamentación puntiforme y reticular.

Dimorfismo: Los morfotipos se observan en los caparazones de los estadios ontogenéticos, éstos son similares a los de la especie *C. taschi*.

Morfotipo (M1): caparazón de contorno subcircular, con un margen postero-dorsal fuertemente arqueado, y el umbo en posición subterminal.

Morfotipo (M2): es más ovalado, alargado posteriormente, con un margen dorsal levemente recto y el margen ventral más amplio y convexo que en el primer morfotipo y el umbo en posición subcentral.

Poblaciones: Se distinguen dos tipos de poblaciones.

Población A. Se caracteriza por individuos que poseen aproximadamente 3 mm de longitud y 2 mm de altura. Este tipo de población está representada principalmente por ejemplares sub-adultos y unos pocos adultos (proporción 70:30). Este nivel presenta una gran abundancia de individuos acumulados en finas láminas sin ninguna orientación preferencial y las valvas presentan una alteración superficial. Esta preservación, hace difícil observar claramente las líneas y bandas de crecimiento. Nivel Crr2.

Población B. Corresponde a individuos que poseen dimensiones con promedios de 4,5 mm de longitud y 3,7 mm de altura, excepcionalmente algunos ejemplares llegan a tamaños mayores (6,8 mm) y menores (2,3 mm). Está representada por el estadio adulto. Niveles Ch1, Ch2 y Crr1.

La diferencia entre las dos poblaciones es el rango de tamaños de los especímenes. En la primera población, los individuos crecieron constantemente en las mismas condiciones ambientales alcanzando el estadio sub-adulto y pocos llegaron hasta adultos. Por el contrario, la población B presenta un rango de tamaños más extenso, especímenes desde sub-adultos hasta adultos (mayor frecuencia), es decir, las condiciones en que crecieron este tipo de poblaciones permitieron alcanzar mayor tamaños.

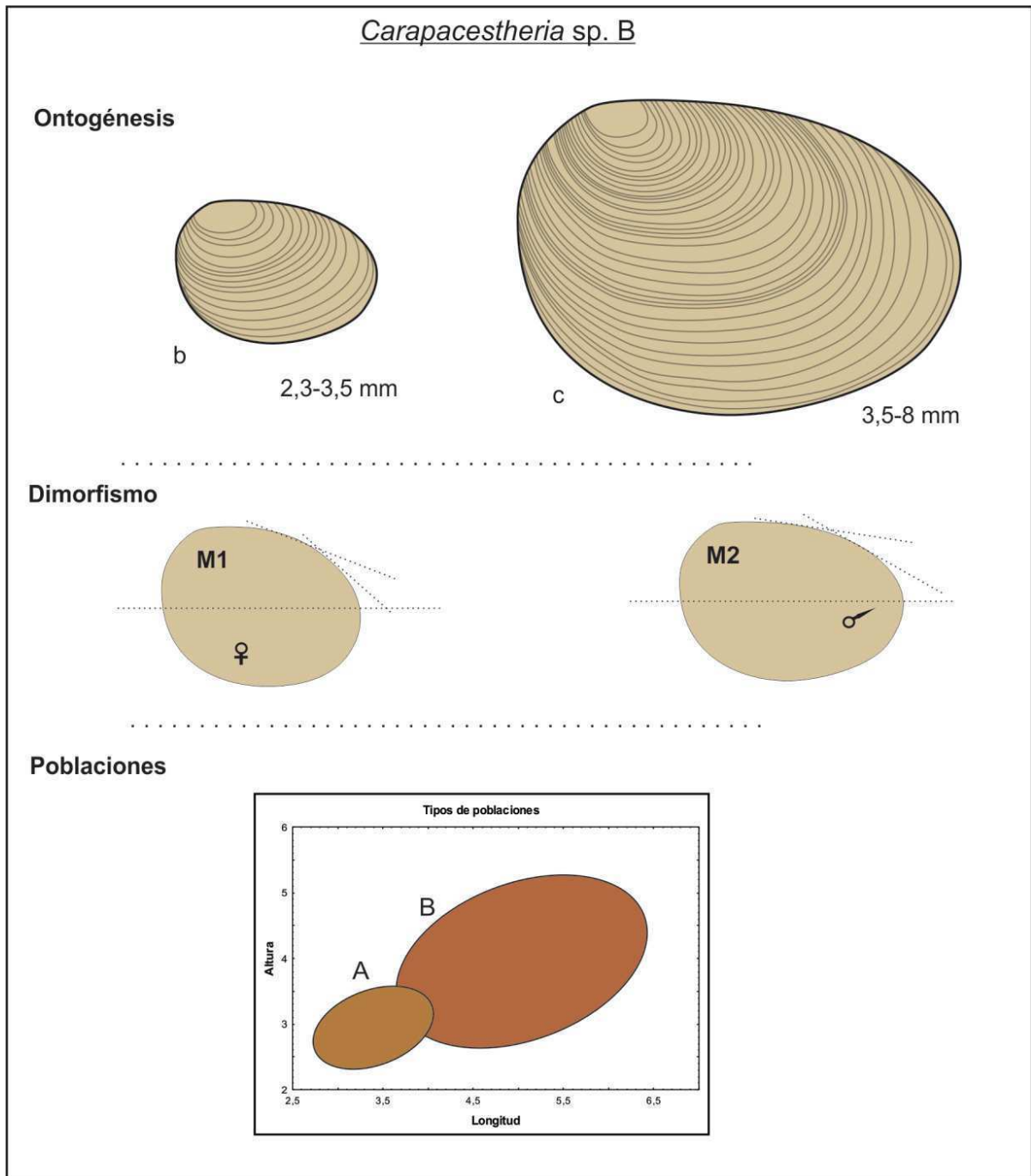


Figura 92. Características autoecológicas de la especie *Carapacestheria* sp. B. Ontogenia (medidas correspondiente a la longitud), dimorfismo y poblaciones.

3) *Menucoestheria* sp. (Figura 93):

Ontogénesis: Se reconocen dos estadios ontogenéticos.

- b) 'Sub-adulto': caparazón de 3-3,5 mm de longitud y 2,5-3 mm de altura. Con 60 bandas de crecimiento de 0,02-0,05 mm de ancho.

c) Adulto: caparazón de 3,5-5,7 mm de longitud y 3-4,2 mm de altura. Con 60-65 bandas de crecimiento de 0,02-0,1 mm de ancho y bandas muy estrechas en el margen ventral.

No se registraron tamaños de individuos más pequeños, la ornamentación reatricular podría estar indicando momentos de cambios en la ontogenia entre los diferentes estadios. Probablemente los juveniles habrían presentado una ornamentación reticular con areolas muy pequeñas observadas en la zona dorsal, como en el caso de *C. taschi*. Por otra parte, la presencia de abundantes bandas de crecimiento observadas en los 'sub-adultos' podría indicar un rápido crecimiento de los estadios juveniles antes de la madurez sexual, y las bandas estrechas en la zona ventral representarían estadios reproductivos (Weeks *et al.*, 1997) o senilidad (Stigall y Hartman, 2008).

Dimorfismo: Los morfotipos se observan en caparazones de los dos estadios.

Morfotipo (M1): es principalmente subcircular con un margen dorsal que comienza recto y luego se inclina en ángulo agudo pronunciado hacia la zona posterior. El punto más extremo del margen posterior está por debajo de la línea media de la altura de la valva.

Morfotipo (M2): es más elíptico, alargado posteriormente, con un margen dorsal recto y el margen ventral más amplio y convexo que en el primer morfotipo.

Poblaciones: Un tipo de población es reconocido para el nivel My2. Esta población presenta tamaños de individuos entre 3,2-5,7 mm de longitud y 2,5-4,3 mm de altura, y podría corresponder al tipo población C descrito para las especies anteriores. En los otros dos niveles (My1 y My3) no hubo suficientes caparazones para ser medidos y analizados.

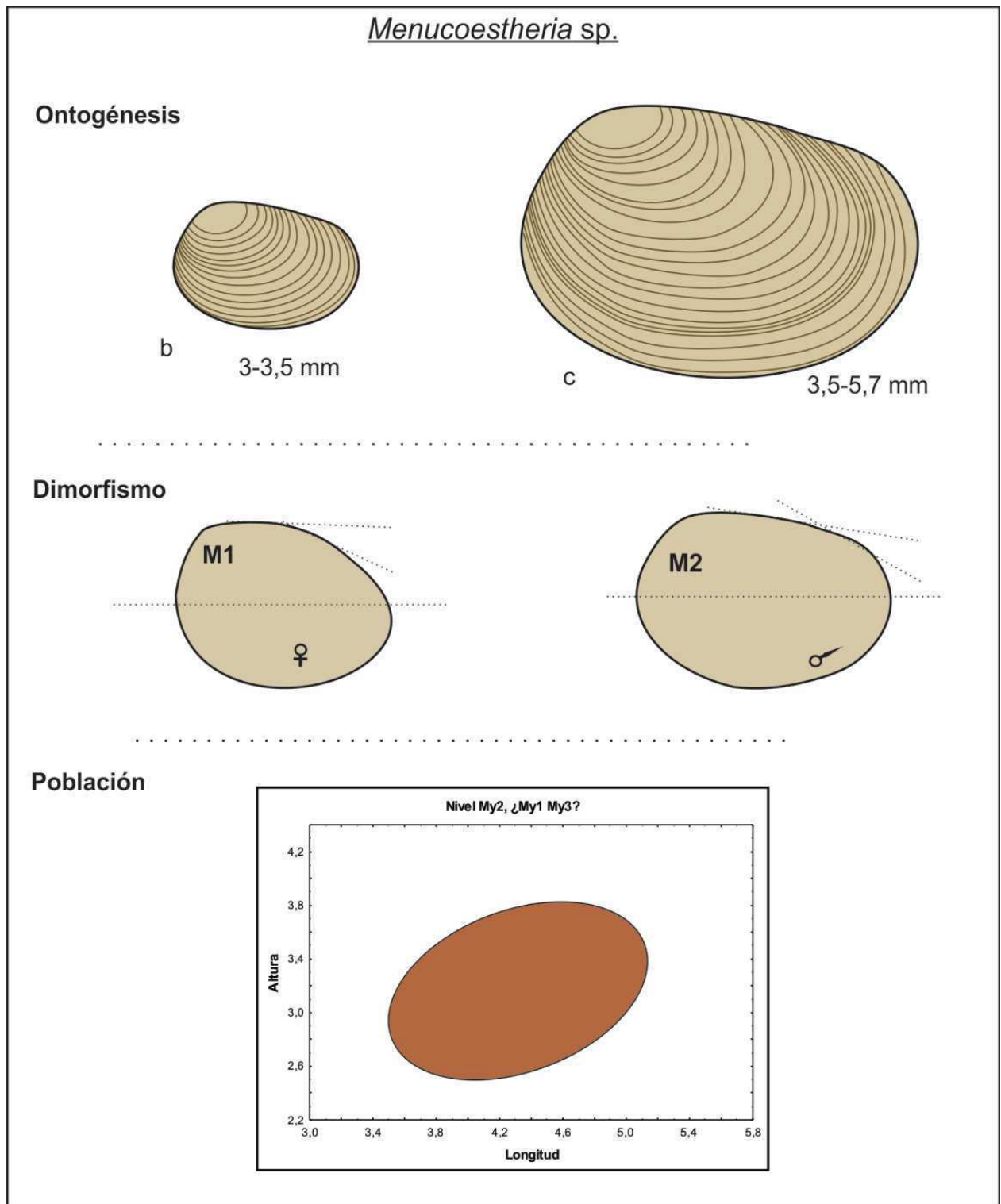


Figura 93. Características autoecológicas de la especie *Menucoestheria* sp. Ontogenia (medidas correspondiente a la longitud), dimorfismo y poblaciones.

4) *Pseudestherites* sp. (Figura 94):

Ontogénesis: Se reconocen tres estadios ontogenéticos para esta especie.

- a) Juvenil: caparazón de 1,2-2,5 mm de longitud y 1-2 mm de altura, 10-12 bandas de crecimiento con un ancho de 0,05-0,04 milímetros. La ornamentación consistió en la presencia de un retículo con areolas muy pequeñas 0,004-0,01mm de diámetro.
- b) Sub-adulto: caparazón de 2,3-3,5 mm de longitud y 1,5-2,7 mm de altura. Veinte bandas de crecimiento con 0,05-0,2 mm de ancho.
- c) Adulto: caparazón de 3,5-8,3 mm de longitud y 2,5-6,5 mm de altura. Entre 20-63 bandas de crecimiento con 0,02-0,3 mm de ancho. Algunos presentan pocas bandas estrechas en el margen ventral.

Dimorfismo: Los morfotipos se observan en los caparazones de los tres estadios.

Morfotipo (M1): Es principalmente circular con un margen dorsal corto, que comienza recto y luego se inclina fuertemente hacia la zona posterior, semejante al primer morfotipo de *Menucoestheria* sp.

Morfotipo (M2): es más alargado, de contorno elíptico-oval con margen dorsal recto, pasando gradualmente al margen posterior donde toma mayor convexidad a la altura de la línea media de la valva, el margen ventral es más amplio y el margen anterior es de mayor convexidad que en el primer morfotipo.

Poblaciones: Se distinguen principalmente tres tipos de poblaciones.

Población A. Compuesta por individuos de dimensiones pequeñas con tamaños cercanos a los 2,3 mm de longitud y 1,7 mm de altura, pocos llegan a medir más de 3 mm de longitud y 2 mm de altura. Este tipo de población está representada principalmente por juveniles y algunos sub-adultos (proporción 80:20). En este nivel las valvas están orientadas al igual que los restos vegetales, lo cual indicaría que la asociación fue transportada dentro del mismo ambiente (parautóctonos). Nivel CL2.

Población B. Los tamaños de los individuos considerados para esta población poseen tamaños que están ubicados entre los tipos de población A y población C. Corresponde a individuos con mayor frecuencia en tamaños, cercanos a 3,7 mm de longitud y 2,7 mm de altura. Este tipo de población está representada principalmente por adultos y algunos sub-adultos. Nivel CL3.

Población C. Posee individuos con tamaños cercanos a 6,5 mm de longitud y 4,8 mm de altura. Este tipo de población está representada por adultos de gran tamaño, muy pocos son pequeños. Esta población estuvo sujeta a condiciones ambientales favorables para el desarrollo y crecimiento máximo de los individuos. No hay evidencia de transporte. Niveles CL1 y CCA1.

El nivel CCA1 representa una concentración de distintos organismos preservados en forma de bioclastos silicificados, integrados en una roca carbonática. De acuerdo con los resultados obtenidos para la localidad Cañadón Caracoles, esta concentración puede ser interpretada como una asociación promediada en el tiempo dentro del hábitat (*time averaging*), la presencia de fauna autóctona y las interpretaciones sedimentológicas no reflejan mezclas de organismos alóctonos. No obstante, sí hubo una mezcla o superposición de distintas generaciones en forma constante, debido a una tasa de sedimentación baja o una disolución de la matriz carbonática post-enterramiento. La silicificación en las primeras etapas de la diagénesis generó la preservación de los restos (elementos) en forma de moldes internos. Esta concentración, probablemente estaría incluida dentro de la categoría de origen diagenético (Kidwell *et al.*, 1986), con fauna autóctona, caracterizada por la presencia de una fauna bentónica.

