



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Revisión de la Familia Mytilidae (Mollusca, Bivalvia) en el Cenozoico de Patagonia : sistemática, paleoecología y paleobiogeografía

Genta Iturrería, Santiago

Doctor en Ciencias Naturales

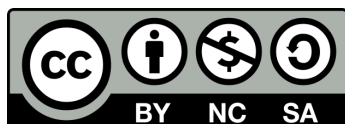
Dirección: Griffin, Miguel

Co-dirección: Parras, Ana M.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2014

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20140904001370>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

Revisión de la Familia Mytilidae (Mollusca, Bivalvia) en el Cenozoico de Patagonia: sistemática, paleoecología y paleobiogeografía

■ ■ Licenciado Santiago Genta Iturrería ■ ■

Director: Dr. Miguel Griffin
Codirector: Dra. Ana M. Parras

FCNyM, UNLP

2014



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

**Revisión de la Familia Mytilidae (Mollusca, Bivalvia) en el Cenozoico
de Patagonia: sistemática, paleoecología y paleobiogeografía**

Licenciado Santiago Genta Iturrería

Director: Dr. Miguel Griffin

Codirector: Dra. Ana M. Parras

FCNyM, UNLP

2014

A mis padres Alfredo y Cristina

A mi hermana Cecilia

“Cambiaré de opinión tantas veces y tan a menudo como adquiriera conocimientos nuevos, el día que me aperciba que mi cerebro ha dejado de ser apto para esos cambios, dejaré de trabajar. Compadezco de todo corazón a todos los que después de haber adquirido y expresado una opinión, no pueden abandonarla nunca más.”

Florentino Ameghino

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) por el otorgamiento de las becas que hicieron posible mi formación profesional, el desarrollo de esta tesis y financiaron recursos a través de diversos subsidios.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP) y al Dr. Alberto Riccardi por otorgarme el espacio para desarrollar esta tesis doctoral.

A mis directores, Miguel Griffin y Ana Parras, que me aceptaron como estudiante y me guiaron a través de este aprendizaje, pero más que nada por aceptarme como persona y confiar en mí.

A mis hermanos del alma, que me acompañaron siempre, Marcos Bianchi, Sebastián García y Federico Hernández.

A mi familia platense Pía, Mana, Lula, Cristian, Román, Juli y Lau. Gracias por el amor que me dan.

A los amigos de la Facultad, Fernando Ballejo, Lucas Ricci, Lucas Marchetta, Ana Noto, Analía Díaz, Diego Torres, Martín Di Lorenzo, Cecilia Corrales, Miguel Carressane, Lisandro Hernández, Alejandro Otero, Sergio Páez, Martín Tami y Leandro Pérez por haber compartido parte de este hermoso camino.

A Gonzalo Flores, Leandro Sesto y Juan Cruz Moreno por su amistad y compañerismo.

A mis compañeros de la División Paleozoología Invertebrados, Juan Pablo Pérez Panera, Lidia Calvo, Ana Carignano, Javier Echevarría y Sonia Ross Franch, por su amistad y apoyo.

A mis compañeros del TEF, por su paciencia y compañerismo.

A los amigos del grupo Güisqui por haber estado presente en todo este proceso y hacer mi vida más linda.

A Laura Pilili por el inmenso apoyo que brindó para poder terminar este trabajo.

A mi compañera, amiga y amor Natalia.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

RESUMEN EN ESPAÑOL	1
RESUMEN EN INGLÉS	4
INTRODUCCIÓN	7
ANTECEDENTES	12
METODOLOGÍA DE TRABAJO.....	17
MARCO GEOLÓGICO	22
Introducción general.....	23
Unidades estratigráficas	26
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	56
Láminas.....	148
PALEOBIOGEOGRAFÍA	185
CONCLUSIONES.....	203
BIBLIOGRAFÍA	211



RESUMEN EN ESPAÑOL

La familia Mytilidae Rafinesque, 1815, constituye un grupo de bivalvos que apareció en el Devónico y que incluye numerosos géneros y especies actuales. El registro de la familia es continuo, si bien aparecen en el mismo como abundantes solo a escala local.

La familia está claramente delimitada, y se caracteriza por sus branquias de tipo filibranquias, su conchilla elongada, con umbones anteriores terminales o subterminales, sus músculos aductores notablemente desiguales, estando el anterior incluso ausente, y el desarrollo notable del biso, en relación a su modo de vida epibisado o endobisado.

En rocas cenozoicas de Argentina aparecen con frecuencia representantes de esta familia, lo que se refleja en las numerosas menciones de la misma en la literatura. Sin embargo las referencias a material de mytilidos en la literatura es frecuentemente difícil de confirmar, ya que la identificación del mismo es incierta debido a que las conchillas de este grupo presentan un conjunto de caracteres relativamente poco informativos desde el punto de vista taxonómico. Además, son en general frágiles, por lo que su preservación muchas veces es deficiente. Adicionalmente, muchas veces los datos de procedencia exacta no están disponibles

Es por ello que las referencias a material de mytilidos en la literatura es frecuentemente difícil de confirmar, ya que la identificación del mismo es incierta. Adicionalmente, muchas veces los datos de procedencia exacta no están disponibles.

Siendo este grupo tan importante a lo largo de la costa atlántica actual y teniendo una potencial utilidad desde el punto de vista paleoecológico, ya que



en general las especies que lo integran están ligadas a ambiente costeros, el conocimiento de la historia del mismo a lo largo del Cenozoico en esta región es indispensable para comprender los patrones de distribución actuales y la posible relación entre su distribución en el pasado y los eventos paleoceanogáficos que tuvieron lugar entonces.

Es por ello que el objetivo general de esta tesis es contribuir al conocimiento de la historia de este grupo en el sur de América del Sur. Para ello se contó con material proveniente de las formaciones Roca (Daniano), Río Turbio (Eoceno), San Julián (Oligoceno), Monte León (Mioceno), Estancia 25 de Mayo (Mioceno) y Puerto Madryn (Mioceno). Este material había sido identificado previamente como alguno del total de 23 taxones de rango específico o subespecífico que habían sido descritos previamente para estas unidades. Para ellos se habían utilizado los siguientes nombres: *Mytilus trigonus* Borchert, 1901; *Mytilus wehrlii* Ljungner, 1932; *Mytilus brandmayri* Feruglio, 1937; *Aulacomya* aff. *A. atra* (Molina, 1782); *Brachidontes lepidus* (Philippi, 1893); "*Brachidontes magellanicus*" Lam.; *Brachidontes purpuratus* (Lamarck, 1819); *Brachidontes andinus* (Ortmann, 1900); *Crenella camaronesia* Ihering, 1907; *Gregariella amara* Griffin, Parras y Casadío, 2008; *Lithophaga exilis* (Feruglio, 1935); *Lithophaga platzi* (Feruglio, 1935); *Lithophaga* cf. *L. exilis* (Feruglio, 1935); *Lithophaga platensis* (Philippi, 1893); *Lithophaga dalli* (Ihering, 1907); *Modiolus ameghinoi* (Ihering, 1897); *Modiolus arctus* (Feruglio, 1937); *Modiolus aprilis* (Feruglio, 1937); *Modiolus* cf. *M. thomsoni* Zinsmeister, 1984; *Modiolus rionegrensis* (Ihering, 1903); *Modiomytilus argentinensis* Griffin, 1990; *Modiomytilus mercerati* Griffin, 1990; *Modiomytilus? pseudochorus* (Doello-Jurado, 1922); *Modiomytilus? hauthali* (Ihering, 1907).



Para cada uno de estos taxones se intentó identificar el material original y las localidades en donde hubiera sido registrado. Además, cuando fuera posible, se precisó la localidad tipo y la procedencia estratigráfica, coleccionándose material adicional en el campo. Como resultado, se describen 26 especies agrupadas en 9 géneros: *Mytilus?* *wehrlii*, Ljungner, 1932; *Mytilus?* *brandmayri* Feruglio, 1937; *Aulacomya* aff. *A. atra* (Molina, 1782); *Aulacomya minuta* n. sp.; *Perna patagonica* n. sp.; *Perna* sp.; *Brachidontes* cf. *B. rodriguezii* d'Orbigny, 1842; *Crenella camaronesia* Ihering, 1907; *Gregariella amara* Griffin, Parras y Casadío, 2008; *Gregariella andina* (Ortmann, 1900); *Lithophaga* cf. *L. platensis* (Philippi, 1893); *Lithophaga exilis* (Feruglio, 1935); *Lithophaga* cf. *L. exilis* (Feruglio, 1935); *Lithophaga dalli* (Ihering, 1907); *Modiolus camachoi* n. sp.; *Modiolus bruneti* n. sp.; *Modiolus* cf. *M. platensis* (Philippi, 1893); *Modiolus ameghinoi* Ihering, (1897); *Modiolus arctus* (Feruglio, 1937); *Modiolus rionegrensis* (Ihering, 1903); *Modiolus* cf. *M. thomsoni* Zinsmeister, 1984; *Modiolus aprilis* (Feruglio, 1937); *Modiomytilus argentinensis* Griffin, 1990; *Modiomytilus mercerati* Griffin, 1990; *Modiomytilus?* *pseudochorus* (Doello-Jurado, 1922) y *Modiomytilus?* *hauthali* (Ihering, 1907).

Los patrones de distribución de los taxones descriptos reflejan las preferencias de este grupo por zonas costeras, ya sea de ambiente rocoso o de fondo blando en mares someros, muchas veces restringidos, tal como ocurre con los representantes actuales. Los géneros actualmente vivientes a lo largo de la costa ya se encontraban representados en las faunas cenozoicas (con excepción de *Mytilus* probablemente), si bien el establecimiento de los patrones de diversificación de los mismos y la exacta relación entre las especies fósiles y actuales es difícil de precisar por el momento.



RESUMEN EN INGLÉS

The family Mytilidae Rafinesque, 1815, is a group of bivalves that appeared in the Devonian and includes many recent species. The record of the family is continuous, although they are abundant in it only at a local scale.

The family is clearly delimited from other bivalves by its filibranch gills, its elongate shell with anterior terminal or subterminal umbones, its strongly unequal adductor muscles, of which the anterior one is often missing, and a notable development of the byssus, related to the endobyssate or epibyssate life habit of the majority of the members of this family.

Representatives of this family are common in Cenozoic rocks in Argentina, as reflected in numerous references in the literature. Shells in this group share an array of characters that is relatively uninformative from a taxonomical point of view. They are generally fragile, a fact that accounts in part for the poor preservation of many of them. For these reasons it is frequently difficult to confirm references to the family in the literature, as identification is many times highly uncertain. Additionally, occurrence data is many time uncertain too, when not entirely missing or not available.

As this is an important group among the extant mollusks inhabiting the Atlantic coast nowadays, and as it is potentially useful from a paleoecological point of view –as many species are linked to coastal environments–, knowledge of its history in the area is a prerequisite to understand present geographic distribution patterns and the possible relation between changes in past distribution and paleoceanographic events recorded at that time.

Thus, the general objective of this thesis is to contribute toward the knowledge on the history of this group of bivalves in the southern areas of South America.



The study included material collected from different stratigraphic units exposed mainly in Patagonia, i.e., the Roca (Danian), Río Turbio (Eocene), San Julián (Oligocene), Monte León (Miocene), Estancia 25 de Mayo (Miocene) and Puerto Madryn (Miocene) formations. The material had been previously identified and/or described by different authors as any of a total of 24 species- or subspecies-level taxa occurring in these units. The following names had been used for them: *Mytilus trigonus* Borchert, 1901; *Mytilus wehrlii* Ljungner, 1932; *Mytilus brandmayri* Feruglio, 1937; *Aulacomya* aff. *A. atra* (Molina, 1782); “*Brachidontes magellanicus*” Lam.; *Brachidontes lepidus* (Philippi, 1893); *Brachidontes purpuratus* (Lamarck, 1819); *Brachidontes andinus* (Ortmann, 1900); *Crenella camaronesia* Ihering, 1907; *Gregariella amara* Griffin Parras y Casdío, 2008; *Lithophaga exilis* (Feruglio, 1935); *Lithophaga platzi* (Feruglio, 1935); *Lithophaga* cf. *L. exilis* (Feruglio, 1935); *Lithophaga platensis* (Philippi, 1893); *Lithophaga dalli* (Ihering, 1907); *Modiolus ameghinoi* (Ihering, 1897); *Modiolus arctus* (Feruglio, 1937); *Modiolus aprilis* (Feruglio, 1937); *Modiolus* cf. *M. thomsoni* Zinsmeister, 1984; *Modiolus rionegrensis* (Ihering, 1903); *Modiomytilus argentinensis* Griffin, 1990; *Modiomytilus mercerati* Griffin, 1990; *Modiomytilus? pseudochorus* (Doello-Jurado, 1922); *Modiomytilus? hauthali* (Ihering, 1907).

Original material was identified for each of these taxa, as well as the localities in which they were recorded. Whenever possible, the type locality and stratigraphic occurrence were constrained, and additional material was collected. As a result, twenty-six species were described, classed into nine genera, i.e. *Mytilus? wehrlii*, Ljungner, 1932; *Mytilus? brandmayri* Feruglio, 1937; *Aulacomya* aff. *A. atra* (Molina, 1782); *Aulacomya minuta* n. sp.; *Perna*



patagonica n. sp.; *Perna* sp.; *Brachidontes* cf. *B. rodriguezii* d'Orbigny, 1842; *Crenella camaronesia* Ihering, 1907; *Gregariella amara* Griffin, Parras y Casadío, 2008; *Gregariella andina* (Ortmann, 1900); *Lithophaga* cf. *L. platensis* (Philippi, 1893); *Lithophaga exilis* (Feruglio, 1935); *Lithophaga* cf. *L. exilis* (Feruglio, 1935); *Lithophaga (Diberus) dalli* (Ihering, 1907); *Modiolus camachoi* n. sp.; *Modiolus bruneti* n. sp.; *Modiolus* cf. *M. platensis* (Philippi, 1893); *Modiolus ameghinoi* (Ihering, 1897); *Modiolus arctus* (Feruglio, 1937); *Modiolus rionegrensis* Ihering, 1903; *Modiolus* cf. *M. thomsoni* Zinsmeister, 1984; *Modiolus aprilis* Feruglio, 1937; *Modiomytilus argentinensis* Griffin, 1990; *Modiomytilus mercerati* Griffin, 1990; *Modiomytilus? pseudochorus* (Doello-Jurado, 1922) and *Modiomytilus? hauthali* (Ihering, 1907).

Geographic distribution patterns reflect the preference of extant members of this group for coastal areas, whether rocky or sandy shores. Recent genera now living along the coast were already represented in Cenozoic faunas (except *Mytilus* probably), although their diversification patterns and the exact relation among the fossil species are as yet far from clear.

INTRODUCCIÓN





INTRODUCCIÓN

Los taxones de la familia Mytilidae conforman un grupo de importancia comercial y ambiental acerca del cual se han generado numerosas publicaciones sobre diversos aspectos biológicos, ecológicos y biogeográficos, entre otros, pero cuya taxonomía permanece aún pobremente conocida. Este hecho, naturalmente, va en desmedro de la precisión, resolución y/o incluso validez de las interpretaciones derivadas de los estudios antes mencionados. Entre las disciplinas que se han ocupado de este grupo de bivalvos, la ecología costera y pesquera son posiblemente (aunque no exclusivamente) las que encuentren una mayor y más inmediata aplicación de los resultados. Prácticamente todos los trabajos de ecología intermareal de fondos rocosos necesitan establecer la real identificación de los grupos más numerosos que conforman un ecosistema propio. Los Mytilidae constituyen el grupo más importante de estos ambientes para el desarrollo del ecosistema en sí. Se distribuyen a lo largo de toda la costa argentina en franjas intermareales y submareales.

Los mytilidos se encuentran excelentemente representados en depósitos fosilíferos de las cuencas paleógenas y neógenas de nuestro país. El estudio de los representantes fósiles resulta imprescindible para comprender cabalmente los aspectos morfológicos de las partes duras (conchillas) de los representantes recientes, como asimismo sus patrones de distribución biogeográfica actual. Adicionalmente, la distribución bioestratigráfica y las características paleoambientales de las rocas portadoras de la fauna fósil son herramientas cruciales en la comprensión de la variación ocurrida a lo largo del tiempo en los caracteres taxonómicos utilizados en la construcción de



esquemas clasificatorios del grupo. De tal manera, decisiones taxonómicas en categorías supraespecíficas están sujetas al desarrollo del grupo en tiempos geológicos, el cual indudablemente confirma o rechaza estas hipótesis taxonómicas. Estas temáticas no están resueltas a nivel mundial.

Los moluscos bentónicos constituyen en la actualidad uno de los grupos de invertebrados mejor representados en las costas argentinas. Es lógico pensar entonces que se otorgue dedicación preferencial a estos organismos. Sin embargo, y teniendo en cuenta además la extensión costera del país, son relativamente pocos los trabajos modernos existentes que aborden las faunas malacológicas del Atlántico Sur en general y los mytilidos en particular.

Una comprensión cabal de la diversidad, origen y patrones de distribución actuales de este grupo de bivalvos a lo largo de la costa argentina requiere investigar la diversidad del mismo a lo largo del Cenozoico y la distribución de los distintos taxones en las diferentes unidades estratigráficas. Esto permitiría, eventualmente, dilucidar la historia paleobiogeográfica del grupo en esta región y establecer la antigüedad de los mismos y la relación existente entre su patrón de distribución temporal y los eventos paleogeográficos y paleoceanográficos que tuvieron lugar en las regiones circumanárticas en el Cenozoico.

Los taxones de mytilidos fósiles del Cenozoico de Argentina se han reconocido ya desde las primeras investigaciones sobre moluscos llevadas a cabo durante el siglo XIX. Sin embargo, en la mayor parte de los casos, el material disponible era muy fragmentario y de difícil identificación. Además, la posición estratigráfica de los niveles portadores era por lo menos imprecisa, cuando no completamente incierta. Los mytilidos constituyen una familia de bivalvos bien caracterizada y potencialmente útil desde el punto de vista de la determinación



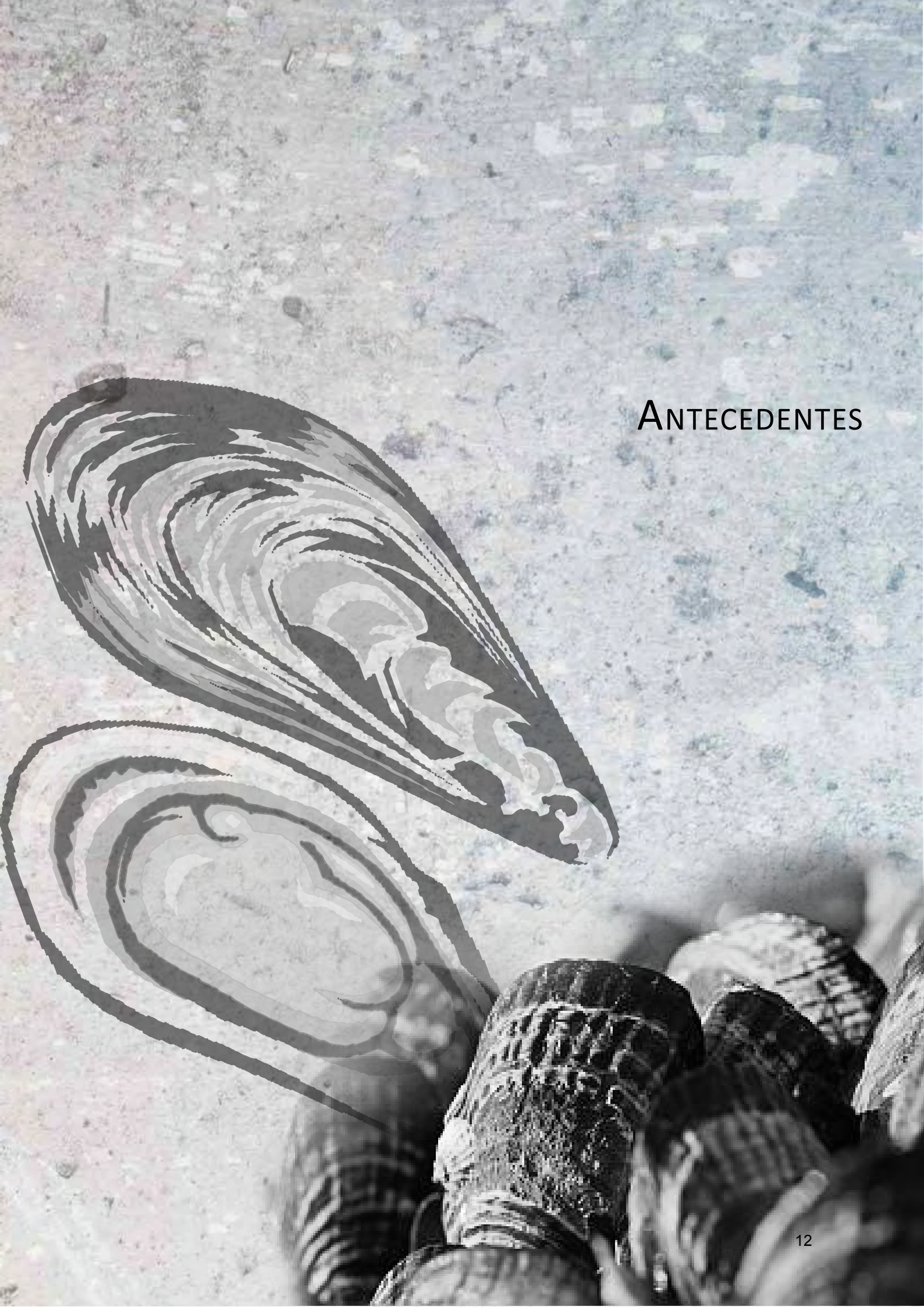
de las condiciones paleoambientales en las cuales se depositaran las rocas portadoras. Sin embargo, esta potencial utilidad sólo puede concretarse si se han delimitado claramente los taxones que aparecen en los diferentes niveles fosilíferos de las unidades portadoras. Además, deben tenerse en cuenta aspectos tafonómicos y la fauna acompañante, y el contexto paleogeográfico en el que se depositaran. En tal sentido, el acotado conocimiento taxonómico acerca de los representantes fósiles de esta familia en rocas del Paleógeno–Neógeno de Argentina, como así también la escases de datos acerca de los niveles portadores, ha sido un impedimento para comprender la diversidad de la familia a lo largo del Cenozoico y, a la vez, indagar en las relaciones entre la presencia de los diversos taxones y los contextos paleoambientales y paleogeográficos en los que ocurren.

Es por ello que el objetivo primario de este trabajo es registrar la presencia de representantes de la Familia Mytilidae en unidades cenozoicas de Patagonia, delimitar claramente los distintos taxones encontrados y caracterizarlos desde el punto de vista paleoecológico, a fin de sentar las bases para una discusión acerca del origen y la historia paleobiogeográfica del grupo en esta parte del continente.

Para tal fin se han revisado las colecciones preexistentes, intentando, cuando fuera posible, determinar la procedencia estratigráfica y geográfica precisa de los mismos. Además, se han examinado localidades seleccionadas en las que afloran unidades cenozoicas portadoras de mytilidos (formaciones Roca, Río Turbio, San Julián, Monte León, Estancia 25 de Mayo y Puerto Madryn). Como resultado, se han descripto e ilustrado 26 taxones (*Mytilus? wehrlii* Ljungner, 1932; *Mytilus? brandmayri* Feruglio, 1937; *Aulacomya* aff. *A. atra* (Molina,



1782); *Perna* sp.; *Brachidontes* sp. cf. *B. rodriguezii* (d'Orbigny, 1842); *Crenella camaronesia* Ihering, 1907; *Gregariella amara* Griffin, Parras y Casadío, 2008; *Gregariella andina* (Ortmann, 1900); *Lithophaga* cf. *L. platensis* (Philippi, 1893); *Lithophaga exilis* (Feruglio, 1935); *Lithophaga* cf. *L. exilis* (Feruglio, 1935); *Lithophaga dalli* (Ihering, 1907); *Modiolus* cf. *M. platensis* Philippi, 1893; *Modiolus ameghinoi* (Ihering, 1897); *Modiolus arctus* (Feruglio, 1937); *Modiolus rionegrensis* Ihering, 1903; *Modiolus* cf. *M. thomsoni* Zinsmeister, 1984; *Modiolus aprilis* (Feruglio, 1937); *Modiomytilus argentinensis* Griffin, 1991; *Modiomytilus mercerati* Griffin, 1991; *Modiomytilus? hauthali* (Ihering, 1907); *Modiomytilus? pseudochorus* (Doello-Jurado, 1922), de los cuales cuatro son especies nuevas (*Aulacomya minuta* n. sp.; *Perna patagonica* n. sp.; *Modiolus camachoi* n. sp.; *Modiolus bruneti* n. sp.). Para cada taxón se ha determinado lo más precisamente posible la procedencia estratigráfica y la distribución geográfica.

The background of the page is a photograph of several oyster shells resting on a rough, grey, and blue textured surface, possibly concrete or stone. The shells are partially open, revealing their inner structure. The lighting is soft, highlighting the textures of both the shells and the ground.

ANTECEDENTES



ANTECEDENTES

Entre los pioneros en el estudio de moluscos en Argentina, Alcide d'Orbigny fue posiblemente la figura más descollante. Este autor resumió en su monumental "*Voyage dans l'Amérique Meridionale*" las observaciones malacológicas realizadas en lo que él mismo denominó Patagonia Septentrional, incluyendo las costas de las provincias de Buenos Aires y Río Negro, hasta la localidad de San Antonio Oeste. En esta obra se describen e ilustran la mayor parte de las especies de moluscos comunes de esa región, incluyendo seis especies de mytilidos.

Las siguientes décadas fueron privilegiadas con expediciones a lo largo del globo que produjeron diversos trabajos acerca de las faunas de moluscos, fundamentalmente Fueguinas y antárticas (King y Broderip, 1832; Gould, 1850; Watson, 1886; Rochebrune y Mabilie, 1889; Melville y Standen, 1907; entre otros). Hermann Strebel (1904, 1908) publicó varios trabajos donde describió gran parte de las especies de la provincia malacológica magallánica. Sowerby (1846), Philippi (1887), Ihering (1897, 1904, 1907, 1914), Cossmann (1899) y Ortmann (1899, 1900, 1902) publicaron las primeras descripciones de moluscos fósiles del Cenozoico de Patagonia, incluyendo algunos las primeras descripciones de mytilidos cenozoicos. Sobre estas descripciones se basaron las más tempranas inferencias de índole biogeográfica, comparando los moluscos fósiles y recientes de Patagonia. Estos autores pioneros se limitaron a catalogar o bien establecer la presencia de los diferentes grupos sin profundizar en las relaciones filogenéticas y/o patrones de distribución de los mismos, cuanto menos en los factores que influyeron en el establecimiento de la actual distribución de la fauna.



Considerando los estudios específicos sobre Mytilidae, recién en 1900 Ihering publicó la primera relación de las especies vivientes de esta familia en América del Sur. Si bien se trata de un trabajo centenario, es un buen análisis regional de esta particular fauna, en el que describió 14 especies y propuso una nueva división agrupando las especies en 11 géneros; también dio una lista completa de los taxones que ocurrían desde el estrecho de Magallanes hasta las Antillas (20 especies); concluyó que de esas 20 especies 11 eran de Antillas y se extendían hasta Brasil e incluso alguna hasta Patagonia, pero ninguna especie habitaba la provincia Magallánica y la provincia Antillana a la vez; también hizo referencia a formas antárticas de *Mytilus* (actualmente *Mytilus*, *Aulacomya* y *Choromytilus*), que se encuentran distribuidas desde el estrecho de Magallanes a ambos lados de las costas patagónicas, sugiriendo que esta amplia distribución solo pudo pasar en tiempos cuando Antártida estaba más conectada con América del Sur. Además, observó que estas especies se distribuyen en Islas Kerguelén, Nueva Zelanda y otras regiones en las que no se puede explicar la migración sin recurrir a condiciones geográficas diferentes para Antártida durante el Cenozoico.

La última revisión local de las especies vivientes de bivalvos mytilidos en aguas argentinas pertenece a Castellanos y data de hace más de 50 años (Castellanos, 1957). En este trabajo se revisó la sinonimia de la familia, concluyendo que existían 11 nombres específicos válidos reunidos en 7 géneros. Este trabajo estuvo mayormente basado en uno previo realizado por Lamy (1936), hace más de 70 años, en el que se estudiaron los Mytilidae vivientes depositados en el Museo Nacional de París. Sin embargo, a pesar de haber sido olvidado en los trabajos posteriores, el trabajo que definió el rumbo



de la taxonomía de esta familia en América del Sur es el publicado por Soot-Ryen en 1955. Este autor estudió los mytilidos coleccionados durante la expedición Allan Hancock en la costa del océano Pacífico desde Oregon hasta Perú. En el prefacio, el autor indica: “*I am not satisfied with the treatment of genera such as Brachidontes, Hormomya, Crenella and Modiolus, and I believe that new material and a careful study of these groups, which is highly needed, is necessary before doubtful questions can be satisfactorily settled*”. Medio siglo más tarde esta realidad no ha cambiado. De todos modos, éste trabajo fue la base que más tarde sería usada para generar el capítulo referido a Mytilidae en el *Treatise of Invertebrate Paleontology* (Soot-Ryen en Cox *et al.*, 1969), obra fundamental para todo estudio taxonómico de bivalvos fósiles y actuales.

La gran variabilidad que muestra la conchilla de los bivalvos propuestos como tema de estudio ha sido una de las principales causas de que la taxonomía del grupo siga aún en un estado relativamente confuso, en la que las numerosas especies fósiles y actuales aún no han podido ser correctamente delimitadas, y por ende la proliferación de nombres tanto genéricos como específicos es una característica sobresaliente del grupo. Esta variabilidad, fuente aparente de caracteres para la clasificación en estos bivalvos, ha enmascarado la utilidad de otros caracteres que posiblemente fueran más importantes a la hora de establecer las afinidades del material estudiado. Si bien algunos autores (ej., Soot-Ryen, 1955) han delineado algunos de los rasgos anatómicos más significativos desde el punto de vista taxonómico (ej., el desarrollo ontogenético de la ornamentación, desarrollo de los senos bisales, tipo de puente resilial, etc.), la exacta significación de estos aún no ha sido evaluada. De todas formas, su relativa estabilidad los torna útiles en la discriminación específica,



dándole una mayor coherencia a los grupos identificados y por lo tanto haciéndolos más útiles para eventuales estudios filogenéticos dentro de la familia.

Las 26 especies nominales fósiles descriptas para el Cenozoico de Argentina también han sido basadas en caracteres imprecisos y, en general, utilizando material cuyo estado de preservación distaba de ser el adecuado para la identificación de los caracteres necesarios para una correcta asignación taxonómica. Contribuyendo además a esta situación de incertidumbre acerca del estatus de casi todas las especies, estuvo siempre el factor de que los niveles estratigráficos de donde fuera coleccionado el material permanecían, en el mejor de los casos, indeterminados, cuando no desconocidos.

A pesar de lo dicho y solo en comparación con los grupos actuales los taxones fósiles fueron estudiados en alguna medida en forma más exhaustiva, aunque sin una unidad conductora que estableciera claramente las diferencias a nivel genérico. Está pendiente todavía una revisión a nivel genérico y regional.

Si bien los estudios moleculares han avanzado en los últimos años en forma veloz (Adamkewicz *et al.*, 1997; Harper *et al.*, 2001), de ninguna manera se puede decir que reemplazan los trabajos clásicos de anatomía y morfología. Son claramente complementarios. De esta forma el investigador sistemático actualmente busca determinar la correlación entre la ecología, la morfología, la época de la divergencia taxonómica del grupo bajo estudio y la dirección evolutiva del mismo. Las inferencias relativas a estos dos últimos aspectos requieren sin duda datos complementarios tanto desde el campo de la paleontología, como desde la geología.