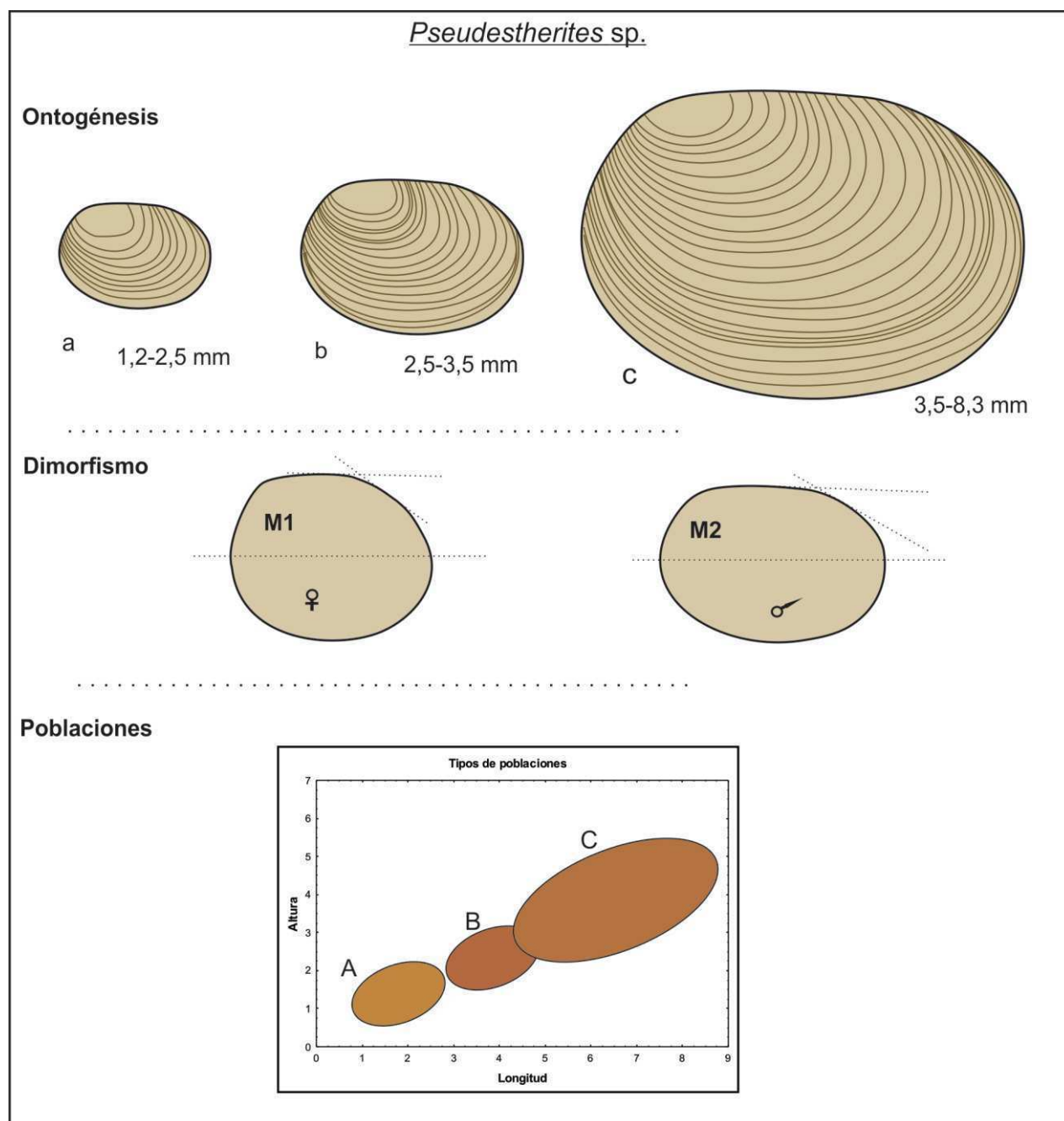


Figura 94. Características autoecológicas de la especie *Pseudestherites* sp. Ontogenia (medidas correspondiente a la longitud), dimorfismo y poblaciones.

5) *Wolfestheria patagoniensis* (Figura 95):

Ontogénesis: Se reconoce un estadio ontogenético.

c) Adulto: caparazón de 3,5-5,7 mm de longitud y 3-4,2 mm de altura. Entre 60-65 bandas de crecimiento con 0,02-0,1 mm de ancho y bandas muy estrechas en el margen ventral.

No se registraron tamaños de individuos más pequeños, la ornamentación podría estar indicando momentos de cambios en la ontogenia entre los diferentes estadios. Probablemente los juveniles habrían presentado solamente una ornamentación puntiforme, observada en la zona dorsal de los adultos.

Dimorfismo:

Morfotipo (M1): presenta un contorno subcircular (redondeado) con el umbo ocupando una posición central, se caracteriza por exhibir el margen dorsal con un fuerte arqueamiento hacia la zona posterior y un margen ventral más o menos recto.

Morfotipo (M2): muestra un contorno ovalado, alargado posteriormente, con una posición del umbo subterminal, el margen dorsal es menos convexo que el margen ventral y no refleja un arqueamiento en la zona posterior.

Poblaciones: Se reconoce un tipo de población, correspondiente a los tamaños de individuos del nivel CA1. Esta población presenta tamaños de individuos entre 4-5 mm de longitud y 2,5-4,3 mm de altura y podría corresponder al tipo población C descrito para las especies anteriores. Pocos ejemplares fueron analizados, y no hay evidencia de transporte.

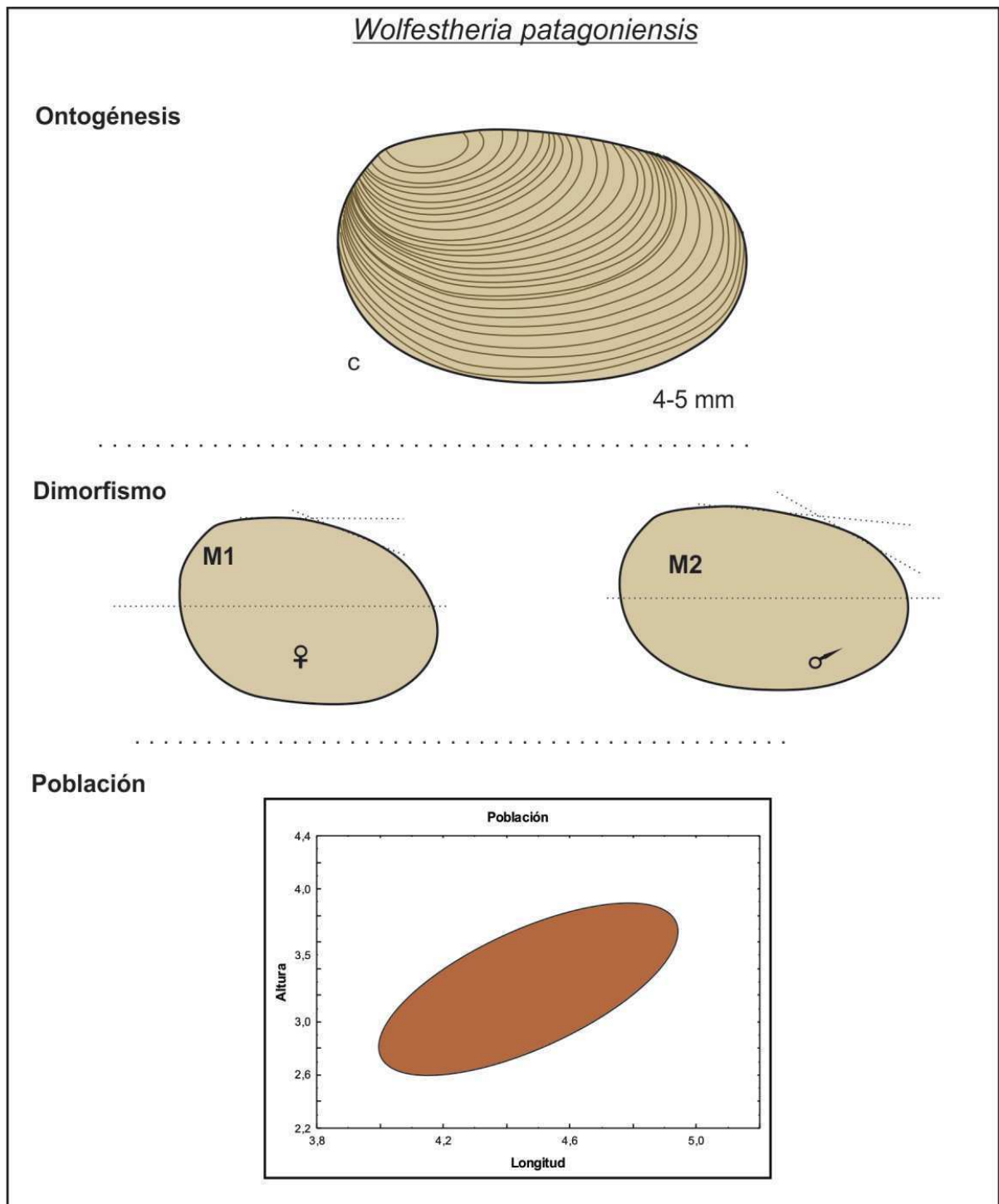


Figura 95. Características autoecológicas de la especie *Wolfestheria patagoniensis*. Ontogenia (medidas correspondiente a la longitud), dimorfismo y población.

6) ***Wolfestheria* sp.** (Figura 96):

Ontogénesis:

C) Adulto: caparazón de 4,5-7,5 mm de longitud y 2,5-7,5 mm de altura, con 40-45 bandas de crecimiento con 0,01-0,25 mm de ancho y la mayoría presenta bandas estrechas en el margen ventral.

Dimorfismo: El estado de preservación no permite morfotipos de manera clara.

Poblaciones: Se reconoce un tipo de población correspondiente a los niveles CA5 y CA6. Los ejemplares corresponden a los tamaños adultos, autóctonos, sin evidencia de transporte. En el nivel CA6 los individuos son abundantes, con tamaños cercanos a 6,4 mm de longitud y en el nivel CA5 fueron pocos los ejemplares medidos, sin embargo, sus tamaños son cercanos a 5 mm de longitud y son incluidos en este tipo de población (correspondiente a la población C descrito para las otras especies). Estas características demuestran condiciones ambientales favorables para el desarrollo alcanzando el estadio adulto.

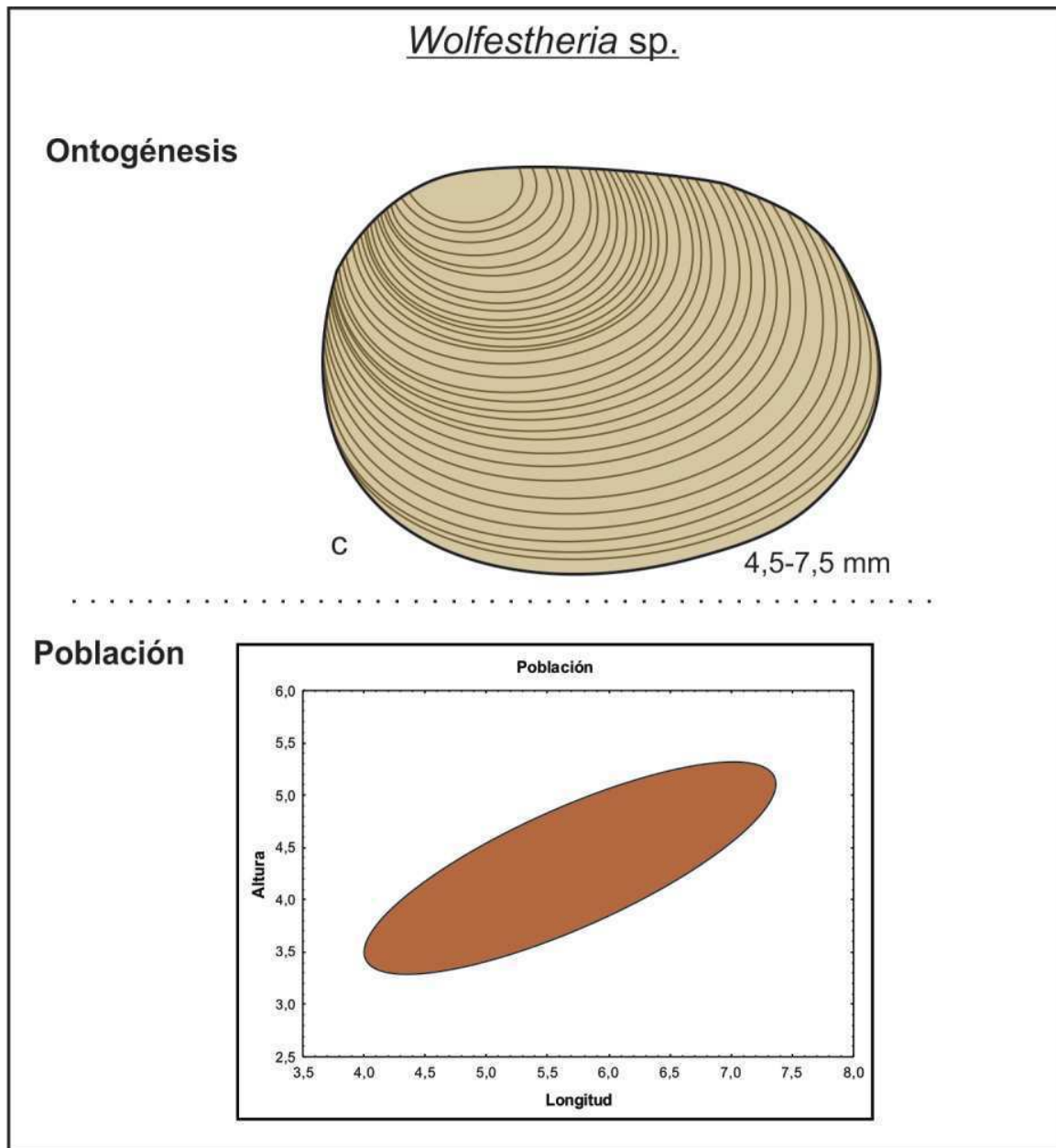


Figura 96. Características autoecológicas de la especie *Wolfestheria* sp. Ontogenia (medidas correspondiente a la longitud) y población.

7) *Wolfestheria smekali* (Figura 97):

Ontogénesis: Se reconocen dos estadios ontogenéticos.

- b) 'Sub-adulto': caparazón de 2,3-3mm de longitud y 2-2,5 mm de altura, con 20 bandas de crecimiento con 0,05-0,1 mm de ancho.

c) Adulto: caparazón de 3,5-5,7 mm de longitud y 2,5-4 mm de altura, con 20-50 bandas de crecimiento con 0,01-0,2 mm de ancho y la mayoría presenta bandas estrechas en el margen ventral.

Dimorfismo: Los morfotipos se observan en caparazones de los dos estadios.

Morfotipo (M1): los caparazones son de contorno subcircular con el margen dorsal arqueado hacia la zona posterior y el margen posterior es más amplio y menos convexo que en el segundo morfotipo.

Morfotipo (M2): los caparazones son de contornos ovado/alargado, con un margen dorsal ligeramente recto.

Poblaciones: Se distinguen principalmente tres tipos de poblaciones autóctonas y con fauna bentónica asociada.

Población A. Compuesto por individuos de dimensiones pequeñas entre 3-3,8 mm de longitud (Media de 3,3 mm) y 2-2,9 mm de altura. Ningún ejemplar llega a medir más de 4 mm de longitud y 3 mm de altura. La población se encuentra asociada a capullos de insectos. Este tipo de población está representada por 'sub-adultos' y adultos (proporción 40:60). Nivel LSR1. Esta población no correspondería a las poblaciones tipo A descripta para las especies anteriores porque carece de juveniles.

Población B. La mayoría de los individuos presentan tamaños cercanos a 4 mm de longitud y 3 mm de altura. Está representada principalmente por el estadio adulto. La población se encuentra asociada a capullos de insectos, ostrácodos y moluscos. Niveles LSR2 y LSR3.

Población C. Posee individuos con tamaños cercanos a 4,5 mm de longitud y 3,5 mm de altura y contiene individuos que alcanzan tamaños de 5,7 mm de longitud, sin embargo también posee ejemplares de 2,5 mm. Nivel LSR4.