METODOLOGÍA DE TRABAJO





METODOLOGÍA DE TRABAJO

La metodología seguida en este estudio comprendió los pasos usuales de un tratamiento sistemático como el propuesto. Incluyó tareas de campo, de laboratorio, de gabinete y consulta de repositorios.

Tareas de campo

Con el objetivo de recolectar nuevo material de mytilidos en el área de estudio, se realizaron cinco campañas a los afloramientos del Paleógeno-Neógeno de Patagonia, lapso representado por las formaciones Roca, Río Turbio, San Julián, Monte León, Estancia 25 de Mayo y Puerto Madryn. Estas campañas se realizaron durante Febrero de 2010, Mayo de 2011, Febrero de 2012 y Marzo de 2013 y Septiembre de 2013.

En primer término se examinaron las localidades clásicas ya descritas desde el siglo XIX, entre las que se cuentan aquellas aledañas a las ciudades de General Roca, San Julián (Gran Bajo de San Julián, Cabo Curioso, Playa La Mina, Nido de Águilas), Puerto Santa Cruz (Monte Entrada, Punta Quilla, Monte León, Las Cuevas, Yegua Quemada, Jack Harvey, Monte Observación), Calafate (Estancia 25 de Mayo, Estancia Quien Sabe), Río turbio (Río Turbio, Cancha Carrera, Estancia La Escondida), Puerto Madryn (Cerro Avanzado, Cerro Prismático, Puerto Pirámides, Punta Ninfas). Asimismo, se efectuó un reconocimiento de otras posibles localidades en las que pudieren aflorar rocas de esta edad portadoras de faunas con mytilidos.

En las localidades Yegua Quemada (Formación Monte León, Punta Pirámides y Punta Ninfas (Formación Puerto Madryn) se levantaron perfiles estratigráficos de detalle con el objetivo de obtener un registro exacto de la procedencia del



material en estudio, analizando en cada nivel las características sedimentológicas del nivel muestreado y el contenido fosilífero como asimismo los atributos tafonómicos del material hallado. Las secciones fueron medidas con báculo de Jacob. También se utilizaron perfiles publicados previamente por algunos autores, siendo el caso de las localidades estudiadas en Formaciones Roca (Griffin *et al.*, 2008), Formación Río Turbio (Griffin, 1988), Formación San Julián (Parras y Casadío, 2005) y Formación Estancia 25 de Mayo (Griffin, 1988). En cada uno de estos perfiles se identificaron los niveles portadores de mytilidos y en las localidades referibles a la Formación San Julián (Nido de Águila y Cabo Curioso) se hizo un muestreo del contenido fosilífero.

Para la extracción de material se utilizó piqueta, pico, pala, cepillo. Los ejemplares extraídos fueron envueltos en papel, rotulados y guardados en bolsas de polipropileno para su traslado.

A lo largo de las sucesivas campañas se recolectaron numerosos especímenes (valvas articuladas, desarticuladas, enteras y fragmentadas, conchillas y moldes) de mytilidos.

El material estudiado ha sido recolectado por el Lic. Santiago F. Genta Iturrería, Dr. Miguel Griffin, Dra. Ana Parras, Dr. Silvio Casadío, Dr. Martín Rodríguez Raising y se encuentra actualmente depositado en las colecciones del Museo de La Plata (**MLP**) y Museo Paleontológico "Egidio Feruglio" (**MPEF-PI**) de la ciudad de Trelew, provincia de Chubut.



Tareas de Laboratorio

Las muestras fueron separadas por localidades y por niveles dentro de cada localidad. Luego de desembalar el material se procedió a limpiar las muestras (remoción de sedimento) mediante martillo neumático, agujas, lavado y cepillado. Por último se depositó cada ejemplar en cajas con sus respectivos números provisorios de campo.

El material fue fotografiado utilizando cámaras digitales Nikon, Leica y Panasonic. Algunas piezas fueron fotografiadas varias veces haciendo focos en distintos puntos, en algunos casos mediante el uso de una Lupa Binocular Leica, luego se procedió a hacer una imagen multifocal con programas de computación específicos.

Tareas de gabinete

En primera instancia se recopiló la bibliografía pertinente sobre la sistemática de mytilidos cenozoicos y actuales del mundo, haciendo énfasis en América del Sur y otras regiones del hemisferio sur. También se recopiló bibliografía sobre las unidades estratigráficas estudiadas.

Luego se realizó una descripción morfológica detallada del material. Con el objetivo de realizar una correcta determinación taxonómica de cada espécimen se realizó una caracterización morfológica detallada de cada uno de ellos utilizando lupa binocular y calibre.

Se utilizaron la terminología morfológica y las clasificaciones publicadas por Soot-Ryen (1955) y Cox *et al.* (1969).



Consultas de repositorio

Para complementar el material colectado para esta tesis, se revisaron varias colecciones paleontológicas de moluscos del país y se consultaron algunas del extranjero. También se revisaron colecciones de mytilidos actuales.

Las colecciones visitadas fueron las siguientes:

- Colección de la División Paleozoología Invertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata (MLP).
- Colección Nacional de Paleoinvertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN-Pi), en especial la colección Ihering.
- Colección de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa (GHUNLPam)
- Colección de la División Invertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Se consultaron las siguientes colecciones:

- Colección de Geología y Paleontología "Giovanni Capellini" de la Universidad de Bologna (BOL).
- Colección del Paleontological Research Institute, Ithaca, Nueva York (PRI).
- Colección del Evolutionsmuseet de la Universidad de Uppsala, Suecia (PMU).

MARCO GEOLÓGICO





MARCO GEOLÓGICO

INTRODUCCIÓN GENERAL

Durante el Cenozoico la Patagonia fue inundada por varias transgresiones atlánticas que alternaron con períodos de sedimentación no marina y erosión (Malumián, 1999), quedando registrados un período regresivo dentro de una transgresión iniciada durante el Maastrichtiano y otros cuatro ciclos transgresivo-regresivos, acaecidos en el Eoceno medio tardío, Oligoceno tardío, Mioceno temprano y Mioceno medio (Malumián y Náñez, 2011) o tardío (Scasso *et al.*, 2001; Pérez, 2013)

Estas transgresiones, de carácter somero, cubrieron gran parte de del territorio patagónico por un período reducido de tiempo (Malumián, 1999; Malumián y Náñez, 2011). Las sedimentitas depositadas durante las mismas afloran en diferentes localidades de Patagonia, estando contenidas en varias unidades litoestratigráficas de las cuencas Neuquina, del Colorado, de Península de Valdés, y Austral (Figura 1).

La primera transgresión es la que ocurrió durante el Maastrichtiano, coincidiendo con un período de reducida actividad tectónica y magmática (Malumián y Náñez, 2011). Fue la transgresión atlántica más grande reconocida en Patagonia, cubriendo la Patagonia extraandina y la Plataforma Continental Argentina. No llegó a alcanzar gran profundidad y dio lugar a ambientes someros de plataforma. Este mar se mantuvo hasta el Daniano, cuando comenzó la fase regresiva de este ciclo. Durante esta fase se depositaron sedimentos en las cuencas Neuquina (ej., Formación Jagüel, Formación Roca), del Colorado (ej. Formación Pedro Luro), del Golfo de San Jorge (ej., Formación Salamanca,) y Austral (ej., Formación Cerro Dorotea,



Formación Campo Bola) (Malumián, 1999; Náñez y Malumián, 2008; Malumián y Náñez, 2011; del Río *et al.*, 2011).

Durante el Paleoceno tardío y el Eoceno temprano se produjo un período erosivo y continental debido a una regresión sincrónica con la actividad magmática, originando una discordancia generalizada en la Plataforma Patagónica (Malumián, 1999; Malumián y Náñez, 2011). Este evento fue seguido por una transgresión durante el Eoceno medio tardío –menor en magnitud a la del Maastrichtiano– que quedó registrada en la cuenca Austral (ej. Formación Man Aike, Formación Río Turbio) y en la zona *offshore* de la cuenca del Colorado (Malumián y Náñez, 2011). Malumián (1999) incluyó en este ciclo a la Formación Arroyo Verde (cuenca de Península de Valdés) pero esto fue posteriormente descartado debido a que el desarrollo de la Dorsal Atlántica Patagónica habría impedido el influjo de aguas marinas a las cuencas de Península de Valdés y del Golfo de San Jorge (Malumián y Náñez, 2011).

Durante el Oligoceno tardío ocurrió una transgresión de poca extensión y aguas muy someras, cuya mayor expresión se encuentra en la cuenca Austral (ej. Formación San Julián). Esta transgresión también se encuentra representada en la cuenca del Colorado (ej. Formación Elvira) (Malumián y Náñez, 2011). Durante el Mioceno temprano se produjo una transgresión de gran magnitud, caracterizada por depósitos silicoclásticos con abundante contenido de ceniza volcánica, depositados en aguas someras. Esta transgresión se registra en la cuenca cuenca Austral (ej. Formación Estancia 25 de Mayo, Formación Monte León), cuenca del Golfo de San Jorge (ej. Formación Chenque) y cuenca de Península de Valdés (ej. Formación Gaiman) (Malumián y Náñez, 2011).

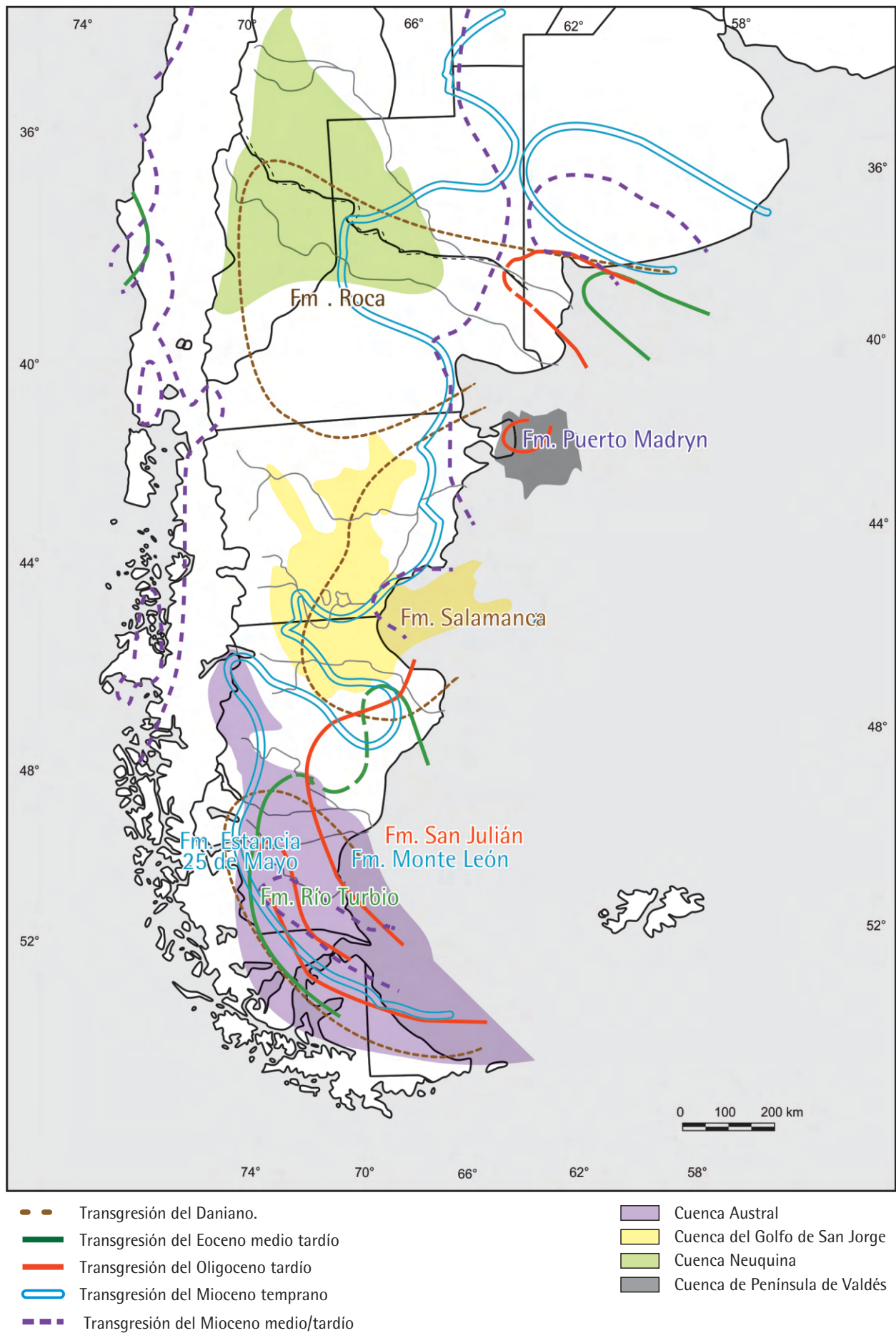


Figura 1: Cuencas sedimentarias y transgresiones del Atlántico durante el Cenozoico en Patagonia (modificado de Malumíán y Náñez, 2011), indicando las unidades estratigráficas portadoras del material estudiado.



La última de las transgresiones, acaecida durante el Mioceno medio (Malumián y Náñez, 2011) o tardío (Scasso et. al., 2001; Pérez, 2013), se encuentra poco representada en Patagonia, aunque cubrió el centro y norte de Argentina.

Quedó registrada en la cuenca del Colorado (ej. Formación Barranca Final), cuenca de Península de Valdés (ej. Formación Puerto Madryn) y cuenca Austral (ej. Formación Carmen Silva).

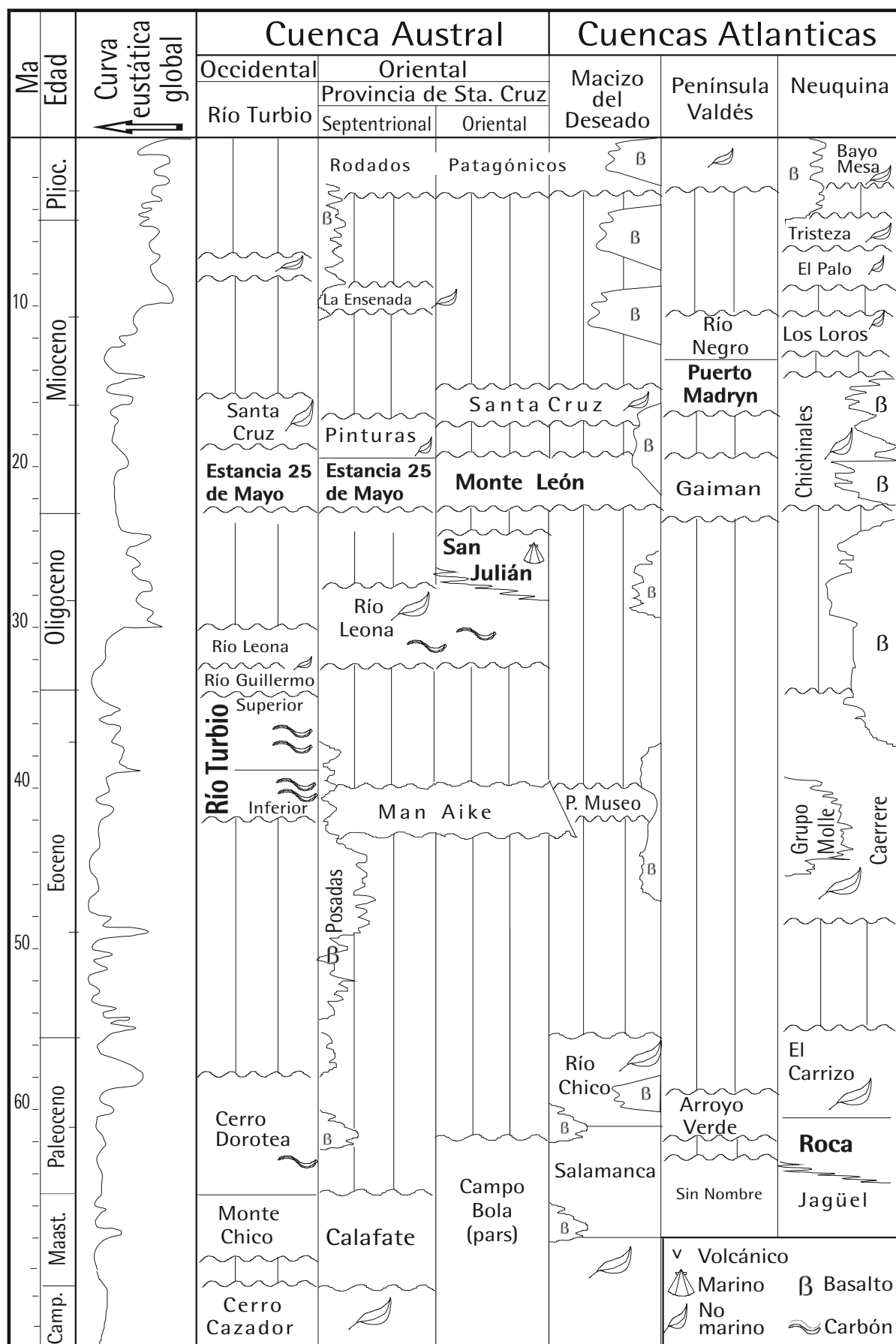
Las relaciones estratigráficas de las unidades estudiadas en este trabajo se representan en el Cuadro 1.

UNIDADES ESTRATIGRÁFICAS

Formación Roca (Weaver, 1927)

El primero en referirse a los estratos fosilíferos de la Formación Roca fue Döring (1882). Posteriormente, Roth (1899) publicó por primera vez la presencia de fósiles marinos en estratos cercanos a General Roca, los cuales fueron examinados y descriptos por Burckhardt (1901). A principios del siglo XX, los trabajos de Ihering (1902, 1903, 1904, 1907), que incluyeron la descripción de numerosas nuevas especies, enriquecieron considerablemente el conocimiento de esta fauna. Ihering (1903) incluyó a la misma en el “Étage Rocanéen” o “Edad Rocanense”.

Windhausen (1914) publicó una de las primeras descripciones sedimentológicas de la unidad. Weaver (1927) la formalizó, llamándola “Roca Formation” en un trabajo donde registró por primera vez en la misma el género *Baculites* Lamarck, 1801.



Cuadro 1: Relaciones estratigráficas entre las unidades cenozoicas marinas de Patagonia. Modificado de Malumián y Nánéz, 2011.



Posteriormente, numerosos autores contribuyeron al conocimiento de la fauna de moluscos contenida en la unidad (Fossa-Mancini, 1938; Casadío, 1998; Griffin *et al.*, 2008; del Río *et al.*, 2007, entre otros). Se han registrado además decápodos (Feldmann *et al.*, 1995), equinoideos (Parma y Casadío, 2005) y microfósiles (Bertels, 1970, 1973, 1974, 1980; Concheyro y Náñez, 1994; Concheyro, 1995).

La Formación Roca se encuentra expuesta en la cuenca Neuquina. Esta cuenca está ubicada en el área centro-occidental de Argentina entre los 32° y 40° de latitud Sur y posee una extensión de alrededor de 120.000 km² (Howell *et al.*, 2005). Al sur de los 35° la cuenca se expande hacia el este formando el denominado “engolfamiento Neuquino” de unos 600 km de extensión en sentido norte-sur y 300-400 km en sentido este-oeste (Legarreta y Gulisano, 1989; Legarreta y Uliana, 1991). Para el Jurásico y Cretácico Temprano se reconoce una gran área marina andina conectada al Pacífico (Legarreta y Gulisano, 1989). Luego, durante el Cretácico Tardío, la sedimentación en ambientes marinos ocurrió debido a una transgresión procedente del océano Atlántico (Parras *et al.*, 1998; Casadío *et al.*, 1998).

La Formación Roca aflora tanto en el área andina (provincias de Mendoza y Neuquén) como en la oriental (provincias de La Pampa y Río Negro) (Casadío, 1998; Parras *et al.*, 1998; del Río *et al.*, 2011). La unidad está compuesta principalmente por calizas, pelitas y areniscas calcáreas con un abundante contenido fosilífero, pero varía litológicamente dependiendo de la posición paleogeográfica en la cuenca. En las secciones más orientales el espesor de los depósitos carbonáticos es de aproximadamente 25 metros. En particular, las secciones ubicadas en las cercanías de General Roca-Lago Pellegrini están



compuestas por intercalaciones de areniscas calcáreas, pelitas calcáreas y calizas con abundantes fragmentos esqueléticos. En el área de Huantraicó los espesores llegan a 150 metros, y en esta localidad, como así también en Auca Mahuida, se reconocen rudstones, packstones y grainstones, intercaladas con calcarenitas arenosas y pelitas calcáreas. Estas últimas poseen una geometría lenticular y representan canales de mareas o cuerpos biohermales (del Río *et al.*, 2011 y referencias allí citadas).

En el sur de la provincia de Mendoza los espesores varían entre 60 y 90 m, estando compuesta la unidad por mudstones, packstones y grainstones con algunas intercalaciones de pelitas macizas o finamente laminadas o areniscas calcáreas macizas o con estratificación planar (Parras *et al.*, 1998). La sucesión depositada en esta región noroeste de la cuenca representa un ambiente submareal a intermareal, reconociéndose facies de barras y canales de marea (Parras *et al.*, 1998).

La edad de la unidad en las diferentes localidades ha sido una de las cuestiones más controversiales de la estratigrafía del límite Cretácico/Paleógeno en Argentina, ya que su naturaleza diacrónica no había sido notada (Casadío *et al.*, 1998; Parma y Casadío, 2005).

En base a análisis de material macropaleontológico y micropaleontológico fue asignada una edad maastrichtiana a las sedimentitas referibles a la unidad y depositadas al noroeste de la cuenca (Casadío, 1998; Parras *et al.*, 1998). En tanto, en la región central y sur las mismas fueron asignadas al Daniano (Casadío, 1998 y referencias allí citadas; del Río *et al.*, 2011 y referencias allí citadas).



Las localidades de donde proceden los especímenes estudiados son La Amarga ($36^{\circ}33'S-68^{\circ}9'O$), Cerros Bayos ($37^{\circ}40'S-67^{\circ}30'O$) y General Roca ($39^{\circ}00'S-67^{\circ}32'O$) (Figura 2a).

La sección expuesta en La Amarga, presenta 11 metros de espesor. Comienza con pelitas conteniendo abundantes invertebrados fósiles, principalmente bivalvos, gasterópodos y cefalópodos. En la parte media de la sección se intercala un estrato de wackestone a grainstone bioclástico. La sección culmina con areniscas medias, masivas en la base y con estratificación entrecruzada tabular planar hacia el techo. Los especímenes estudiados provienen del contacto entre las pelitas y las calizas, aproximadamente a los 4 metros desde la base de la sección (Figura 2b).

La sección Cerros Bayos, de aproximadamente 32 metros de espesor, presenta pelitas, con delgadas intercalaciones de wackstones y packstones, conteniendo abundantes invertebrados fósiles, principalmente bivalvos, gasterópodos y cefalópodos. Hacia arriba las intercalaciones de calizas son cada vez más frecuentes y potentes, hasta hacerse dominantes. Los especímenes estudiados provienen de niveles pelíticos, como así también de packstones y grainstones, ubicados entre los 7 y 19 metros, desde la base de la sección (Figura 2c).

En la sección General Roca, afloran aproximadamente 28 metros de pelitas calcáreas, masivas o finamente laminadas, con intercalaciones de packstones a grainstones bioclásticos, conteniendo abundante invertebrados fósiles, principalmente bivalvos, gasterópodos, cefalópodos y equinodermos. El material estudiado procede de un nivel pelítico ubicado a 16 metros, aproximadamente, desde la base de la sección (Figura 2d).

REFERENCIAS

Litología



Pelitas (P)



Areniscas (A)



Conglomerados y areniscas conglomerádicas (C)



Areniscas bioclásticas



Calizas

Estructuras



Estratificación entrecruzada en artesa



Estratificación entrecruzada tabular tangencial



Estratificación entrecruzada tabular planar



Laminación



Laminación heterolítica



Óndulas



Concreciones



Intraclastos



Toba



Carbón

Fósiles



Invertebrados marinos



Fragmentos vegetales

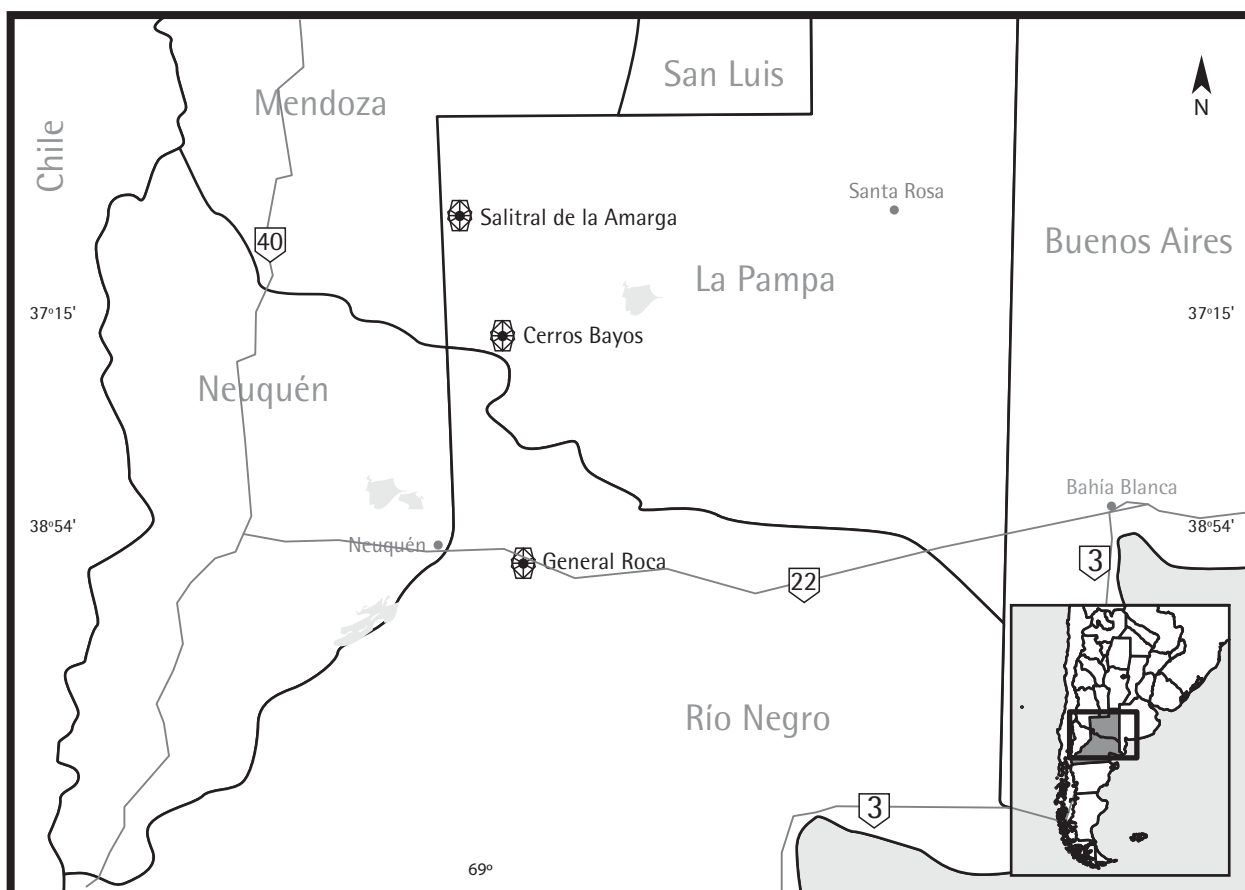


Trazas fósiles



Nivel de procedencia del material estudiado

Referencias de los perfiles estratigráficos ilustrados en las figuras 2b-d, 3b-e, 4b-c, 5b, 6b-f, 7b-c.



2.a

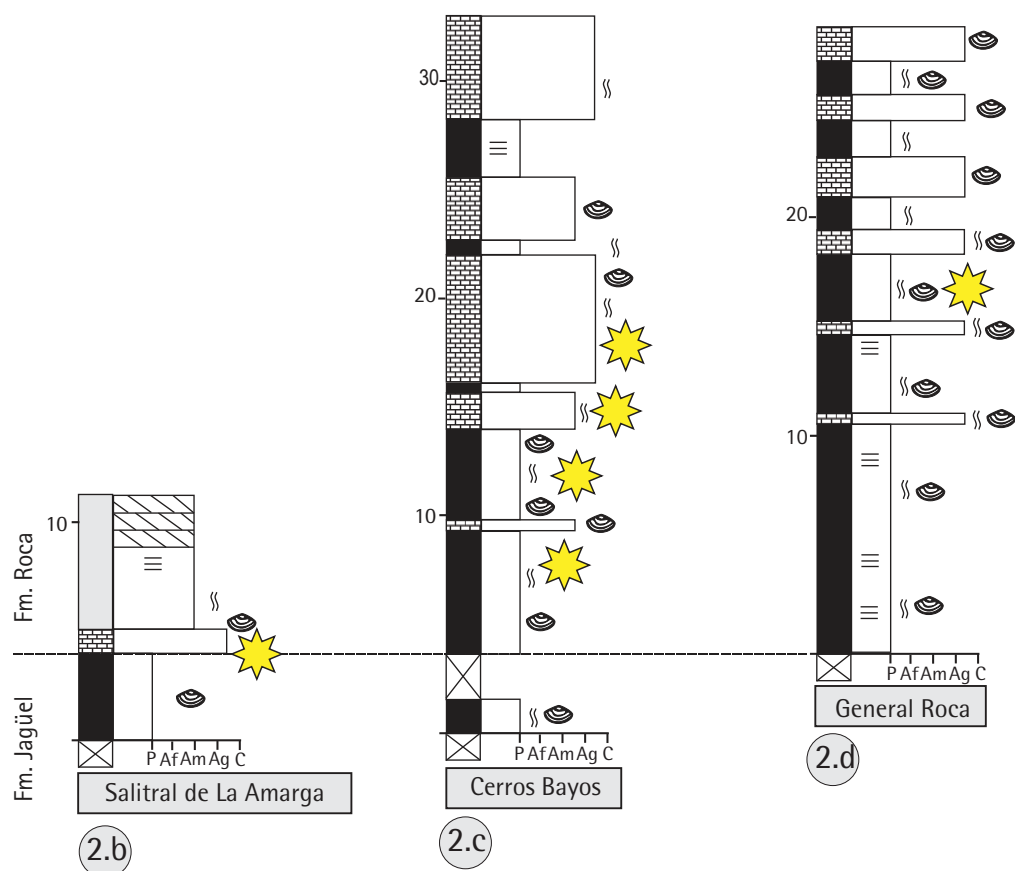


Figura 2.a: Ubicación de las localidades de la Formación Roca portadoras del material estudiado. 2.b: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Salitral de la Amarga. 2.c: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Cerros Bayos. 2.d: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera General Roca. Modificado de Griffin et al., 2008. Escala vertical en metros.



Formación Río Turbio (Hünicken, 1955)

Steinmann (1883) fue el primero en documentar la existencia de depósitos terciarios a lo largo de la región sudoeste de la Provincia de Santa Cruz en la Patagonia sur. Luego, varios autores mencionaron la presencia de rocas terciarias en el área (Ameghino, 1890; Mercerat, 1893, 1896; Hauthal, 1898; Windhausen, 1924; Feruglio en Fossa Mancini *et al.*, 1938).

Brandmayr (1945) distinguió en su “Magallanense” una sección en la parte inferior con fauna marina, restos de vegetales y un manto de carbón.

Posteriormente Hünicken (1955) acotó los Estratos del Río Turbio a la sección inferior mayormente marina.

La Formación Río Turbio se caracteriza por sus areniscas verdosas azuladas, compactas, de grano grueso y estratificación entrecruzada, con intercalaciones de conglomerados gruesos a finos y arcillitas grises y concreciones calcáreas en la parte superior. Como es interpretada actualmente (Riccardi y Roller, 1980; Rodríguez Raising, 2010), comprende aproximadamente 550–600 metros de sedimentos continentales y marinos en los cuales se pueden distinguir dos secciones. La sección inferior está compuesta por aproximadamente 290 metros de conglomerados y areniscas medias a gruesas. En el área de Sierra Dorotea consiste en dos estratos marinos separados por un tercer estrato con plantas bien preservadas y dos capas de carbón. El estrato marino más bajo es rico en contenido fósil, aunque la preservación no es buena. Los fósiles son escasos en la capa marina más alta. En el área de Estancia Cancha Carrera, la sección baja está representada solo por facies marinas. La sección superior de la Formación Río Turbio comprende 290–340 metros de areniscas medias a finas en la base y limolitas hacia el tope



de la sección. Estos sedimentos están ordenados en cuatro capas alternantes de estratos continentales y marinos; las dos marinas son ricas en contenido fósil, con conchillas muy bien preservadas en algunos casos. En Cancha Carrera esta sección es más potente que en el área más occidental de Sierra Dorotea, donde los procesos erosivos han sido probablemente más intensos; contiene dos niveles de carbón, uno de ellos alcanzando los 2 metros de espesor (Griffin, 1988).

La Formación Río Turbio cubre la Formación Cerro Dorotea y es cubierta en discordancia por la Formación Río Guillermo.

En la base de la unidad se reconoció un ambiente estuárico (González Estebanet *et al.*, 2012). La sedimentología y quistes de dinoflagelados sugieren, para la parte media de la misma, condiciones marinas, mientras que las especies de diatomeas registradas corresponden a asociaciones típicas de agua salobres y dulceacuícola (González Estebanet *et al.*, 2012). La sección superior de la unidad se caracteriza por un ambiente marino somero a litoral (Rodríguez Raising, 2010;). Pearson *et al.* (2012), propusieron para los términos superiores ambientes de estuario dominado por mareas y de planicie costera.

La unidad se caracteriza por portar una rica y diversa fauna marina en la que predominan moluscos bivalvos (Hünicken, 1955; Griffin, 1990, 1991). Presenta siete niveles con restos vegetales que representan 141 especies, 131 de las cuales provienen de dos de los tres niveles pertenecientes al miembro inferior; entre las plantas hay filicíneas, coníferas y dicotiledóneas (Hünicken, 1967; Malumián *et al.*, 2000).



La edad máxima de la unidad está dada por los primeros registros de varias especies de *Hystrichokolpoma* (*H. rigaudiae*, *H. truncatum* y *H. spinosum*), registradas a los 52,4 Ma en testigos ODP 189 del mar de Tasmania. La edad mínima está sugerida por la presencia de *Histrychospaheridium tubiferum* con la última ocurrencia confirmada a los 47 Ma (Rodríguez Raising, 2010 y referencias allí nombradas).

Las localidades de donde proceden los especímenes estudiados son, Río Turbio (51°32'31.72"S–72°18'35.28"O), Estancia La Primavera (51°29'23.21"S–72°14'34.82"O), Cancha Carrera (51°17'52.88"S–72°14'17.61"O) y Cancha Carrera 2 (51°15'38.39"S–72°12'59.30"O) (Figura 3a).

En la localidad Río Turbio aflora un espesor de 225 metros asignables a la sección superior (*sensu* Hünicken, 1955) de la Formación Río Turbio. Los 80 metros basales comprenden areniscas de grano mediano a grueso hasta conglomerádicas, con niveles portadores de moluscos marinos, algunos de ellos en concreciones, y también niveles bioturbados. El material estudiado proviene del tope de la sección inferior. La parte media del perfil se caracteriza por una sucesión de areniscas finas a gruesas, a veces bioturbadas, con abundantes moldes de bivalvos y gastrópodos, con intercalaciones de pelitas laminadas. Algunas de las intercalaciones pelíticas son carbonosas y presentan restos vegetales. La parte superior del perfil se caracteriza por arcilitas y areniscas limolíticas (algunas conteniendo briznas vegetales) con intercalaciones de capas de carbón. Presenta niveles intercalados de areniscas de grano fino hasta sabulíticas, algunas de las cuales contienen bancos de ostras (Figura 3b).



La sección Estancia La Primavera tiene 38 metros referibles a la sección superior de la Formación Río Turbio. Comienza con areniscas de grano mediano a fino, estratificadas en la base y haciéndose macizas hacia el techo. Por encima hay un conglomerado fino con clastos redondeados, matriz cementada y restos dispersos de conchilla fragmentada; hacia la parte media se intercala un banco de ostras del que se extrajo parte del material estudiado. Continúan intercalaciones de areniscas de grano grueso a sabulítico conteniendo restos bien preservados de moluscos y areniscas finas algunas de las cuales presentan restos de bivalvos en posición de vida (Figura 3c).

La sección Cancha Carrera posee aproximadamente 102 m de espesor referibles a la parte alta de la sección superior de la Formación Río Turbio. Los primeros 30 metros incluyen una sucesión de areniscas medias a gruesas, con diferentes grados de consolidación, a las que suceden delgados niveles de arenisca fina, pelitas y carbón. El tramo superior se caracteriza por areniscas medias a gruesas hasta conglomerádicas, con niveles fosilíferos (de donde procede el material estudiado), que se hacen finas hacia el techo (Figura 3d).

La sección expuesta en la localidad Cancha Carrera 2, presenta 29,5 metros de espesor y es asignable a la sección inferior de la Formación Río Turbio. Predominan areniscas medias a gruesas intercaladas con areniscas medias a finas poco consolidadas. En la base se observan delgados lentes con restos de moluscos bien preservados de donde proviene parte del material estudiado. Hacia arriba presenta areniscas medias a gruesas, macizas, muy bioturbadas, portadoras de moldes de grandes bivalvos de donde proviene parte del material estudiado (Figura 3e).

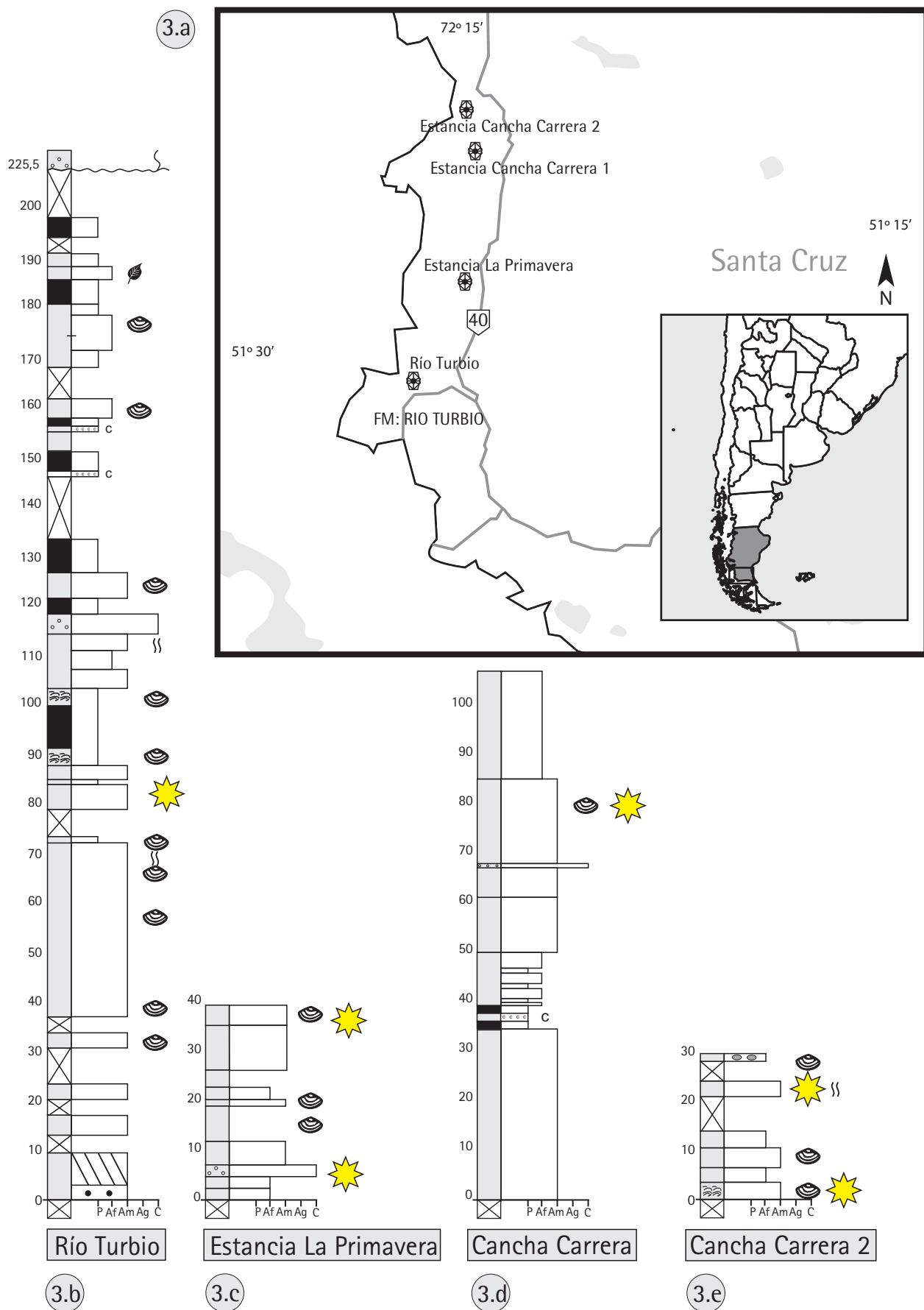


Figura 3.a: Ubicación de las localidades de la Formación Río Turbio portadoras del material estudiado. 3.b: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Río Turbio. 3.c: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Cancha Carrera. 3.d: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Cancha Carrera 2. 3.e: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Estancia La Primavera. Modificado de Griffin, 1988. Escala vertical en metros.



Formación San Julián (Bertels, 1970)

Las rocas sedimentarias marinas depositadas durante las ingresiones del Oligoceno y el Mioceno han sido tradicionalmente descriptas y agrupadas bajo el nombre de “Patagoniano” o “Patagoniense”. La parte inferior del “Patagoniense” está representada por las rocas sedimentarias marino-someras de la Formación San Julián. La edad y el nombre formal de esta unidad han sido controvertidas desde que fue visitada por Darwin en la primera mitad del siglo XIX (Darwin, 1846; Ameghino, 1896, 1898).

Las discusiones sobre la estratigrafía y la edad del “Patagoniense” se dividieron en dos hipótesis principales. Hatcher (1900) y Ortmann (1902) entendían que los estratos del “Patagoniense” representaban una única sucesión estratigráfica continua. Mientras que Ameghino (1898) y Feruglio (1949) interpretaron que estaba compuesto por dos unidades (Juliense y Leonense).

Bertels (1970), en un trabajo donde estudió la estratigrafía del “Patagoniense”, nombró formalmente por primera vez a las formaciones San Julián y Monte León para incluir los pisos Juliense y Leonense de Ameghino (1898).

Simultáneamente, Stipanovic y Methol (1972), siguiendo las ideas de Hatcher y Ortmann, nombraron al “Patagoniense” “Formación Patagonia”, denominación que fue usada por varios autores entre los años 1972 y 1980. Actualmente es aceptada la división litoestratigráfica formal realizada por Bertels (1970).

La localidad tipo de la Formación San Julián es el Cerro Meseta Chica localizado al sudoeste de Puerto San Julián en el Gran Bajo de San Julián. Esta formación fue dividida por Bertels (1977) en dos miembros, el más bajo Miembro Gran Bajo y el más alto Miembro Meseta Chica.



El Miembro Gran Bajo se apoya discordantemente sobre el Grupo Bahía Laura de edad jurásica. El Miembro Meseta Chica suprayace al Miembro Gran Bajo y es cubierto por la Formación Monte León (Mioceno temprano) (Parras y Casadío, 2005).

La Formación San Julián aflora en las áreas del Gran Bajo de San Julián y Puerto San Julián y consiste en aproximadamente 32 metros de areniscas pardo-amarillentas y fangolitas que forman el Miembro Gran Bajo, y hasta 15 metros de arenitas de tamaño fino a medio, de color pardo-amarillento a verde, y areniscas bioclásticas (típicamente “rudstones” y “floatstones”) que representan el Miembro Meseta Chica (Parras *et al.*, 2012). El contenido fósil consiste principalmente de bivalvos, gastrópodos, braquiópodos, equinoideos, decápodos, cirripedios, briozoos, dientes de tiburón y en algunos niveles se pueden ver hojas y fragmentos de madera (del Río, 2004; Parras y Casadío, 2005).

La edad de esta unidad ha sido debatida durante las últimas décadas, variando entre el Eoceno y el Oligoceno (Bertels, 1970, 1977; Náñez, 1988, entre otros).

En los últimos años Barreda (1997) en base a palinomorfos y Náñez *et al.* (2009), en base a foraminíferos, estimaron una edad oligocena tardía.

Dataciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ sobre valvas de *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann) procedentes de seis concentraciones esqueléticas presentes en ambos miembros de esta unidad, indicaron que la misma se habrían depositado entre los 25 y 23 Ma (Parras *et al.*, 2008, 2012).

La naturaleza de las litofacies y la fauna fósil sugieren para el Miembro Gran Bajo un ambiente de planicie costera a plataforma somera dominada por arenas e influenciada por mareas y para el Miembro Meseta Chica un ambiente



de plataforma arenosa somera influenciada por olas (de tormenta y de buen tiempo) (Parras y Casadío, 2005).

Las localidades de donde proceden los especímenes estudiados son Nido de Águila (49°36'16"S–68°13'50"O) y Cabo Curioso (49°13'8"S–67°40'20"O) (Figura 4a).

En la sección Nido de Águila, de aproximadamente 16 metros de espesor, afloran areniscas finas a medias y areniscas calcáreas bioclásticas medias a gruesas, macizas o con estratificación entrecruzada planar tangencial, constituidas principalmente por fragmentos de cirripedios. Estos niveles fueron asignados en su totalidad al Miembro Meseta Chica (Parras y Casadío, 2005). Los especímenes estudiados provienen de un nivel ubicado entre 9 y 10 metros desde la base de la sección (Figura 4b).

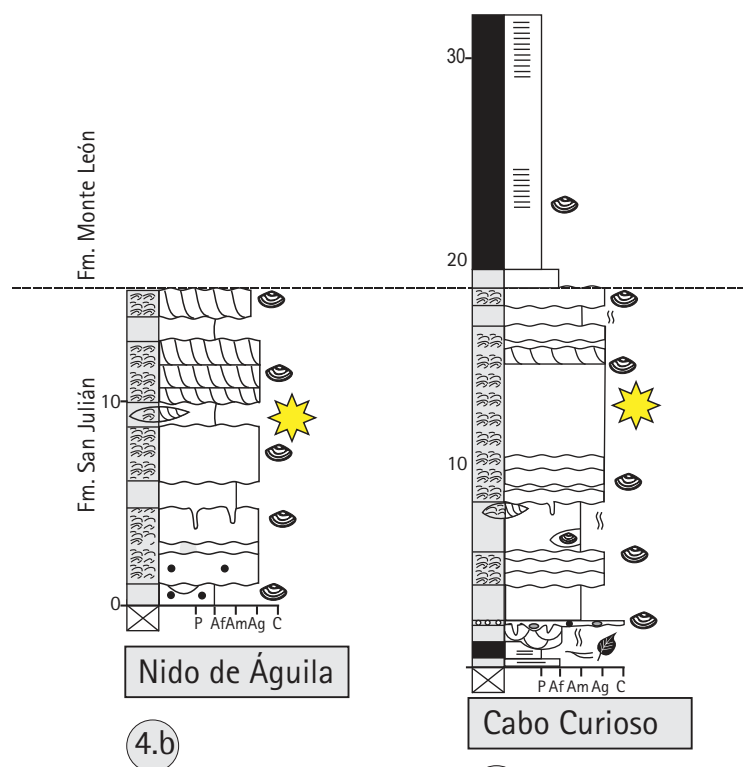
La sección Cabo Curioso mide aproximadamente 32 metros de espesor, de los cuales unos 19 metros lo constituyen sedimentitas de la Formación San Julián y los 13 metros restantes sedimentitas de la Formación Monte León. La sección comienza con pelitas y areniscas finas laminadas o con laminación heterolítica, con intercalaciones de capas y lentes de carbón. Esta sucesión es cubierta por areniscas finas a medias bioturbadas, masivas o con estratificación entrecruzada, las cuales son cortadas en discordancia por un conglomerado conteniendo clastos pelíticos y carbonosos, concreciones sideríticas y fragmentos de invertebrados, el cual fue interpretado como una superficie transgresiva de *ravinement* (Parras y Casadío, 2005). Hacia arriba continúan areniscas bioclásticas medias a gruesas, con numerosos restos de invertebrados marinos (bivalvos, gasterópodos, equinodermos, braquiópodos y briozoos), culminando con un nivel conteniendo especímenes de *Crassostrea*?



hatcheri (Ortmann) en posición de vida, que fue interpretado como una superficie de máxima inundación (Parras y Casadío, 2005). El resto de la sección es referida al Miembro Meseta Chica, el cual consiste en areniscas medias y areniscas calcáreas bioclásticas, medias a gruesas, constituidas principalmente por fragmentos de cirripedios, conteniendo además bivalvos, gastrópodos, braquiópodos, briozoos, equinodermos y decápodos. Los especímenes estudiados provienen de este sector de la sucesión, de un nivel ubicado entre 12 y 16 metros, aproximadamente, desde la base de la sección. El perfil culmina con areniscas finas y limolitas tufáceas macizas o finamente laminadas, asignadas a la Formación Monte León (Figura 4c).



4.a



4.b

4.c

Figura 4.a: Ubicación de las localidades de la Formación San Julián portadoras del material estudiado. 4.b: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Nido de Águila. 4.c: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Cabo Curioso. Modificado de Parras y Casadio, 2005. Escala vertical en metros.



Formación Monte León (Bertels, 1970)

La Formación Monte León constituye la parte superior del “Patagoniano” o “Patagoniense”. El nombre litoestratigráfico formal fue propuesto por Bertels (1970) para incluir a el Piso Leonense de Ameghino (1898).

La unidad tiene una potencia de más de 200 metros y está constituida principalmente por areniscas finas y limolitas de color amarillo grisáceo con abundante material piroclástico e intercalaciones de coquinas. La base aflora en las áreas de Puerto San Julián y Gran Bajo de San Julián, mientras que la parte superior se encuentra expuesta en la desembocadura del río Santa Cruz, donde aflora la sección descrita por Charles Darwin (Parras y Griffin, 2009), y en el área del Parque Nacional Monte León (Parras *et al.*, 2012). El espesor total de la Formación Monte León es incierto debido a la pobre exposición de la porción media de la unidad.

El contenido fósil consiste principalmente de bivalvos, gastrópodos, braquiópodos, equinoideos regulares e irregulares, decápodos, cirripedios y briozoos (del Río, 2004; Casadío *et al.*, 2004; del Río y Martínez, 2006; Crawford *et al.*, 2008; Parras y Griffin, 2009).

La edad de la Formación Monte León ha sido debatida. Los primeros estudios en base a foraminíferos indicaron una edad miocena temprana (Becker, 1964). Posteriormente, sobre la base del mismo grupo, fueron propuestas edades entre el Oligoceno (Bertels 1970, 1975, 1980; Malumián, 1982; Náñez, 1990), y el Oligoceno tardío-Mioceno temprano (Malumián y Náñez 1988, 1998, 2002, 2011; Caramés *et al.*, 2004; Náñez *et al.*, 2009). Una edad miocena temprana también fue propuesta sobre la base de palinomorfos (Barreda y Palamarczuk, 2000a,b) y moluscos (del Río, 2004). Dataciones radimétricas realizadas por



Bown y Fleagle (1993) y Fleagle *et al.* (1995) para un nivel de toba volcánica situado dentro de la parte superior de la Formación Monte León o en la parte inferior de la Formación Santa Cruz (Parras *et al.*, 2012), indicaron una edad miocena temprana (Burdigaliano temprano; 19.33 ± 0.18 Ma). Recientemente, dataciones isotópicas de Sr en conchillas de pectínidos, ostras y braquiópodos indicaron que las sedimentitas de la Formación Monte León se habrían depositado en su totalidad durante el Mioceno temprano, entre los 22 y los 18 Ma (Aquitaniense–Burdigaliano temprano) (Parras *et al.*, 2012).

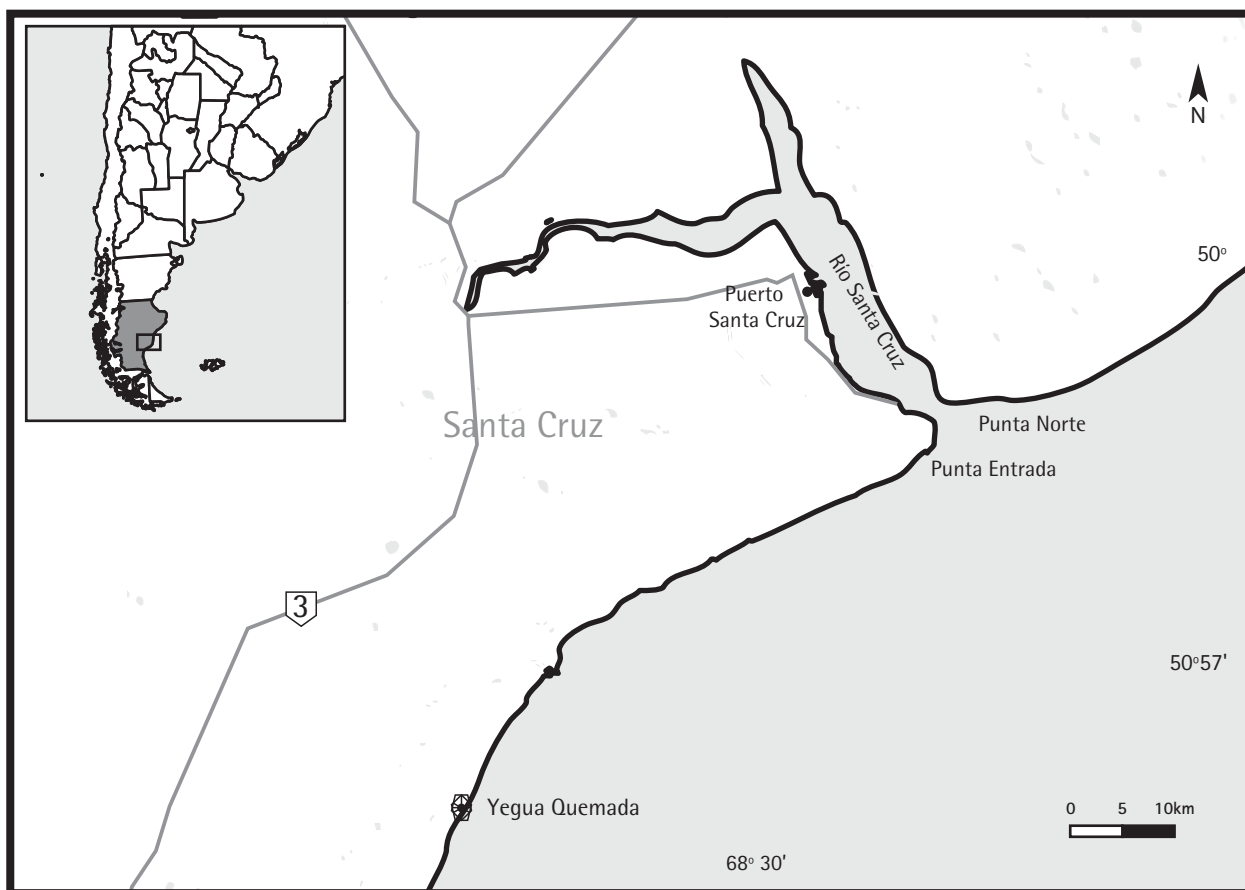
Las sedimentitas de la Formación Monte León registran un ascenso relativo del nivel del mar y el influjo de aguas antárticas sobre la plataforma continental argentina (Malumián, 2002). Estas sedimentitas se habrían depositado en un ambiente marino somero, en condiciones neríticas y litorales (Panza *et al.*, 1995; Barreda y Palamarczuk, 2000 a, b). Bertels (1980) infirió condiciones de plataforma externa para los términos inferiores de la unidad. Panza *et al.* (1995) indicaron que hacia el techo de la sucesión la profundidad fue paulatinamente menor, culminando en un ambiente parálico, durante un descenso relativo del nivel del mar y la progresiva instalación de un ambiente continental.

La localidad de donde proceden los especímenes estudiados es Yegua Quemada ($50^{\circ}23'40.1''\text{S}$ – $68^{\circ}56'35.6''\text{O}$) (Figura 5a).

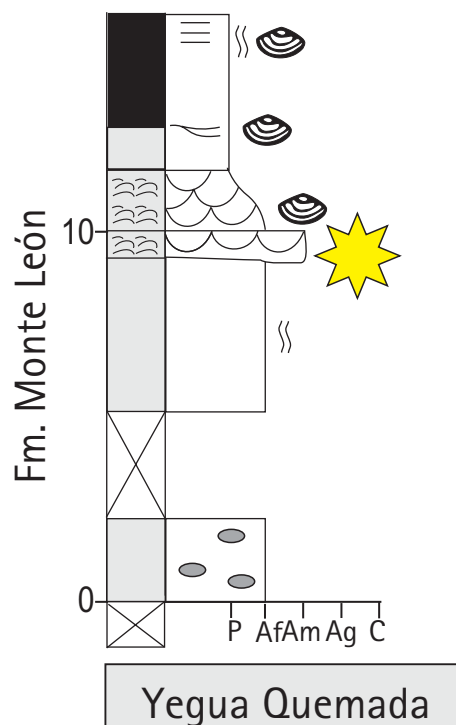
El perfil Yegua Quemada, de alrededor de 16 metros de espesor, presenta en su base areniscas finas arcillosas macizas y bioturbadas. Hacia arriba se intercalan estratos de areniscas bioclásticas finas a medias, bioturbadas, con estratificación entrecruzada en artesa, conteniendo abundantes invertebrados (bivalvos, gastrópodos, cirripedios, decápodos, equinodermos). La sección culmina con limolitas macizas, laminadas o con laminación heterolítica. Los



especímenes estudiados provienen de los niveles de areniscas finas a medias con estratificación entrecruzada en artesa, ubicados entre 9 y 14 metros desde la base de la sección (Figura 5b).



5.a



5.b

Figura 5.a: Ubicación de la localidad de la Formación Monte León portadora del material estudiado. 3.b: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Yegua Quemada. Escala vertical en metros.



Formación Estancia 25 de Mayo (Cuitiño y Scasso, 2010; *nomen novum* para Formación Centinela, Furque y Camacho, 1972)

Feruglio (1944; 1949; 1950) fue el primero en hacer un estudio detallado de la zona al sur de Lago Argentino, relacionando las rocas allí aflorantes con las expuestas en la costa atlántica de la provincia de Santa Cruz, más específicamente relacionándolas con el por entonces piso “Leonense” de la unidad marina “Formación Patagoniana” hoy conocida como Formación Monte León.

Esta unidad fue denominada Formación Centinela por Furque y Camacho (1972). Recientemente, Cuitiño y Scasso (2010), indicaron que este nombre ya había sido utilizado por Harrington y Leanza (1957) para una sección ordovícica en la Sierra del Zapla en el noroeste argentino y propusieron el nombre de Formación Estancia 25 de Mayo para la misma designando como localidad tipo el área de Arroyo Bandurrias.

La Formación Estancia 25 de Mayo aflora a lo largo del margen meridional del Lago Argentino y se extiende hacia el sur adyacente a la Sierra de los Baguales. Los afloramientos más meridionales se encuentran en Estancia La Escondida. Suprayace a los sedimentos continentales de la Formación Río Leona y es cubierta por las sedimentitas de la Formación Santa Cruz. Presenta 180 metros de espesor y está dividida en dos miembros, el inferior denominado Miembro Quién Sabe y el superior denominado Miembro Bandurrias (Cuitiño y Scasso, 2010). El Miembro Quién Sabe está caracterizado por areniscas fosilíferas muy bioturbadas, con escasas estructuras sedimentarias mecánicas, abundantes acumulaciones bioclásticas, culminando con facies heterolíticas. El Miembro Bandurrias está conformado por areniscas con estratificación



entrecruzada y facies heterolíticas, en ciclos granodecrecientes (Cuitiño y Scasso, 2010; Cuitiño, 2011). En la región de Lago Posadas, en el noroeste de Santa Cruz, rocas equivalentes y depositadas durante esta transgresión, fueron denominadas Formación El Chacay por Chiesa *et al.* (1995).

El contenido fosilífero de la unidad está caracterizado por bivalvos, gastrópodos, braquiópodos, decápodos, balánidos y equinodermos del tipo *Monophoraster* (Feruglio, 1937; Riccardi y Rolleri, 1980; Griffin, 1991; Casadío *et al.*, 2000a).

Para esta unidad, Casadío *et al.* (2000a) establecieron una edad eocena en base dataciones $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$. Posteriormente se propuso una edad Oligoceno tardío a Mioceno temprano (Casadío *et al.*, 2000b; Parras *et al.*, 2008).

Recientemente Cuitiño *et al.* (2012), sobre la base de dataciones U-Pb, obtuvieron una edad de 19.14 ± 0.5 Ma. Datos de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ obtenidos a partir de conchillas calcáicas de ostras indicaron un rango de edades entre 20.05 y 19.1 Ma, ubicando a la unidad en su totalidad en el Mioceno temprano (Cuitiño *et al.*, 2012).

En cuanto al ambiente depositacional, el Miembro Quien Sabe es interpretado como depositado en un ambiente marino somero, mientras que el Miembro Bandurrias representaría un ambiente estuárico dominado por mareas (Cuitiño y Scasso, 2010).

Las localidades de donde proceden los especímenes estudiados son Río Vizcacha ($50^{\circ}50'40.25''\text{S}$ – $71^{\circ}54'8.14''\text{O}$), Cerro Campana ($50^{\circ}47'21.96''\text{S}$ – $72^{\circ}3'37.94''\text{O}$), Estancia La Escondida ($51^{\circ}24'21.76''\text{S}$ – $72^{\circ}10'2.35''\text{O}$), Estancia 25 de Mayo ($50^{\circ}27'37.12''\text{S}$ – $72^{\circ}12'28.04''\text{O}$), Estancia Quien Sabe ($50^{\circ}20'45.24''\text{S}$ – $72^{\circ}6'55.73''\text{O}$) (Figura 6a).



El perfil Río Vizcacha comprende 47 metros de sedimentitas referibles a la Formación Estancia 25 de Mayo. Comienza con areniscas medias, macizas intercaladas con niveles, de ostras, de escasa potencia; de ellos procede parte del material estudiado. Le suceden bancos delgados de areniscas finas y pelitas laminadas. Hacia arriba, la sección presenta areniscas medias estratificadas con restos dispersos de moluscos marinos; de las cuales proviene parte del material estudiado. En el techo se observan areniscas medias, muy friables, portadoras de intercalaciones lenticulares de ostras; portador de material estudiado (Figura 6b).

La sección Cerro Campana está compuesta por 41 metros de sedimentitas referibles a la Formación Estancia 25 de Mayo. El perfil comienza con areniscas medias con bivalvos; portadoras de parte del material estudiado. Le suceden areniscas gruesas con bancos de ostras. La secuencia culmina con un estrato de toba (Figura 6c).