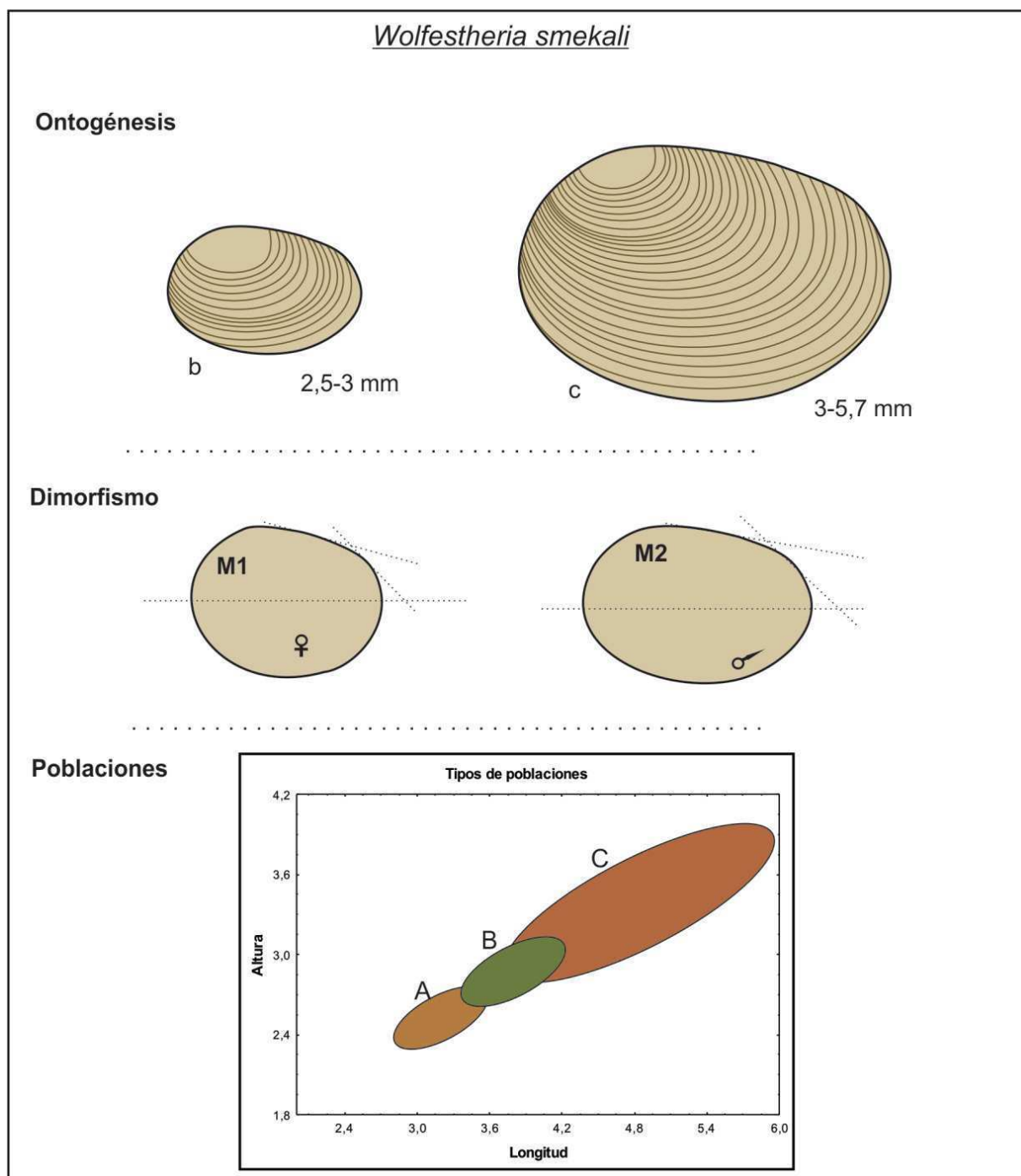


Figura 97. Características autoecológicas de la especie *Wolfestheria smekali* Ontogenia (medidas correspondiente a la longitud), dimorfismo y poblaciones.

8) ***Congestheriella rauhuti*** (Figura 98):

Ontogénesis: Se reconocen dos estadios ontogenéticos.

b) 'Sub-adulto': caparazón de 2,5-3mm de longitud y 1,6-2mm de altura, con 17-40 bandas de crecimiento con 0,02-0,1 mm de ancho.

c) Adulto: caparazón de 3-4,5 mm de longitud y 2-3 mm de altura, con 30-45 bandas de crecimiento con 0,02-0,15 mm de ancho y algunos individuos presentan bandas estrechas en el margen ventral.

Dimorfismo: Los morfotipos se observan en caparazones de los dos estadios.

Morfotipo (M1): caparazón con contorno subcircular (redondeado), con margen dorsal convexo hacia la zona posterior, que generan mayor convexidad debajo de la línea media de la valva.

Morfotipo (M2): caparazón más alargado (elíptico), con margen dorsal recto, pasan con un ángulo más pronunciado hacia el margen posterior, y toma mayor convexidad a la altura de la línea media de la valva, el margen ventral es más amplio y el margen anterior es más convexo, que en el primer morfotipo.

Poblaciones: Se distingue un solo tipo de población, compuesta por individuos de dimensiones entre 2,5-4,5 mm de longitud y 1,6-3,7 mm de altura. Este tipo de población está representada por 'sub-adultos' y adultos (proporción 20/80%). La población se encuentra asociada a restos de peces, sin evidencia de transporte correspondiente a una fauna autóctona. Niveles ET, LCV, SM.

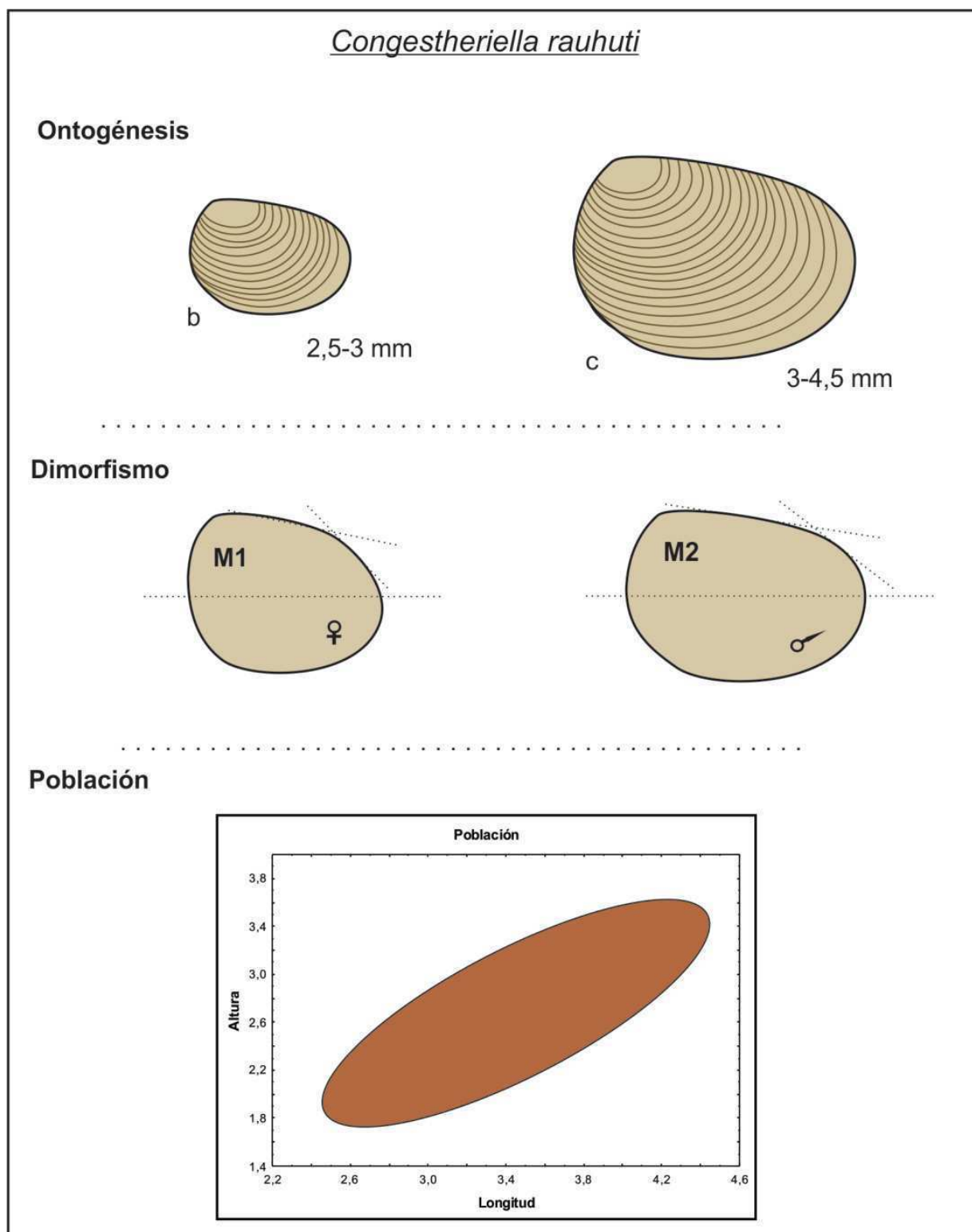


Figura 98. Características autoecológicas de la especie *Congestheriella rauhuti*. Ontogenia (medidas correspondiente a la longitud), dimorfismo y población.

Síntesis

Las especies de espinicaudados de la Formación Cañadón Asfalto exhibieron una gran variedad de tamaños con rangos amplios o estrechos, por ejemplo la especie *Carapacestheria taschi* presentó individuos con longitudes que variaron desde 0,9 mm hasta 7,6 mm de longitud, por el contrario en la especie *Congestheriella rauhuti* los individuos presentaron tamaños entre 2,5 mm y 4,5 mm de longitud. En casi todas las especies, excepto *Wolfestheria* sp. se observan dimorfismo en los caparazones (Tabla 30). Se distinguieron dos morfotipos que presentaron características compartidas entre las especies. El primer morfotipo (M1) generalmente exhibió un contorno subcircular con un margen dorsal que se orienta en ángulo hacia el margen posterior, este margen es más convexo que el margen anterior. El segundo (M2) mostró contornos del caparazón elípticos, alargados posteriormente, el margen dorsal es levemente recto con poca inclinación hacia el margen posterior. Estas diferencias son el resultado de las distintas morfologías anatómicas, como la presencia de una cámara de incubatriz en la zona dorsal de la hembra o hermafrodita y el tamaño y posición de los claspers en los machos (Astrop *et al.*, 2012).

El reconocimiento de diferentes estadios ontogenéticos es importante para reconstruir la historia de vida de cada especie y permite caracterizar las poblaciones.

Especie	Longitud (mm)	Altura (mm)	Presencia de dimorfismo	Alteraciones en las líneas de crecimiento
<i>Carapacestheria taschi</i>	0,9-7,6	0,6-6	Presente	Presente
<i>Carapacestheria</i> sp. B	2,3-8,1	1,5-6,1	Presente	Presente
<i>Menucoestheria</i> sp.	3,2-5,7	2,5-4,2	Presente	Ausente
<i>Pseudestherites</i> sp.	1,2-8,3	1-6,5	Presente	Presente
<i>Wolfestheria patagoniensis</i>	4,1-5	2,5-4,3	Presente	Ausente
<i>Wolfestheria</i> sp.	4,5-7,5	2,5-5,7	No observable	Ausente
<i>Wolfestheria smekali</i>	2,5-5,7	2-4	Presente	Ausente
<i>Congestheriella rauhuti</i>	2,5-4,5	1,6-3	Presente	Ausente

Tabla 30. Tamaños (longitud y altura), presencia de dimorfismo y alteraciones de las líneas de crecimiento para las especies de espinicaudados de la Formación Cañadón Asfalto.

PARTICULARIDADES

Alteraciones en las líneas de crecimiento:

En algunas especies se distinguen alteraciones en las líneas y bandas de crecimiento en las valvas, principalmente en aquellas asignadas al morfotipo M1 (Tabla 30). Las alteraciones consisten en la inclinación de las líneas de crecimiento hacia la zona dorsal. Estas variaciones no son iguales en todos los caparazones, en algunos casos implica pocas líneas, fuertemente curvadas dorsalmente y en otros, la inclinación fue menor y en mayor número de líneas (Figura 99). Se descarta que estas alteraciones hayan sido generadas por procesos tafonómicos, debido a que están localizadas en un sector específico, se observan en las valvas y no depende del estado de preservación del caparazón. Por lo tanto, estas marcas podrían ser productos de lesiones/reparaciones que se producen en los caparazones.

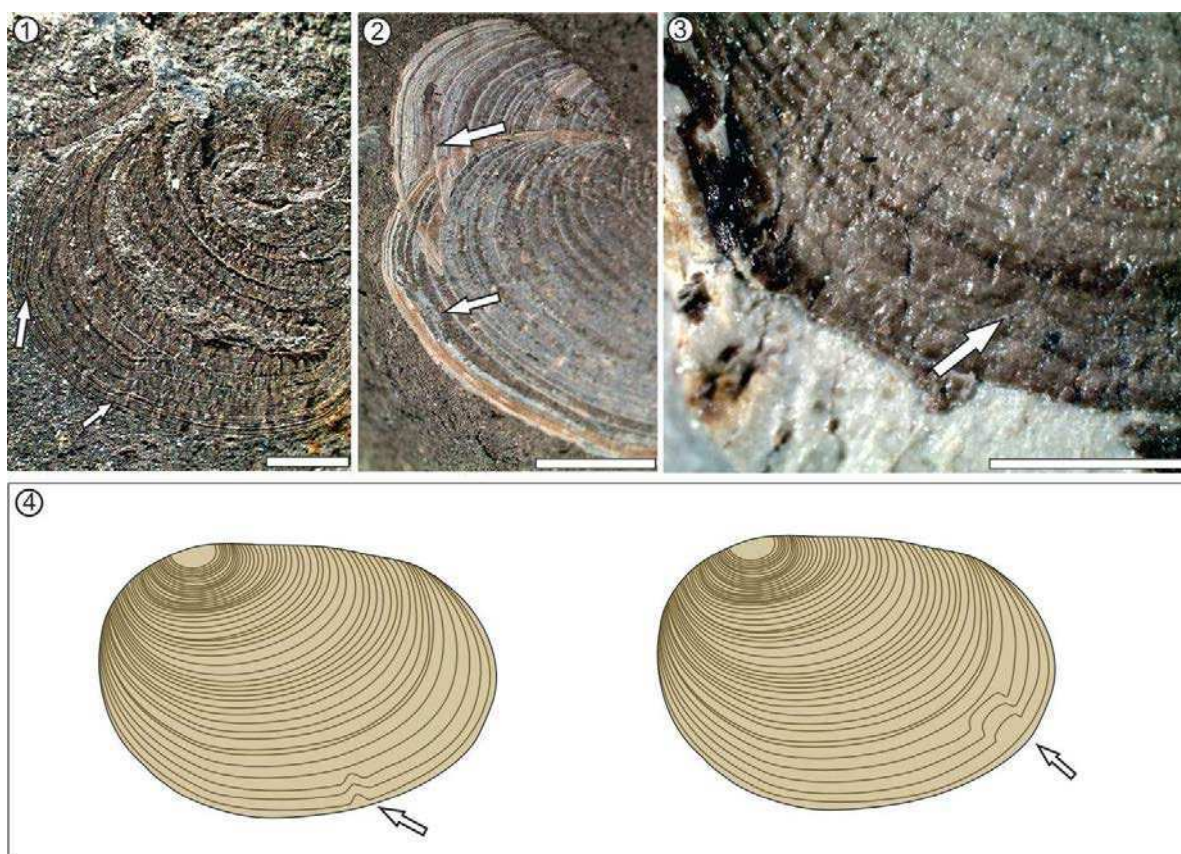


Figura 99. Marcas o alteraciones en las líneas de crecimiento. 1-2. Alteraciones en la especie *C. taschi* en la zona ventral y posterior de la localidad cañadón Lahuincó (MEF-PI N° 1889). 3. Las líneas están inclinadas hacia la zona dorsal (indicada por las flecha) en la especie *Carapacestheria* sp. B de la localidad cañadón Carrizal (MEF-PI 1890). 4. Esquema generalizado de las formas de las marcas, algunas son pequeñas inclinaciones, otras abarcan mayor superficie.

Las lesiones en los caparazones de especies actuales no han sido estudiadas y sólo en algunos casos se mencionan marcas similares en *Cyzicus gynecia* Mattox (Astrop com. person., 2012). Las imágenes fotográficas tomada por Jean-François Cart a una especie del género *Cyzicus*, muestran como los machos sujetan a la hembra a través de los claspers en la zona ventral del caparazón para asegurarse la cópula, en consecuencia, la conchilla de la hembra queda dañada y hasta suele cortarse (Figura 100). Las lesiones son reparadas y en las siguientes mudas, la nueva capa de la cutícula del caparazón intenta cubrir el espacio producido por el daño y por lo tanto genera un recurvamiento (inclinación de las líneas) hacia arriba. Estas lesiones pueden ser graves o leves, cualquiera que sea la gravedad del daño, este queda marcado en las bandas de crecimiento posteriores. La causa deriva de la forma en que mudan estos artrópodos. Durante la ecdisis se reabsorben las capas más inferiores de la cutícula, y se crea una nueva capa por debajo, utilizando la vieja cutícula como una plantilla guía. Cuando la vieja cutícula se libera (como en la mayoría de los artrópodos), la nueva capa se expande antes del endurecimiento, ocupando nuevos espacios (Richards, 1958). En las observaciones de los ejemplares fósiles esta alteración no afecta a la ornamentación, sólo la forma de las líneas de crecimiento del caparazón.



Figura 100. Cortesía de Jean-François Cart, imágenes de *Cyzicus*. El macho sujeta el caparazón de la hembra con sus claspers. Escala gráfica 1-2=1mm.