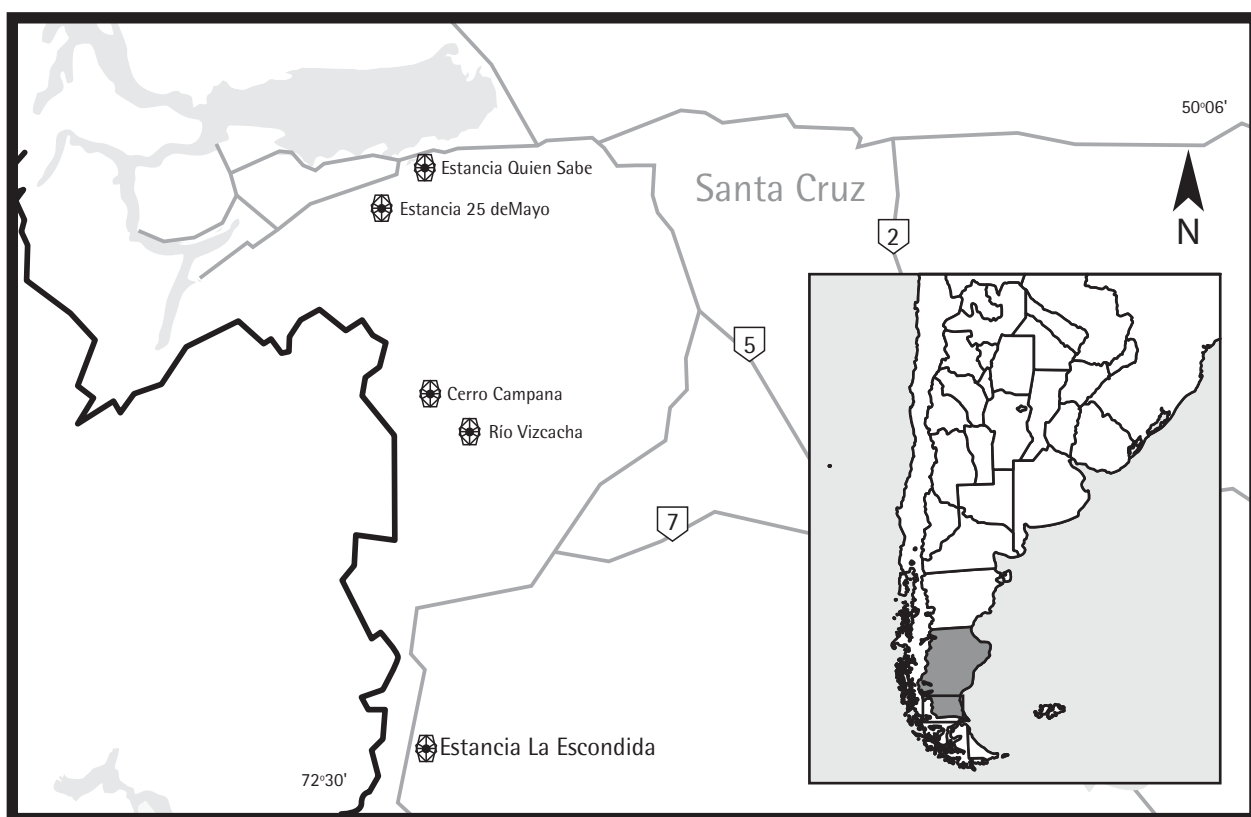
El perfil de Estancia La Escondida tiene una potencia de 103 metros. La parte inferior contiene areniscas medias bioturbadas con estratificación entrecruzada. La sección continúa con pelitas con laminación heterolítica y estratos de areniscas medias a gruesas, y conglomerados subordinados, los cuales portan abundantes invertebrados marinos. Por encima se disponen areniscas gruesas y conglomerados con estratificación entrecruzada en artesa, seguidas de limolitas y areniscas fangolíticas finas a medias con abundantes restos de bivalvos; de estas proviene parte del material estudiado. La parte superior del perfil está caracterizada por niveles heterolíticos y areniscas medias con estratificación entrecruzada. Algunos estratos de areniscas presentan



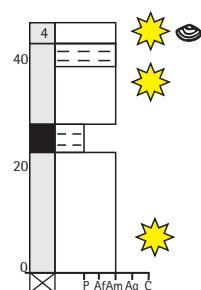
abundantes invertebrados marinos. El tope de la sección incluye niveles heterolíticos con restos vegetales (Figura 6d).

La sección Estancia 25 de Mayo presenta un espesor 170 metros. Comienza con una arenisca fina portadora del material estudiado. Le sucede un nivel de toba. Por encima se disponen areniscas finas y medias con restos de moluscos y bancos de ostras. Culmina con un banco de ostras con una matriz de areniscas muy friables (Figura 6e).

La sección Estancia Quien Sabe presenta 140 metros de espesor. Comprende areniscas finas con moldes de moluscos. Continúan areniscas medias a gruesas bien consolidadas con numerosos moldes de moluscos marinos bien preservados de donde se extrajo parte del material estudiado. Hacia el techo continúan areniscas finas portadoras de un banco de ostras y restos de otros bivalvos. La parte alta de la sección está compuesta por areniscas finas con abundantes restos muy fragmentados de moluscos y portadoras de un banco de ostras. Hacia arriba presentan estratificación entrecruzada (Figura 6f).

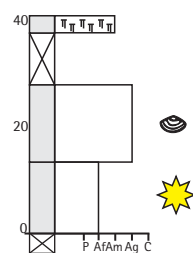


6.a



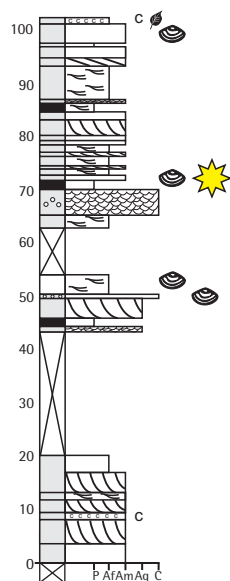
Río Vizcacha

6.b



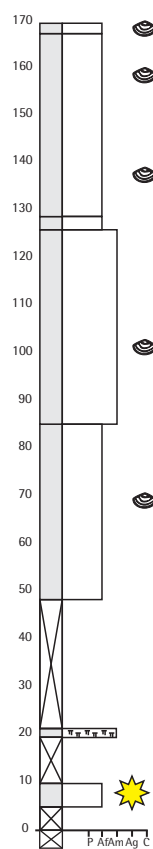
Cerro Campana

6.c



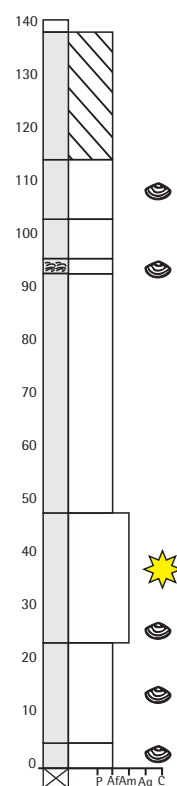
Estancia La Escondida

6.d



Estancia 25 de Mayo

6.e



Estancia Quien Sabe

6.f

Figura 6.a: Ubicación de las localidades de la Formación Estancia 25 de Mayo portadoras del material estudiado. 6.b: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Río Vizcacha. 6.c: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Cerro Campana. 6.d: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Estancia La Escondida. 6.e: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Estancia 25 de Mayo. 6.f: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Estancia Quien Sabe. Modificado de Griffin, 1988. Escala vertical en metros.



Formación Puerto Madryn (Haller, 1978)

Los sedimentos incluidos en esta unidad fueron observados por Darwin (1846), Doering (1882) y Carlos Ameghino (1890). Florentino Ameghino (1897, 1898, 1903, 1906), Rovereto (1913, 1921), Frenguelli (1926) y Feruglio (1949) realizaron descripciones y análisis estratigráficos de estas rocas, a las que subdividieron en los Pisos “Patagoniense”, “Aonikense”, “Entrerriense” y “Rionegrense” (del Río, 1988).

Haller (1978) definió formalmente la unidad al referirse a los sedimentos que afloran en las barrancas del Golfo Nuevo que rodean a Puerto Madryn.

La Formación Puerto Madryn consiste en una sucesión de areniscas entrecruzadas y heterolíticas, areniscas arcillosas y arcillas arenosas intercaladas con tufitas y capas de conchillas (del Río *et al.*, 2001).

Se caracteriza por la abundancia de bivalvos, gastrópodos, decápodos, cirripedios y equinoideos irregulares (del Río, 1988, 1990, 2000, 2004; del Río y Martínez, 1998; Casadío *et al.*, 2005; Scarabino *et al.*, 2004; Griffin y Pastorino, 2005, 2006).

Dataciones isotópicas de Sr en conchillas calcíticas de pectínidos y ostras, indicaron una edad de 10 ± 0.3 Ma, correspondiente al Mioceno tardío (Tortoniano) (Scasso *et al.*, 2001).

De acuerdo a Scasso y del Río (1987), la sucesión representa un ciclo transgresivo-regresivo dentro de una secuencia general regresiva. Esta unidad fue depositada en una plataforma somera con influencia de tormentas, evolucionando hacia arriba a un ambiente de estuario dominado por mareas (Scasso y del Río, 1987; Scasso *et al.*, 2001). En un enfoque integrador de las asociaciones de moluscos y litofacies, del Río *et al.* (2001) reconocieron hacia



el tope de la unidad una transición a ambientes cada vez más someros, desde plataforma media abierta a otros más restringidos de shoreface-foreshore. De acuerdo a estos autores, las fases transgresiva y de máxima inundación preservan tres concentraciones de conchillas depositadas en ambientes de plataforma interna a media dominados por mareas. Mientras tanto, la fase regresiva está caracterizada por tres ciclos de profundización creciente, depositados en un ambiente de foreshore-shoreface, cada uno de los cuales culmina con una concentración de conchillas, que habría sido depositada en un ambiente de *shoreface* a plataforma media.

Las localidades de donde proceden los especímenes estudiados son Punta Ninfas ($42^{\circ}58'33.2''\text{S}$ – $64^{\circ}18'32.6''\text{O}$) y Puerto Pirámides ($42^{\circ}35'48''\text{S}$ – $64^{\circ}15'27''\text{O}$) (Figura 7a).

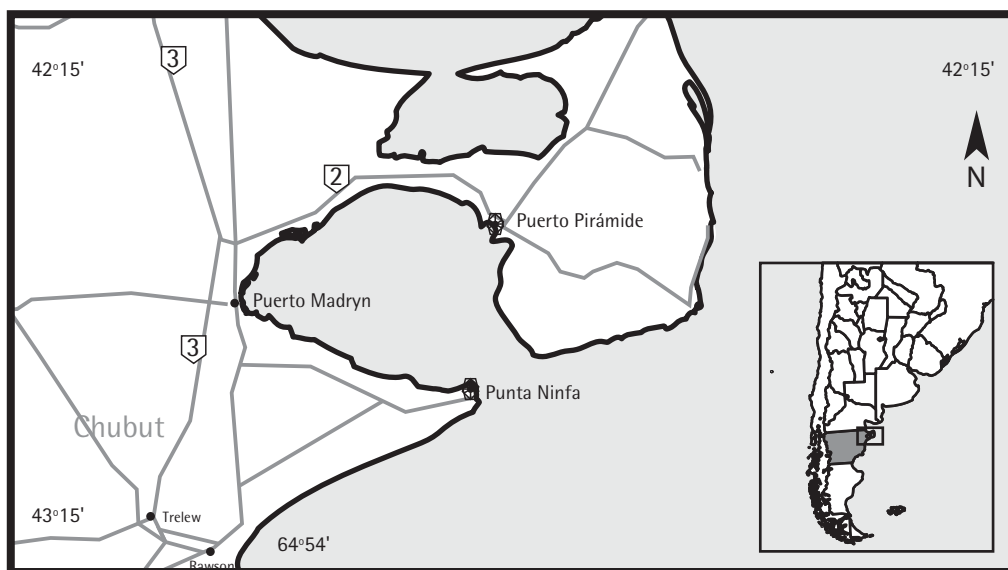
La sección aflorante en la localidad Punta Ninfas presenta alrededor de 47 metros de espesor. La misma consiste principalmente en areniscas medias azuladas, macizas o con estratificación entrecruzada en artesa. En forma subordinada se observan óndulas y estratificación entrecruzada tabular planar. Se intercalan concentraciones biogénicas y sedimentológicas de *Crassostrea patagonica* (d'Orbigny). El material aquí estudiado proviene de dos estratos de areniscas medias bioclásticas ubicados en el techo de la sección (Figura 7b).

La sección Puerto Pirámides se ubica a 3 km hacia el sureste de la localidad homónima. La misma presenta aproximadamente 87 metros de espesor.

Comienza con pelitas y areniscas bioturbadas, con intercalaciones de concentraciones de invertebrados marinos, especialmente ostras. La parte media de la sección se caracteriza por presentar limolitas y areniscas finas con laminación heterolítica, con intercalaciones de concentraciones fosilíferas que



se hacen más abundantes y potentes hacia el techo. De este sector, de cinco niveles ubicados entre los 35 y los 48 metros desde la base de la misma, procede el material estudiado (Figura 7c). La sección culmina con areniscas finas a medias, macizas o con estratificación entrecruzada en artesa, conteniendo concentraciones biogénicas y sedimentológicas de *Crassostrea patagonica* (d'Orbigny).



7.a

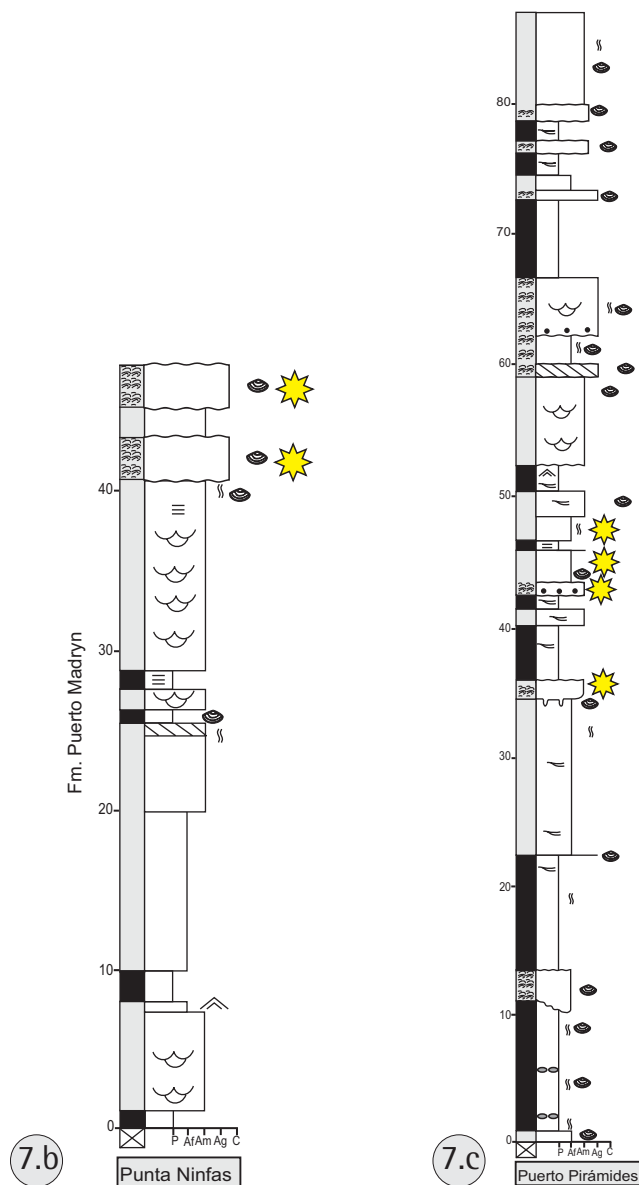
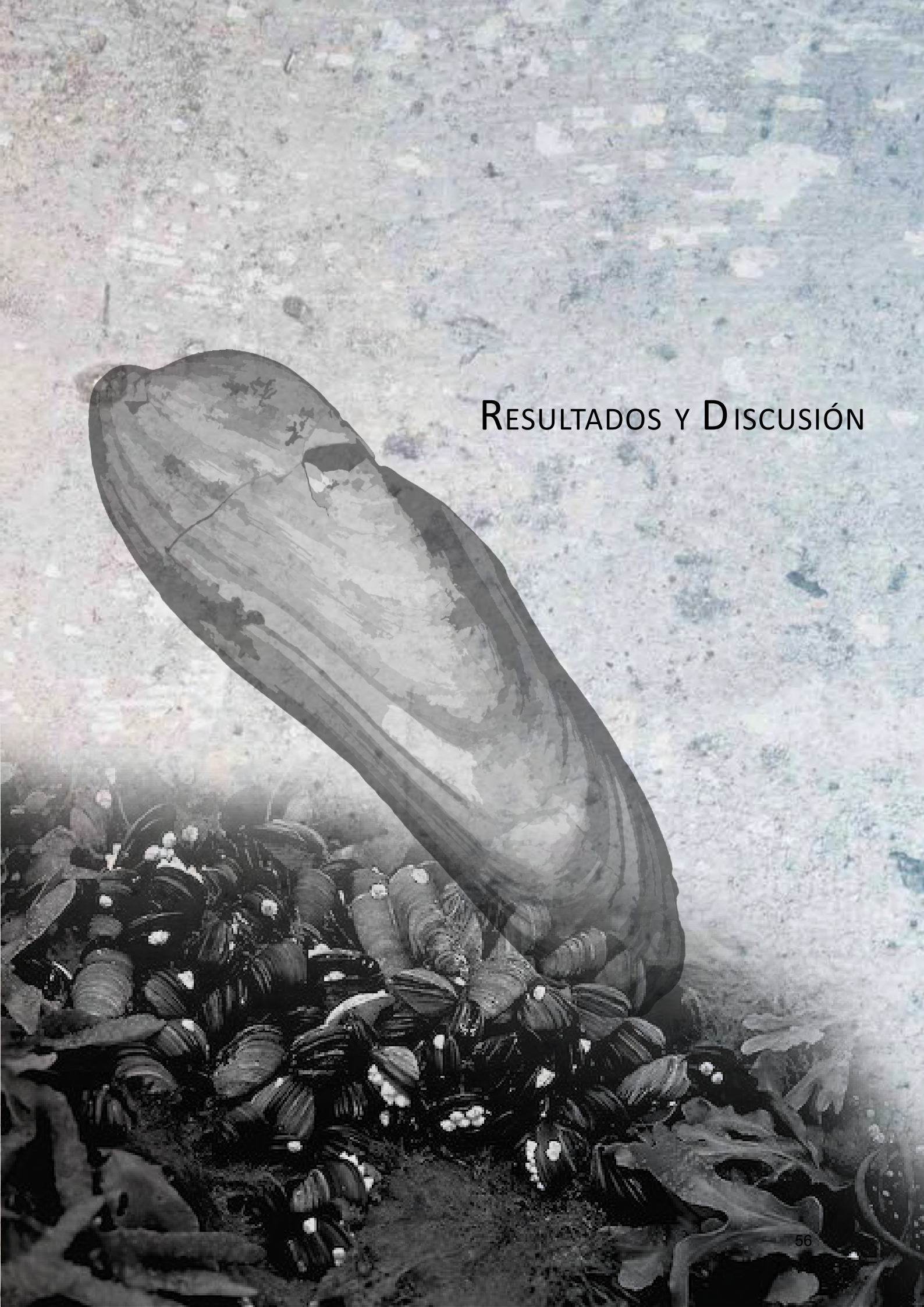


Figura 7.a: Ubicación de las localidades de la Formación Puerto Mardryn portadoras del material estudiado. 7.b: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Punta Ninfas. 7.c: Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Puerto Pirámides. Escala vertical en metros.



RESULTADOS Y DISCUSIÓN



RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Paleontología Sistemática

Clase BIVALVIA Linnaeus, 1758

Subclase AUTOBRANCHIA Grobben, 1894

Superorden PTERIOMORPHIA Beurlen, 1944

Orden MYTILIDA Férussac, 1822

Superfamilia MYTILOIDEA Rafinesque, 1815

Familia MYTILIDAE Rafinesque, 1815

Los moluscos bivalvos pertenecientes a la familia Mytilidae se caracterizan por incluir especies con conchilla equivalva, usualmente muy inequilateral con umbones prosógiros cercanos al extremo anterior. En la región anterodorsal se ubica un ligamento opistodético y elongado, localizado profundamente, generalmente sobre una ninfa, la porción resilial interna se encuentra característicamente conectada con la ninfa por un puente calcificado llamado puente resilial, el que puede ser compacto o “pitted” (superficie cubierta por pequeños hoyos), continuándose con el margen dorsal. La capa calcítica externa de la conchilla consiste en finas agujas orientadas radialmente, con la capa interna comúnmente nacarada. La superficie externa de la conchilla está



dividida en tres regiones, cada uno con su ornamentación o coloración típica. En la región anterior se encuentra la lúnula que está frecuentemente ornamentada con costillas radiales, con surcos o estrías, los surcos suelen formar dientes sobre el margen anterior (charnela disodonta); o la lúnula está girada hacia adentro por lo que las crestas forman proyecciones engrosadas a modo de dientes con sus correspondientes surcos en la valva opuesta; también hay especies adontas. La región media es generalmente lisa. La región posterior está usualmente atravesada por una carena que parte desde el umbón hacia el extremo posteroventral. Los márgenes pueden ser lisos o crenulados con distinta extensión; esta crenulación frecuentemente coincide con la ornamentación. El músculo aductor anterior es más pequeño que el posterior, a veces obsoleto en conchillas adultas. El músculo retractor anterior del biso está ubicado detrás o después del umbón; el músculo retractor posterior generalmente confluye con el músculo aductor posterior. Poseen una prodisoconcha con provínculo persistente en algunas especies; algunos con un resilio corto e interno. La línea paleal es simple o con una concavidad posterior poco profunda (figura 8a-b).

La familia Mytilidae está formada por aproximadamente 250 especies vivas en 33 géneros (Boss, 1971) repartidos en cuatro subfamilias según Newell in Cox *et al.*, 1969) u ocho si se sigue el criterio de Bieler *et al.* en Bouchet & Rocroi 2010. Existe otros esquemas sistemáticos como el propuesto por Carter *et al.* (2011) donde separa la antigua Mytilidae en tres (Mytilidae, Crenellidae y Septiferidae), estando Mytilidae compuesta por seis subfamilias. Las categorías supraespecíficas de subfamilia y género fueron durante mucho tiempo



asignadas –en especies actuales– sobre la base de caracteres de las valvas, tales como forma, charnela y dentición. Estos caracteres son los únicos de que se dispone en el material fósil, y los mismos permiten reconocer las cuatro subfamilias (Mytilinae, Crenellinae, Lithophaginae y Modiolinae). Actualmente, mediante análisis basados en genes ribosomales, específicamente los de subunidad menor (18S) de rRNA, se han obtenidos resultados filogenéticos que apoyan la monofilia de la familia Mytilidae y de las subfamilias Crenellinae y

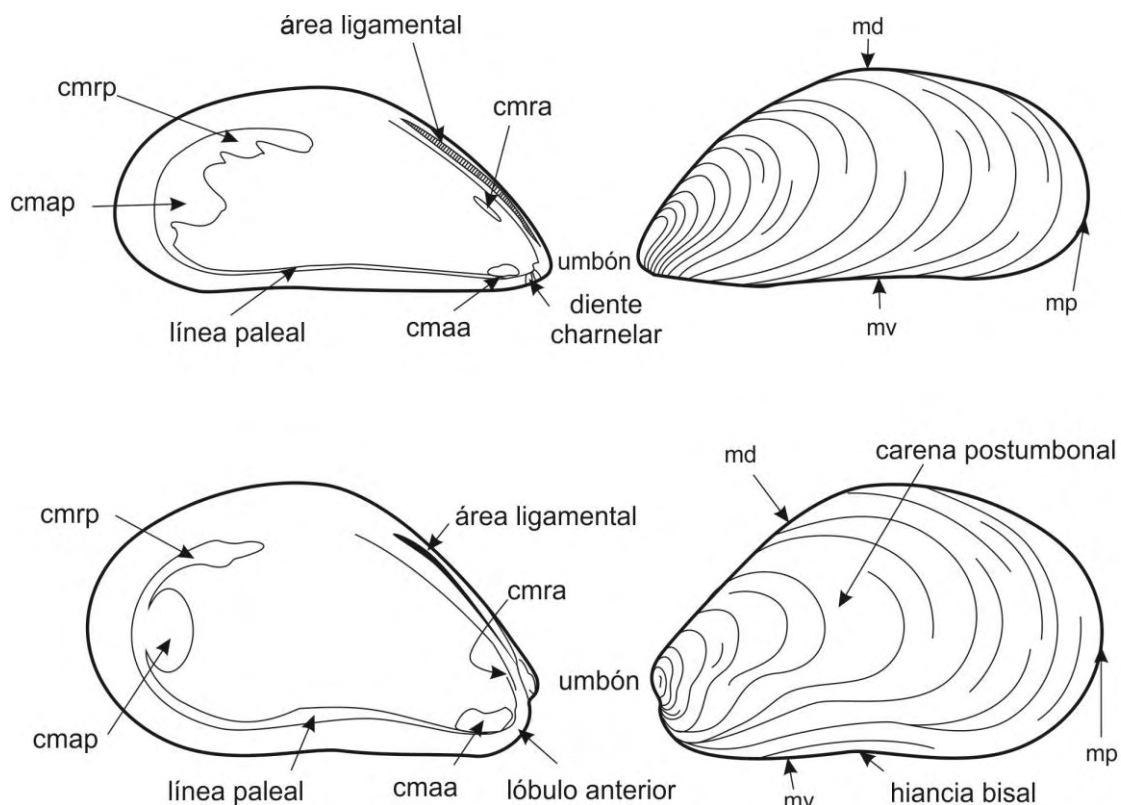


Figura 8a: Esquema general de una valva izquierda de *Mytilus edulis* (Linné), en vista interna (derecha) y externa (izquierda). 8b: Esquema general de una valva izquierda de *Modiolus modiolus* (Linné), en vista interna (derecha) y externa (izquierda). cmra (cicatriz del músculo retractor anterior; cmaa (cicatriz del músculo aductor anterior); cmrp (cicatriz del músculo retractor posterior); cmap (cicatriz del músculo aductor posterior; md (margen dorsal); mp (margen posterior); mv (margen ventral).



Lithophaginae, pero sugieren que las subfamilias Mytilinae y Modiolinae son polifiléticas; también sugieren que los bauplanes mytiloformes y/o modioliformes han evolucionado independientemente en al menos dos linajes mytilidos (Distel, 2000).

La familia Mytilidae habría derivado de alguna rama de la familia Modiomorphidae Miller, 1877 (Ordovícico tardío–Devónico temprano, Devónico Tardío?), aunque según las nuevas clasificaciones propuestas por Bieler *et al.* (2010) y Carter *et al.* (2011) sugerirían que esa filogenia sería poco probable. Los primeros mytilidos, incluidos en el género *Modiolus*, se conocen desde el Devónico, aunque conchillas mytiliformes de edad más temprana fueron asignadas a los géneros *Mytilus* o “*Modiola*”. Durante el Carbonífero aparecieron formas elongadas, cilíndricas que han sido incluidas en el género *Lithophaga* Röding, 1798. Durante el Mesozoico los mytilidos fueron abundantes y en el Jurásico incluyeron formas con costillas como *Arcomytilus* Agassiz, 1843, y *Musculus* Röding, 1798. *Modiolus* sigue siendo el representante más común. Al comienzo del Cenozoico, los mytilidos tenían ya un aspecto moderno y durante este período se diferenciaron marcadamente las provincias biogeográficas marinas, más que en cualquier otro período (Soot-Ryen, 1955, Cox in Cox *et al.*, 1969).

Los mytilidos se encuentran en ambientes marinos, salobres y dulceacuícolas. En el mar incluyen muchas especies importantes desde el punto de vista ecológico y ambiental, hallándose las frecuentemente entre la macrofauna de sistemas litorales y sistemas sublitorales someros. Se encuentran en hábitats costeros rocosos y de sedimentos blandos, estuarios y marismas; también es



posible encontrarlos en profundas fuentes hidrotermales (fumaderas o respiraderos) de fondos duros o blandos y en fuentes frías (*cold seeps*) (Distel, 2000 y citas allí mencionadas).

Entre las características paleoecológicas más sobresalientes del Orden Mytiloida se cuentan la presencia de un adulto fijo al sustrato por un biso, con una conchilla anisomiaria o monomiaria (solo unas pocas especies son casi isomiarias), con una región anterior reducida; y la condición equivalva que presentan la inmensa mayoría de los representantes de la familia Mytilidae. Es posible diferenciar dos grandes grupos morfológicos entre los mytilídeos fósiles y actuales. Uno de ellos, identificado como el grupo *Modiolus* (o Modioliformes), posee la conchilla de forma ovoide a subtriangular en vista lateral, de sección aproximadamente cilíndrica y un margen anterior redondeado que se proyecta más allá del umbón para formar un lóbulo anterior. El otro grupo, identificado como grupo *Mytilus* (o Mytiliformes), posee la conchilla con márgenes formando una figura más triangular, con tendencia a tener una sección más o menos triangular y carece de un margen anterior proyectado más allá del umbón (Stanley, 1970, 1972 y referencias allí citadas). El lóbulo anterior tiene como función, en el grupo *Modiolus*, alojar el músculo retractor anterior y dar emplazamiento al músculo aductor anterior. Estas dos características se pueden observar tanto en taxones actuales como fósiles. Algunos mytilídeos no lobulados pueden retener un músculo aductor muy pequeño (Stanley 1970, 1972).

Newell (1942) observó que, en los primeros estadios ontogenéticos de *Mytilus*, se podía apreciar la presencia de un lóbulo anterior y reconoció la pérdida del



lóbulo como una importante tendencia evolutiva. Por lo tanto los mytilídeos lobulados podrían descender de ancestros isomiarios (Stanley 1970, 1972).

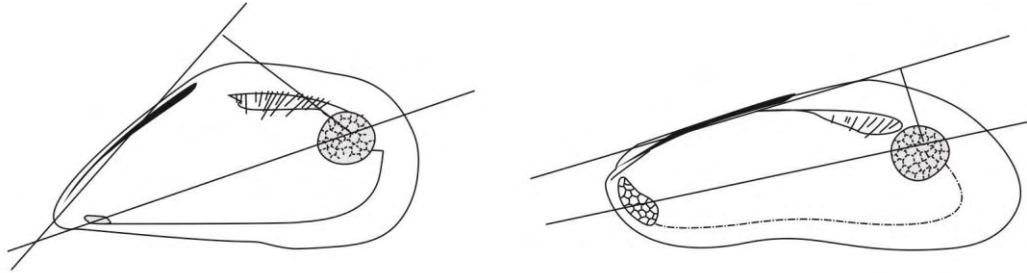


Figura 9: Relación entre el eje anteroposterior y el eje charnelar en mytiliformes (izquierda) y modioliformes (derecha). Modificado de Stanley, 1972.

En mytilídeos actuales, estos dos grupos se reconocen asociados cada uno a un hábitat diferente: mytilídeos epifaunales o epibisados y mytilídeos infaunales y seminafaunales o endobisados. Las características más relevantes, relacionadas al hábitat, están asociadas a la posición del eje anteroposterior (línea que pasa por el centro de cada inserción de los músculos aductores) con respecto al eje charnelar (figura 9) y a la posición de los músculos retractores entre sí (figura 10). En los epibisados (ej. *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758) la intersección del eje charnelar con el eje anteroposterior forma un ángulo de aproximadamente 45°. Además, el hipertrofiado músculo retractor posterior se

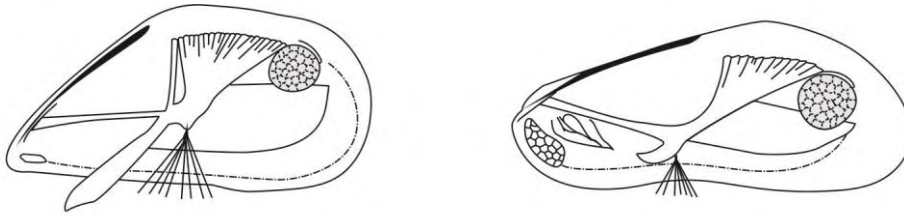


Figura 10: Posición de los músculos en mytiliformes (derecha) y modioliformes (izquierda). Modificado de Stanley, 1972.

encuentra emplazado en la zona media superior de la valva, quedando por encima del biso y ejerciendo como resultado una poderosa fuerza hacia abajo que mantiene la conchilla fuertemente adherida al sustrato por la región ventral, para soportar el oleaje y las corrientes. Por el contrario, en los endobisados (ej. *Geukensia demissa* Dillwyn, 1817) la intersección entre ambos ejes describe un ángulo muy agudo y los músculos retractores son relativamente débiles, pero aparentemente suficientes ya que el sustrato alrededor de la conchilla brinda soporte a la misma y los retractores solo actúan para un movimiento muy limitado del biso, que se encuentra fijo a las partículas de sedimento (figura 11). La posición del músculo retractor posterior bien por detrás del biso produce una fuerza resultante casi paralela al eje charnelar (Stanley 1970, 1972 y referencias allí citadas).

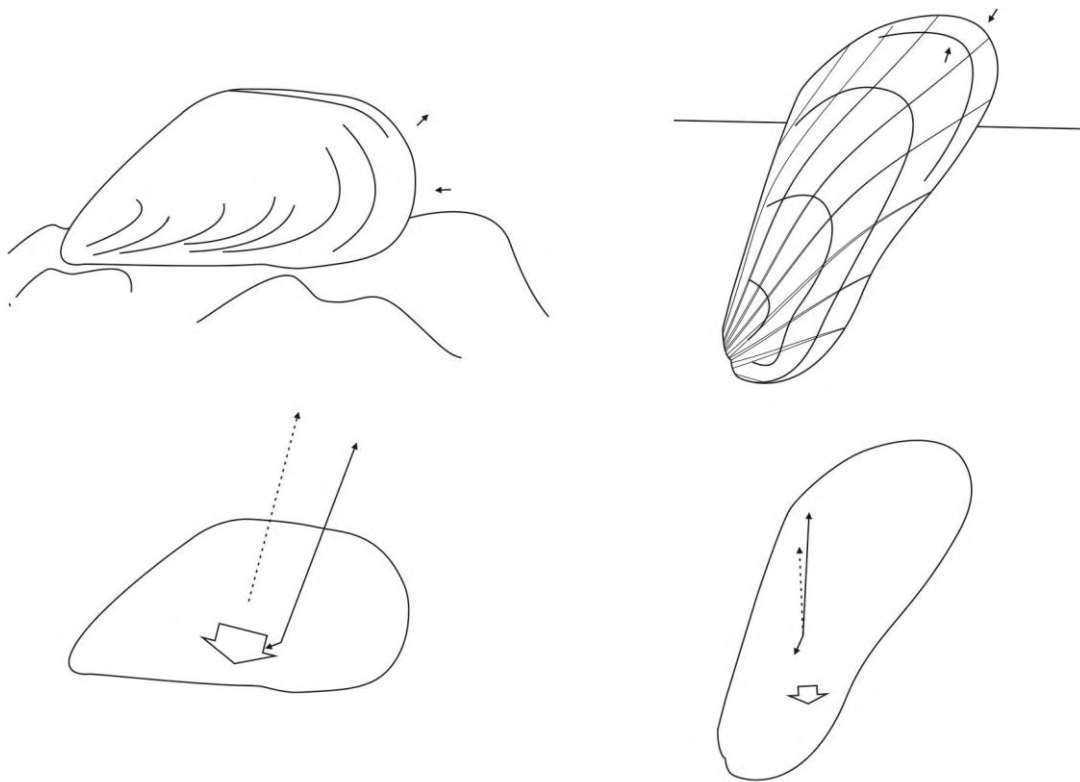


Figura 11: Relación entre la forma de la conchilla, el sustrato y la fuerza resultante de la acción del biso. Modificado de Stanley, 1972.

Otra característica básica que diferencia los mytilidos epibisados de los endobisados es su forma en sección transversal (figura 12). Los epibisados poseen un ancho máximo de la conchilla localizado ventralmente con respecto a un eje dorsoventral, este achatamiento ventral baja el centro de gravedad y otorga una superficie de contacto más amplia que sirve como punto de apoyo para la fijación epifaunal. Los endobisados, en cambio, poseen el ancho máximo ubicado en el punto medio o dorsal del eje dorsoventral (Stanley1970, 1972, y referencias allí citadas).

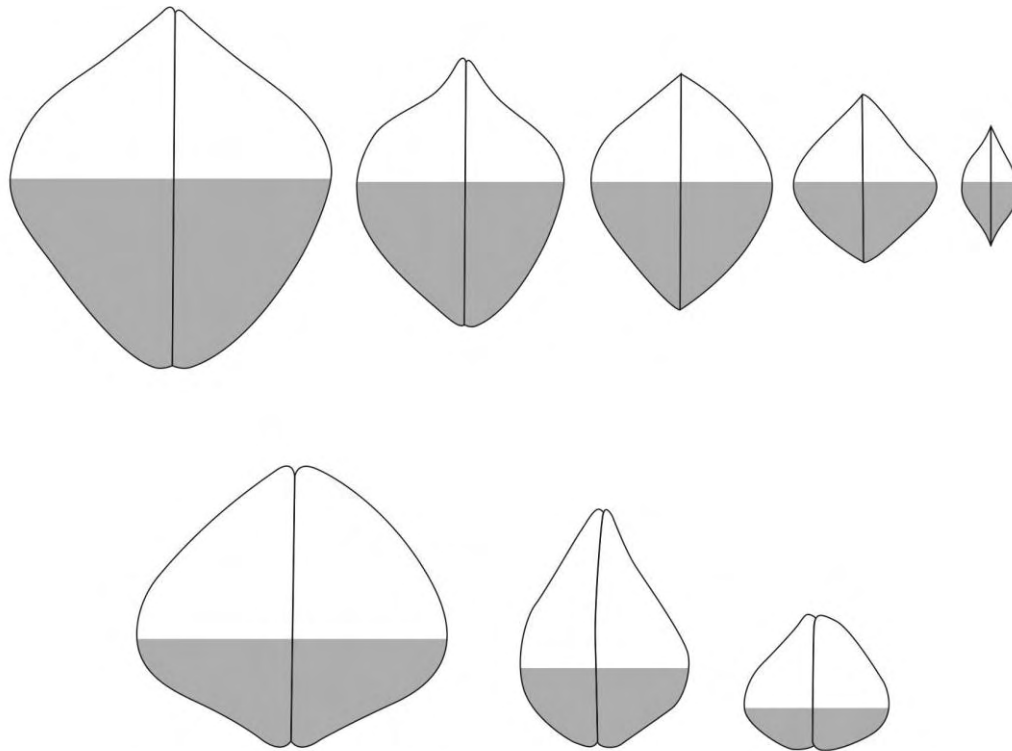


Figura 12: Relación entre el eje dorsoventral y el ancho máximo de las valvas en sección transversal en diferentes especies de mytilidos epibisados (abajo) y endobisados (arriba). modificado de Stanley, 1972.

Subfamilia MYTILINAE Rafinesque, 1815

Típicamente mytiliforme con umbones anteriores, margen anterior usualmente girado, con “dientes” disodontes o pliegues endentados, dientes disodontes comúnmente detrás del ligamento. Conchilla lisa o con escultura radial. Epibisados. Pérmico?; Triásico–Reciente.



Género *Mytilus* Linnaeus, 1758

Especie tipo: *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758, pag. 704 [**M. edulis*;
designación posterior de Gray, 1847, p. 198]

Distribución geográfica: Cosmopolita.

Distribución estratigráfica: Jurásico Superior–Reciente.

Descripción: Conchilla “cuneiforme”, elongada, umbones terminales, lúnula con pliegues radiales formando dientes disodontes en el margen anterior; cicatriz del músculo retractor elongada, detrás del umbón, cicatriz del músculo aductor anterior pequeña pero distinguible; márgenes no crenulados, superficie lisa o con costillas radiales que no están curvadas dorsalmente.

***Mytilus? wehrlii* Ljungner, 1932**

(Lámina I, figura 1)

1932 *Mytilus Wehrlii* n. sp.; LJUNGNER, p. 222, pl. 8, fig. 8, text fig. 4. (Pars).

Material tipo:, PMU-5417–4521 (sintipos). PMU-5298 (Ljunger, 1932, pl.8, fig. 8) se encuentra extraviado. El material se encuentra en la colección del Evolutionsmuseet (Uppsala). El mismo consta de dos clases de material. Por un lado hay moldes de plomo (plastotipos?), aparentemente tomados por Ljungner directamente en el campo. Además, hay especímenes que son moldes y moldes con parte de la conchilla preservada (sintipos). Es necesario coleccionar material adicional, a fin de identificar claramente esta especie. Sin



embargo, no ha sido posible localizar la localidad y nivel exactos de donde procede el material de Ljungner.

Procedencia geográfica: Cerro López y Brazo del Viento, área de S.C. de Bariloche, Río Negro.

Procedencia estratigráfica: No existen datos acerca del nivel exacto de donde proviene el material. Sin embargo, en esa localidad se registran intercalaciones marinas dentro de las rocas mayormente volcánicas que integran el Grupo Nahuel Huapi (formaciones Ventana y Ñorquinco) (Feruglio, 1941; González Bonorino y González Bonorino, 1978; Ramos, 1982; Asensio *et al.*, 2010), en las que los moluscos están preservados normalmente como moldes. La edad de estas intercalaciones varía del Oligoceno (Ramos, 1982) hasta el Mioceno (Asensio *et al.*, 2010).

Descripción: Mytiliforme, tamaño mediano (aproximadamente 80 mm de largo); umbón terminal; ornamentación externa de la conchilla constituida por numerosas líneas comarginales.

Discusión: Ljungner (1932) incluyó varios especímenes en su nueva especie, la cual no fue adecuadamente descrita, pero estos claramente pertenecen al menos a dos taxones diferentes. Si bien el interior no está disponible para su estudio, el espécimen figurado por él en la lámina 8, figura 8, es claramente mytiliforme. Su contorno y ornamentación recuerdan a *Mytilus*, pero la falta de información acerca de las características del ligamento y otras estructuras charnelares no permiten una asignación genérica confiable. No es improbable que pueda ser un representante de *Perna*, de una especie similar a la que se



halla en las formaciones San Julián y Puerto Madryn. Hasta que pueda confirmarse la presencia del típico diente de éste género, se prefiere mantener la asignación original de Ljungner, aunque con dudas.

***Mytilus? brandmayri* Feruglio, 1937**

(Lámina I, figuras 2-4)

1937 *Mytilus brandmayri* n.f.; FERUGLIO, p. 258, pl. 26, fig. 8

Material tipo: BOL-972, Holotipo; una valva izquierda parcialmente preservada.

Procedencia geográfica: Barranca al oeste de Palacio, entre Puerto Visser y Bahía Bustamante, Chubut.

Procedencia estratigráfica: Capa de conchilla en la base del Banco Negro Inferior, Formación Salamanca, Paleoceno temprano (Daniano).

Descripción: Conchilla mytiliforme, elongada y pequeña; umbón terminal; margen dorsal formando amplio arco, margen posterior redondeado, margen ventral derecho; ornamentación externa constituida por pocas y débiles líneas comarginales (Feruglio, 1937).

Dimensiones: largo: 32 mm; alto: 19 mm.

Discusión: El único ejemplar sobre el cual Feruglio (1937) basó esta especie es una valva izquierda incompleta y rellena de roca en la cual es imposible ver



las estructuras charnelares. El margen dorsal anterior es aparentemente recto, según consta en la descripción original y en la ilustración que la acompaña. Este margen dorsal recto recuerda a algunas especies de *Isognomon* Lightfoot, pero resulta imposible confirmar esto por el momento, pues pese a haberse consultado la colección del Museo Geológico Capellini de la Universidad de Bologna no se han hallado nuevos ejemplares y el holotipo no ha podido ser localizado.

Paleoecología: Con el único ejemplar disponible, y dada la incierta posición genérica del mismo, resulta muy difícil efectuar una interpretación paleoecológica; aunque se puede apreciar una morfología típicamente mytiliforme, caracterizada por un contorno triangular, achatamiento ventral, con el máximo ancho de la valva ubicado debajo de la mitad del eje dorsoventral que correspondería a un organismo de vida epifaunal.

Género *Aulacomya* Mörch, 1853

Especie tipo: "*Mytilus magellanicus* Chemnitz, 1785 (= **Mytilus ater* Molina, 1782); designación posterior por Ihering, 1900, p. 87. Reciente, Chile.

Distribución geográfica: América del Sur, África del Sur, Islas Kerguelen y Nueva Zelanda (Soot-Ryen, 1955; Cox en Cox *et al*, 1969).

Distribución estratigráfica. Oligoceno–Reciente (Soot-Ryen, 1955; Cox en Cox *et al*, 1969).



Descripción: Conchilla mytiliforme; puente resilial compacto; lúnula de la valva izquierda girada hacia adentro, formando un pseudodiente ancho que se corresponde con una depresión en la valva derecha; ninfa fuerte anteriormente; puente resilial compacto; músculo aductor anterior siempre distinguible en los individuos pequeños pero suele estar ausente en especímenes más grandes; músculo retractor anterior elongado, detrás del umbón; músculo retractor posterior unido ampliamente con el músculo aductor posterior; superficie con costillas radiales más o menos diferenciadas; márgenes lisos.

Discusión: *Aulacomya* es un género conocido del Mioceno tardío y Plioceno temprano de Nueva Zelanda, y también de depósitos del Pleistoceno de Sudáfrica e Islas Kerguelen (Schalke, 1973, Castilla y Guiñez, 2000). Ha sido citada para la Formación San Julián, Oligoceno tardío–Mioceno temprano (Beu *et al.*, 1997) pero no se precisó la localidad o nivel, ni se dio información adicional sobre el material.

Actualmente el género cuenta con cuatro especies distribuidas en el hemisferio sur, *Aulacomya atra* Molina, 1782; *Aulacomya capensis* Dunker, 1846; *Aulacomya maoriana* Iredale, 1915 y *Aulacomya regia* Powell, 1957 (Sartori, 2013).



***Aulacomya* aff. *A. atra* (Molina, 1782)**

(Lámina II, figuras 1-5)

aff. 1782 *Mytilus ater*; MOLINA, p.202

aff. 1785 *Mytilus magellanicus*; CHEMNITZ, p. 162, lámina 83, figuras 742-743

aff. 1843 *Mytilus magellanicus*; D'ORBIGNY, p. 647

aff. 1858 *Mytilus magellanicus* Chemnitz; REEVE, lámina 6, figura 22

aff. 1900. *Mytilus magellanicus* Chemnitz; ORTMANN, p 378

aff. 1902. *Mytilus magellanicus*; ORTMANN, p. 121, lámina 24, figura 3

aff. 1907. *Brachidontes magellanica* Lamarck; IHERING, p.274

aff. 1955. *Aulacomya ater* (Molina) 1782; SOOT-RYEN, p. 33-34, lámina 1, figura 6, figura de texto 17-18

aff. 1970. *Aulacomya magellanica* (Chemnitz); CASTELLANOS, p. 215, lámina 17, figura 7

aff. 1988. *Aulacomya* aff. *A. atra* (Molina, 1782; GRIFFIN, p. 131-134, lámina 20, figuras 3-6. Inédito.

Material: MLP-22613–22620. Tres moldes internos de conchillas articuladas; seis moldes internos de valvas derechas con restos de conchilla; tres fragmentos de moldes internos de valva derechas con restos de conchilla; una valva derecha; un fragmento de molde interno de valva izquierda con restos de conchilla; dos fragmentos de valvas izquierdas.

Procedencia geográfica: El material procede de la localidad Río Vizcacha (50°50'40.25"S–71°54'8.14"O), ubicada en la margen derecha del Río



Vizcachas, Sierra de los Baguales, y de la localidad Estancia Quién Sabe ($50^{\circ}20'45.24''\text{S}$ – $72^{\circ}6'55.73''\text{O}$), ambas en la provincia de Santa Cruz (figura 6a).

Procedencia estratigráfica: Todo el material proviene de tres niveles ubicados en las secciones inferior, media y superior del perfil Río Vizcacha (figura 6b) y de la parte superior de la sección inferior del perfil Estancia Quién Sabe (6f). Todos los niveles son referibles a la Formación Estancia 25 de Mayo, Mioceno temprano.

Descripción: Conchilla mytiliforme de tamaño pequeño, elongada, inflada; umbón terminal, aguzado; “diente” charnelar; puente resilial fuerte, abracando un tercio de la longitud total; margen anterodorsal recto formando un ángulo levemente obtuso con el margen posterodorsal; margen posterodorsal trazando una amplia curva para juntarse suavemente con el margen dorsal; margen dorsal formando una curva cerrada; margen ventral suavemente cóncavo; carena bien definida desde el umbón hasta el extremo posteroventral, corriendo en una curva suave; el punto de máxima convexidad de la valva coincide con la carena ubicándose ventralmente al eje anteroposterior; hiancia bisal entre los márgenes ventrales en la zona de máxima concavidad; ornamentación externa dada por costillas radiales y líneas de crecimiento; costillas radiales, por encima de la carena, bifurcadas y ligeramente irregulares, mientras que en la región ventral, por debajo de la carena, son débiles; líneas de crecimiento en toda la conchilla, finas pero bien definidas en la región posterior; cicatriz de la línea paleal bien marcada en la zona ventral (modificado de Griffin, 1988).



Dimensiones: Tomadas en mm.

Nº	Largo	Alto	Ancho	Largo/Alto	Alto/Ancho
MLP-22613	34,3	20		1,71	
MLP-22624	40,3	23,3		1,75	
MLP-22615	40	23		1,73	
MLP-22616	39,6	19		2,08	
MLP-22617	37,6	21,5	14,7	1,74	1,46
MLP-22620	53,3		17		

Discusión: La presencia de costillas radiales irregulares y bifurcadas, así como la presencia de un diente charnelar y los márgenes internos lisos permiten asignar este material al género *Aulacomya* Mörch, 1853.

Se diferencia de la especie tipo, *Aulacomya atra* (Molina), por su margen anterodorsal recto y las costillas radiales más irregulares. De la especie neozelandesa *Aulacomya maoriana* (Iredale, 1915), considerada también como una subespecie de la circum-subantártica *Aulacomya atra* por Dell (1964), difiere en su tamaño más pequeño, costillas más anchas, margen ventral recto y carena postumbonal formando un leve arco (Beu y Maxwell, 1990; Beu y Raine, 2009).

El material asignado a *Mytilus magellanicus* por Ortmann (1902, pl. 24, fig. 3) es muy similar al material de la Estancia 25 de Mayo, diferenciándose por su mayor tamaño, su forma algo más elongada y la carena postumbonal más desdibujada.

Paleoecología: La morfología general de la conchilla, dada por sus umbones terminales, su sección subtriangular con el máximo espesor en la región ventral con respecto a la mitad de la altura, su margen ventral convexo y la ornamentación indican que era un organismo epibisado (Stanley, 1970, 1972).



La forma recurvada de la conchilla sugiere que podría haber vivido de un modo similar a *Brachidontes recurvus* (Rafinesque), que actualmente habita en grupos de varios individuos en grietas u oquedades en bancos de ostras o superficies duras. En tal sentido, la abundancia de bancos de *Crassostrea hatcheri* en esta unidad estratigráfica habría sido propicia para este modo de vida.

***Aulacomya minuta* n. sp.**

(Lámina III, figura 1-6)

1907 *Brachydontes magellanica*, Lam.; Ihering, p. 274

Diagnosis: *Aulacomya* de tamaño pequeño con 12 costillas bien definidas en los ejemplares más grandes y de 7 a 8 en los ejemplares más pequeños, márgenes internos lisos.

Material tipo: MLP- 27220 es designado aquí holotipo, es un ejemplar articulado; MLP-27221–27223 son designados paratipos, incluyen restos de conchillas y piezas con fragmentos de conchilla y moldes.

Localidad tipo: El material proviene de la localidad Cabo Curioso, aproximadamente a 15 km al norte de Puerto San Julián, Santa Cruz (GPS: 49°13'10"S–67°40'27"O).



Material adicional: un espécimen articulado con conchilla, coleccionado en el Fondo del Bajo de San Julián (MACN-309) y un molde interno coleccionado en Sierra de los Baguales (MACN-310).

Procedencia estratigráfica: El material proviene de afloramientos asignados a la Formación San Julián, Oligoceno tardío. Fue colectado de la sección media superior (10 metros desde la base aproximadamente) del perfil Cabo Curioso (4c).

Descripción: Conchilla pequeña, mytiliforme; umbón terminal, redondeado; margen anterior redondeado; margen dorsal formando un arco amplio hasta llegar a la región posterior; margen posterior trazando una curva amplia y suave; margen ventral recto; carena bien marcada extendida desde el umbón hasta el extremo posteroventral, se encuentra más marcada hacia la mitad ventral donde la superficie es aproximadamente plana; ornamentación de la superficie externa conformada por costillas radiales y líneas comarginales de crecimiento; costillas radiales anchas aumentando su tamaño hacia el extremo posterior, pudiendo estar bifurcadas en la región posterior; el número promedio en el extremo posterior es de 12 costillas en los ejemplares más grandes y de 7 a 8 en los ejemplares más pequeños; las costillas ubicadas en la parte más superior se dirigen suavemente hacia el margen dorsal, mientras que en la región ventral las costillas son finas y poco marcadas.

Dimensiones: MLP- 27220. Largo: 18, 5 mm; alto: 11 mm; ancho: 7,1mm; Alto/Largo: 0,59; Alto / Ancho: 1,54.



Discusión: Esta nueva especie es fácilmente distinguible de las especies del género *Mytilus*. De las especies que presentan la superficie externa lisa es diferente por sus costillas radiales, mientras que de *M. californianus* Conrad, 1837, especie de tamaño grande y con costillas radiales, podemos diferenciarla por su pequeño tamaño y sus costillas mejor definidas. De *Brachidontes rodriguezi* (d'Orbigny, 1846) y *B. purpuratus* (Lamarck, 1819) es distinguible por su umbón terminal, su forma más elongada y espacios intercostales más amplios. Además, el patrón de costillas es claramente diferente de aquel en los taxones mencionados. Las costillas muestran el patrón típico de *Aulacomya* Mörch, 1853.

Se diferencia de la especie tipo, *Aulacomya atra* (Molina), y de *Aulacomya atra maoriana* (Iredale, 1915) del Plioceno de Nueva Zelanda, por su tamaño mucho menor y las costillas menos numerosas y proporcionalmente más definidas. En este carácter se asemeja a *Aulacomya* aff. *A. atra* (Molina, 1782) de la Formación Estancia 25 de Mayo. Sin embargo, esta última tiene una forma más ampliamente triangular y sus costillas son más redondeadas. Siendo posible que el tamaño algo mayor sea una diferencia.

Hay material, descrito por Ihering (1907), asignable a esta especie que se encuentra depositado en el Museo Argentino de Ciencias Naturales.

Etimología: Alude al tamaño pequeño.

Paleoecología: Esta pequeña especie se conoce solamente a partir de ejemplares hallados en una concentración sedimentológica de la Formación San Julián, formada principalmente por placas de balánidos. La forma de la



conchilla, con umbones terminales, aplanada ventralmente y el máximo ancho por debajo de la línea media del eje dorsoventral, sugiere que habría tenido un modo de vida epifaunal bisado sobre sustratos duros, similar al modo de vida de la especie tipo (Stanley, 1972).

Género *Perna* Retzius, 1788

Especie tipo: *P. magellanica* Retzius, 1788 (= *Mya perna* Linnaeus, 1758); por designación posterior de Soot-Ryen, 1955, p. 29 [non *Perna* Bruguière 1792] [= *Chloromya* Mörch, 1853; *Mytiloconcha* Conrad, 1862].

Distribución geográfica: Cosmopolita (Soot-Ryen, 1955; Cox en Cox *et al*, 1969).

Distribución estratigráfica: Eoceno–Reciente (Soot-Ryen, 1955; Cox en Cox *et al*, 1969).

Descripción: Conchilla mytiliforme; puente resilial perforado; lúnula girada hacia adentro formando uno o dos “dientes” en forma de puente; músculo retractor anterior situado en posición anterior, músculo retractor posterior ampliamente separados; pérdida de músculo aductor anterior en adultos (Soot-Ryen, 1955; Moore, 1969).

Discusión: El género *Perna* fue introducido por Retzius (1788, p.20) basándose en una figura de d’ Argenville (1742, pl. 25, fig. N). Aquél autor mencionó caracteres como conchilla bivalva, oblonga, con una charnela



corta girada hacia atrás y un margen posterior plano. También indicó que la conchilla tenía condición equilateral lo cual es incorrecto y probablemente inducido por una mala interpretación de la figura de d'Argenville (cita arriba). La especie tipo de *Perna* fue designada por Soot-Ryen para eliminar la ambigüedad de nombre como fue el caso dado por Bruguière 1792 (= *Pedalion*) o por Adams and Adams (1858 ex Adanson= *Modiolus*; Soot-Ryen, 1955). La combinación única de caracteres presente en *Perna magellanica*, tales como un puente resilial perforado, ausencia de músculo aductor anterior y músculo retractor anterior en posición anterior, distingue claramente este grupo de mytilídeos de otros que parecen superficialmente similares, como por ejemplo algunas especies de los géneros *Mytilus*, *Choromytilus*, *Crenomytilus*, *Semimytilus* y *Aulacomya*. Así, se puede distinguir fácilmente del género cosmopolita *Mytilus* Linnaeus, 1758 por la ausencia del músculo aductor anterior y la amplia separación de los músculos retractores posteriores. *Perna* es similar al género reciente *Choromytilus* Soot-Ryen, 1952 (p. 30; especie tipo: *Mytilus chorus* Molina, 1782, designación original) por la forma general, el tamaño y la ornamentación de la conchilla. Sin embargo, difieren en el puente resilial, ya que en *Choromytilus* es compacto; además los músculos retractores posteriores son continuos. *Crenomytilus* Soot-Ryen, 1955 (p. 23; especie tipo: *M. grayanus* Dunker, 1853; designación original) es similar a *Perna* por su conchilla mytiliforme, pero tiene caracteres que permiten una fácil separación de las especies que pertenecen a estos géneros. *Crenomytilus* presenta dos o tres “dientes” y los márgenes crenulados, el puente resilial



compacto, el músculo aductor anterior fuerte y los músculos retractores anteriores continuos. *Semimytilus* Soot-Ryen, 1955 (p. 25; especie tipo: *Mytilus algosus* Gould, 1850; monotipia), de la costa oeste de América del Sur, difiere de *Perna* por su puente resilial compacto, la ausencia de dientes, la presencia de músculo aductor anterior y la continuidad de los músculos retractores posteriores.

Aulacomya Mörch, 1853 es otro género de la subfamilia Mytilinae similar a *Perna* por la forma y la charnela, pero difiere en la ornamentación externa que está dada por fuertes costillas radiales en la mayor parte de la superficie externa de la valva, en el músculo retractor anterior situado detrás del umbón y en los músculos retractores posteriores continuos.

Especies fósiles de *Perna* en América del Sur aparecen en el Mioceno tardío de la Formación Paraná, en la provincia de Entre Ríos, este de Argentina (descriptas como *Mytilus* por Borchert, 1901, y del Río, 1991), en el Mioceno tardío de la Formación Puerto Madryn (también descriptas como *Mytilus* por del Río 1989, 1991; del Río y Martínez 1998), y en el Mioceno tardío de la Formación Camacho en Uruguay (Figueiras y Broggi, 1973, como *Mytilus*). Se conocen representantes de *Perna* como fósiles en el Plioceno temprano de Nueva Zelanda (Beu y Maxwell, 1990), donde está representado por *Perna canaliculus* Gmelin, 1791. Beu y Maxwell (1990) colocaron a *Mytilus tetleyi* (Powell y Bartrum, 1929), del Mioceno de Waiheke Island, en *Perna*. Sin embargo, el espécimen tipo de *Mytilus tetleyi* ilustrado por Powell carece de evidencia que indique la presencia de “dientes” en la charnela. Además, la descripción original menciona



expresamente la ausencia de “dientes”. También presenta conchilla gruesa y sólida provista de una plataforma charnelar, caracteres que sugieren que su ubicación genérica debe ser otra. Stilwell y Zinsmeister (1992) describieron *Perna* sp., del Eoceno de la Formación La Meseta en Isla Seymour (Marambio) en Antártida, sobre la base de un gran espécimen que según Beu (2009) es probablemente un sinónimo de *Aulacomya andersonni* Zinsmeister, 1984. Beu (2009) determinó esta especie como *Perna*, pero pertenecería a otro género, probablemente *Modiomytilus*. Hasta el presente, la especie más antigua que puede ser asignable a *Perna* es *Mytilus trigonus* Borchert, 1901, de Patagonia septentrional y Entre Ríos.

Especies actuales son conocidas en Venezuela, a lo largo de la costa Atlántica desde Recife (Brasil) hasta el Río de la Plata, y tan al sur como el Estrecho de Magallanes. Sin embargo, su presencia en estas dos últimas áreas podría deberse a datos erróneos (Sidall 1980). Hay especies del género *Perna* distribuidas a lo largo de la costa de África, Nueva Zelanda, en el área Indo-Pacífica, incluyendo China y Japón; también en el Golfo Pérsico a las costas de Indonesia, en el oeste de Nueva Guinea y algunas Islas Pacíficas (Vakily, 1989).



Perna patagonica n. sp.

(Lámina IV, figuras 1-6)

Diagnosis: *Perna* de tamaño medio, con un margen ventral extensamente curvo y una cicatriz del músculo retractor anterior fuertemente marcada y ubicada dorsalmente, la porción anterior se aloja dentro de la cavidad umbonal.

Material tipo: MEF-PI- 5976 es designado aquí holotipo, compuesto por una valva izquierda poco fragmentada; MEF-PI-5977–5983, son paratipos, moldes internos, fragmentos de valvas y ejemplares juveniles articulados.

Localidad tipo: El material proviene de la localidad Puerto Pirámides ($42^{\circ}35'48''\text{S}$ – $64^{\circ}15'27''\text{O}$), aproximadamente 3 km al sudeste de la ciudad de Puerto Pirámides y Punta Ninfas ($42^{\circ}58'33.2''\text{S}$ – $64^{\circ}18'32.6''\text{O}$), provincia de Chubut (figura 7a).

Procedencia estratigráfica: Material procedente de afloramientos referibles a la Formación Puerto Madryn, Mioceno temprano. Proviene de la sección superior, entre los 40 y 48 metros aproximadamente, del perfil Punta Ninfas. (figura 7b) y la sección media, entre los 40 y 50 metros, del perfil Puerto Pirámides (figura (7c).

Descripción: Conchilla de tamaño medio, elongada; umbón terminal; lúnula girada hacia adentro formando un “diente” central en la valva derecha, que corresponde a un surco en la valva izquierda; puente resilial perforado;



margen anterodorsal derecho, ascendiendo hasta formar un ángulo obtuso (aproximadamente 110°) con el margen posterodorsal que es ligeramente convexo; margen posterior redondeado; margen ventral derecho en la parte posterior y luego ascendiendo suavemente hasta unirse con el margen anterior; margen anterior formando una curva cerrada; márgenes lisos; carena postumbonal difusa corriendo hacia el margen posteroventral; ornamentación externa formada por líneas comarginales; impresión del músculo retractor anterior ubicada inmediatamente detrás del umbón; ausencia de impresión del músculo aductor anterior; impresiones del músculo retractor posterior separadas; impresión del músculo aductor posterior redondeada y ubicada en el extremo posterior (a 75% de la longitud total).