En conclusión, las marcas observadas en las especies de la Formación Cañadón Asfalto serían producto de una interacción paleobiológica (comportamiento) entre machos y hembras e indicadora de un sistema de reproducción tipo deiodecico o androdeidécico y no partenogenético. Los diferentes grados de marcas podrían estar relacionados con la intensidad de la acción de los claspers sobre la conchilla o la proximidad de ellos en una región específica. Una observación interesante, es que estas marcas se reconocen en los niveles LH3, LH5, CA4 (*C. taschi*), Crr1 (*Carapacestheria* sp. B) y CL1 (*Pseudestherites* sp.), en que los individuos fueron muy

abundantes y por lo tanto la competencia interespecífica para la reproducción ha sido un factor importante en esta poblaciones.

Restos fragmentarios de la muda

En varios niveles analizados se observan restos fragmentarios de porciones de valvas correspondientes a la zona ventral. Estos fragmentos siempre fueron interpretados como producto de la acción del transporte por una corriente de alta energía, que destruyó el caparazón y transportó los caparazones como sucede en el caso de las conchillas de bivalvos. No obstante, estos restos se encuentran en rocas con características sedimentarias que indican baja energía (ej. limolita con laminación ondulítica o laminación paralela de baja energía). Un aspecto importante es que la forma de los fragmentos, conciernen a una sola o dos bandas de crecimiento completas sin daño en su porción dorsal y ventral, lo cual genera controversia con respecto a la acción por parte de un agente de transporte (Figura 101.1-2). Astrop y Hegna (2011) realizaron evaluaciones sobre la resistencia del caparazón y concluyeron que éste es muy resistente y flexible, no sólo mantiene su integridad estructural, sino también la integridad de sus patrones de ornamentación post-mortem e incluso durante el transporte. Por lo tanto, la acción de un agente de transporte no habría generado los fragmentos de caparazones.

Curiosamente como en el caso anterior, imágenes fotográficas tomada por Jean-François Cart (2011) muestra el momento de la muda de un espinicaudado y su exuvia, esta retiene la capa más externa de la cutícula, que presenta restos minerales en la última banda de crecimiento (Figura 101.3). Astrop (2013) presentó una imagen tomada en el laboratorio con restos de valvas correspondientes a la última banda de crecimiento, que mantienen todas sus propiedades (ornamentación, color y textura, Figura 101.4). Estas pruebas se corresponden con los fragmentos delgados y pequeños observados en la Formación Cañadón Asfalto, y representa una evidencia paleobiológica para una población que retiene en la exuvia las últimas bandas de crecimiento.

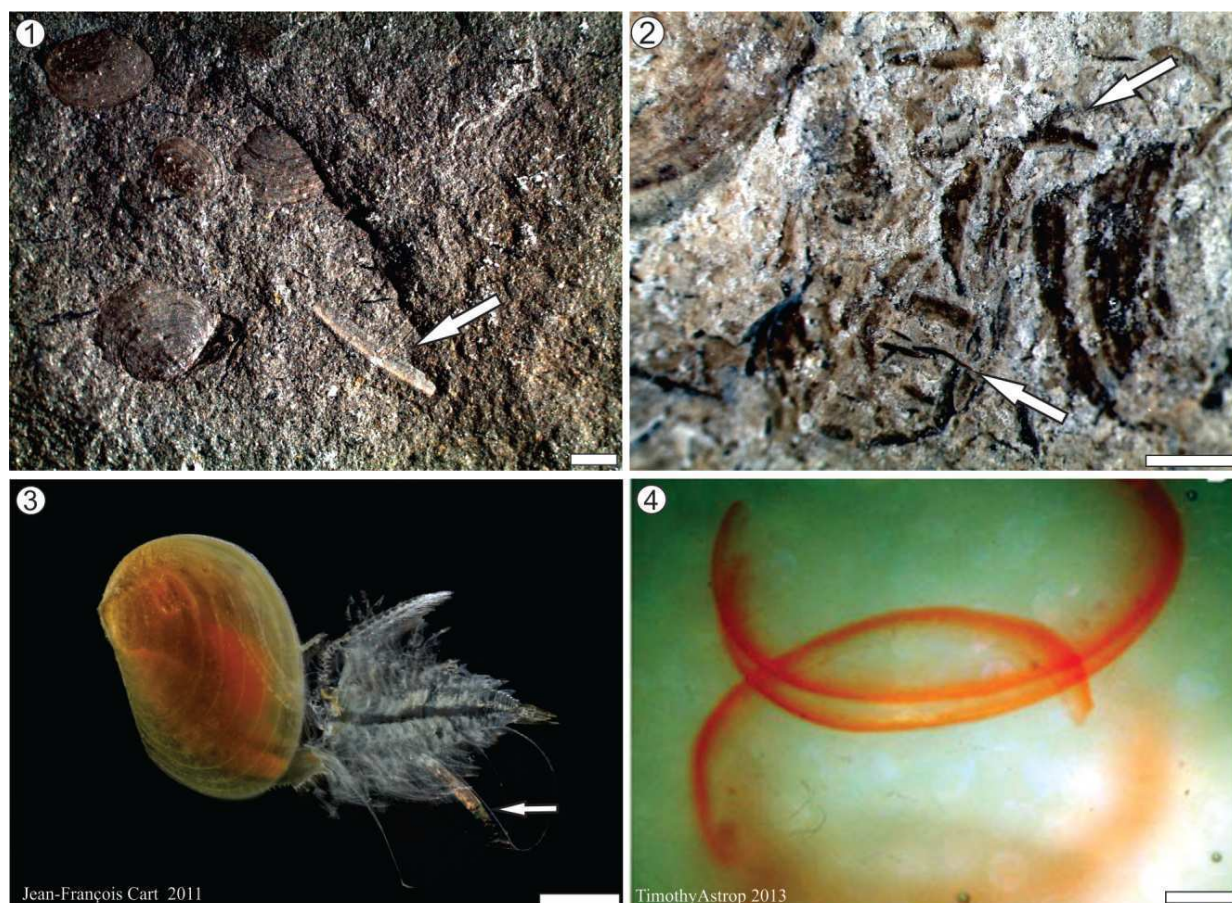


Figura 101. 1-2. Restos de fragmentos delgados correspondiente a una o dos bandas de crecimiento (flecha) junto a los caparazones completos en el nivel LH3 (MEF-PI N° 1889) y CL1 (CTES-PZ 7316). 3. Imagen tomada por Jean-François Cart, donde se observan los restos de minerales en el margen ventral de las bandas de crecimiento junto a la exuvia del cuerpo del artrópodo. 4. Imagen tomada por Astrop (2013) en laboratorio de cultivos de la especie *Cyzicus gynecia*. Escala gráfica 1-4=1 mm.

Preservación

En los restos de caparazones de espinicaudados de la especie *C. taschi* y en el sedimento, se realizaron análisis de EDX para comparar y caracterizar la preservación de estos fósiles. Los tipos de preservación de los espinicaudados generalmente son asignados a moldes o impresiones, sin embargo, recientemente estudios de análisis químicos sobre restos de caparazones actuales y fósiles han expuesto lo contrario. Stigall *et al.* (2008) realizaron un estudio de la composición química de los restos de *Carapacestheria* del Jurásico de Antártida y los compararon con formas actuales. En las especies modernas los caparazones mostraron una composición de fosfato de calcio con pequeñas cantidades de aluminio, silicio, sulfuro y zinc, mientras que en la especie fósil también presentaron una composición similar de fosfato de calcio.

Los resultados obtenidos en el análisis de EDX sobre restos de valvas de *C. taschi* estos presentaron principalmente concentraciones de los elementos químicos flúor, fósforo, calcio y aluminio, y el análisis de la matriz de la roca consistió en una combinación de cuarzo y minerales de arcilla, (ver Figura 25). Sin embargo, no todos los puntos analizados sobre la valva presentaron las mismas características químicas. El análisis de PCA demostró que ciertas partes del caparazón presentaban mayor similitud con la composición de la roca que en otras zonas (ver Figura 25). Coincidentemente, en los puntos con altas concentraciones de fosfato, flúor y calcio, la valva exhibía una coloración intensa y en los puntos con menores cantidades de estos elementos, pero con mayor presencia de silicio, la valva presentó una coloración tenue semejante al sedimento. Esto quiere decir que la preservación de los caparazones (inclusive para un solo ejemplar) muestra una gran variabilidad de concentraciones de los elementos químicos desde 100% con elementos característicos de la valva y hasta un 50% mezclado con los componentes químicos característicos del sedimento.

Las diferencias en la preservación podrían deberse a la presencia de capas de cutículas que se mantiene fosilizadas, mientras que muchas zonas del caparazón podrían haberse degradado o disuelto. Stigall *et al.* (2008) propusieron que la actividad microbiana, principalmente por bacterias, podría haber actuado diferencialmente sobre el resto del caparazón, descomponiendo o mineralizando algunas partes y por lo tanto, estas zonas se preservarían diferencialmente. La preservación de material fósil implica un equilibrio entre la degradación y mineralización del organismo, por el cual se explican cómo algunos de los factores que promueven la degradación y descomposición microbiana en particular, también promueven la mineralización temprana (Allison, 1988; Briggs y Kear, 1994; Briggs, 2003). Por otra parte, D'Angelo *et al.* (2013) infiere que la prevalencia de un medio alcalino favorece la preservación del fosfato mineral de los caparazones de espinicaudados y que el ingreso de cenizas al medio acuático podría ser la causa del aumento de la alcalinidad.

PALEOAMBIENTES, COMUNIDADES Y FACTORES

En la sección anterior se discutieron detalladamente los aspectos autoecológicos para las especies de espinicaudados. Sin embargo, se plantean los siguientes interrogantes ¿cómo fue el ambiente para cada una de las especies?, ¿qué factores influyeron en el desarrollo de las poblaciones? y ¿qué influencia tuvieron los organismos que están preservados junto a los espinicaudados?. Las especies de espinicaudados, indudablemente estuvieron sujetas a distintos factores y condiciones ambientales, junto con los otros organismos. Por tales razones, en este apartado se abordan las diferentes implicancias ambientales de los espinicaudados, su rol en los paleoambientes y la relación con otros organismos. Finalmente, es necesario evaluar cómo fue la influencia de dos factores importantes que controlan la sedimentación en los ambientes acuáticos: la tectónica y el clima.

ESPECIES, HÁBITAT Y CONDICIONES AMBIENTALES

La especie *Carapacestheria taschi* se encuentra registrada en la litofacies correspondiente a limolita volcánica con laminación paralela de bajo régimen y laminación ondulítica, con presencia de materia orgánica y restos de vegetales de gran tamaño. Estas características corroboran la existencia de un **sistema lacustre litoral somero** de baja energía, en la que la sedimentación estuvo mayormente dominada por granulometría de tamaño limo fino. Las condiciones ambientales fueron favorables para el desarrollo de poblaciones de espinicaudados. En una gran mayoría de individuos, se observaron bandas de crecimiento que llegaron a 0,2 mm de ancho, indicando condiciones muy favorables para el crecimiento. No obstante, los parámetros ambientales fluctuaron, y en momentos fueron perjudiciales para estos crustáceos, quedando reflejado en los caparazones de los adultos por la presencia de bandas estrechas (~0,005 mm), entre bandas más amplias. En el nivel LH4 se observó una variación en la sedimentación, distinguiéndose dos episodios de flujos, separados por una superficie de oxidación, generada por un breve evento de exposición aérea del cuerpo acuático (ver Figura 28). Este cambio ambiental afectó el crecimiento de los individuos reflejado por la presencia de bandas de crecimiento, que no superan de 0,01 mm de ancho que impidió a estos alcanzar un tamaño máximo.

La especie *Carapacestheria* sp. **B** se encuentra en rocas carbonáticas con presencia de laminación paralela de bajo régimen y con marcas de raíces. Estas características sedimentarias sumadas a la información estratigráfica y la relación de facies, indican que el ambiente

corresponde a un **sistema lacustre salino-carbonático sublitoral**, dominado por sedimentación carbonática y precipitación de minerales (yeso) con baja tasa de sedimentación. Este ambiente fue analizado y estudiado detalladamente por Cabaleri *et al.* (2005) para la localidad cañadón Carrizal, con presencia de facies similares en la localidad cañadón Las Chacritas (Cabaleri y Armella, 1999). Las facies microbialíticas en la localidad cañadón Carrizal implican un ambiente de baja energía con condiciones de alta salinidad y alcalinidad bajo temperaturas cálidas (Freytet, 2000). Los espinicaudados presentaron bandas de 0,25 mm de ancho que indican condiciones favorables para su crecimiento, sólo algunos individuos presentaron bandas estrechas menores a 0,1 mm de ancho. Sin embargo, en el nivel Crr2 todos los individuos exhibieron un promedio de 0,05 mm de ancho en sus bandas, correspondiente a condiciones inestables, probablemente debido a momentos de evaporación y precipitación del cuerpo acuático.

En la especie *Menucoestheria* sp., su ambiente fue interpretado como un **sistema lacustre carbonático somero**, por la presencia de calizas con laminación ondulítica de oleaje y abundantes restos de moluscos y ostrácodos. Además, se observaron en la sucesión sedimentaria, calizas con bioturbación y grietas de desecación, asociada con las calizas portadoras de espinicaudados. En general, los individuos presentaron bandas estrechas que no superan el 0,01 mm de ancho y pocos exhibieron tamaños mayores a 5 mm de longitud.

El ambiente para la especie *Pseudestherites* sp. fue similar al descripto para la especie *Carapacestheria* sp. B. El estudio en detalle de la litofacies en la localidad cañadón Caracoles, definidas como calizas oncolíticas, apoya la interpretación de un **sistema lacustre carbonático litoral** de baja energía **a marginal** de aguas cálidas y abundante productividad biológica (algas y sistemas de raíces). En este ambiente se desarrollaron poblaciones de espinicaudados, moluscos, ostrácodos y vegetales. En las valvas de los espinicaudados se registraron bandas de crecimiento con un ancho de 0,2 mm, entre bandas estrechas de 0,001 mm de ancho. En el nivel CL2, los espinicaudados están orientados al igual que los restos vegetales indicando una corriente direccional, por lo tanto que la energía fue mayor en este momento.

Las especies del género *Wolfestheria* aparecen en distintos tipos de rocas, asociadas con diferentes invertebrados. La especie *W. patagoniensis* se encuentra en una caliza con laminación ondulítica, junto a restos de moluscos y ostrácodos, en estratos superiores se observan niveles con grietas de desecación, por lo tanto este ambiente podría corresponder a un **sistema lacustre**

carbonático somero de baja energía. Los espinicaudados analizados exhibieron bandas de crecimiento que no superan los 0,1 mm de ancho, lo que indica condiciones no favorables para el crecimiento adecuado de la especie. En la especie *Wolfestheria* sp. el ambiente correspondería a un **sistema lacustre carbonático litoral** con influencia de depósitos fluviales, por la presencia de areniscas, de laminación ondulítica asimétrica, con invertebrados que se encuentran dispersos sobre la roca y briznas orientadas, evidenciando un flujo direccional. Los espinicaudados exhibieron bandas más amplias de 0,2 mm de ancho que la especie anterior. Por último, la especie *W. smekali* se encuentra en rocas limolíticas volcánicas de grano fino, con presencia de laminación ondulítica, marcas de fondo y grietas de desecación, por lo tanto el ambiente correspondería a un **sistema de lacustre marginal somero** con episodios de contracción del lago y eventos de desecación. Este ambiente (LSR4) fue favorable para el desarrollo de las poblaciones, con individuos de tamaño grande y bandas de crecimiento amplias de 0,2 mm de ancho, no obstante en otros momentos, el ambiente sufrió condiciones desfavorables, reflejadas por individuos pequeños y con bandas de crecimiento de 0,1 mm de ancho.

Congestheriella rauhuti aparece en una ritmita marga-caliza asociada a restos de diferentes peces, por lo tanto el ambiente para esta secuencia correspondió a un **sistema lacustre carbonático perenne**. La presencia de este tipo de roca indica eventos cíclicos afectados por depósitos de fondo movilizados por una corriente fluvial (arena) y depósitos por decantación propios del lago (arcilla o limo). No obstante, en los estratos superiores de los perfiles de las localidades Sierra de la Manea, cañadón Los Chivos y estancia El Torito, se registran grietas de desecación, lo cual indica una tendencia hacia la reducción del cuerpo de agua. Los individuos de espinicaudados son pequeños a medianos con bandas de crecimiento amplias de 0,15 mm de ancho, indicando condiciones favorables y bandas de 0,02 mm de ancho que evidencian lo contrario.

En resumen, las diferentes especies pertenecieron a distintos hábitats dentro de un mismo ambiente o de ambientes separados (Tabla 31). Las especies *Carapacestheria taschi* y *Wolfestheria smekali* se desarrollaron en un ambiente dominado por sedimentación siliciclástica, las demás especies se establecieron en un ambiente dominado por sedimentación carbonática. Estos dos grandes sistemas lacustres (siliciclástico y carbonático) muestran diferencias en sus características químicas, biológicas y físicas. Los sistemas carbonáticos necesitan condiciones particulares para la precipitación y formación de carbonatos, tales como temperaturas cálidas, aguas limpias sin sedimento en suspensión, con pH alcalino y el desarrollo de comunidades

algales (Platt y Wright, 1991; Gierlowski-Kordesch, 2010). Por otra parte, también se reconocen condiciones salinas en los cuerpos lacustres carbonáticos para la localidad cañadón Carrizal y cañadón Las Chacritas. En lagos salinos la precipitaciones de minerales suceden en aguas supersaturadas, producto de la gran pérdida de agua por evaporación, que excede la aportada por las lluvias (Bohacs *et al.*, 2000). En ejemplares de las especies *C. taschi* (CA4) y *Carapacestheria* sp. B (Ch1), se observan puntuaciones muy pequeñas internas dentro de la ornamentación reticular y entre las estrías radiales, que podrían indicar una adaptación para la osmoregulación en ambientes salinos (Chen y Hudson, 1991). Por otra parte, los ambientes con sedimentación siliciclástica, no presentan condiciones particulares para la depositación de los sedimentos. Finalmente, los hábitats donde las poblaciones de espinicaudados se habrían establecidos fueron propicios para la supervivencia y reproducción, aunque en algunos momentos las condiciones ambientales fueron desfavorables. La presencia de cenizas volcánicas y flujos de basaltos indicarían un factor importante en los cuerpos acuático y probablemente fue un condicionante en el desarrollo de las poblaciones de espinicaudados.

Espece	Hábitat/Ambiente	Características observadas
<i>Carapacestheria taschi</i>	Sistema lacustre litoral somero	Limolita volcánica con laminación paralela de bajo régimen y ondulítica, presencia de materia orgánica y restos de vegetales de gran tamaño, grietas de desecación.
<i>Carapacestheria</i> sp. B	Sistema lacustre salino-carbonático sublitoral	Caliza con presencia de microbialitas, estromatolitos, precipitaciones de minerales evaporíticos, restos vegetales.
<i>Menucoestheria</i> sp.	Sistema lacustre carbonático somero	Calizas con laminación ondulítica de oleaje y abundantes restos de moluscos, ostrácodos, bioturbación y grietas de desecación.
<i>Pseudestherites</i> sp.	Sistema lacustre carbonático litoral	Caliza oncolítica con presencia de sistemas radiculares, ostrácodos, moluscos y ¿carofitas?.
<i>Wolfestheria patagoniensis</i>	Sistema lacustre carbonático somero	Laminación ondulítica, con abundantes restos de moluscos, ostrácodos y restos vegetales.

<i>Wolfestheria</i> sp.	Sistema lacustre carbonático litoral	Toba arenosa carbonática, con laminación ondulítica y restos de vegetales orientados.
<i>Wolfestheria smekali</i>	Sistema lacustre marginal somero	Limolita volcánica con marcas de fondo, laminación ondulítica y grietas de desecación.
<i>Congestheriella rauhuti</i>	Sistema lacustre carbonático perenne	Ritmita con peces asociados.

Tabla 31. Relación de las diferentes especies de espinicaudados de la Formación Cañadón Asfalto con los distintos ambientes de sedimentación y sus características.

EL ROL ECOLÓGICO DE LOS ESPINICAUDADOS EN LOS PALEOAMBIENTES Y COMUNIDADES

Los espinicaudados de la Formación Cañadón Asfalto fueron **típicamente bentónicos con alimentación detritívora**, ocuparon un papel fundamental en el reciclaje de los nutrientes de los cuerpos acuáticos. Su alimentación consistió en el detritus de la materia orgánica aportada por los vegetales desde la zona marginal del lago y/o de la microflora (algas microbialíticas), que ocuparon las zonas litorales y sublitorales.

Los bivalvos y los ostrácodos también son taxones que habrían ocupado los mismos hábitats que los espinicaudados, por lo cual podría haber generado competencia entre las especies. La **competencia interespecífica** ejerce un profundo efecto sobre el número de individuos de una población dentro de una comunidad, en cual las tasas de crecimiento y las tasas de desarrollo suelen estar influenciadas por la competencia (Begon *et al.*, 2006). En varios niveles (por ejemplo, los niveles CA1, CA2, CA3, CA5, My2 y My3) se puso en evidencia la presencia de competencia interespecífica, donde las poblaciones de espinicaudados presentaron densidades y abundancias muy bajas, y en cuanto a los moluscos y ostrácodos evidenciaron lo contrario. Es decir, los espinicaudados se vieron afectados por la presencia de otros invertebrados que ocuparon su hábitat y probablemente su nicho ecológico.

Otra implicancia ecológica de los espinicaudados fue su rol en las **cadenas tróficas**, para los ambientes de la Formación Cañadón Asfalto. Además, de su función como detritívoros, también fueron un recurso alimenticio para los predadores. La especie *Congestheriella rauhuti* fue un recurso importante para los peces integrantes de la “fauna de Almada”. López-Arbarello *et al.* (2013) describieron a la especie *Condorlepis groeberi* Bordas y definieron por su estructura

dentaria y craneal como predador de la especie *Luisiella feruglioi* Bordas, que a su vez, podría haberse alimentado de los espinicaudados.

FACTORES TECTÓNICOS Y CLIMÁTICOS

La sedimentación en los lagos es controlada por la tectónica y el clima. La tectónica establece la hidrología de la cuenca lacustre, así como el clima, influye en los procesos biológicos (ej. productividad del plancton). Estos factores afectan a la variabilidad de los subambientes lacustres (Bohacs *et al.*, 2003; Cohen, 2003).

Durante el evento de extensión para la cuenca de *rift* Cañadón Asfalto, los depósitos fluviales y lacustres correspondiente al **Miembro Las Chacritas** ocuparon distintas subcuencas (Figari, 2005). Los cambios en el espesor de la asociación de facies lacustres, reflejan un patrón diferencial de subsidencia con un incremento en el espacio de acomodación (Cabaleri y Benavente, 2013). Sin embargo, no hay datos de los *semi-grabens* en el subsuelo de la Cuenca y las tendencias horizontales para la unidad geológica son difíciles de reconocer por la deformación sin-sedimentaria que presentan. Por otra parte, los afloramientos están dispuestos en una franja estrecha delimitada por las deformaciones del levantamiento de los Andes (Silva Nieto *et al.*, 2002a, b). Se mencionaron variaciones verticales en las facies y sus características sedimentarias, diferenciando dos episodios de expansiones del paleolago y eventos de contracción del lago, con facies pedogénicas y desarrollo de paleosuelos, en los márgenes del lago que se reflejan en las secuencias superiores (Cabaleri y Benavente, 2013). Yang *et al.* (2010) atribuyen este tipo de tendencias sedimentarias, al limitado espacio de acomodación que posee la cuenca en los primeros estadios de *rift*.

Los ambientes para el Miembro Las Chacritas corresponden a sistemas lacustres de baja energía con fluctuaciones de contracción y expansión, interrumpidos por una alta actividad volcánica intracuencal, evidenciada por grandes depósitos basálticos (Cabaleri *et al.*, 2010c). Estas fluctuaciones de los sistemas lacustres carbonáticos son atribuidas a la actividad tectónica y climática (Alonso-Zarza *et al.*, 2012). Tres factores principales controlan los patrones de sedimentación y depositación de carbonatos en cuencas lacustres: 1) la hidrología (incluyendo la salida de agua y la entrada de las aguas superficiales y las aguas subterráneas), 2) entrada de sedimentos, y 3) los cambios de temperatura (Tucker y Wright, 1990; Platt y Wright, 1991). Por

lo tanto, todas estas evidencias permiten concluir que la actividad tectónica fue el factor fundamental en el control de la sedimentación de los cuerpos acuáticos, en las primeras etapas de la evolución de la Cuenca de Cañadón Asfalto y posteriormente el clima influyó en gran medida en los ambientes (Figura 14).

Con respecto al **Miembro Puesto Almada**, éste refleja sedimentación y depositación durante el estado de *post-rift* de la cuenca cuando la actividad tectónica había alcanzado una relativa estabilidad (Gawthorpe y Leeder, 2000). La geometría y la variación lateral de las facies indican que existió un balance entre la tasa de sedimentación y la tasa de acomodación, sin embargo, se reconocen sucesiones de progradación de sistemas fluviales en el lago, indicando mayor tasa de sedimentación que de acomodación (Cabaleri *et al.*, 2010c, 2013). Estas evidencias, más el gran desarrollo de paleosuelos, con exposición subaérea, grietas de desecación, ausencia de facies estromatolíticas carbonáticas, estarían reflejando un mayor control climático predominante, durante la sedimentación del Miembro Puesto Almada con un rol menor para la tectónica (Figura 102). Gallego *et al.* (2011) y Cabaleri *et al.* (2013) indicaron a través de evidencias sedimentarias y la presencia de fósiles, una tendencia del clima desde condiciones semi-húmedas, correspondiente a los depósitos del Miembro Las Chacritas, hacia condiciones semi-áridas, referido al Miembro Puesto Almada.

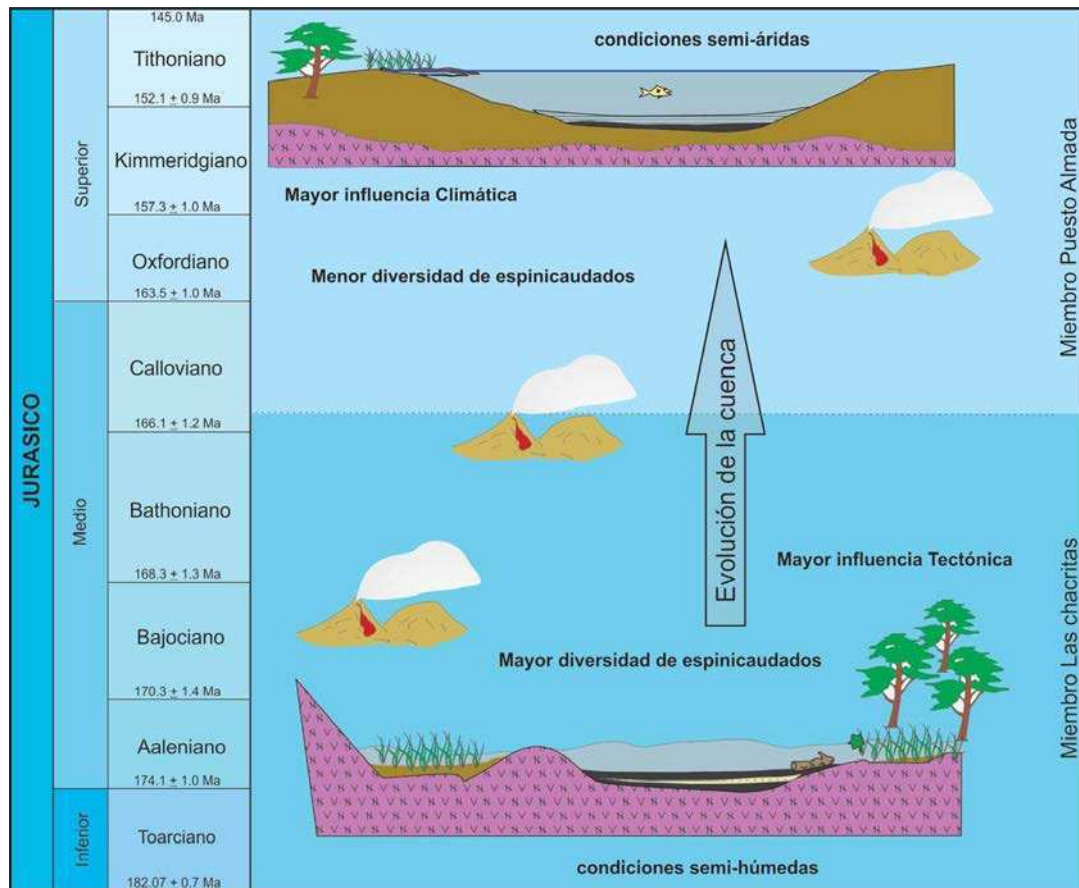


Figura 102. Representación esquemática de la Formación Cañadón Asfalto y la influencia de los factores tectónicos y climáticos. En el Miembro Las Chacritas se observa una mayor influencia tectónica y para el Miembro Puesto Almada una mayor influencia climática.

7. CONCLUSIONES



El estudio de los espinicaudados fósiles constituye una herramienta fundamental para las reconstrucciones de los ambientes continentales en el registro geológico. Sus características biológicas y sus propiedades tafonómicas permiten realizar estudios en detalle sobre la sistemática, ecología y paleoambiente. Sin embargo, hasta el momento hay muy pocos trabajos a nivel mundial sobre la paleoecología de este grupo de invertebrados. El desarrollo de esta Tesis Doctoral demuestra un análisis minucioso sobre los aspectos paleoecológicos de las especies de espinicaudados correspondiente a la Formación Cañadón Asfalto. Se distinguen características sobre la autoecología (ontogenia, dimorfismo, población) y sinecología (comunidades y ecosistemas), lo cual implica un importante aporte para comprender la paleoecología de los espinicaudados y ofrece un panorama más amplio respecto al estudio de este grupo fósil. Además, la identificación de esta fauna en la Formación Cañadón Asfalto representa una significativa implicancia en la evolución y diversificación para las familias y géneros de los espinicaudados en el Jurásico.

Las técnicas y metodologías utilizadas para este trabajo de investigación proponen una mejor resolución para las interpretaciones paleoecológicas. Por ejemplo, el *test* de normalidad indica diferencias en la distribución de frecuencia de los tamaños en los individuos, lo cual permite reconocer poblaciones o eventos independientes. La identificación de morfotipos a través de la técnica *Eigenshape* admite el reconocimiento más preciso de formas de caparazones y la comparación a través del análisis estadístico. El análisis de las concentraciones de los elementos químicos por EDX concede la distinción en la preservación de los caparazones.

Especies:

Se identificaron y describieron 8 especies de espinicaudados fósiles: *Carapacestheria taschi*, *Carapacestheria* sp. B, *Menucoestheria* sp., *Pseudestherites* sp., *Wolfestheria patagoniensis*, *Wolfestheria* sp., *Wolfestheria smekali* y *Congestheriella rauhuti*. La presencia de estas especies en la Formación Cañadón Asfalto brinda evidencias importantes sobre la evolución, dispersión y diversificación de los grupos taxonómicos implicados (familias y géneros), para el Jurásico del oeste de Gondwana, con implicancias en el resto de los continentes del Hemisferio Sur. Además, permitió desarrollar un esquema bioestratigráfico para la Formación Cañadón Asfalto.

Autoecología:

- *Estadios ontogenéticos.* En cada especie se distinguieron al menos tres grupos de individuos que exhibieron diferencias en sus tamaños, números de bandas de crecimiento y tipo de ornamentación. Estos grupos corresponden a los estadios ontogenéticos juvenil, sub-adulto y adulto.
- *Dimorfismo.* Se distinguieron dos morfotipos, el primer morfotipo (M1) generalmente exhibe un contorno subcircular con un margen dorsal, que se orienta en ángulo hacia el margen posterior, este margen es más convexo que el margen anterior. El segundo (M2) muestra contornos del caparazón elípticos, alargado posteriormente, el margen dorsal es levemente recto con poca inclinación hacia el margen posterior. Estas diferencias corresponden a morfologías correspondientes a hembras o hermafroditas (M1) y machos (M2).
- *Poblaciones.* Se describieron diferentes tipos de poblaciones, teniendo en cuenta las implicancias biológicas (frecuencia de tamaños, estadio ontogenéticos, etc.), características sedimentarias, orientación de los elementos, etc. Cada tipo de población refleja una situación ambiental y paleoecológica particular para los espinicaudados.
- *Comportamiento.* En algunos niveles se reconocieron marcas en el margen ventral y posterior del caparazón, correspondientes a alteraciones de las líneas de crecimiento. Estas marcas son atribuidas a lesiones en la conchilla producto de la presión ejercida por los claspers de los machos en los caparazones de las hembras, con el propósito de asegurar la cópula. Otra evidencia importante que se observó, fue la presencia de restos de bandas de crecimiento aisladas en el sedimento asignados a porciones de la exuvia luego de la muda.