Dimensiones: El material se encuentra fragmentado por lo que no es posible tomar medias con excepción de un molde interno y especímenes juveniles, de estos últimos se realizó un promedio de 11 individuos que pertenecen al lote MLP-PI-5983. Se midió en mm.

Nº	Largo	Alto	Ancho	Largo/Alto	Alto/Ancho
MLP-PI-5978	71,30	37,21		1,91	
MLP-PI-5983	25,84	15,04	8,27	1,72	1,82

Discusión: Esta nueva especie posee caracteres, tales como el puente resilial perforado, la ausencia de cicatriz del músculo aductor anterior, las cicatrices del complejo retractor posterior separadas y la cicatriz del músculo retractor anterior en posición postumbonal, que conducen a su inclusión en



Perna Retzius, 1788. *Perna perna* (Linnaeus, 1758), posee un ángulo más agudo entre el margen anterodorsal y el posterodorsal.

Perna viridis (Linnaeus, 1758), la especie viviente en el Indopacífico, tiene un margen ventral que se une al margen anterior más suavemente que en la especie fósil aquí descrita. También se puede ver la cicatriz del músculo retractor anterior ubicada más lejos del umbón que en la nueva especie de la Formación Puerto Madryn.

Una especie fósil comparable con *P. patagonica* n. sp. es *Mytilus trigonus* Borchert, 1901, la cual está basada sobre especímenes provenientes de la Formación Paraná (Borchert 1901; del Río 1991), una unidad expuesta en la provincia de Entre Ríos, Argentina. El único sintipo disponible es la parte anterior de un espécimen articulado que no muestra ningún carácter interno. Sin embargo, el “diente” charnelar (claramente visible), el perfil general de la conchilla, y el tamaño son similares a los observados en los especímenes de la Formación Puerto Madryn.

Un espécimen entre los incluidos en la especie descrita aquí fue colectado por R. Brunet, quien etiquetó este material como *Perna trigonus* pero sin brindar explicaciones acerca de esta asignación. En las notas que acompañaban el material, él mismo escribió que el espécimen no era diferente al espécimen de Paraná y que él consideraba, como Borchert (1901) y Figueiras y Broggi (1973) lo habían hecho antes, que el espécimen era similar a *Perna perna*.

Borchert (1901) estableció que *Mytilus trigonus* era extremadamente similar a *Mytilus achatinus* (= *Perna perna*) pero se diferenciaba por el tamaño,



siendo mayor en promedio; también, el ángulo formado entre los márgenes anterodorsal y posterodorsal era más angosto que en *M. achatinus*.

Figueiras y Broggi (1971-1973) mencionaron que sus observaciones confirmaban la opinión expuesta por Borchert, asegurando que *Perna* sería un género más apropiado para *Mytilus trigonus*.

Borchert ilustró dos (Borchert, 1901, pl. 6, figs. 10–11) de los 14 especímenes colectados en Paraná por Bravard. Uno es una valva izquierda completa (pl. 6, fig. 10) y la otra es un fragmento anterior articulado (pl. 6, fig. 11); esta última pieza está en la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia en Buenos Aires. El otro espécimen ilustrado (pl. 6, fig. 10) fue preparado por Ihering, quien reportó (Ihering, 1907) la presencia de una “cicatriz del músculo anterior.

Desafortunadamente, este espécimen falta en la colección. Del Río (1991, p. 43–44, fig. 13) mencionó como holotipo el espécimen de la colección Bravard MBR 2633. Esta designación de lectotipo por inferencia de holotipo es inválida (ICZN 1999, Art. 74.5). Borchert (1901, p. 193–194) declaró que había más de un espécimen pero no designó ninguno como holotipo.

Ihering (1907) asignó la especie descrita por Borchert a *Mytilus* s.s. Al mismo tiempo, mencionó la existencia de una conchilla mal preservada de Puerto Pirámides, a la que también incluyó en la especie de Formación Paraná.

Este es el primer registro de material referible a *Perna* n. sp. en la Formación Puerto Madryn.



Pareciera, entonces, que podría haber dos taxones diferentes entre los sintipos originales, i.e., uno con el fuerte “diente” anterior, ilustrador por Borchert en su pl. 6, fig. 11, y el otro representado por el espécimen ilustrado en la misma lámina pero como figura 10. Es imposible confirmar la presencia de la impresión del músculo aductor anterior en el espécimen perdido, aunque parece muy probable que el ejemplar efectivamente lo tuviera, a la luz de la afirmación de Ihering. Así, con el fin de evitar una mayor confusión y estabilizar el nombre, se restringe el uso de *M. trigonus* para el sintipo ilustrado por Borchert (pl. 6, fig. 10), el cual posee la impresión del músculo aductor anterior. El otro sintipo (MBR 2633) probablemente pertenezca a *Perna* n. sp. Del Río (1991) incluyó a este taxón en el subgénero *Mytilus*, sobre la base de la conchilla sin ornamentación o con costillas radiales en la superficie de la misma y también por los márgenes lisos.

También fueron colectados 28 ejemplares de *Perna patagonica* en la localidad de Punta Ninfas. Estos ejemplares representan una fase juvenil, se encuentran en buen estado de preservación, articulados, de tamaño pequeño, aunque el interior no es visible presentan caracteres típicos de los adultos como son el diente charnelar con el surco correspondiente, el contorno general y la ornamentación. Esta concentración de individuos juveniles podría ser debido a aspectos bioestratigráficos que no han podido ser dilucidados.

Etimología: De Patagonia, lugar de procedencia del material descripto.



Paleoecología: Las conchillas de esta nueva especie son elongadas, con umbón terminal, poco convexas y con la mayor convexidad a mitad de la altura de la conchilla. De acuerdo a los estudios efectuados por Stanley (1972), esta especie habría tenido un hábito epibisado, viviendo fija laxamente por el biso a sustratos diversos en un ambiente de energía relativamente baja. La falta de evidencia de un hiancia bisal, indica que el biso era relativamente poco desarrollado. Al mismo tiempo, la máxima convexidad ubicada a mitad de camino entre el margen ventral y la falta de un aplanamiento de la zona ventral de la conchilla sugieren que el ambiente habría sido de menor energía que aquéllos en donde habrían vivido representantes de esta familia con hiancias bisales bien desarrolladas y con la región ventral aplanada.

***Perna* sp.**

Material: MLP-27224, material fragmentario perteneciente a una valva izquierda, entre ellos una charnela con su diente.

Procedencia geográfica: Nido del Águila (49°36'16"S–68°13'50"O), provincia de Santa Cruz (figura b).

Procedencia estratigráfica: Miembro Meseta Chica de la Formación San Julián, Oligoceno tardío. Proviene de la sección superior del perfil Nido de Águila, a los 10 metros aproximadamente (figura 4b).



Discusión: El material es un espécimen fragmentado, una valva izquierda con la conchilla recristalizada. Entre los fragmentos se puede observar una charnela con un surco formado por la lúnula y un puente que se parece a un “diente”. También se puede observar la ornamentación externa compuestas de anillos comarginales. La charnela es típica de géneros como *Choromytilus* Soot-Ryan, 1952, *Aulacomya* Mörch, 1853 y *Perna* Retzius, 1788. El material es fácilmente separable de *Aulacomya* ya que no está ornamentada por costillas radiales. De *Choromytilus* no es posible separarlo ya que no se pueden apreciar los caracteres diagnósticos de cada género; no existen registros para el Mioceno de *Choromytilus* en América del Sur, y sí lo hay de *Perna* para el Mioceno tardío de la Formación Puerto Madryn.

Género *Brachidontes* Swainson, 1840

Especie tipo: *Modiola sulcata* Lamarck, 1819 (non 1805) (= *Mytilus citrinus* Röding, 1798, non *Arca modiolus* Linné, 1767); monotipia [= *Brachyodontes* Auctt.].

Distribución geográfica: Cosmopolita (Soot-Ryen, 1955; Cox en Cox et al., 1969).

Distribución estratigráfica: Jurásico–Reciente.

Descripción: Conchilla mytiliforme; umbón subterminal; charnela con “dientes disodontes” (crenulaciones parecidas a dientes) después y antes



del ligamento; ligamento moderadamente corto; radialmente esculpida con costillas bifurcadas.

Discusión: Este género fue introducido por Swainson en 1840 (pag. 384).

Soot-Ryen discutió el significado del género y concluyó específicamente que *Brachidontes sulcata* no debería incluir a *Brachidontes modiolus* de Linné, 1767.

Hormomya Mörch, 1853, y *Septifer* Recluz, 1848, son géneros similares a *Brachidontes* en la forma general de la conchilla pero difieren por sus costillas sin bifurcar en la parte ventral de la conchilla.

Del género cosmopolita *Mytilus* difiere por las costillas radiales que están curvadas dorsalmente, las crenulaciones a modo de dientes antes y después del ligamento, y el puente resilial compacto.

Especies de *Brachidontes* en Argentina son conocidas para el Mioceno tardío de la Formación Paraná en Entre Ríos (del Río, 1991), para el Mioceno tardío de Formación Puerto Madryn en Punta Ninfas, Chubut (del Río y Martínez, 1998) y para la Formación Estancia 25 de Mayo de edad miocena temprana aflorante al sur del Lago Argentino en la provincia de Santa Cruz (Ortmann, 1902). Especies actuales de *Brachidontes* están representadas por *B. rodriguezii* d'Orbigny, 1842, desde Rio Grande do Sul hasta Punta Ninfas (Rios, 2009; Adami *et al.*, 2013) y *B. purpuratus* Lamarck, 1819, desde Golfo San Matías hasta Tierra del Fuego (Bernard, 1983; Adami *et al.*, 2013).



***Brachidontes* cf. *B. rodriguezi* (d'Orbigny, 1842)**

(Lámina V, figura 1-6)

cf. 1842 *Mytilus Rodriguezii* Orb.; D'ORBIGNY, p. 646, pl. 85, figs. 9-11

cf. 1893 *Modiola lepida* Ph.; PHILIPPI, p. 12, lám. 2, fig. 3

cf. 1901 *Modiola lepida* Phil.; BORCHERT, p. 27

cf. 1907 *Brachydontes Rodriguezi* (Orb.); IHERING, p. 378

cf. 1966 *Bachidontes rodriguezi* (d'Orbigny); CAMACHO, p. 60–61 (no el cf. espécimen figurado en lám. 9, fig. 3)

cf. 1991 *Brachidontes (Brachidontes) rodriguezi lepida* (Philippi); DEL RÍO, p.45, lám. 2, fig. 6

Material: MEF-PI- 5990, conformado por una valva derecha completa y una valva izquierda incompleta y poco fragmentada.

Procedencia geográfica: El material proviene de la localidad Puerto Pirámides (42°35'48"S–64°15'27"O), aproximadamente 3 km al sudeste de la ciudad de Puerto Pirámides; provincia de Chubut (7a).

Procedencia estratigráfica: El material proviene de la sección media del perfil Puerto Pirámides, entre los 30 y 40 metros desde la base (figura 7c). Estos sedimentos son asignados a la Formación Puerto Madryn de edad Mioceno tardío.

Descripción: Conchilla mytiliforme, pequeña; umbón subterminal; margen dorsal uniformemente convexo en toda su longitud, uniéndose suavemente



con el margen posterior, que describe una curva cerrada hasta unirse con el margen ventral; margen ventral cóncavo, concavidad máxima a 0,3 de la longitud total desde el extremo anterior; carena fuerte y curvada corriendo desde el umbón hasta el extremo posteroventral de la conchilla; ornamentación externa compuesta de líneas comarginales y costillas radiales; rebordes formados por interrupciones del crecimiento ubicados a intervalos regulares; superficie inmediatamente después de los rebordes sin costillas radiales debido a la abrasión; costillas radiales simples en la mitad anterior, ampliándose hacia los márgenes, volviéndose más uniforme dorsalmente; costillas radiales bifurcándose en la mitad posterior, con costillas que aparecen intercaladas entre las bifurcadas; costillas radiales ventrales unifurcadas, uniformes, estrechas.

Discusión: Este material es provisionalmente referido a *Brachidontes* sp. por características tales como su umbón subterminal, tamaño, líneas comarginales y costillas radiales en la superficie externa. Algunos caracteres como la charnela, ligamento, y cicatrices de los músculos no pudieron ser observados. Por lo tanto, este material es incluido en *Brachidontes* solo provisionalmente hasta que se colecciona material mejor preservado.

El material comparte con *Brachidontes sulcatus* –la especie tipo de este género– caracteres tales como el umbón subterminal y la ornamentación radial con costillas bifurcadas. Otros caracteres diagnósticos como los “dientes” crenulados, ligamento y cicatrices musculares no son visibles en los especímenes estudiados. *Brachidontes rodriguezi* (d’Orbigny) y *B.*

purpuratus (Lamarck), actualmente distribuidos a lo largo de la costa de Patagonia (Castellanos, 1970; Aguirre *et al.* 2006; Rios, 2009; Adami *et al.*, 2013), comparten caracteres como la posición del umbón, la ornamentación y la forma general de la conchilla, pero es necesario más material para confirmar la identidad de nuestro material. Entre las especies fósiles descritas para Patagonia, *Brachidontes andinus* (Ortmann, 1902), de la Formación Estancia 25 de Mayo en el Lago Pueyrredón y de la Formación Guadal (Mioceno) al sur del Lago Buenos Aires y en territorio chileno (Frassinetti y Covacevich, 1999), es superficialmente similar, pero puede ser diferenciada debido a la pérdida de las costillas en el flanco anteroventral, sugiriendo que sería más adecuada la asignación genérica a *Gregariella* Monterosato, 1883, que a *Brachidontes*, tal como originalmente fue identificado por Ortmann (Griffin *et al.*, 2008).

También muestra cierto parecido con especies de *Septifer* Recluz, 1848, especialmente en el patrón que forman las costillas de *Septifer mayai* de las formaciones Roca y Jagüel (Maastrichtiano tardío) en la cuenca Neuquina. Sin embargo pueden ser fácilmente diferenciados por el patrón ventral de las costillas en los especímenes juveniles, que es claramente brachidontiforme (Griffin *et al.*, 2008).

Paleoecología: La forma elongada y con la región ventral algo aplanada y la carencia de una cadena postumbonal fuerte y recurvada sugiere que esta especie habría tenido un modo de vida similar al de *Brachidontes extusus* (Linné), que habita ambientes muy similares, a veces compartidos, a aquellos



en los que se desarrolla *Mytilus edulis* Linné, es decir, ambientes intermareales de fondo duro (Stanley, 1970).

Subfamilia CRENELLINAE Gray, 1840 (clam)

Conchilla subcircular a modioliforme, umbones aproximadamente detrás del extremo anterior, margen anterior de la charnela engrosado y verticalmente estriado o con “dientes” vestigiales (charnela disodonta), margen dorsal de la charnela fina- y verticalmente estriada. Superficie de la conchilla con ornamentación radial ausente en el área media o, raramente, lisa. [epibisados, anidantes, raramente perforante]. Triásico tardío–Reciente.

Género *Crenella* Brown, 1827

Especie tipo: *Crenella elliptica* Brown, 1827; monotipia (= *Mytilus descussatus*, Motantagu, 1808) [= *Stalagmium* Conrad, 1833 (especie tipo, *Stalgagmium margaritaceum* Conrad, 1833 [?1834]); *Hippagus* Lea, 1833, (especie tipo, *Hippagus isocardioides* Lea, 1833; monotipia); ?*Myoparo* Lea, 1833 (especie tipo , *Mytilus costatus* Münster, 1840); *Nuculocardia* d'Orbigny, 1853 (especie tipo, *N. divaricata* d'Orbigny, 1853); ?*Crenellodon* Edwards en Newton, 1891 (especie tipo, *Modiola pulcherrina* Roemer, 1836)]

Distribución geográfica: Cosmopolita. En Argentina este género se encuentra representado por *Crenella divaricata* que se distribuye hasta el Cabo de San



Antonio (Castellanos, 1970), aunque no ha habido registros posteriores de la misma. Linse (2002) reportó una nueva especie para el Estrecho de Magallanes, *Crenella magellanica*.

Distribución estratigráfica: Cretácico?–Reciente (Cox en Cox *et al.*, 1969).

Descripción: Conchilla pequeña, subcircular a ovalada, sólida, umbones anteriores; charnela engrosada y estriada, ligamento corto, hundido, ornamentación radial unilateralmente bifurcada anterior y posteriormente, márgenes crenulados (Cox en Cox *et al.*, 1969).

Discusión: Stilwell (1997) sugirió, basándose en una nueva especie de *Crenella* para el Cretácico Tardío de las Islas Chatham (Nueva Zelanda), que el origen del grupo pudo haber sido en el hemisferio sur y no el hemisferio norte como sostenían otros autores (Palmer, 1974).

***Crenella camaronesia* Ihering, 1907**

(Lámina I, figura 5-7)

1907 *Crenella divaricata camaronesia*, subsp. n.; IHERING, p. 277, fig. 11a–b

1996 *Crenella camaronesia* (Ihering); PARODIZ, p. 208

Material tipo: Sintipos. Doce valvas, MACN-PI-223.

Localidad tipo: Camarones, provincia de Chubut.

Procedencia geográfica: Barrancas de Bahía Camarones.



Procedencia estratigráfica: Formación Chenque?, Mioceno inferior–medio.

Descripción: Conchilla pequeña, subovalada, inflada; umbón terminal; charnela con denticulos pequeños pero distinguibles; márgenes suavemente fusionados formando un contorno casi ovalado; ornamentación compuesta de costillas radiales y líneas de crecimiento; las costillas llegan hasta el margen posterior y en el área central suele haber costillas bifurcadas; las líneas de crecimiento están fuertemente marcada en la región posterior de la conchilla e interrumpen las costillas formando “escalones”; ausencia de cicatrices musculares (Ihering, 1907).

Dimensiones: Se hizo una media sobre la medida de dos valvas pertenecientes al lote MACN-PI-223 (Largo: 4mm; Alto= 3mm).

Discusión: El registro de Ihering es el único para el Paleógeno–Neógeno de Argentina. Este material fue colectado por Carlos Ameghino y entregado por Florentino Ameghino a Ihering para su estudio. La localidad donde fue hallado el material es en la costa de Bahía Camarones, en la provincia de Chubut. De acuerdo con Ihering (1907), proviene de niveles por él referidos al "Patagonienne moyen". En las inmediaciones de Camarones no existen exposiciones de rocas que puedan ser referidas al "Patagonien moyen" o al "Camaroneen". Las mismas se encuentran cubiertas por el derrubio de la alta barranca que flanquea la costa unos kilómetros hacia el oeste de la misma. Es, por lo tanto, conjetural cualquier aseveración acerca de la localidad de donde proviene el material. Sin embargo, es posible que sí se trate de algún afloramiento que no se ha vuelto a reconocer, dada la preservación de los



ejemplares, que es congruente con aquella de los que se encuentran en las unidades neógenas de la región, como por ejemplo la Formación Chenque (Bellosi, 1995) o la Formación Gaiman (del Río, 2004).

Paleoecología: Se sabe que *Crenella decussata* Montagu, 1808, vive en un rango de profundidad de 9 metros a 263 metros, sobre fondos arenosos o fangosos (Soot-Ryen, 1955).

Género *Gregariella* Monterosato, 1883

Especie tipo: *Modiolus sulcatus* Risso, 1826 (= *Modiola opifex* Say, 1825); por monotipia.

Distribución geográfica: Mediterráneo, América del Norte, Australia y América del Sur.

Distribución estratigráfica: Jurásico–Reciente (Griffin *et al.*, 2008).

Discusión: El género *Gregariella* incluye especies que se acercan morfológicamente a *Musculus* Röding, 1798 (especie tipo: *Mytilus discors* (Linnaeus, 1758)). Los dos géneros difieren principalmente en el patrón de ornamentación. Si bien ambos tienen costillas radiales en dos zonas definidas de las valvas (anterior y posterior), en *Gregariella* las costillas más anteriores del área posterior no llegan a intersectar el margen ventral, tal como ocurre en *Musculus*. Además, la carena postumbonal es notablemente marcada en *Gregariella*. En *Musculus* las conchillas son mucho menos convexas, al estar la carena postumbonal menos marcada o directamente ausente.



Gregariella se conoce como fósil desde el Daniano (Griffin *et al.*, 2008) en Patagonia y desde el Eoceno en Nueva Zelanda (Beu, 2004).

Actualmente incluye especies que viven generalmente anidando en perforaciones abandonadas de *Lithophaga* o en oquedades en las rocas de la zona litoral a submareal.

***Gregariella amara* Griffin, Parras y Casadío, 2008**

(Lámina VI, figura 7-10)

2008 *Gregariella amara*; GRIFFIN, PARRAS Y CASADÍO, p. 144-145, figuras 3.5-8.

Material tipo: Holotipo, GHUNLPam 592. Paratipos GHUNLPam 586-616, 4894; 4924-4925; 5226-5227; 10041-10042; 10157-10158, 40 especímenes moderadamente bien preservados, la mayoría son moldes internos pero parcialmente cubiertos por calcita reemplazada de la conchilla original.

Localidad tipo: Salitral de La Amarga (36°33'S–68°9'W), provincia de La Pampa.

Otras localidades: Cerros Bayos (37°40'S–67°30'W), provincia de La Pampa; General Roca (39°00'S–67°32'W), provincia de Río Negro; Arroyo Brea (35°31'S–69°43'W), provincia de Mendoza (figura 2a).

Procedencia estratigráfica: Esta especie proviene de la Formación Roca de edad maastrichtiana–daniana, y también de la subyacente Formación Jagüel de edad maastrichtiana tardía; en la localidad Salitral de la Amarga los



ejemplares proceden de la base del perfil (figura 2b), mientras que en Cerros Bayos del sector inferior y la media (entre los 10 y los 20 metros desde de la base aproximadamente) (figura 2c).

Descripción: Conchilla pequeña, subovalada, umbón subterminal; margen anteroventral recto a levemente convexo en la mitad de la longitud total; margen anterodorsal derecho y ascendente; margen posterodorsal convexo formando un arco; margen posterior convexo formando una curva que cierra suavemente hasta unirse con el margen ventral; carena postumbonal corriendo en dirección al margen posteroventral y desapareciendo aproximadamente en la mitad de la longitud total y en la mitad del alto total; ornamentación de la conchilla compuesta por costillas radiales finas cubriendo el área anterior y posterior; área anterior cubierta por 7 a 10 costillas y la posterior cubierta por aproximadamente 65 a 80 costillas, debajo de la carena menos densas, 18 a 30 costillas, que en el área dorsal; la mayoría de las costillas del área dorsal desviadas hacia arriba hasta intersectar el margen dorsal formando un ángulo casi recto; pocas costillas intercaladas; área central lisa; primeras costillas del área posterior no alcanzan el margen ventral; espacios intercostales poco profundos y con el mismo ancho que las costillas.

Dimensiones: GHUNLPam-592 (holotipo), largo: 16.6 mm, alto: 8.6 mm, ancho: 7.0 mm. Los ejemplares restantes tienen entre 7,5 y 25 mm de largo, con una media de aproximadamente 18 mm.

Discusión: Esta especie parece ser uno de los miembros más antiguos del género en el hemisferio occidental. En el sur de América del Sur, el



representante más antiguo conocido hasta la descripción de *G. amara* era *Gregariella andina* (Ortmann, 1902), del Mioceno temprano en la Formación El Chacay expuesta al sur del Lago Pueyrredón, provincia de Santa Cruz, Argentina. La especie de Ortmann es muy similar, pero parece poseer una conchilla un poco más larga, con una carena postumbonal más pronunciada, y las costillas radiales menos numerosas y ubicadas en el extremo posterior solamente. Otro probable miembro de este género es *Modiola aprilis* Feruglio, 1935, de la Formación Salamanca (Daniano), una unidad expuesta a lo largo de la costa Atlántica en el centro de Patagonia, al norte de Comodoro Rivadavia. Sin embargo, el espécimen descripto por Feruglio no está disponible para su estudio y su descripción original es muy imprecisa para garantizar alguna certeza acerca de la posición taxonómica de este material, su forma general se asemeja a otros taxones de otros depósitos aproximadamente coetáneos en esta parte de América del Sur como es el caso de *Gregariella amara* (Griffin *et al.*, 2008).

De acuerdo a la descripción original, *Brachidontes bifurcatus* Popenoe, 1937, del Cretácico Superior de la Formación Williams en el sur de California, puede ser ubicada en *Gregariella*, ya que muestra el mismo patrón de ornamentación, aunque los detalles de la charnela son desconocidos. Aunque es similar a la especie patagónica, las costillas son más anchas, se encuentran en menor cantidad y están más fuertemente marcadas. La conchilla es significativamente más grande, llegando al doble de largo.

Modiolus kirkerensis Clark, 1918, de la Formación San Ramón (Mioceno) en California central, se asemeja a la especie patagónica por su ornamentación en



la parte posterior de la conchilla, aunque la parte anterior está pobremente conservada y por lo tanto no se ha preservado evidencia de ornamentación. Sin embargo, la conchilla es más grande en la especie californiana. Moore (1983) ubicó la especie de Clark, con dudas, en *Brachidontes*.

Modiolus pontotocensis del Valle y Medina, 1980, de la Formación López de Bertodano (Cretácico Superior) expuesta en la Isla Seymour (Marambio) en Antártida, es similar a *Gregariella amara* en el contorno de la conchilla, carena relativamente baja, y la ornamentación radial. Sin embargo, las costillas son más débiles y menos diferenciadas que en la especie del norte de Patagonia, la conchilla es considerablemente más grande también, alcanzando los 42 mm.

Modiolus cf. *M. pontotocensis* del Valle y Medina *sensu* Zinsmeister y Macellari, 1988, de la unidad 9 (Maastrichtiano tardío) de la Formación López de Bertodano, tiene la conchilla más uniformemente convexa. La ornamentación no es evidente en las figuras disponibles, pero los autores mencionaron la presencia de costillas radiales, aunque no especificaron si están en toda la superficie o restringidas a la región anterior o a la posterior. Otra especie antártica que se asemeja a *Gregariella amara*, al menos superficialmente, es *Arcuatula sootryeni* Stilwell y Zinsmeister, 1992, del Eoceno de la Formación La Meseta expuesta en la Isla Seymour (Marambio). Las costillas radiales y el contorno general de la conchilla, similares a *Gregariella amara*, sugieren que podría pertenecer al género *Gregariella*.

Un espécimen del Eoceno tardío descrito por Tessier (1952) como *Musculus elegans* (Sowerby, 1812) y colectado en Kade-Baldji, Senegal, parece ser bastante similar a *Gregariella amara*. Difiere por la proporción de la conchilla; el



espécimen africano parece ser más alto y con un extremo anterior más ancho. La ornamentación es también diferente; el espécimen descrito por Tessier tiene 12 costillas en el área anterior mientras que en el área posterior presenta menor cantidad; las costillas son más fuertes y los espacios intercostales son más anchos.

Paleoecología: El ancho máximo de las valvas está ubicado a la mitad del eje dorsoventral lo que sugiere una forma de vida endobisada, aunque el lóbulo anterior está un poco reducido. Como en el caso de *Geukensia demissa* (Dillwyn), es muy posible que haya vivido con el 75% de la conchilla enterrada y con el eje anteroposterior formando un ángulo de 30° con el eje vertical (Stanley 1970, 1972).

***Gregariella andina* (Ortmann, 1900)**

(Lámina VI, figuras 1-6)

1900 *Modiola andina* sp. nov.; ORTMANN, p. 370

1902 *Modiola andina* Ortmann; ORTMANN, p. 122–123, pl. 24, fig. 4

? 1907 *Brachydontes andina* Ortm.; IHERING, p. 274–275

1995 *Brachidontes (Brachidontes) ortmanni* n. sp.; CHIESA, PARMA Y CAMACHO, p. 36–37, pl. 2, fig. 1

1999 *Brachidontes andinus* (Ortmann, 1900); FRASSINETTI Y COVACEVICH, p. 21, lámina 3, figura 2–3



Material tipo: Los 44 sintipos están depositados en la Colección Ortmann en el Paleontological Research Institute, Ithaca, Nueva York, USA. PRI-66388–66391.

Procedencia geográfica: Los sintipos provienen de afloramientos ubicados al sur del Lago Pueyrredón.

Procedencia estratigráfica: Los sintipos provienen de la Formación El Chacay, expuesta en las barrancas al sur del Lago Posadas. Proviene de tres niveles portadores de fósiles, uno de ellos en la base de la unidad, otro a 120 metros de la base y otro a 180 metros por encima de la base. La edad de estas rocas podría ser equivalente a la de la Formación Estancia 25 de Mayo en Lago Argentino, es decir Mioceno temprano.

Descripción: Conchilla de tamaño pequeño, elongada. El umbón es subterminal. Margen dorsal recto anteriormente, formando un ángulo obtuso con el posterodorsal, que se une en una curva continua con el margen posterior curvo. Margen ventral claramente cóncavo, uniéndose con el posterior abruptamente. Carena postumbonal bien marcada, cóncava hacia el margen ventral, que también es cóncavo. Superficie finamente estriada radialmente por encima de la carena postumbonal, más notoriamente en la región posterior. Superficie lisa por debajo de la carena, solo con líneas de crecimiento y entre 5 y 7 costillas radiales generalmente poco marcadas en la parte más anterior.

Dimensiones: PRI-66388, Largo: 24 mm; Alto: 11 mm.



Discusión: Ihering (1907, p. 274–275) incluyó en esta especie dos moldes de Chubut, asignándolos a *Brachidontes*. Estos moldes presentan escultura radial sólo en la parte posterior de las valvas, resultando dudoso que puedan ser asignados a la especie de Ortmann.

M. rugulosa Philippi, 1887, y *M. leviuscula* Philippi, 1887, ambas de Lebu (Chile), presentan estrías radiales pero no se distribuyen sobre la superficie con el mismo patrón que en *G. andina*. Además, el contorno de las conchillas es diferente.

Paleoecología: El caso de *Gregariella andina* es semejante al de *Geukensia demissa* y *Gregariella amara*, se puede apreciar que el ancho máximo de valvas se encuentra en la mitad o un poco por encima del eje dorsoventral, y además presenta un lóbulo anterior pero poco desarrollado; todo esto sugiere una forma de vida endobisada con las tres cuartas partes del cuerpo enterradas y formando un ángulo de 30° con un eje vertical. La forma de *Gregariella andina* se asemeja a *Brachidontes modiolus* (Linné, 1767) en el ancho máximo de las valvas y la forma de su margen dorsal. Esta especie se encuentra actualmente enterrada con el eje anteroposterior casi paralelo al eje vertical o fijo mediante el biso a granos gruesos de sedimento (Stanley, 1972).

Subfamilia LITHOPHAGINE Adams y Adams, 1857

Conchilla elongada, de sección cilíndrica, umbones apenas detrás del extremo anterior, márgenes de la charnela generalmente lisos, perióstraco



comúnmente con incrustaciones calcáreas. Perforantes. Carbonífero?
Pérmico tardío–Reciente.

Género *Lithophaga* Röding, 1798

Especie tipo: *Lithophaga mytuloides* Röding, 1798 (= *Mytilus lithophagus* Linnaeus, 1758); monotipia [= *Lithophagus* Megerle Von Mühlfeld 1811; *Lithodomus* Cuvier, 1816].

Distribución geográfica: Cosmopolita (Soot-Ryen, 1955; Cox en Cox *et al.*, 1969).

Distribución estratigráfica: Carbonífero? Mioceno temprano–Reciente (Cox en Cox *et al.*, 1969)

Descripción: Conchilla cilíndrica, lisa o con estrías verticales, usualmente disminuyendo gradualmente hacia el extremo posterior, umbones cerca del extremo anterior; charnela adonta; ligamento ubicado profundamente; margen dorsal y ventral casi paralelos, y lisos (Moore 1969).