Paleoambientes y comunidades

Las distintas especies presentan preferencias en la elección de hábitats correspondientes a la zona litoral y sublitoral de sistemas lacustres carbonáticos o lacustres siliciclásticos. Todos estos ambientes fueron propicios para el crecimiento, desarrollo y reproducción de los espinicaudados. No obstante, estos ambientes fluctuaron y en momentos fueron desfavorables

para el desarrollo de estos invertebrados, situación que quedó reflejada en los tamaños de las bandas de crecimiento. La gran actividad volcánica de la región habría influenciado en el desarrollo de las poblaciones de espinicaudados.

Los espinicaudados son típicamente bentónicos con alimentación detritívora, ocupando un rol fundamental en el reciclaje de los nutrientes en los cuerpos acuáticos. La competencia interespecífica con otros organismos (moluscos y ostrácodos) habría perjudicado al desarrollo de poblaciones de los espinicaudados. En otras ocasiones, estos invertebrados (*Congestheriella rauhuti*) fueron un recurso alimenticio importante para las poblaciones de peces.

Factores tectónicos y climáticos

En el Miembro Las Chacritas la sedimentación de los ambientes continentales fue controlada por mayor influencia tectónica. Por el contrario, para el Miembro Puesto Almada la sedimentación estuvo sujeta principalmente a una mayor influencia climática, los ambientes se volvieron más homogéneos y fluctuaron hacia condiciones áridas, y por lo tanto la disponibilidad de nichos fue menor, resultando en una baja diversidad de espinicaudados.

Estudios futuros

- Establecer relaciones filogenéticas a través de clados que permitan resolver las implicancias evolutivas de los taxones de espinicaudados.
- Predecir mecanismos evolutivos que actuaron sobre los espinicaudados de la Formación Cañadón Asfalto.
- Implementar nuevas técnicas para el estudio paleoecológico de estos invertebrados (ej. corte transversales en los caparzones fósiles, análisis de compuestos orgánicos sobre éstas, etc.)
- Comparar la fauna de la Formación Cañadón Asfalto con la fauna de la Formación La Matilde (Jurásico).
- Investigar sobre otros aspectos de la paleobiología de los espinicaudados como la duración del ciclo de vida, sistema de reproducción, etc.

- Lograr desarrollar estudios en poblaciones de espinicaudados actuales para comprender mejor su biología y poder extrapolar a los ejemplares fósiles.

8. BIBLIOGRAFÍA

- ALLISON, P.A. 1988. The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous macro-fossils. *Paleobiology*, 14:139–154.
- ALONSO-ZARZA, A.M., MELÉNDEZ, A., MARTÍN-GARCÍA, R., HERRERO, M.J. y MARTÍN-PÉREZ, A. 2012. Discriminating between tectonism and climate signatures in palustrine deposits: lessons from the Miocene of the Teruel Graben, NE Spain. *Earth-Science Reviews*, 113: 141–160.
- ANDRADE-MORRAYE, M. y GENISE, J. 2005. An association of fossil larval tubes and head capsules of Chironomidae (Diptera) from the Jurassic (Callovian–Oxfordian) Cañadón Asfalto Formation, Patagonia, Argentina. *Proceedings of the Fossils X3. International Paleontomological Society*, p.5.
- ASTROP, T. 2014. The evolutionary dynamics of sexual systems in deep time: an integrated biological and paleontological approach. PhD Thesis of the University of Akron. Estados Unidos. 254pp.
- ASTROP, T.I. y HEGNA, T. 2011. An Integrative Assault On Clam Shrimp (Conchostraca; Branchiopoda; Crustacea) Paleobiology And Phylogeny. At Geological Society of America Northeastern Regional Meeting.
- ASTROP, T.I., PARK, L.E., BROWN, B. y WEEKS, S.C. 2012. Sexual discrimination at work: spinicaudatan “clam shrimp” (Crustacea: Branchiopoda) as a model organism for the study of sexual system evolution. *Palaeontología Electronica*, 15 (<http://palaeoelectronica.org/content/2012-issue-2-articles/262-sexual-systems-in-fossils>.).
- BALLENT, S.C. y DÍAZ, A.R. 2011. Contribution to the taxonomy, distribution and paleoecology of the early representatives of *Penthesilenula* Rossetti & Martens, 1998 (Crustacea, Ostracoda, Darwinulidae) from Argentina, with the description of a new species. *Hydrobiologia*. 688:125-138.

- BECERRA, M., POL, D. y RAUHUT, O. 2013. The Ornithischian diversity on the Cañadón Asfalto Formation. *Acta V Simposio Argentino Jurásico y sus limites*. p.9.
- BEGON, M., TOWNSEND, C.R., y HARPER, J. L. 2006. *Ecology: From individuals to ecosystems*. 4th ed. Oxford: Blackwell. 600p.
- BENVENUTO, C., CALABRESE, A., REED, S.K. y KNOTT, B. 2009. Multiple hatching events in clam shrimp: implications for mate guarding behaviour and community ecology. *Current Science*, 96:130–136.
- BOCCHINO, R.A. 1967. *Luisiella inexcitata* gen.et sp.nov. (Piscis, Clupeiformes, Dessumieriidae) del Jurásico superior de la provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 5: 91-100.
- BOCK, W. 1953. American Triassic estherids. *Journal Paleontology*, 27:62-76.
- BOHACS, K.M., CARROLL, A.R. y NEAL, J.E. 2003. Lessons from large lake systems. Thresholds, nonlinearity, and strange attractors: *Geological Society of America Special Paper*, 370:75-90.
- BOHACS, K.M., CARROL, A.R., NEAL, J.E. y MANKIEWICKZ, P.J. 2000. Lake-Basin Type, Source Potential, and Hydrocarbon Character: an Integrated Sequence-Stratigraphic–Geochemical Framework. En: Gierlowski-Kordesch, E.H., Kelts, K.R. (Eds.), *Lake basins through space and time. AAPG Studies in Geology*, 46: 3–34.
- BONAPARTE, J.F. 1986. Les Dinosaurés (Carnosaurés, Allosauridés, Sauropodes, Cétiosauridés) du Jurassique Moyen de Cerro Cóndor (Chubut, Argentine). *Annales de Paléontologie* (Vert-Invert.) 72: 247-289.
- BORDA, A. 1942. Peces del Cretácico del río Chubut (Patagonia). *Phycis*, 19: 313-318.
- BORDNAR, J., ESCAPA, I., CÚNEO, R. y GNAEDINGER, S. 2013. First Record of Conifer Wood from the Cañadón Asfalto Formation (Early-Middle Jurassic), Chubut Province, Argentina. *Ameghiniana*, 50:227-239.
- BRANTNER, J. 2011. Mating System Inferences in Representatives from Two Clam Shrimp Families (Limnadiidae and Cyzicidae) Using Histological and Cellular Observations. UK. 164p.

- BRENDONCK, L. 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements: what we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia*, 320:85–97.
- BRIGGS, D.E.G. 2003. The role of decay and mineralization in the preservation of soft-bodied fossils: *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 31:275–301.
- BRIGGS, D.E.G. y KEAR, A.J. 1994. Decay and mineralization of shrimps: *PALAIOS*, 9: 431–456.
- BROWN, B.P., ASTROP, T. y WEEKS, S.C. 2014. Post-larval developmental dynamics of the spinicaudatan (Branchiopoda: Diplostraca) carapace. *Journal of Crustacean Biology*. Aceptado
- BRTEK, J. 1997. Checklist of the valid and invalid names of the “large branchiopods” (Anostraca, Notostraca, Spinicaudata and Laevicaudata), with a survey of the taxonomy of all Branchiopoda. *Zbornik Slovenskeho Narodneho Muzea Prirodne Vedy*, 43: 2–65.
- CABALERI, N.G. y ARMELLA, C. 1999. Facies lacustres de la Formación Cañadón Asfalto (Caloviano-Oxfordiano) en la quebrada Las Chacritas, Cerro Cóndor, provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 54(4): 375-388.
- CABALERI, N. G., ARMELLA, C. y SILVA NETO, D. G. 2005. Saline lakes of Cañadón Asfalto Formation (Middle-Upper Jurassic), Cerro Cóndor, Chubut Province (Patagonia), Argentina. *Facies*, 51:350–364p.
- CABALERI, N. G, ARMELLA, C., SILVA NIETO, D. G y VOLKHEIMER, W. 2006. Paleoambientes sedimentarios de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Superior) en los depocentros de Cerro Cóndor y Gastre - Gan Gan Provincia del Chubut. *4º Congreso Latinoamericano de Sedimentología y 11º Reunión Argentina de Sedimentología*: 64p.
- CABALERI, N.G. y BENAVENTE, C.A. 2013. Sedimentology and paleoenvironments of the Las Chacritas carbonate paleolake, Cañadón Asfalto Formation. (Jurassic), Patagonia, Argentina. *Sedimentary Geology*, 284-285, 91–105.
- CABALERI, N.G., BENAVENTE C.A., MONFERRAN, M.D., NARVÁEZ, P., VOLKHEIMER,W., GALLEGO, O.F. y DO CAMPO, M. 2013. Sedimentology and palaeontology of the Upper Jurassic Puesto Almada Member (Cañadón Asfalto Formation,

- Fossati sub-basin), Patagonia Argentina: Palaeoenvironmental and climatic significance. *Sedimentary Geology*, 296:103–121.
- CABALERI, N., CAGNONI, M., ARMELLA, C., GALLEG0, O.F., MONFERRAN, M. y VOLKHEIMER, W. 2014. Paleoenvironments of the Cañadón Asfalto Formation (type locality), Cañadón Asfalto basin (Jurassic). Patagonia, Chubut province, Argentina. Stable Isotopes, Sedimentology and Paleontology. *19th International Sedimentological Congress*. p.54.
- CABALERI, N., VOLKHEIMER W., ARMELLA C., GALLEG0, O., MONFERRAN, M., CAGNONI, M., SILVA NIETO, D. y PÁEZ, M. 2010a. Humedales jurásicos y del J/K en la cuenca Cañadón Asfalto, río Chubut medio, Argentina. *Actas IV Simposio Argentino Jurásico y sus límites*. p.33.
- CABALERI, N., VOLKHEIMER, W., SILVA NIETO, D., ARMELLA, C., CAGNONI, M., HAUSER, N., MATTEINI, M. y PIMENTEL, M. M. 2010b. U-Pb ages in zircons from Las Chacritas and Puesto Almada members of the Jurassic Cañadón Asfalto Formation, Chubut province, Argentina. *Actas VII South American Symposium on Isotope Geology*. 190-193.
- CABALERI, N., VOLKHEIMER W., ARMELLA C., GALLEG0, O., SILVA NIETO, D., PÁEZ, M., CAGNONI, M., RAMOS, A., PANARELLO, H. y KOUKHARSKY, M. 2010c. Estratigrafía, análisis de facies y paleoambientes de la Formación Cañadón Asfalto en el depocentro Jurásico Cerro Cóndor, Provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*. N°66 (3): 349-367.
- CÁCERES, C.E. y TESSIER, A.J. 2003. How long to rest: the ecology optimal dormancy and environmental constraint. *Ecology*, 84:1189-1198.
- CANNON, H.G. 1924. On the development of estherid crustacean. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 212:395-430.
- CHEBLI, G.A. 1973. Levantamiento geológico de la zona sur de Paso de Indios, entre Sierra Cañadón Grande, sierra Cuadrada y meseta de Canquel (Depto. Paso de Indios, Provincia del Chubut). Yacimiento Petrolífero Fiscales, 112p. Buenos Aires. Informe inédito.
- CHEN, P.J. 2003. Cretaceous biostratigraphy of China. En: Zhang W., Chen, P., Palmer, A. (eds.). *Biostratigraphy of China*. Science Press. Beijing, 435-523.

- CHEN, P.J. y HUDSON, J.D. 1991. The Conchostracan Fauna of the Great Estuarine Group, Middle Jurassic, Scotland. *Palaeontology*, 15: 515-545.
- CHEN, P.J., LI, G. y BATTEN, D.J. 2007. Evolution, migration and radiation of late Mesozoic conchostracans in East Asia. *Journal of Geology*, 142: 391–413.
- CHEN, P. y SHEN, Y. 1977. On the discovery of Afrograptidae (Conchostraca) in Zhejiang with its significance. *Nanjing Institute of Geology and Paleontology Academia Sinica*, 1:16-25.
- CHEN, P.J. y SHEN, Y.B. 1985. *An introduction to fossil Conchostraca*. Science Press, 241p.
- CODIGNOTTO, J., NULLO, F., PANZA, J. y PROSERPIO, C. 1979. Estratigrafía del Grupo Chubut entre Paso de Indios y Las Plumas, provincia del Chubut, Argentina. *Actas 7º Congreso Geológico Argentino*. Tomo1: 471-480.
- COHEN, A.S. 2003. *Paleolimnology: The History and Evolution of Lake Systems*. Oxford: Oxford University Press, 528pp.
- CORTÉS J. M., 1990. Estratigrafía de las sucesiones volcano-sedimentarias jurásicas del Chubut central, entre Pasos de Indios y El Sombrero. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 45:69-84.
- CORTÉS J.M. y BALDONI, A. 1984. Plantas fósiles jurásicas del sur del Río Chubut medio. *Actas 9º Congreso Geológico Argentino*. Tomo 4: 432-443p. Buenos Aires.
- CORTIÑAS, J. S. 1996. La cuenca de Somuncurá-Cañadón Asfalto: sus límites, ciclos evolutivos del relleno sedimentario y posibilidades exploratorias. *Actas 13º Congreso Geológico Argentino y 3º Congreso de Exploración de Hidrocarburos*. Tomo 1: 147-163. Buenos Aires.
- CÚNEO, R., RAMEZANI, J., SCASSO, R., POL, D., ESCAPA, I., ZAVATTIERI, A.M. y BOWRING, S. A. High-precision U-Pb geochronology and a new chronostratigraphy for the Cañadón Asfalto Basin, Chubut, central Patagonia: Implications for terrestrial faunal and floral evolution in Jurassic. *Gondwana Research*, 24: 1267-1275.
- D'ANGELO, D.J., MONFERRAN, M.D., VOLKHEIMER, W. y CABALERI, N. 2013. Paleobiochemistry of fossil remains (Jurassic Cañadón Asfalto Formation, Chubut, Argentina). *Actas V Simposio Argentino del Jurásico*, p.R42.

- DALLA SALADA, L., VARELA R. y CINGOLANI, C. 1999. El Basamento pre-Gondwánico del centro oeste del Macizo Nordpatagónico. En: Caminos, R. (Ed.): *Geología Argentina*. Anales 29: 107-112p. Instituto de Geología y Recursos Minerales. SEGEMAR. Buenos Aires.
- DE STASIO, B. T. J. 1989. The seed bank of a freshwater crustacean Copepodology for the plant ecologist. *Ecology*, 70:1377–1389.
- DEFRETIN, S. 1953. Quelques conchostracés du Nord-Cameroun. *Bulletim de la Société Geologique de France*, 6: 679-690.
- DONG, L.P, HUANG D.Y. y WANG Y. 2012. Two Jurassic salamanders with stomach contents from Inner Mongolia, China. Chinese Science Bulletin, *Letter Geology*, 57:72-76.
- ESCAPA, I.H. 2009 La taoflora de la Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio Superior de Chubut: taxonomía, bioestratigrafía y paleofitogeografía. PhD Tesis. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina. Inédita.
- ESCAPA, I.H., J. STERLI., D. POL y NICOLI, L.. 2008. Flora y tretrápodos del Jurásico de la Formación Cañadón Asfalto en el área de Cerro Cóndor, provincia de Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 63: 613-624.
- ESCAPA, I.H., ROTHWELL, G., STOCKEY, R.A. y CÚNEO, R.N. 2012. Seed cone anatomy of Cheirolepidiaceae (Coniferales): Reinterpreting *Pararaucaria patagonica* Wieland. *American Journal of Botany*, 99:1058–1068.
- ESCAPA, I.H., CÚNEO, R.N., ROTHWELL, G. y STOCKEY, R.A. 2013. *Pararaucaria delfueyoi* sp. nov. from the Late Jurassic Cañadón Calcáreo Formation, Chubut, Argentina: Insights into the Evolution of the Cheirolepidiaceae. Gar Rothwell and Ruth (ed) En: Stockey Special Issue: Conceptual Advances in Fossil Plant Biology, 174: 458-470.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S.R. 2000. *Temas de Tafonomía*. Depto. de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, 167pp. España.
- FERUGLIO, E. 1949. Descripción geológica de la Patagonia. Dirección General de Yacimientos Petrolíferos Fiscales. Bolletín I, 334p. Buenos Aires.