Discusión: El género *Lithophaga* está representado por especies perforantes de sustratos duros variados, que pueden ser sedimentos consolidados hasta conchillas calcáreas. La perforación se realiza por métodos químicos y el bivalvo vive alojado en la cavidad, que se agranda a



lo largo de la ontogenia. Generalmente habitan aguas litorales y son buenos indicadores de la cercanía de la costa (Turner y Boss, 1962).

Este género ha sido dividido en “secciones”, mayormente por Dall (1898, 1916) e Iredale (1939). Estas “secciones” son grupos definidos en base a diferencias en las incrustaciones calcáreas, aunque estas secciones son útiles en sistemática para solo pocos grupos. Cinco subgéneros han sido reconocidos para *Lithophaga*, i.e., *Lithophaga* s.s., *Stumpiella* Soot Ryen, 1955, *Diberus* Dall, 1898, *Myoforceps* Fischer, 1886, *Labis* Dall, 1916, and *Leisolenus* Carpenter, 1856 (Soot-Ryen, 1955).

Paleoecología: Las especies de *Lithophaga* se caracterizan por habitar perforaciones hechas en rocas calcáreas o en partes calcáreas de otros organismos. Yonge (1955) estudió las adaptaciones al hábito perforante en los géneros *Botula* y *Lithophaga*, hallando que la secreción de una mucosidad ácida y la extrusión del tejido paleal en las zonas anterior y posterior permitían la penetración en el material calcáreo con un mínimo de esfuerzo mecánico. Las paredes de la perforación están recubiertas por una capa de material calcáreo. Si se produce un giro sobre el eje anteroposterior del organismo, dentro de la perforación, la capa calcárea se distribuye homogéneamente sobre la superficie de la pared.



***Lithophaga* cf. *L. platensis* (Philippi, 1893)**

(Lámina VII, figuras 1-6)

- cf. 1891 *Lithophagus platensis* Philippi; pág.164 (*nomen nudum*).
- cf. 1893 *Lithophagus platensis* Ph.; PHILIPPI, pág.12, lám.3, fig. 3.
- cf. 1897 *Lithodomus platensis* Ph.; VON IHERING, pág. 329.
- cf. 1901 *Lithodomus patagonicus* D'Orb.; BORCHERT, pág. 212.
- cf. 1907 *Lithophaga platensis* Phil.; VON IHERING, pág. 380.
- cf. 1914 *Lithodomus platensis* Phil.; VON IHERING, pág. 39.
- cf. 1949 *Lithodomus platensis* Phil.; CORDINI, pág. 60.
- cf. 1998 "*Lithophaga platensis*" Philippi, 1893; DEL RÍO Y MARTÍNEZ, págs. 53 y 54.
- cf. 2000, "*Lithophaga platensis*" Philippi; DEL RÍO, pág. 90.

Material: MEF-PI-5991, dos ejemplares articulados bien preservados.

Localidad: El material proviene de la localidad Puerto Pirámides (42°35'48"S–64°15'27"O), aproximadamente 3 km al este-sudeste de la ciudad homónima, provincia de Chubut (figura 7a).

Procedencia estratigráfica: El material proviene de la parte media del perfil Puerto Pirámides, entre los 30 y 40 metros desde la base (figura 7c). Estas sedimentitas son asignadas a la Formación Puerto Madryn, de edad Mioceno tardío.



Descripción: Conchilla pequeña, subcilíndrica, usualmente disminuyendo el “diámetro” gradualmente hacia el extremo posterior, poco elongada, inflada; umbones prosógiros, incurvados, próximos al extremo anterior; ligamento profundamente hundido; mitad anterior del margen dorsal ascendiendo suavemente para formar un ángulo obtuso (160° aproximadamente, ubicado a un 70% de la longitud total desde el extremo anterior) con la mitad posterior, que descende describiendo una curva continua y suave; margen anterior redondeado y reducido; altura máxima ubicada donde se forma el ángulo dorsal, ancho máximo en el mismo punto; carena débil que corre desde un punto exactamente detrás de los umbones hasta la mitad del margen posterior; ornamentación comarginal compuesta por finas líneas de crecimiento superpuestas con ondulaciones comarginales débiles.

Dimensiones: Todas las medias se expresan en mm

Nº	Largo	Alto	Ancho	Alto/Largo	Alto/Ancho
MEF-PI-5991	27,58	11,37	11,06	0,41	1,02
MEF-PI-5991	37,45	14,33	12,67	0.38	1,13

Discusión: Las especies cenozoicas de *Lithophaga* procedentes de Patagonia y otros lugares de Argentina han sido generalmente ubicadas en *Lithophaga patagonica* (d'Orbigny, 1842), o en *Lithophaga platensis* (Philippi, 1893). Ihering (1907) incluyó *L. patagonica* en el subgénero *Diberus* Dall, 1898, y también propuso el nombre subespecífico *dalli* para el material proveniente de los estratos Patagonianos.



El material fósil está usualmente fragmentado y no revela características claves como los depósitos secundarios de conchilla y las incrustaciones calcáreas.

Esto, junto con el hecho de que las conchillas carecen casi de rasgos –aunque estén completas y bien preservadas– a menudo dificulta la precisa identificación y ha conducido al uso generalizado de cualquiera de los dos nombres mencionado anteriormente para el material de Argentina.

El material procedente de Formación Puerto Madryn aquí descripto es identificado provisoriamente como *Lithophaga platensis* (Philippi, 1893), sobre la base del tamaño y la forma de la conchilla (Pérez, 2013a). *Lithophaga platensis* fue originalmente descripta para un espécimen colectado en estratos incluidos en el Mioceno tardío de la Formación Paraná expuestos a lo largo de la barranca izquierda del Río Paraná, en la provincia de Entre Ríos. Según Philippi (1893), esta especie podría ser distinguida por su conchilla de pequeño tamaño, subcilíndrica y lisa, con el margen anterodorsal ocupando la mitad de la longitud total.

Paleoecología: No es posible hacer ninguna inferencia acerca de la paleoecología ya que solo se encontraron dos ejemplares y ninguna incrustación calcárea pero es muy probable que comparta características paleoecológicas del género *Lithophaga*. Si bien el número de ejemplares disponibles es exiguo, se puede tener la certeza de que se encontrarían perforando sustratos duros de naturaleza calcárea, a pesar de que el mismo no se ha preservado. Es común que este grupo de bivalvos perfore conchillas de otros moluscos, entre otros sustratos. Siendo que diversas especies de ostras han sido abundantes a lo largo del Cenozoico de Patagonia (donde muchas



veces forman extensos bancos que ocupan una gran superficie), es probable que este haya sido un sustrato preferido por estas especies, tal como describieran Mauna et al. (2005) en la Formación Puerto Madryn

***Lithophaga exilis* (Feruglio, 1935)**

(Lámina VIII, figuras 1-8)

1935 *Lithodomus exilis* n.f.; FERUGLIO, p. 43–44, lám. 4, fig. 3a–b

1935 *Lithodomus platzi* n.f.; FERUGLIO, p. 44, lám. 4, fig. 2a–b

1937 *Lithodomus exilis* n.f.; FERUGLIO, p. 258–259, lám. 26, fig. 7a–b

Material tipo: BOL-952 (holotipo de *Lithophaga platzi*), molde interno; BOL-954 (holotipo de *Lithophaga exilis*), molde, molde interno y cubierta calcárea.

Localidad tipo: Punta Peligro, provincia de Chubut, Argentina. El holotipo de *L. platzi* proviene de Puerto Visser, algunos kilómetros más al norte.

Procedencia estratigráfica: Formación Salamanca, Daniano.

Descripción: Conchilla elongada, subcilíndrica, pequeña (22 mm de largo y 6 mm de alto), diámetro de la sección transversal aproximadamente igual a la altura; margen anterodorsal ascendiendo levemente; margen posterodorsal descende suavemente hasta juntarse con el margen posterior que forma una curva cerrada; margen ventral casi derecho, ornamentación de la conchilla constituida por líneas concéntricas de crecimiento (Feruglio, 1937).



Dimensiones: Las medidas están expresadas en mm.

Nº	Largo	Alto	Ancho	Largo/Alto	Alto/Ancho
BOL-952	20	9	7	2,22	1,28
BOL-954	22	7,5	9	2,93	0,83

Discusión: Feruglio sostuvo que esta especie podría ser claramente separada de *Lithophaga platzi* por su forma más esbelta ("*slanciata*"), zona posterior del margen dorsal menos oblicua y margen ventral levemente cóncavo. En efecto, las diferencias entre ambos taxones no justifican su separación, ya que estas diferencias pueden ser atribuidas a variaciones intraespecíficas. El holotipo de *L. exilis* (BOL-954) proviene de Punta Peligro, en las cercanías de Comodoro Rivadavia, donde se lo halló en rocas referidas a la Formación Salamanca, de edad daniana. Por su parte, el holotipo de *L. platzi* (BOL-952) también proviene de la misma unidad estratigráfica, aunque de afloramientos localizados algunos kilómetros más al norte, en Puerto Visser.

Paleoecología: Las características paleoecológicas de esta especie son compartidas por todos los integrantes del género *Lithophaga* estudiados aquí.



***Lithophaga* cf. *L. exilis* (Feruglio, 1935)**

(Lámina IX, figuras 1-7)

cf. 1935 *Lithodomus exilis* Feruglio, p. 82, lám. 4, fig. 2a–b.

Material: Trece ejemplares, moldes internos, todos ellos articulados y con las valvas unidas. MLP 22600-22612.

Procedencia geográfica: El material procede de la localidad Estancia La Primavera ($51^{\circ}29'23.21''\text{S}$ – $72^{\circ}14'34.82''\text{O}$), sobre la margen izquierda del Río Turbio, 5000 metros aguas debajo de la Estancia del mismo nombre (localidad Chacra Ivovich de Griffin, 1988) y de la localidad Cancha Carrera ($51^{\circ}17'52.88''\text{S}$ – $72^{\circ}14'17.61''\text{O}$), ubicada debajo de la “Galería 61” de Y.C.F. (localidad Señal Y.C.F. de Griffin, 1988) (figura 3a).

Procedencia estratigráfica: El material proviene de la sección inferior del perfil Estancia La Primavera (8 metros desde la base aproximadamente) (figura 3c) y de la parte superior del perfil Cancha Carrera (80 metros desde la base aproximadamente) (figura 3e). Estas sedimentitas son asignadas a la Formación Río Turbio, sección superior *sensu* Hünicken (1955), Eoceno medio.

Descripción: Valva pequeña, subcilíndrica, muy elongada, muy inflada; umbones subterminales, prosógiros, fuertemente girados hacia adentro; margen anterior reducido y redondeado; margen dorsal casi recto, ascendiendo hasta un 60% de la longitud total desde el extremo anterior, luego descendiendo suavemente; margen posterior redondeado formando una curva



cerrada; margen ventral describiendo una suave curva; valva cubierta por restos de capas de material calcáreo; máxima altura debajo de la inflexión del margen dorsal; máximo ancho inmediatamente en frente del mismo punto; carena postumbonal obtusa; superficie de la valva por encima de la carena casi llana; ornamentación comarginal dada por líneas de crecimiento delicadas superpuestas por ondulaciones comarginales débiles, más evidentes en la zona anteroventral (modificado de Griffin, 1990).

Dimensiones: Todas las dimensiones se expresan en mm.

Nº	Largo	Alto	Ancho	Largo/Alto	AltoAncho
MLP-22600	24	10	9	2,40	1,11
MLP-22601	26	10	10	2,60	1,00
MLP-22603	22	8	7	2,75	1,14
MLP-22604	17	7	6	2,43	1,16
MLP-22605	20	9		2,22	
MLP-22606	17	8	7	2,12	1,14
MLP-22607	21	10	8	2,10	1,25
MLP-22608	22	11		2	
MLP-22609	25	11	10	2,27	1,10

Discusión: *Lithophaga* cf. *L. exilis* es muy similar a *Lithophaga exilis* Feruglio, 1935, proveniente de la Formación Salamanca en la provincia de Chubut (un sinónimo de *L. platzi* Feruglio, 1935, también de la Formación Salamanca). El material atribuido a *L. exilis* y *L. platzi* difiere de *Lithophaga* cf. *L. exilis* por su



carena menos definida, también parece alcanzar un tamaño menor y ser un poco más comprimida.

Paleoecología: Especímenes de este taxón fueron encontrados perforando valvas de “*Crassostrea hatcheri*”. El revestimiento calcáreo de las perforaciones de *Lithophaga* cf. *L. exilis* es continuo, indicando que cuando estaba vivo el bivalvo fue capaz de rotar sobre el eje anteroposterior. Las características paleoecológicas de esta especie son compartidas por todos los integrantes del género *Lithophaga* estudiado. Los ejemplares disponibles fueron hallados perforando valvas de *Crassostrea* sp., un hábito similar al descrito por Parras y Casadío (2006) para los bivalvos perforantes de *Crassostrea? hatcheri* de la Formación San Julián aquí.

***Lithophaga dalli* (Ihering, 1907)**

(Lámina X, figura 1-5)

1907. *Lithodomus patagonica Dalli*, subsp. n.; IHERING, p. 275-276

1996. *Lithophaga patagonica* (d'Orbigny, 1846); PARODIZ, p. 219-220

Material tipo: MACN-PI-320, por designación original, (tres ejemplares, uno de ellos holotipo, los otros dos son paratipos. El holotipo fue identificado por Ihering mediante las dimensiones.

Localidad tipo: Rada Tilly, Chubut.

Procedencia estratigráfica: Formación Chenque, Mioceno inferior–medio.



Descripción: Conchilla subcilíndrica, pequeña elongada; margen anterodorsal ascendente, margen posterodorsal descendente, margen posterior en forma de “u”, margen ventral derecho; superficie de la conchilla lisa (Ihering, 1907).

Discusión: Se trata de ejemplares encontrados perforando *Ostrea hatcheri* Ortmann, 1902 (Parodiz, 1996).

Es difícil establecer las diferencias entre especies de este género, ya que las conchillas presentan una morfología muy simple y relativamente uniforme.

Ihering (1907) incluyó a esta especie en *Diberus* Dall, que consideraba era un subgénero de *Lithophaga*. Carcelles (1944) comentó el estatus y la sinonimia de esta especie. Según Parodiz (1996) esta especie se asemeja a *Lithophaga platensis* Phillipi, 1893, de la Formación Paraná.

El subgénero *Diberus* está definido por la presencia, en la parte más gruesa de la incrustación calcárea, de unas arrugas irregulares formando una “pluma” o surcos radiales fuertes que se proyectan claramente más allá de la valva (Soot-Ryen, 1956, Cox en Cox *et al.*). Según Kleeman (2012 y referencias allí) *Diberus* estaría incluido en el subgénero *Leiosolenus*. La falta de las incrustaciones calcáreas en el material tipo hace imposible la asignación de algún subgénero.

Dimensiones: MACN-PI-320 (holotipo). Largo: 32 mm; alto: 12 mm.

Paleoecología: Esta especie se encuentra perforando sustratos duros tales como valvas de otros bivalvos (*Crassostrea hatcheri*, *Crassostrea patagonica*) y otros sustratos consolidados. Las características paleoecológicas de esta especie son compartidas por todos los integrantes del género *Lithophaga* estudiados aquí.



Subfamilia MODIOLINAE Termier, G. y Termier, H., 1950

Esta subfamilia incluye mytilidos con conchilla típicamente modioliforme, umbones ligeramente detrás del extremo anterior; margen de la charnela liso o finamente estriado; superficie de la conchilla usualmente sin escultura radial. Suelen formar nidos. Devónico–Reciente.

Género *Modiolus* Lamarck, 1799

Especie tipo: *Mytilus modiolus* Linnaeus 1758 (designación posterior de Gray, 1847) [= *Modiola* Lamarck, 1801; *Perna* Adams y Adams 1858; *Eumodiolus* Ihering, 1900; *Nudiola* Monterosato, 1917, (tipo, *Modiola adriatica* Lamarck, 1819)].

Distribución geográfica: Cosmopolita (Soot-Ryen, 1955; Cox en Cox *et al.*, 1969).

Distribución estratigráfica: Devónico–Reciente (Soot-Ryen, 1955; Cox en Cox *et al.*, 1969).

Descripción: Conchilla lisa y elongada, moderadamente inflada, margen anterior redondeado; umbón obtuso, ubicado detrás del extremo anterior, usualmente una proyección a modo de diente donde termina el margen anterior debajo del ligamento; ninfa, usualmente fuerte, ubicada en una posición relativamente distante del margen dorsal, creando por ello un área ligamentaria ancha; margen ligamentario ligeramente curvo; parte anterior



del margen dorsal curvo sin formar un ángulo dorsal pronunciado con la parte posterior del mismo; músculo aductor anterior ubicado ventralmente; el músculo retractor anterior deja una cicatriz circular dentro o detrás de la cavidad umbonal; músculo aductor posterior se encuentra al lado de los retractores posteriores dejando una cicatriz continua (Soot-Ryen, 1955; Moore, 1969).

Discusión: Este género es tal vez el más antiguo de la familia Mytilidae, ya que la morfología típica del mismo puede ser rastreada hasta los orígenes tempranos de la familia (Soot-Ryen, 1955). Contrariamente a los registros Recientes de este género en el área de estudio, *Modiolus* está bien representado en la Formación Puerto Madryn, donde se registran al menos cuatro especies.

***Modiolus camachoi* n. sp.**

(Lámina XI, figuras 1-6)

Diagnosis: Conchilla grande (hasta 116 mm de largo), arcoideo-modioliforme, muy elongada; umbón fuertemente girado hacia adentro; carena pronunciada corriendo desde el umbón hasta el margen posteroventral; superficie por encima de la carena cóncava; extremo posteroventral aguzado; charnela con una proyección aguda similar a un diente debajo del umbón.



Material tipo: El espécimen MEF-PI-5984 es designado aquí como holotipo, valva izquierda. Los dos restantes ejemplares, (MEF-PI-5985– 5986) son paratipos, una valva izquierda y una valva derecha.

Localidad tipo: El material proviene de la localidad Puerto Pirámides ($42^{\circ}35'48''\text{S}$ – $64^{\circ}15'27''\text{O}$), aproximadamente 3 km al sudeste de la ciudad de Puerto Pirámides, provincia de Chubut (7a).

Procedencia estratigráfica: El material proviene de la sección media del perfil Puerto Pirámides, entre los 30 y 40 metros desde la base (Figura 7c). Estas sedimentitas son asignadas a la Formación Puerto Madryn, de edad Mioceno tardío.

Descripción: Conchilla arcoideo-modioliforme, grande, elongada, muy inflada y delgada; umbón no terminal, fuertemente prosógiro y ubicado casi en el extremo anterior (aproximadamente 10% de la longitud total desde el extremo anterior), fuertemente curvado hacia adentro; línea charnelar recta corriendo a lo largo de todo el margen anterodorsal; una proyección aguda formando un “diente” agudo en el comienzo del área ligamentaria debajo del umbón; margen anterior formando una curva cerrada y abrupta, margen anterodorsal recto uniéndose al margen posterodorsal en un ángulo bien marcado y obtuso de aproximadamente 145° ; margen posterodorsal ligeramente cóncavo detrás del ángulo y luego ligeramente convexo hasta unirse con el margen posteroventral en una curva cerrada que le confiere a la conchilla un perfil posteroventral puntiagudo; margen ventral ligeramente cóncavo, el punto de máxima concavidad se encuentra detrás de la mitad



del largo de la conchilla; margen anteroventral curvo; carena prominente extendiéndose desde el umbón hasta el extremo posteroventral; concavidad ancha por encima de la carena hasta el ángulo entre el margen anterodorsal y posterodorsal; concavidad poco profunda debajo de la carena, desde el umbón hasta el punto de máxima concavidad en el margen ventral; capa interna de la conchilla blanca; capa externa marrón amarillenta; estriaciones comarginales alternadamente claras y oscuras; finas costillas radiales de la capa interna de la conchilla visibles a la mitad de la longitud total y sobre la superficie interna en el extremo posteroventral; puente resilial compacto, ninfa moderadamente fuerte, recta, extendiéndose hasta la mitad de la longitud total, bien separada del margen dorsal y por lo tanto formando un área ligamentaria ancha; área ligamentaria con impresiones curvas y ensanchándose hacia arriba; cicatriz del músculo aductor anterior subelíptica; cicatriz del músculo retractor anterior dentro la parte más profunda de la cavidad umbonal; cicatriz del músculo aductor posterior irregular, poco marcada, ubicado a un 80% de la longitud total desde el extremo anterior; no se observa la cicatriz de los músculo retractor posterior.

Dimensiones: Las medidas son expresadas en mm.

Nº	Largo	Alto	Ancho	Largo/Alto	Alto/Ancho
MEF-PI-5984	114,88	35,85	38,62	3,20	0,93
MEF-PI-5985	100,56	37,46	39,94	2,68	0,94
MEF-PI-5986	57,77	25,10	23,84	2,30	1,05



Discusión: La posición sistemática de los especímenes descriptos no genera dificultad, ya que sus caracteres distintivos a nivel genérico y específico hacen a este taxón único. La especie tipo de este género, *Modiolus modiolus* Linnaeus, 1758, difiere de *M. camachoi* por sus umbones menos inflados, su margen dorsal levemente convexo, su lúnula amplia en comparación a otros mytilidos, la proyección dentiforme por debajo del umbón y el margen anterior ampliamente redondeado. *Modiolus platensis* Philippi, 1893, de la Formación Paraná (Mioceno tardío) en Entre Ríos es más pequeña (50 mm), el umbón es subterminal pero ubicado a 5% de la longitud total desde el extremo anterior, la carena no es prominente y está por encima de una débil concavidad de la superficie ventral; carece de concavidad por encima de la carena. El margen dorsal describe un arco regular, mientras que el posterior corre en una curva cerrada pero amplia y el margen dorsal es derecho aunque tiene una concavidad a mitad de la longitud total.

Etimología: En honor al Dr. Horacio H. Camacho, por su gran labor en investigación de invertebrados fósiles.

Paleoecología: Como muchas especies de este género, esta especie posee caracteres como un lóbulo anterior desarrollado, el ancho máximo de valvas por encima de la mitad del eje dorsoventral el eje charnelar casi paralelo al eje anteroposterior, y es probable que tuviera un hábito semiinfaunal (endobisado), con el extremo posterior levemente por encima



de la interfase agua/sustrato, de un modo similar al hábito de *Geukensia demissa* (Dillwyn), de acuerdo a lo constatado por Stanley (1972).

***Modiolus bruneti* n. sp.**

(Lámina XII, figuras 1-4)

Diagnosis: Conchilla gruesa, *Modiolus* grande con un margen anterior que forma una plataforma charnelar exactamente debajo del umbón; umbón inconspicuo ligeramente curvo; seno bisal muy profundo creando un punto de máxima concavidad sobre el margen anteroventral, ubicado a un 30% de la longitud total desde el extremo anterior.

Material tipo: MEF-PI-5987 es designado como holotipo, valva izquierda; MEF-PI-5988 es designado como paratipo, valva izquierda parcialmente fragmentada.

Localidad tipo: El material proviene de la localidad Puerto Pirámides (42°35'48"S–64°15'27"O), aproximadamente 3 km al sudeste de la ciudad de Puerto Pirámides; provincia de Chubut.

Procedencia estratigráfica: El material proviene de la sección media del perfil Puerto Pirámides, entre los 30 y 40 metros desde la base (Figura 7c). Estas sedimentitas son asignadas a la Formación Puerto Madryn de edad Mioceno tardío.



Descripción: Conchilla de tamaño mediano, gruesa, elongada, inflada; umbón subterminal, inconspicuo, prosógiro, ubicado detrás y por encima del extremo anterior (aproximadamente 1% de la longitud total desde el extremo anterior); margen anterior redondeado y amplio formando una plataforma; margen anterodorsal inclinado con una pendiente de 45° aproximadamente, continuando en un margen posterodorsal uniformemente convexo; margen posterior casi recto, uniéndose con el margen poteroventral curvo; margen ventral cóncavo, con el punto de máxima concavidad a 30% de la longitud total desde el extremo anterior (seno bisal profundo); carena amplia, prominente en el extremo anterior, luego desapareciendo hacia el margen posteroventral; concavidad lisa sobre la carena, desde el umbo y a lo largo del 30% de la longitud total desde el extremo anterior; concavidad muy débil debajo de la carena, desde el umbón hasta el punto de máxima concavidad en el margen ventral; surco poco profundo, pero distinguible, que corre desde el umbón hasta la concavidad ventral; capa interna de la conchilla blanca; capa externa de la conchilla blanca amarillenta; corrugaciones comarginales finas; ligamento soportado por una ninfa fuerte y larga (30% de la longitud total desde el extremo anterior), bien separado del margen dorsal formando una amplia área ligamentaria que posee fuertes impresiones curvadas hacia arriba, más densamente empaquetadas a lo largo de la mitad posterior del mismo; cicatriz del músculo aductor anterior alargada en el eje anteroposterior, ubicado paralelo al margen del lóbulo anterior; cicatriz del músculo retractor anterior redondeada y profunda, ubicada en el borde de la cavidad umbonal y saliendo en dirección al



extremo posterior; cicatriz del músculo aductor posterior con forma de riñón y ubicada a lo largo de la línea paleal en región posterodorsal; línea paleal fuertemente marcada.

Dimensiones: Largo: 88,84 mm; alto: 37,24mm; ancho: 19,72mm; largo/alto: 2,38; alto/ancho: 1,89.

Discusión: Esta especie es menos elongada que *M. camachoi*, aquí descrita, proveniente de la misma localidad y nivel estratigráfico, y no presenta el ángulo formado por los márgenes anterodorsal y posterodorsal; en cambio presenta la unión de los márgenes formando un arco débil. Se diferencia también de *M. camachoi* porque el umbón está ubicado por encima de extremo anterior, el margen posterior corre en una curva abierta, la cicatriz del músculo anterior retractor está ubicada al lado de la parte más profunda de la cavidad umbonal y porque presenta de una línea paleal conspicuamente marcada. El margen anterior forma una plataforma que hace fácil separar esta nueva especie de la especie tipo de este género *M. modiolus* y de *M. platensis* de la Formación Paraná.

Etimología: En honor a Rodolfo Brunet, naturalista que dedicó su vida a estudiar la fauna fósil de la región de Puerto Madryn.

Paleoecología: La forma de *M. bruneti* recuerda a la de *M. modiolus*, aunque posee un lóbulo anterior menos desarrollado, el ancho máximo de valvas se encuentra por encima del eje dorsoventral, el eje charnelar y el anteroposterior formando un ángulo muy agudo. Estos caracteres sugieren,



según Stanley (1970, 1972), que esta fue una especie endobisada, probablemente seminfraunal.

***Modiolus* cf. *M. platensis* (Philippi, 1893)**

(Lámina XII, figuras 5-6)

cf. 1891 *Modiola platensis* Ph.; PHILIPPI, pág. 164. *Nomen nudum*.

cf. 1893 *Modiola platensis* Ph.; PHILIPPI, págs. 11-12, lám. 2, fig. 2.

cf. 1897 *Modiola platensis* Ph.; von Ihering, pág. 334.

cf. 1907 ***Modiolus platensis*** PHIL.; VON IHERING, págs. 378 y 339.

cf. 1998 "***Modiola platesis***" Philippi, 1893; DEL RÍO Y MARTÍNEZ, pág. cf. 53, lám. 17, fig. 10.

cf. 2000 "*Modiola platensis*" Philippi; DEL RÍO, pág. 90.

Material: MEF-PI-5989. Una valva derecha sin extremo anterior.

Localidad: El material proviene de la localidad Puerto Pirámides (42°35'48"S–64°15'27"O), aproximadamente 3 km al sudeste de la ciudad de Puerto Pirámides, provincia de Chubut (7a).

Procedencia estratigráfica: El material proviene de la sección media del perfil Puerto Pirámides, entre los 30 y 40 metros desde la base. Estas sedimentitas son asignadas a la Formación Puerto Madryn, de edad Mioceno tardío (figura 7c).



Descripción: Conchilla de tamaño medio (aproximadamente 60 mm de largo; 35 mm de alto; medida estimada), delgada, muy a moderadamente inflada; umbón subterminal, prosógiro, inmediatamente detrás del extremo anterior; margen anterior redondeado; margen anterodorsal recto, ascendiendo hasta unirse al ligeramente curvo margen posterodorsal, formando un ángulo amplio (100° aproximadamente), el margen anterodorsal está inclinándose 40° con respecto al eje anteroposterior; margen posterior formando una curva cerrada; margen ventral recto, uniéndose al margen anterior en una curva suave; carena ancha, prominente en el extremo anterior, luego comienza a desaparecer en dirección al margen posteroventral; concavidad ancha por encima de la carena, comienza inmediatamente después del umbón y termina a la altura del ángulo en el margen dorsal (40% de la longitud total desde el extremo anterior); estriaciones comarginales finas y alternando colores claros y oscuros, ligamento soportado por un angosto y compacto puente resilial; ninfa recorriendo la región dorsal hasta 30% de la longitud total desde el extremo anterior, distante del margen dorsal formando un área ligamentaria ancha; cicatriz del músculo aductor posterior redondeada y ubicada a 75% de la longitud total desde el extremo anterior; cicatriz del músculo retractor posterior alargada, continuándose con la del aductor posterior.

Discusión: Este material es asignado al género *Modiolus* por la forma general de la conchilla, umbón, zona ligamentaria, superficie externa e impresiones musculares. Difiere de otras especies del género que ocurren en la Formación Puerto Madryn; el espécimen es menos elongado que



Modiolus camachoi y *M. bruneti*. El ángulo entre los márgenes anterodorsal y posterodorsal es más agudo; la carena postumbonal es más débil que en *M. camachoi*, pero más fuerte que en *M. bruneti*; la cicatriz del músculo aductor posterior es redondeada mientras que en *M. camachoi* es irregular. Sin embargo, algunos caracteres, tal como el umbón, son similares, pero en *M. camachoi* este está ubicado a 10% de la longitud total desde el extremo anterior mientras que en *Modiolus cf. M. platensis* está a 1%.

Modiolus cf. M. platensis coincide con la descripción y la ilustración de Phillipi (1893) de *Modiolus platensis*; comparten caracteres como la conchilla delgada, muy infladas, su forma ovalada y elongada, lisa con líneas comarginales de crecimiento, margen ventral rectilíneo, margen dorsal formando una arco regular, tamaño medio (50 mm de largo y 28 mm de alto), carena moderadamente marcada corriendo desde la región anterior hacia el área posteroventral, por encima de esta una concavidad poco profunda pero distinguible. Aunque la semejanza es grande, el material de la Formación Puerto Madryn se encuentra parcialmente conservado, por lo que no se puede confirmar su identidad con certeza.

Paleoecología: El ejemplar carece del extremo anterior, más precisamente del lóbulo anterior; igualmente se puede inferir la presencia debido a su típica forma modioliforme. Según lo reportado por Stanley (1970, 1972) tendría una forma de vida endobisada (semiinfaunal).



***Modiolus ameghinoi* (Ihering, 1897)**

(Lámina XIII, figuras 1-8)

1897 *Modiola Ameghinoi* sp. n.; IHERING, p. 233-234, pl. 6, fig. 43

? 1902 *Modiola ameghinoi* v. Ihering; ORTMANN, p. 121-122, pl. 25, fig. 2

1996 *Modiolus ameghinoi* (Ihering); PARODIZ, p. 200.

? 1999 *Modiolus* cf. *ameghinoi* (Ihering, 1897); FRASSINETTI Y COVACEVICH, p. 21–22, lám. 3, fig. 4–6

Material tipo: MACN-PI-316 (sintipos); una valva izquierda parcialmente fragmentada y una valva derecha parcialmente fragmentada.

Material adicional: MACN-PI-317 no fue hallado; MACN-PI-318, molde. PRI-66836, molde de valva izquierda con restos de conchilla adheridos. PRI-66840, restos de conchilla.

Localidad tipo: Yegua Quemada (50°23'40.1"S–68°56'35.6"O), provincia de Santa Cruz (figura 5a).