- FIGARI, E. 2005. Evolución tectónica de la cuenca de Cañadón Asfalto (zona del Valle Medio del Río Chubut). {Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 1-176p. Inédito}.
- FIGARI, E.G. y COURTADE, S.F. 1993. Evolución tectosedimentaria de la Cuenca Cañadón Asfalto, Chubut, Argentina. *Actas 12º Congreso Geológico Argentino y 2º Congreso de Exploración de Hidrocarburos*. Tomo1: 66-77.
- FIGARI, E.G., CoURTADE, S.F. y HOMOVC, J.F. 1992. Estructura de la Cuenca Cañadón Asfalto, provincia del Chubut. {Yacimientos Petrolíferos Fiscales, 27p. Buenos Aires. Informe inédito}.
- FLORES, M.A. 1948. Investigaciones en río Chubut medio entre los cerros Cóndor y Pavada (Territorio Nacional del Chubut). *Yacimientos Petrolíferos Fiscales*, 72p. Buenos Aires. Informe inédito.
- FLORES, M.A. 1956. Perfiles del Chubutiano y observaciones en la parte central y norte del Chubut. {Yacimientos Petrolíferos Fiscales, 58p. Buenos Aires. Informe inédito}.
- FRANCHI, M.R., PANZA, J.L. y DE BARRIO R.E., 1989. Depósitos triásicos y jurásicos de la Patagonia Extraandina. En: Chebli, G.A. y L.A. Spalletti (Eds.): *Cuencas Sedimentarias Argentinas*. Instituto Superior de Correlación Geológica, Universidad Nacional de Tucumán, Serie Correlación Geológica. 6: 347-378p. Tucumán.
- FRANK, P.W. 1988. Conchostraca. *Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology*, 62: 399–403.
- FRENGUELLI, J. 1934. Situación estratigráfica y edad de la “Zona con Araucarias” al sur del curso inferior del río Deseado. *Boletín de Informaciones Petroleras*, 112: 1-54.
- FRENGUELLI, J. 1949. Los estratos con “Estheria” en el Chubut (Patagonia). *Revista Asociación Geológica Argentina*, 4: 11-24p.
- FREYTET, P. 2000. Distribution and paleoecology of non marine algae and stromatolites: II, the Limagne of Allier, Oligo–Miocene lake (Central France). *Ann. Paleontologica*. 86: 3–57.
- FRYER, G. 1996. Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans. *Hydrobiologia*, 320:1–14.

- GALLEGO, O.F., 1994. Conchóstracos (Cyzicidae) del Jurásico de Santa Cruz y Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 30: 333-345.
- GALLEGO, O.F. 2010. A new crustacean clam shrimp (Spinicaudata: Eosestheriidae) from the Upper Triassic of Argentina and its importance for 'conchostracan' taxonomy. *Alcheringa*, 34:179-195.
- GALLEGO, O.F. y COVACEVICH, V. 1998. Conchóstracos Triásicos de las Regiones de Antofagasta, Atacama y Coquimbo, Chile. *Revista Geológica de Chile*, 25: 115-137.
- GALLEGO, O.F. y MESQUITA, M.V. 2000. First record of Oligocene Conchostracan (Tremembé Formation, Taubaté Basin) from São Paulo, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 13:685-692.
- GALLEGO, O.F. y CALDAS, E.B. 2001. Critical Revisión on the Family Afrograptidae Novozhilov, 1957 (Conchostraca), its validity and probable southamerican members. *Revista Geológica de la Universidade Federal do Ceará*, 1:164-177.
- GALLEGO, O. F. y CABALERI, N. G. 2005. Conchóstracos de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Medio – Superior): analisis preliminar de su distribución estratigráfica. *Ameghiniana*, 42: Suplemento: 51R.
- GALLEGO, O.F. y MARTINS-NETO, R.G. 2006. The Brazilian Mesozoic conchostracan faunas: its geological history as an alternative tool for stratigraphic correlations. São Paulo, UNESP, *Geociências*, 25:231-239.
- GALLEGO, O.F. y RINALDI, S. 2004. Grandes sistemas fluviales y paleovientos alisios. ¿Posibles vías de dispersión para las conchostracofaunas jurásico-cretácicas sudamericanas? Actas Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, Secretaría General de Ciencia y Técnica, Universidad Nacional del Nordeste. Resistencia.
- GALLEGO, O.F y SHEN, Y.B. 2006. Jurassic-Cretaceous conchostracan faunas from Asia and South America: relationships, paleogeography and probable evolution-dispersion pattern. 9° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. *Ameghiniana* 44: Suplemento 4.
- GALLEGO, O.F, ZAVATTIERI, A. y LÓPEZ-ARBARELLO, A. 2004. Conchostracos y restos de peces de la localidad tipo de la Formación Río Mendoza (Triásico Medio), provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, 41 (3):289-301.

- GALLEGO, O.F., CABALERI, N., ARMELLA, C., SILVA NIETO, D., VOLKHEIMER, W., BALLENT, S., MARTÍNEZ, S., MONFERRAN, M. y PÁEZ, M. 2011. Palaeontology and environment of a new fossiliferous locality from the Cañadón Asfalto Formation (Middle to Upper Jurassic) Chubut Province, Argentina. *Journal South American Earth Sciences*, 31: 54–68.
- GALLEGO, O.F., SHEN, Y.B., CABALERI, N. y HERNANDEZ, M. 2010. The genus *Congestheriella* Kobayashi, 1954 (Conchostraca, Afrograptioidea): redescription and new combination to *Isaura olsoni* Bock from Venezuela and a new species from Argentina (Upper Jurassic). *Alavesia*, 3:11–24.
- GAWTHORPE, R.L. y LEEDER, M.R. 2000. Tectono-sedimentary evolution of active extensional basins. *Basin Res.* 12:195–218.
- GIERLOWSKI-KORDESCH, E. 2010. Lacustrine carbonates. En: Alonso-Zarza, A., Tanner, L. (Eds.), Carbonates in continental settings. Facies, environments and processes. Developments in Sedimentology, 61:2–101.
- GISLÉN, T. 1937. Contribution to the ecology of Limnadia. *Acta University lund*, 32:1-20.
- GROEBER, P. 1942. Rasgos geológicos de la región ubicada entre los paralelos 41° y 44° y entre los meridianos 69° y 71°. *Primer Congreso Panamericano de Ingeniería de Minas y Geología*. 2: 368-379.
- HAMMER, Ø, D. HARPER, AND P. RYAN. 2001. PAST-Palaeontological statistics. [Www.Uv.Es/~ Pardomv/Pe/2001_1/Past/Pastprog/Past.Pdf](http://www.Uv.Es/~Pardomv/Pe/2001_1/Past/Pastprog/Past.Pdf), Accessed Em, 25(07):2009.
- HAUSER, N., CABALERI, N., VOLKHEIMER, W., MATTEINI, M., PIMENTEL, ARMELLA, C., GALLEGO, O.F., MONFERRAN, M.D., SILVA NIETO, D., PÁEZ, P. y DANTAS, E.L. 2013. Provenance constraints for the Jurassic Cañadón Asfalto Basin, Central Chubut, Argentina. *Actas V Simposio Argentino del Jurásico y sus límites*. p28.
- HOMOVC, J.F., FIGARI, E.G. y COURTADE, S.F. 1991. Geología de la Cuenca de Cañadón Asfalto. Provincia del Chubut. {Yacimiento Petrolífero Fiscales. 108p. Buenos Aires. Informe inédito}.
- HORNE, F. 1967. Effects of physical and chemical factors on the distribution and occurrence of some southeastern Wyoming phylloids. *Ecolgy*, 48:472-477.

- HORNE, F.R. 1971. Some effects of temperature and oxygen concentration on phyllopod ecology. *Ecology*, 52:343–347.
- JENKINS, L. y ANDERSON, M. 2003. Multivariate statistical approach to reducing the number of variables in data envelopment analysis. *European Journal of Operational Research*, 147:51-61.
- JOLLIFFE, I.T. 2002. Principal Component Analysis. Springer (Ed.): Series in Statistics. 2 ed.
- KIDWELL, S.M., y BOSENCE, D.W.J. 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In Taphonomy, Releasing the Data Locked in the Fossil Record (P.A. Allison & D.E.G. Briggs, eds.). New York: Plenum Press, p. 115-209.
- KIDWELL, S.M., F.T. FÜRSICH y AIGNER, T. 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, 1:228-238.
- KNOLL, L. 1995. Mating-behavior and time budget of an androdioecious crustacean, *Eulimnadia texana* (Crustacea, Conchostraca). *Hydrobiologia*, 298: 73–81.
- KOBAYASHI, T. 1954. Fossil estherians and allied fossils. *Journal of the Faculty of Science*, 9: 1-192.
- KOZUR, H.W. y WEEMS, R.E. 2007. Upper triassic conchostracan biostratigraphy of the continental Rift basins of eastern north america: its importance for correlating Newark supergroup events with the germanic basin and The international geologic time scale. Lucas, S.G. and Spielmann, J.A., (eds.): *The Global Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 41: 137-188.
- KOZUR, H.W. y WEEMS, R.E. 2010. The biostratigraphic importance of conchostracans in continental Triassic of the northern hemisphere. En: Lucas, S. (Ed.), *The Triassic Timescale. Geological Society of London. Special Publications*, 315–417.
- LESTA, P. 1968. Estratigrafía de la cuenca del Golfo de San Jorge. *Actas 3° Jornadas Geológicas Argentinas*, 2: 187-289.
- LESTA, P y FERELLO, R. 1972. Región extraandina del Chubut y norte de Santa Cruz. En: Leanza, A.F. (Ed.): *Geología Regional Argentina*, 601-654.

- LI, G. 2004. Discovery of *Qinghaiestheria* from the Upper Jurassic Penglaizhen Formation in Sichuan, southwestern China. *Journal of Asian Earth Sciences*, 24:361–365.
- LI, G., BATTEN, D.J. 2004. Revision of the conchostracan genera *Cratostracus* and *Porostracus* from Cretaceous deposits in northeast China. *Cretaceous Research*, 25: 919–926.
- LI, G. y MATSUOKA, A. 2012. Jurassic clam shrimp (“conchostracan”) faunas in China. *Sci. Rep Universidad de Niigata (Geology)*, 27: 73–88.
- LI, G., SHEN, Y. y BATTEN, D.J., 2007. Yanjiaestheria, Yanshania and the development of the Eosestheria conchostracan fauna of the Jehol Biota in China. *Cretaceous Research* 28, 225–234.
- LÓPEZ DE LUCHI, M.G., CERREDO, M.E., WEMMER, K. y PAWLING, S. 2005. Cooling and Nd model ages of the Devonian to Late Paleozoic-Triassic units of the SW corner of the North Patagonian Massif. *Actas 16th Congreso Geológico Argentino*. Tomo 1: 273-278p.
- LÓPEZ-ARBARELLO, A. 2004. The record of Mesozoic fishes from Gondwana (excluding India and Madagascar). *Mesozoic fishes*, 3: 597-624.
- LÓPEZ-ARBARELLO, A., RAUHUT, O.W. y MOSER, K. 2008. Jurassic fishes of Gondwana. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 63 (4):586-612.
- LÓPEZ-ARBARELLO, A., SFERCO, E. y RAUHUT, O.W. 2013. A new genus of coccolepidid fishes (Actinopterygii, Chondrostei) from the continental Jurassic of Patagonia. *Palaeontologia Electronica*, 16 (1); 7A 23p palaeo-electronica.org/content/2013/397-new-coccolepidid-from-patagonia.
- MACLEOD, N. 1999. Generalizing and Extending the Eigenshape Method of Shape Space Visualization and Analysis. *Paleobiology*, 25:107-138.
- MARCUS, V. y WEEKS, S.C. 1997. The effects of pond duration on the life history traits of an ephemeral pond crustacean, *Eulimnadia texana*. *Hydrobiologia*, 359:213–221.
- MARTIN, J.W. y DAVIS, G.E. 2001. An updated classification of the recent Crustacea, Natural History Museum of Los Angeles County. *Science Series*, 39: 1–124.

- MARTÍNEZ, S., GALLEGO O.F. y CABALERI N.G. 2007. Nueva fauna de moluscos de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Medio a Superior) Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 44: Suplemento: 96R.
- MARTINS-NETO, R.G., GALLEGO, O.F. y MELCHOR, R.N. 2003. The Triassic insect fauna from South America (Brazil, Argentina and Chile): a checklist (except Blattoptera and Coleoptera) and descriptions of new taxa. *Acta Zoologica Cracoviensia* 46: 229-256.
- MASSAL, L. 1954. Deuxieme note sur le milieu et la croissance des Estheries. *Boletín de Soc. Sci.nat. Tunis*, 7: 165-181.
- MATTOX, N.T. 1959. Conchostraca. En: Edmonson W. (Ed.), *Freshwater Biology*. Wile, New York. 577-586.
- MCKENZIE, K.G. 1981. Palaeobiogeography of some salt lake faunas. *Hydrobiologia*, 82: 407-418.
- MONFERRAN, M.D., GALLEGO, O.F. y CABALERI, N.C. 2010. Análisis comparativo de la asociación entre “conchostracos” (crustáceos) y capullos de tricópteros (insectos) de las formaciones La Matilde (Santa Cruz) y Cañadón Asfalto (Chubut), Jurásico Medio a Superior, Patagonia Argentina. 10° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. 7° Congreso Latinoamericano de Paleontología p. 185.
- MONFERRAN, M.D., I. ZACARÍAS y GALLEGO, O.F. 2011. Cerrito Caracoles: una nueva localidad con invertebrados fósiles de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Medio-Superior) Chubut, Argentina. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas. Universidad Nacional del Nordeste, Secretaría General de Ciencia y Técnica. <http://www.unne.edu.ar/investigacion/com2011/CB-Web/CB-017.pdf>[on line]
- MONFERRAN M., GALLEGO O. y CABALERI, N. 2013a. First record of the family Fushunograptidae (“Conchostraca”, Spinicaudata) of the Cañadón Asfalto Formation (upper jurassic), patagonia Argentina. *Ameghiniana*, 50:447-459.
- MONFERRAN M.D., GALLEGO O., ASTROP T. y CABALERI N. 2013b. Autecology of *Wolfestheria smekali* (spinicaudata) from the upper jurassic (Cañadón Asfalto Formation), patagonia, Argentina. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 392:52-61.

- MUSACCHIO, E.A. 1995. Estratigrafía y micropalontología del Jurásico y el Cretácico en la comarca del Valle Medio del Río Chubut, Argentina. *Actas 6º Congreso Argentino de Palentología y Biestratigrafía*. 179-187.
- MUSACCHIO, E.A., BEROS C. y PUJANA, E.I. 1986. Microfósiles continentales del Jurásico y Cretácico del Chubut y su contribución a la biestratigrafía de la Cuenca del Golfo de San Jorge. Argentina. En: Volkheimer, W. (Ed.): *Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y del Cretácico de América del Sur*. Tomo 2: 355-383.
- MUSACCHIO, E.A., BEROS, C. y PUJANA, E.I. 1990. Microfósiles continentales del Jurásico y Cretácico del Chubut y su contribución a la bioestratigrafía de la Cuenca del Golfo de San Jorge. Argentina. In: Volkheimer, W. (Ed.), *Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur*. Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico, Mendoza 2, 355-383.
- NAKAYAMA, C. 1972. Informe geológico de la región comprendida entre la Sierra de Taquetrén y los cerros Los Chivos y Negro de Marrauf. {Yacimiento Petrolífero Fiscales, 88p. Buenos Aires. Informe inédito}.
- NAKAYAMA, C. 1973. Sedimentitas pre-bayocianas en el extremo austral de la sierra de Taquetrén, Chubut. *Actas V Congreso Geológico Argentino*. Tomo III: 269-277.
- NOVOJILOV, N.I. 1957. Crustacés bivalves de l'ordre des Conchostracés du Crétacé inférieur Chinois et Africain. Société Géologique du Nord, *Extrait des Annales*, 67: 235-243.
- NULLO, F.E. 1983. Descripción Geológica de la Hoja 44d, Colán Conuhé, Provincia del Chubut. Servicio Geológico Nacional, Boletín N° 197, 78p. Buenos Aires.
- OLEMPSKA, E. 2004. Late Triassic spinicaudatan crustaceans from southwestern Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 49:429-442.
- OLESEN, J. 2007. Monophyly and phylogeny of Branchiopoda, with focus on morphology and homologies of branchiopod phyllopodous limbs. *Journal of Crustacean Biology*, 27:183.
- OLESEN, J. 2009. Phylogeny of Branchiopoda (Crustacea) character evolution and contribution of uniquely preserved fossils. *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 67:3-39.

- OLIVERA, D.E., ZAVATTIERI, A.M, QUATTROCCHIO M.E., ESCAPA I. y CÚNEO R. 2012. Paleoambiente y potencial generador de hidrocarburos de dos secciones jurásicas en el Depocentro Cerro Cóndor, Cuenca de Cañadón Asfalto, Provincia de Chubut. *Actas XV Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología*.
- OLIVERA, D.E., ZAVATTIERI, A.M., QUATTROCCHIO, M.E., SOREDA, M.E. y SCASSO, R. 2013. Evidencias palinológicas y sedimentológicas de una paraconcordancia dentro de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Temprano-Medio) en una sección de Cañadón Lahuincó, Depocentro Cerro Cóndor, Pcia. de Chubut. *Actas V Simposio Argentino Jurásico*. p.42.
- OLSEN, P.E. 1984. Comparative paleolimnology of the Newarr Supergroup: A study of ecosystem evolution. Yale University. PhD Thesis.
- OLSZEWSKI, T.D. 1999. Taking advantage of time-averaging. *Paleobiology*, 25:226–238.
- PAI, P.G. 1959. On post-embryonic stages of phyllopod crustaceans, *Triops* (Apus), *Streptocephalus* and *Estheria*. *Proc. Indian Acad. Sci.*, 48:229-250.
- PEREIRA, G. y J.V. Garcia. 2001. A review of the clam shrimp family Limnadiidae (Branchiopoda, Conchostraca) from Venezuela, with the description of a new species. *Journal of Crustacean Biology* 21: 640–652.
- PETERSEN, C. 1946. Estudios geológicos en la Región del Río Chubut Medio. Dirección General de Minería y Geología, *Boletín* 59. Buenos Aires.
- PIATNITZKY, A., 1932. Resultados del viaje a la región de la derecha del valle del Río Chico, entre Cañadón Grande y la quebrada de la Gransi. Yacimientos Petrolíferos Fiscales, Buenos Aires. Informe inédito.
- PIATNITZKY, C. 1936. Informe preliminar sobre el estudio geológico de la región situada al norte de los lagos Colhué Huapi y Musters. *Boletín Informaciones Petroleras*. 137:2-15p.
- PLATT, N. y WRIGHT, P. 1992. Palustrine carbonates and the Florida Everglades: towards an exposure index for the fresh-water environment. *J. Sediment. Petrol.* 62 (6):1058–1071.

- POL, D., RAUHUT, O.W.M., y BECERRA, M. 2011. A Middle Jurassic heterodontosaurid dinosaur from Patagonia and the evolution of heterodontosaurids. *Naturwissenschaften*, 98: 369-379.
- POL, D. y RAUHUT, O. 2012. A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the early diversification of theropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B*, 1-6: 10.1098/rspb.2012.0660.
- POL, D., CARBALLIDO, J. y RAUHUT, O. 2013. Patrones de distribución geográfica de tetrápodos durante el Jurásico: nueva información de la Cuenca Cañadón Asfalto. *Actas del V Simposio Argentino Jurásico y sus Límites*, p. 45.
- PRÁMPARO, M., BALLENT, S., GALLEGGO, O. y MILANA, J.P. 2005. Paleontología de la Formación Lagarcito (Cretácico Inferior alto), provincia de San Juan. *Ameghiniana*, 42:93-114.
- PROSERPIO, C. A. 1987. Descripción Geológica de la Hoja 44e, Valle General Racedo. Dirección Nacional de Minería y Geología, *Boletín* 201, 102 p.
- RAUHUT, O.W.M. 2005. Osteology and relationships of a new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Patagonia. *Palaeontology*, 48: 87-100.
- RAVAZZOLI, I.A. y SESANA, F.L. 1977. Descripción Geológica de la Hoja 41c, Río Chico. Provincia de Río Negro. Servicio Geológico Nacional, *Boletín* 148, 79 p. Buenos Aires.
- REGIER, J.C., W. SHULTZ, J. y KAMBIC, R.E. 2005. Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272:395-401.
- REZNICK, D. 1993. New models for studying the evolutionary biology of aging: crustacea. *Genetica*, 91:79-88.
- RICHARDS, A. G. 1958. The cuticle of arthropods. *Springer* 20:1-26.
- RICHTER, S., OLESEN, J. y WHEELER, W.C. 2007. Phylogeny of Branchiopoda (Crustacea) based on a combined analysis of morphological data and six molecular loci. *Cladistics*, 23:301-336.

- ROCCATAGLIATA, D., CHIESA, I.L., RAFFO, M.P. y GÓMES SIMES, E. 2010. On the occurrence of the genus *Paranebalia* (Crustacea Phyllocarida: Leptostraca) in north Patagonia, Argentina. *Zootaxa*, 2349:65-68.
- ROGERS, D.C., RABET, N. y WEEKS, S.C. 2012. Revision of the Extant Genera of Limnadiidae (Branchiopoda: Spinicaudata). *Journal of Crustacean Biology*, 32(5):827-842.
- ROHN, R. 1986. Caracteres diagnósticos dos conchostráceos fósseis - exemplos da Formação Rio do Rasto (Permiano Superior, Bacia do Paraná). *Anais da Academia brasileira de Ciências*, 58: 596.
- ROHN, R., SHEN Y. y DIAS-BRITO, D. 2005. A new Coniaciane-Santonian conchostracan genus from the Bauru Group, south-east Brazil: Taxonomy, palaeobiogeography and palaeoecology. *Cretaceous Research*, 26:581-592.
- ROSE, M.R. 1991. Evolutionary biology of aging. Oxford University Press, New York: 221 pp.
- ROSS, M.I. y SCOTese, C.R. 2000. PaleoGIS / Arcview 3.5. Computer program, PALEOMAP project, University of Texas, Arlington.
- RZOSKA, J. 1961. Observations on tropical rainpools and general remarks on temporary waters. *Hidrobiologia*, 17:265-286.
- SALANI, F.M. 2003. Las rocas basálticas de la Formación Cañadón Asfalto, petrografía y geoquímica. *Ameghiniana*, 40, Suplemento: 46R.
- SALANI, F.M. 2007. Aporte a la edad de la Formación Cañadón Asfalto, Chubut Argentina. *Ameghiniana*, 44, Suplemento: 48R.
- SARS, G.O. 1896. On *Cyclestheria hislopy* (Baird), a new generic type of bivalve Phyllopod raised from Australian mud. *Vidensk. Selsk. Forh. Kristiania*, 1:1-65.
- SASSAMAN, C. 1995. Sex determination and evolution of unisexuality in the Conchostraca. *Hydrobiologia*, 298:45-65.
- SHEN, Y. 1994. Jurassic conchostracans from Carapace Nunatak, southern Victoria Land, Antarctica. *Antarctic Science*, 6:105-113.

- SHEN, Y. 2003. Review of the classification of the Family Afrograptidae (Crustacea: Conchostraca). *Acta Palaeontologica Sinica*, 42:593-610.
- SHEN, Y., GALLEGO, O.F. y MARTÍNEZ, S. 2004. The conchostracan subgenus *Orthestheria* (Migransia) from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic–?Early Cretaceous, Uruguay) with notes on its geological age. *Journal of South American, Earth Sciences* 16:615–622.
- SILVA NIETO, D. 2005. Hoja Geológica 4369-III, Paso de Indios, provincia del Chubut. Escala 1:250.000. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín N° 265, 72 p. Buenos Aires.
- SILVA NIETO, D., CABALERI, N., ARMELLA, C., VOLKHEIMER W. y GALLEGO, O. 2007. Hipótesis sobre la evolución tecto-sedimentaria de la Formación Cañadón Asfalto, Provincia del Chubut. *Ameghiniana*, 44 Suplemento: 67R.
- SILVA NIETO, D., CABALERI, N., SALANI, F. y COLUCCIA, A. 2002a. Cañadón Asfalto, una cuenca de tipo “Pull Apart” en el área de Cerro Cóndor. Provincia del Chubut. *Actas 15º Congreso Geológico Argentino*, 238-243p.
- SILVA NIETO, D., CABALERI, N., SALANI, F., MÁRQUEZ, M., GONZÁLEZ DÍAZ, E. y COLUCCIA, A. 2002b. Hoja Geológica 4369-27: Cerro Cóndor, Provincia del Chubut. Escala 1:100.000. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín 328, 68p. Buenos Aires.
- SIMOVICH, M.A. y HATHAWAY, S.A. 1997 Diversified bet-hedging as a reproductive strategy of some ephemeral pool anostracans (Branchiopoda). *J. Crust. Biol.*, 17:38–44.
- SOLER, M. 2003. Evolución, la base de la Biología. Proyecto Sur de Ediciones 559p.
- STENDERUP, J.T., OLESEN, J. y GLENNER, H. 2006. Molecular phylogeny of the Branchiopoda (Crustacea)—multiple approaches suggest a ‘diplostracan’ ancestry of the Notostraca. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41:182-194.
- STERLI, J., POL, D., ROUGIER, G.W., RAUHUT, O.W., BÁEZ, A.M., CARBALLIDO, J.L. y NICOLI, L. 2010. Nuevos aportes a la diversidad taxonómica de vertebrados de la formación Cañadón Asfalto (Jurásico Medio) de la provincia del Chubut, Argentina. *4to Simposio Argentino del Jurásico y sus límites*. p.45.

- STIGALL, A. L. y HARTMAN, J. H. 2008. A new spinicaudatan genus (crustacea: "CONCHOSTRACA") from the Late Cretaceous of Madagascar. *Palaeontology*, 51:1053-1067.
- STIGALL, RODE, A.L., LESLIE, S.A. y BABCOCK, L.E. 2005. Ontogenetic change in the microstructure of Jurassic conchostracans (Crustacea, Spinicaudata, Cyzicidae) from Antarctica: implications for conchostracan phylogeny and taxonomy. *PaleoBios*, 25: 112-113.
- STIGALL, L.A., BABCOCK, E.L, BRIGGS, D.E.G. y LESLIE, S.A. 2008. Taphonomy of lacustrine interbeds in the Kirkpatrick Basalt (Jurassic), Antarctica. *Palaios*, 23: 344–355.
- STIGALL, A.L., HEMBREE, D.I., GIERLOWSKI-KORDESCH, E. y WEISMILLER, H.C. 2014. Evidence for a dioecious mating system in Early Jurassic Hardapestheria Maxwelli gen. Et sp. Nov. (Crustacea, Branchiopoda, Spinicaudata) from the Kalkrand Formation of Namibia. *Palaeontology*, 57 (1):127–140
- STIPANICIC, P.N., RODRIGO F., BAULÍES O.L. y MARTÍNEZ, C.G. 1968. Las formaciones presenonianas en el dominio del Macizo Nordpatagónico y regiones adyacentes. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 23:67-98.
- STRENGTH, N.E. y SISSOM, S.L. 1975. A morphological study of the postembryonic stage of *Eulimnadia texana* Packard (Conchostraca, Crustacea). *Tex. J. Sci.*, 26:137-154.
- SUERO, T. 1946. Reconocimiento geológico entre Arroyo Genoa y el Río Chubut (Dptos. Tehuelches, Paso de Indios y Languiño), Provincia del Chubut. {Yacimientos Petrolíferos Fiscales. Buenos Aires. Informe inédito}.
- TASCH, P. 1961. Pemphilimnadiopseidae, a new family of fossil conchostracans. *Journal of Palaeontology*, 35:1117 - 1120.
- TASCH, P. 1969. Branchiopoda. En: Moore, R.C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Geological Society of America and University of Kansas, Part R., Arthropoda, Capítulo 4, pp. 128–191.
- TASCH, P. 1975. Non-marine arthropoda of the Tasmania Triassic. *Pap. Proc. R. Soc. Tasm*, 109:97-106.
- TASCH, P. 1977. Data retrieval from growth lines of fossil conchostracans (Branchiopoda: Crustacea). *Journal of Paleontology*, 51:27-28

- TASCH, P. y ZIMMERMAN, J.R. 1961. Fossil and living conchostracan distribution in Kansas-Oklahoma across a 200-million year time gap. *Science*, 133:584-586.
- TACH, P. y VOLKHEIMER, W. 1970. Jurassic conchostracans from Patagonia. *Kansas University. Paleontological Contribution*, 50: 1-23.
- THIERY, A. 1987. Les crustacés branchiopodes Anostraca, Notostraca et Conchostraca des milieux limniques temporaires (dayas) au Maroc. Taxonomie, Biogéographie, écologie. These Doctoral des Science. Université Aix-Marseille, 405pp.
- THIERY, A. 1996. Large branchiopods (Crustacea, Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata) from temporary inland waters of Arabian Peninsula. *Fauna of Saudi Arabia*, 15:37-98.
- TUCKER, M.E. y WRIGHT, V.P. 1990. *Carbonate sedimentology*. Blackwell Scientific, Oxford. 482p.
- TURNER, J.C.M. 1983. Descripción geológica de la Hoja 44d, Colan Conhué, Provincia del Chubut. Servicio Geológico Nacional, Boletín 197. Buenos Aires.
- VALLATI, P. 1986. Conchóstracos Jurásicos de la Provincia de Chubut, Argentina. *Actas 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 4: 29-38.
- VANNIER, J., THIÉRY, P. y RACHEBOEUF, R.P. 2003. Spinicaudatans and ostracods (Crustacea) from the Montceau Lagerstätte (Late Carboniferous, France): morphology and paleoenvironmental significance. *Paleontology*, 46: 999–1030.
- VOLKHEIMER, W., QUATTROCCHIO, M., CABALERI, N. y GARCÍA, V. 2008. Palynology and paleoenvironment of the Jurassic lacustrine Cañadón Asfalto Formation at Cañadón Lahuincó locality, Chubut province, central Patagonia, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología*, 40: 77-96.
- VOLKHEIMER, W., GALLEGO, O. F., CABALERI, N. G., ARMELLA, C., NARVÁEZ, P. L., SILVA NIETO, D. G. y PÁEZ, M. A. 2009. Stratigraphy, palynology, and conchostracans of a Lower Cretaceous sequence at the Cañadón Calcáreo locality, Extra-Andean central Patagonia: age and palaeoenvironmental significance. *Cretaceous Research*, 30:270-282.

- VOLKHEIMER, W., NARVÁEZ, P., CABALERI, N. y ARMELLA, C. 2010. Palinología de humedales jurásicos del Miembro Puesto Almada, Formación Cañadón Asfalto (Depocentro Fossati), Cuenca Cañadón Asfalto, Patagonia, Argentina. *IV Simposio Argentino Jurásico y sus límites*. 42p..
- WEBB, J.A., 1979. A reappraisal of the palaeoecology of conchostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Abhandlungen*, 158: 259-275.
- WEEKS, S.C. 2012. The role of androdioecy and gynodioecy in mediating evolutionary transitions between dioecy and hermaphroditism in the Animalia. *Evolution* 66, 3670–3686.
- WEEKS, S. C., MARCUS, V., y ALVAREZ, S. 1997. Notes on the life history of the clam shrimp, *Eulimnadia texana*. *Hydrobiologia*, 359:191-197.
- WEEKS, S. C., CHAPMAN, E. G., ROGERS, D.C., SENYO, D. M. y HOEH, W. R. 2009. Evolutionary transitions among dioecy, androdioecy and hermaphroditism in limnadiid clam shrimp (Branchiopoda: Spinicaudata). *Journal of Evolutionary Biology*, 22:1781-1799.
- WINDHAUSEN, A. 1921. Informe sobre un viaje de reconocimiento geológico en la parte nordeste del Territorio del Chubut, con referencia especial a la cuestión de la provisión de agua de Puerto Madryn. Dirección General de Minas, Geología e Hidrogeología, Boletín N°24:1-72.
- YANG, W., FENG, Q., LIU, Y., TABOR, N., MIGGINS, D., CROWLEY, J.L., LIN, J. y THOMAS, S. 2010. Depositional environments and cyclo- and chronostratigraphy of uppermost Carboniferous–Lower Triassic fluvial–lacustrine deposits, southern Bogda Mountains, NW China — a terrestrial paleoclimatic record of mid-latitude NE Pangea. *Global and Planetary Change* 73, 15–113.
- ZHANG, W., CHEN, P. y SHEN, Y. 1976. Fossil Conchostraca of China. Science Press, Beijing, 325 pp. 138 pls. (en Chino).
- ZHANG, W.T., SHEN, Y. y NIU, S. 1990. Discovery of Jurassic conchostracans with well preserved soft parts and notes on its biological significance. *Palaeontology Cathayana*, 5:311–352.

ZUCKER, N., AGUILAR, G.A., WEEKS, S.C. y MCCANDLESS, L.G. 2002. Impact of males on variation in the reproductive cycle in an androdioecious desert shrimp. *Invertebrate Biology*, 121:66–72.

9. ANEXO