Procedencia estratigráfica: Entre los 9 y los 14 metros de la base del perfil Yegua Quemada (figura 5b). Sedimentitas referibles a la Formación Monte León, Mioceno temprano.

Descripción: Conchilla elongada, poco inflada, con la mayor altura a la mitad del largo total. Umbones poco conspicuos; lóbulo anterior muy reducido. Margen anterodorsal suavemente convexo, formando un ángulo obtuso con el



margen posterodorsal recto a suavemente cóncavo, el que se une en un ángulo obtuso con el margen posterior redondeado. Suave depresión postumbonal.

Discusión: Los especímenes de Ortmann (1902), provenientes de Santa Cruz, no parecen muy similar a los sintipos. En 1907 Ihering mencionó que C. Ameghino había coleccionado material adicional en Punta Nava (Golfo San Jorge) y San Julián. Especímenes similares aparecen en sedimentos cuaternarios al sudeste de Punta Nava y en el Miembro Meseta Chica de la Formación San Julián (Gran Bajo de San Julián). Sin embargo, el estado de preservación de los mismos es insuficiente para efectuar comparaciones. El material referido con dudas a esta especie por Frassinetti y Covacevich (1999), proveniente de la Formación Guadal en Chile, es muy similar. Las diferencias apreciables en el contorno de las conchillas ilustradas por estos autores pueden ser atribuidas a que los dos ejemplares más pequeños son posiblemente juveniles.

Se registró la presencia de este taxón en la localidad tipo, entre los 9 y los 14 metros; el material era fragmentario por lo que no ha podido ser coleccionado.

Paleoecología: Esta especie presenta un lóbulo anterior muy reducido y la conchilla no muy inflada, con la máxima convexidad ubicada aproximadamente equidistante de los márgenes dorsal y ventral, sugiriendo un modo de vida epibisado, similar al reportado por Stanley (1972) para *Modiolus modiolus* (Linné), que se adhiere a partículas grandes del sustrato mediante las fibras del biso.



***Modiolus arctus* (Feruglio, 1937)**

(Lámina XIV, figuras 1-8)

1937 *Modiola arcta* n. f.; FERUGLIO, p. 185-186, pl. 20, fig. 3a-b

Material tipo: BOL-863 (holotipo), molde articulado con conchilla.

Localidad tipo: Tope del acantilado en las nacientes del "chorrillo" a la derecha del Arroyo Calafate (horizonte 3), Santa Cruz.

Material adicional: MLP-22687–22695, 21 moldes internos articulados, algunos con restos de conchilla.

Procedencia geográfica: El material adicional procede de la localidad Cerro Campana (50°47'21.96"S–72°3'37.94"O), ubicada al sudoeste del Cerro Campana, a 3 km de la cumbre del mismo (Griffin, 1988) (figura 6a).

Procedencia estratigráfica: El material adicional proviene de la parte inferior del perfil Cerro Campana (entre los 5 y los 10 metros desde la base del perfil) (figura 6c); estas sedimentitas son atribuidas a la Formación Estancia 25 de Mayo, de edad Mioceno temprano.

Descripción: Conchilla elongada a muy elongada, moderadamente inflada. Umbón prosógiro, ubicado a un 10% del largo total a partir del extremo anterior; lóbulo anterior bien desarrollado. Margen dorsal suavemente cóncavo por detrás del umbón, ascendente luego hasta unirse al margen posterior. Tercio posterior de la conchilla incrementando su altura hasta el extremo posterior;



margen ventral recto o suavemente cóncavo; carena postumbonal bien marcada, recta, desdibujándose hacia el extremo posteroventral más allá de la mitad de la longitud total. Ornamentación de suaves pliegues comarginales, más marcados en la región anterior ventral.

Dimensiones: Todas las medias están expresadas en mm.

Nº	Largo	Alto	Ancho	Largo/Alto	Alto/Ancho
BOL-863	66	22	21	3	1,05
MLP-22687	49,5	15	14,1	3,3	1,06
MLP-22688	55,6	18,3		3,04	
MLP-22689	18,2	7,1	5,2	2,56	1,36
MLP-22690	18,8	7,8	5,1	2,41	1,53
MLP-22691	17,4	8,5	5,7	2,04	1,49
MLP-22692	12,1	6,6	4,7	1,83	1,40

Discusión: Esta especie larga y esbelta es muy diferente de otras del mismo género de Patagonia. Los especímenes juveniles pueden ser más difícil de identificar. *Modiolus ameghinoi* Ihering, 1897, de la Formación Monte León en Yegua Quemada (Santa Cruz), es de tamaño más grande, con un margen dorsal convexo. La ornamentación externa de la especie descrita por Ihering difiere en que la misma consta solo de líneas de crecimiento y carece de los pliegues anteriores visibles en *M. arctus* (Feruglio). Además, el margen dorsal recto y la conchilla progresivamente más alta hacia el extremo posterior son características bien distintivas de esta última especie.



Modiolus thomsoni Zinsmeister, 1984 (= *M. cf. ameghioi* Wilckens, 1911= *Modiolus turneri* Zinsmeister, 1984) de la Formación La Meseta en la Isla Seymour (Marambio), en Antártida, también presenta una carena postumbonal bien marcada y un área plana a levemente cóncava por encima de la misma. Sin embargo la especie de Antártida es mucho menos expandida posteriormente. Por su parte, *Modiolus rionegrensis* (Ihering, 1903), de la Formación Roca (Paleoceno) también es similar, si bien la especie paleocena es más baja anteriormente y la carena postumbonal no está tan claramente definida como en *M. arctus*.

Paleoecología: El lóbulo anterior desarrollado y el máximo ancho ubicado por encima de la mitad del eje dorsoventral sugieren un modo de vida endobisado (semiinfaunal), similar al de *Geukensia demissa* (Dillwyn) (Griffin, 1988; Stanley, 1970).

***Modiolus rionegrensis* (Ihering, 1903)**

(Lámina XV, figuras 5-7)

1903 *Modiola rionegrensis* Ih.; IHERING, p. 205

1904 *Modiola rionegrensis* sp. n.; IHERING, p. 9, fig. 5

1907 *Modiolus rionegrensis* Ih.; IHERING, p. 38

Material tipo: MACN-PI-319 (sintipos), dos moldes articulados, uno de ellos quebrado en dos.



Localidad tipo: General Roca, Río Negro (figura 2a).

Procedencia estratigráfica: El material proviene de rocas referibles a la Formación Roca, edad Paleoceno.

Descripción: Conchilla de tamaño pequeño (medida estimada: largo: 54 mm; alto 28,5 mm); elongada, moderadamente inflada, muy inequilaterales; sección cuadrangular. Umbones prosógiros, curvados hacia adentro, poco prominentes subterminales. Margen dorsal formando un amplio arco, se continúa abruptamente con el margen posterior que forma una curva cerrada. Margen ventral levemente cóncavo. Margen anterior reducido y redondeado. Lóbulo anterior pequeño. Carena postumbonal que se dirige hacia la zona posteroventral pero que desaparece después de la mitad posterior de la conchilla. Ornamentación dada por líneas de crecimiento débiles.

Discusión: Esta especie es similar a *Modiolus* cf. *M. thomsoni* Zinsmeister, 1984 de la Formación Río Turbio, aunque esta es un poco más alta anteriormente, menos elongada y la carena postumbonal es mucho más notoria (Griffin, 1988, 1991).

Paleoecología: Típica forma modioliforme, con un lóbulo anterior desarrollado, ancho máximo de las valvas encima de la mitad del eje dorsoventral que sugiere una forma de vida semiinfaunal.



***Modiolus* cf. *M. thomsoni* Zinsmeister, 1984**

(Lámina XV, figuras 1-4)

cf. 1984 *Modiolus thomsoni* ZINSMEISTER, p. 1508, fig 5D–F.

1991 *Modiolus* cf. *M. thomsoni* Zinsmeister, 1984; GRIFFIN, p. 127-128, fig. 4.6-4.8

Material: MLP-22646–MLP-22686, 41 moldes internos, la mayoría completos.

Procedencia geográfica: El material proviene de las localidades Río Turbio (51°32'31.72"S–72°18'35.28"O), ubicada sobre la ladera septentrional de la Sierra Dorotea y Cancha Carrera 2 (51°15'38.39"S–72°12'59.30"O), ubicada en ambos márgenes del Río Guillermo, a aproximadamente 600 metros aguas arriba del casco de la Estancia Cancha Carrera, provincia de Santa Cruz (figura 3a).

Procedencia estratigráfica: El material proviene de la sección media del perfil Río Turbio (80 metros desde la base) (figura 3b) y del sector inferior del perfil Cancha Carrera 2 (3,50 metros desde la base) (figura 3e); todas las sedimentitas son referibles al miembro inferior de la Formación Río Turbio, Eoceno medio.

Descripción: Conchilla de tamaño pequeño, moderadamente elongadas, muy infladas, muy inequilaterales; sección cuadrangular. Umbones prosógiros, incurvados, poco prominentes y localizados cerca del extremo anterior. Margen dorsal anterior recto, margen posterodorsal ampliamente convexo, continuado



en una curva con el margen posterior que es uniformemente redondeado.

Margen ventral cóncavo en la mayoría de los ejemplares, aunque es casi recto en algunos. Margen anterior reducido y redondeado. Lóbulo anterior pequeño pero claramente definido. Carena postumbonal formando una curva ventralmente cóncava. Ornamentación dada por líneas de crecimiento débiles.

Dimensiones: Todas las medidas están expresadas en mm.

Nº	Largo	Alto	Ancho	Largo/Alto	Alto/Ancho
MLP-22646	37,2	13,8	12,7	2,69	1,08
MLP-22647	33,3	13,1	13,6	2,54	0.96
MLP-22648	35,1	13,0	11,9	2,70	1,09
MLP-22649	35,6	17,5	10,5	2,03	1,66
MLP-22652	37,4	14,2	11,6	2,63	1,24
MLP-22654	33,1	15,0	11,3	2,20	1,33

Discusión: Chiesa *et al.* (1995) registraron *Modiolus* cf. *M. thomsoni* en la Formación El Chacay cerca del Lago Pueyrredón, pero sus especímenes ilustrados parecen ser más largos, altos, y la carena postumbonal es aparentemente más débil. Si se trata o no de una nueva especie solo podrá ser determinado con ejemplares mejor preservados.

Paleoecología: Los caracteres de la conchilla de esta especie, como son su forma subcilíndrica, máximo ancho por encima de la mitad del eje dorsoventral



y un lóbulo anterior desarrollado sugieren un modo de vida endobisado, con su extremo anterior por encima de la interfase agua-sedimento, fijándose por medio del biso a partículas del sustrato (Griffin, 1988; Stanley, 1970).

***Modiolus aprilis* (Feruglio, 1937)**

1937 *Modiola aprilis* n. f.; FERUGLIO, p. 211-212, pl. 21, fig. 7

Material tipo: El material fue solicitado a la Colección de Geología y Paleontología del Museo “Giovanni Capellini” de la Universidad de Bolonia pero el mismo no fue hallado.

Localidad tipo: Estancia de M. Abril (lote 12 – Bahía Bustamante), provincia de Chubut.

Procedencia estratigráfica: Formación Salamanca, Paleoceno.

Descripción: Molde de una valva izquierda. La conchilla, estudiada de un molde artificial, tiene una forma alargada y muy hinchada, con los extremos redondeados, con el margen dorsal ligeramente convexo y el margen paleal derecho, pero con una ligera concavidad. La línea de máxima convexidad está marcada por una almohadilla redondeada que va oblicuamente desde el umbón hacia el extremo posterior. Superficie adornada con costillas radiales finas, más diferenciadas en la parte posterior e intersectada por líneas de trazos concéntricos. Altura máxima, 9,5 mm; longitud, 18 (traducido de Feruglio, 1937).



Discusión: La muestra tiene cierta semejanza con *Modiola cretacea* Gabb., de Chile (Philippi, 1887), pero se distinguen por la forma más leve de la parte posterior y las numerosas costillas radiales (traducido de Feruglio, 1937).

Paleoecología: Dado que no se pudo observar el material y la ilustración no es detallada no se puede hacer ningún tipo de inferencia paleoecológica.

Género *Modiomytilus* Griffin, 1990

Especie tipo: *Modiomytilus argentinensis* Griffin, 1990; designación original.

Distribución geográfica: Extremo sudoeste de la provincia de Santa Cruz hasta el noroeste de Chubut.y Islas Seymour en Antártida (Griffin, 1991; Genta Iturrería *et al.*, 2011).

Distribución estratigráfica: Formación Estancia 25 de Mayo, Mioceno temprano y sección inferior de la Formación Río Turbio, Eoceno medio; rocas neógenas de la cuenca de Ñirihuau y Formación La Meseta, Eoceno medio.

Descripción: Conchilla modiolifome; umbones subterminales; carena bien definida extendiéndose en una amplia curva desde el umbón hasta el margen posteroventral; ligamento compacto y ancho ocupando la mitad anterior del largo total de la valva, la parte anterior del ligamento ubicada en un surco que recorre el margen dorsal de la plataforma charnelar engrosada; parte posterior del ligamento regularmente atravesada por marcas; marcas ligamentarias dorsalmente anchas, ventralmente angostas, curvándose hacia adelante hasta



juntarse con las precedentes en el surco anterior; diente anterolateral obsoleto en la valva derecha y surco poco profundo; diente lateral posterior obsoleto en la valva derecha y una depresión somera en la plataforma charnelar; cicatriz del músculo aductor anterior grande, ubicado sobre una plataforma baja, con una región anterior rodeada por un muro vertical de conchilla; muro vertical con hoyos bien marcados y con costillas cortas, fuertes e irregulares cerca de la intersección con la cicatriz del músculo aductor anterior y perpendicular a este último; superficie de la cicatriz del músculo aductor anterior con crestas fuertes y paralelas, reflejando sobre la capa prismática las subyacentes costillas de la superficie de la capa interna de la conchilla en esta región; cicatriz del músculo retractor anterior grande y redonda, ubicada en el extremo posterodorsal de la plataforma que soporta la cicatriz del músculo aductor anterior; línea paleal fuertemente marcada, con hoyuelos a intervalos regulares; superficie interna de la conchilla nacarada; ornamentación externa de fuertes pliegues comarginales no reflejados internamente, dado el espesor considerable de la conchilla.

Discusión: La especie tipo, *Modiomytilus argentinensis* Griffin, 1990, proviene de la Formación Estancia 25 de Mayo (Mioceno temprano) expuesta a lo largo del margen sur del Lago Argentino, en el sudoeste de Santa Cruz. Las especies más antiguas registradas son *Modiomytilus arcuatus* (Stilwell y Zinsmeister, 1992) de la Formación La Meseta en Antártida, y *Modiomytilus mercerati* Griffin, 1990, de la Formación Río Turbio en el sudoeste de Santa Cruz. *Modiomytilus pseudochorus* (Doello Jurado, 1922) es conocida solo por su ejemplar tipo, el cual proviene de la Formación Monte León (Mioceno temprano) expuesta en la boca del río Santa Cruz. No ha sido descrito material



adicional para esta especie. *Modiomytilus hauthali* (Ihering, 1907) ocurre en los estratos Cenozoicos expuestos en el noroeste de Patagonia (Ihering, 1907), probablemente equivalentes a la Formación Monte León y a la Formación 25 de Mayo (Genta Iturrería *et al.*, 2011).

Las especies de *Modiomytilus* no pudieron ser incluidas en ninguno de los taxones supraespecíficos incluidos en los mytilidos cenozoicos. *Mytilus* Linnaeus, 1758, tiene la cicatriz del músculo aductor anterior proporcionalmente más reducida y una conchilla más delgada; la ornamentación externa es lisa, mientras que en *Modiomytilus* la superficie de la conchilla muestra ondulaciones comarginales. *Aulacomya* Mörch, 1853, difiere considerablemente por sus costillas radiales sobre la superficie externa de la conchilla, ausencia de músculo aductor anterior en especímenes grandes, y su puente resilial compacto. *Perna* Retzius, 1788, se diferencia por el puente resilial perforado y la pérdida del músculo aductor anterior en los ejemplares adultos. El género actual *Mytella* Soot-Ryen, 1955, del Océano Pacífico, presenta también ondulaciones comarginales pero son más suaves y regulares, y un puente resilial crenulado que lo distingue aún más. El género *Notobotula* Fleming, 1959, es un género modioliforme que posee una cicatriz del músculo aductor anterior grande muy similar al de *Modiomytilus* pero no muestra evidencias de las fuertes crestas paralelas y carece de ondulaciones comarginales, solo presenta líneas de crecimiento. *Modiolatus*, propuesto por Jousseaume (1893) para *M. plicatus* Chemnitz, 1785, actualmente en la región Indopacífica, incluye a las formas actuales *Modiola rhomboidea* Hanley, *M. elongata* Swainson, *M. martorelli* Hidalgo, y *M. stultorum* Jousseaume. Este



grupo también tiene una distintiva ornamentación comarginal aunque sus dimensiones, el contorno generalmente subtrapezoidal a modioliforme, y la aparente falta de un músculo anterior bien desarrollado hace fácil su separación de *Modiomytilus* (Griffin, 1990).

Paleoecología: Según Stanley (1970, 1972), mytilidos con caracteres como una conchilla triangular, sin un lóbulo anterior desarrollado, con la región ventral achatada, serían epifaunales, fijos al sustrato mediante el biso; en la actualidad el género *Choromytilus* se asemeja en forma y tamaño a *Modiomytilus*. Aunque según Seilacher (1984) algunos mytilidos similares a *Modiomytilus* y referibles a *Falcimylus* serían enterrantes secundarios, que se estabilizan dentro del sedimento por medio de un engrosamiento diferencial de la valva y una sección transversal triangular.

***Modiomytilus argentinensis* Griffin, 1990**

(Lámina XVI, figuras 1-7)

1990 *Modiomytilus argentinensis* n. sp.; GRIFFIN, p. 379-380, figuras 2.1–5.

2011 *Modiomytilus argentinensis* Griffin; GENTA ITURRERÍA, GRIFFIN Y RODRÍGUEZ RAISING, p. 216-218, fig. 3-8.

Material tipo: MLP-22625 (holotipo); MLP-22624–22632 son paratipos. Todos los especímenes son moldes compuestos



Material adicional: MLP-23180, tres moldes internos de la valva derecha cubiertos por conchilla; MLP-23182, dos fragmentos de la parte anterior correspondientes a valvas izquierdas; MLP-23186, dos fragmentos de la parte anterior de valvas derechas, con conchilla preservada; MLP-23190, tres fragmentos anteriores de valvas derechas; MLP-23195, un fragmento de molde derecho de una valva izquierda; MLP-23197, un espécimen con las valvas articuladas, sin el extremo anterior; MLP-23199, fragmento de molde interno de una valva izquierda con conchilla en la región ventral; MLP-23205, fragmento del molde externo de una valva derecha; MLP-23212, fragmento de región anterior de valva derecha.

Localidad tipo: El material tipo proviene de localidad Estancia Quién Sabe ($50^{\circ}20'45.24''\text{S}$ – $72^{\circ}6'55.73''\text{O}$), ubicada inmediatamente al sur del casco de la Estancia Quién Sabe, provincia de Santa Cruz (figura 6a).

Material adicional: El material adicional proviene de la sección alta de la Formación 25 de Mayo que aflora en la Estancia La Escondida, ubicada a 20 km al norte de Río Turbio, provincia de Santa Cruz ($\text{GPS } 51^{\circ}24'21.76''\text{S}$ – $72^{\circ}10'2.35''\text{O}$) (figura 6a).

Procedencia estratigráfica: Sección inferior del perfil Estancia Quién Sabe (40 metros desde la base aproximadamente) (figura 6f) y sección superior del perfil Estancia La Escondida (70 metros desde la base aproximadamente) (figura 6d). Todas referibles a la Formación Estancia 25 de Mayo, Mioceno temprano.



Descripción: Conchilla grande, mytiliforme, umbón subterminal, grosor variable dependiendo del área, máximo espesor en el extremo anterior llegando a alcanzar aproximadamente 14,5 mm en el extremo posterior de la cicatriz del músculo aductor anterior y adelgazando hacia el extremo posterodorsal hasta llegar a unos pocos milímetros; margen dorsal convexo fusionándose suavemente al margen posterior que forma una curva cerrada; margen ventral cóncavo, máxima concavidad exactamente en la mitad de la longitud total de la conchilla; margen anterior debajo del umbón engrosado y formando un plataforma marginal y estrecha, empaquetado densamente con líneas de crecimiento reflejando el grosor de la conchilla en este sector de la valva; charnela sin evidencias de dentición. Ligamento extendiéndose a lo largo del 60% del largo total del margen dorsal, levemente engrosado para alojar al puente resilial. Parte anterior del ligamento angosta y curvada paralelamente al margen. Surco ligamentario ocupando una franja progresivamente más ancha del margen hacia atrás, terminando abruptamente y limitado por un débil engrosamiento que se debilita aún más hacia el borde dorsal, el que no alcanza a intersectar en ninguno de los especímenes disponibles. Surco ligamentario evidenciando la naturaleza perforada del puente resilial, el cual es evidente solo en especímenes con conchilla parcialmente adherida a los moldes internos. Área entre el puente resilial y el margen dorsal plana, pero atravesada por depresiones muy someras y curvas que comienzan en el puente resilial y se ensanchan hacia el margen dorsal. Superficie interna de la conchilla lisa, nácar parcialmente preservado, no reflejando la ornamentación externa; se aprecia la cicatriz del músculo retractor anterior, la línea paleal y



granulaciones; cicatriz del músculo aductor anterior grande, llegando a medir 20,70 mm de largo y 13,30 mm de alto, ubicada cerca del extremo anterior, sobre una plataforma elevada, con forma de riñón, i.e., uniformemente redondeada en la región anterior y con una profunda concavidad a mitad de la longitud en la región posterior, mitad anterodorsal más inflada, mitad posterior ligeramente más elongada, limitada anteriormente por la superficie abruptamente escalonada de la región anterior de la conchilla; superficie de la cicatriz cubierta de barras rectas de sección subcuadrangular ubicadas anteroposteriormente, mayor densidad y de mayor grosor contra el límite anterior de la cicatriz, disminuyendo hacia el límite posterior; también sobre la superficie se aprecia una protuberancia hemisférica ubicada a la mitad del alto total y en la base de la mitad anterior de la cicatriz; superficie vertical de la conchilla adyacente al contorno anterior de la cicatriz del músculo aductor anterior densamente reticulado; plataforma muscular fuertemente inclinada y uniéndose a la superficie general de la conchilla por detrás de la cicatriz del músculo aductor anterior. Cicatriz del músculo retractor anterior grande, redondeada, ubicada debajo de la cicatriz del músculo aductor anterior; línea paleal entera, fuertemente marcada, con pequeños hoyos a lo largo de toda su longitud preservada, especialmente en el margen ventral de la conchilla; no se observa cicatriz del músculo aductor posterior; superficie exterior de la conchilla fuertemente ornamentada por ondulaciones comarginales; finas líneas de crecimiento entre las ondulaciones, se presentan en número variable.

Dimensiones: Todas las medidas están expresadas en mm.



Nº	Largo	Alto	Ancho	Largo/Alto	Alto/Ancho
MLP-22625	117,2	25,8	67,8	4,54	0,38
MLP-22623	133,1	58,7	30,0	2,60	1,96
MLP-22633	114,3	51,1	39,9	2,23	1,28

Discusión: Las conchillas relativamente bien preservadas hicieron posible una nueva descripción de esta especie y por lo tanto una ampliación de la diagnosis del género. Por lo tanto, fue posible reforzar la interpretación de la posición taxonómica sugerida para especies de este género de las cuales no se conocía la conchilla. Un carácter peculiar, apreciable en el material nuevo, es la cicatriz del músculo aductor anterior apareciendo como una fuerte marca claramente delimitada por bordes bien definidos y con numerosas peculiaridades que no son observables en los moldes antes disponibles. Entre estas podemos destacar las estriaciones verticales en la superficie de las paredes que delimitan la cicatriz anteriormente. Las mismas son propias de la conchilla y no son observables en los moldes (Genta Iturrería *et al.*, 2011).

Comparaciones de esta especie con otras especies referidas a este género son tentativas, hasta que se encuentren especímenes de estas especies con conchilla. Sin embargo, la comparación original de *Modiomytilus argentinensis* con *Modiomytilus mercerati* es confirmada por el material descripto aquí. La serie tipo de *M. argentinensis* está conformada íntegramente por moldes compuestos que no muestran evidencia de conchilla. No obstante, el tamaño y la forma de la cicatriz del músculo aductor anterior coinciden perfectamente con el material nuevo procedente de la Estancia La Escondida. La superficie de



esta cicatriz parece ser lisa, salvo por la textura granulada en algunas áreas.

En los moldes compuestos esta superficie esta superpuesta con la ornamentación externa de la conchilla, la cual muestra los mismos patrones ondulosos que la superficie externa de los especímenes con conchilla.

Todos los especímenes de *Modiomytilus mercerati* conocidos son moldes compuestos. Mientras la ornamentación de estos especímenes es también parecida a la de la especie tipo, las conchillas parecen ser considerablemente más infladas y la cicatriz del músculo aductor anterior es ligeramente más pequeño. Estas diferencias están confirmadas por el material descrito por Genta Iturrería *et al.* (2011), a pesar de que ninguno de los ejemplares tiene la conchilla completa preservada.

El material conocido asignado a *M. pseudochorus* (Doello Jurado, 1922) está conformado por moldes internos sin ningún rastro de conchilla. Estos moldes también presentan la gran cicatriz del músculo aductor anterior y un contorno y forma similar a *Modiomytilus argentinensis*. *Modiomytilus hauthali* (Ihering, 1907), del noroeste de la provincia de Chubut, tiene una forma similar a la especie tipo pero ningún molde interno está lo suficientemente bien preservado como para ver la cicatriz.

Paleoecología: Las características paleoecológicas de esta especie son compartidas por todos los integrantes del género *Modiomytilus*.



***Modiomytilus mercerati* Griffin, 1990**

(Lámina XVII, figuras 1-3)

1990 *Modiomytilus mercerati* n. sp.; GRIFFIN, p. 380-381, fig. 2.3-2.5

Material tipo: MLP 22633 holotipo; MLP 22634 a MLP 22645 son paratipos.

Procedencia geográfica: El material proviene de la localidad Cancha Carrera 2 ($51^{\circ}15'38.39''\text{S}$ – $72^{\circ}12'59.30''\text{O}$), ubicada en ambos márgenes del Río Guillermo, a aproximadamente 600 metros aguas arriba del casco de la Estancia Cancha Carrera, provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: El material procede de la parte superior del perfil Cancha Carrera 2 (20 metros desde la base aproximadamente) (figura 3e).

Descripción: Conchilla mytiliforme, grande, muy inflada; umbón subterminal; margen dorsal convexo, descendiendo posteriormente para fusionarse suavemente con el margen dorsal que corre en una curva cerrada; margen ventral cóncavo, el máximo de concavidad se encuentra aproximadamente en la mitad de la longitud total de la conchilla; carena amplia y marcada débilmente, extendida desde el umbón hacia el extremo posteroventral de la conchilla; ornamentación de la superficie externa conformada por ondulaciones comarginales suaves, poco separadas; las ondulaciones de la mitad posterior tienden a confluir en la región más cóncava del margen ventral, y en el margen dorsal, confluyendo aproximadamente en la mitad de la longitud total,



desapareciendo en la región posterior; en el área anteroventral las ondulaciones se convierten en líneas comarginales muy finas, tomando una dirección ligeramente paralela entre sí; cicatriz del músculo aductor anterior grande, subpiriforme, ubicada inmediatamente después del umbón, apoyada directamente sobre la superficie interna o bien formando una plataforma.

Dimensiones: Las medidas están expresadas en mm.

Nº	Largo	Alto	Ancho	Largo/Alto	Alto/Ancho
MLP-22633	114,81	51,29	38,14	2,23	1,34
MLP-22640	94	34		2.76	

Discusión: Esta especie es similar a *M. argentinensis*, pero puede ser fácilmente distinguida por su conchilla mucho más inflada, ornamentación más débil, extremo posterior estrecho y región anterior menos aguzada.

Aulacomya? sp. (Griffin, 1991; MLP 22623) es un espécimen conformado por un fragmento de molde interno de una valva derecha que proviene de la parte alta del perfil medido en la localidad Estancia La Primavera, en este molde se ve perfectamente la cicatriz del músculo aductor anterior que es uno de los caracteres diagnósticos del género *Modiomytilus*, por lo tanto es muy probable que este material pertenezca al género *Modiomytilus* y no a *Aulacomya?* sp. como fue sugerido por Griffin (1991)

Paleoecología: Las características paleoecológicas de esta especie son compartidas por todos los integrantes del género *Modiomytilus*.



***Modiomytilus? pseudochorus* (Doello-Jurado, 1922)**

(Lámina XVIII, figuras 1-7)

1922 *Mytilus pseudochorus*, n. sp.; DOELLO-JURADO, p. 3–6, fig. 1

Material tipo: MACN-PI 301 (sintipo); MACN-PI-302 (sintipo),

Localidad tipo: Río Santa Cruz, localidad no precisada.

Procedencia estratigráfica: Formación Monte León, Mioceno temprano.

Discusión: Los especímenes disponibles en la Colección Ihering (MACN-PI-301; MACN-PI-302 son moldes internos y la impresión del músculo aductor anterior está profundamente excavada en el mismo, sugiriendo que los músculos se implantarían en algún tipo de plataforma elevada por encima de la superficie general del interior de la valva. Las costulaciones comarginales no están presentes, ya que se trata de un molde interno.

Mytilosootus arcuatus Stilwell y Zinsmeister (1992, p. 54-56, pl. 3, fig. a), del Eoceno de Antártida, fue descrita, también, sobre la base de un molde interno de contorno parecido y con una impresión del músculo aductor anterior similar a *Modiomytilus?pseudochorus*, razón por la cual posiblemente pueda ser asignado a *Modiomytilus*. Esta especie de la Formación La Meseta se diferencia de la especie tipo de *Modiomytilus* por la forma más roma del extremo anterior y la concavidad ventral menos pronunciada.

Paleoecología: Las características paleoecológicas de esta especie son compartidas por todos los integrantes del género *Modiomytilus*.



***Modiomytilus? hauthali* (Ihering, 1907)**

(Lámina XVII, figuras 4-8)

1907 *Mytilus aff. chorus* Mol. var. *Hauthali*; IHERING, p. 273-274

1907 *Mytilus aff. Chorus* Mol.; IHERING, p. 273-274 (partim)

1922 *Mytilus pseudochorus* D.-J. var. *Hauthali* (lh.); DOELLO-JURADO, p. 6-7

1996 *Chloromya hauthali* (Ihering); PARODIZ, p. 229

Material tipo: MACN-PI-304 (sintipos), tres especímenes en un conglomerado.

Material adicional: MACN-PI-303, material coleccionado por Hauthal y no incluido en la serie tipo por Ihering.

Localidad tipo: El Maitén, Chubut.

Procedencia estratigráfica: El material proviene de afloramientos neógenos posiblemente equivalentes en parte al a Formación Ventana, Mioceno temprano (?).

Discusión: Esta especie fue originalmente descripta como una variedad de *Mytilus chorus* Molina, pero la forma y disposición de la cicatriz del músculo aductor anterior y su forma general típica de *Modiomytilus* sugiere que posiblemente se trate también de un representante de *Modiomytilus*. No obstante, tal asignación aún debe ser confirmada por el hallazgo de material mejor preservado. Su posible sinonimia con otras especies de *Modiomytilus* no



puede ser corroborada en base al material tipo ya que carece de caracteres suficientes.

Esta especie se asemeja a la especie tipo de *Modiomytilus* en su gran tamaño, contorno elongado, margen ventral cóncavo, impronta del músculo aductor anterior de gran tamaño y ornamentación formada por líneas comarginales bien marcadas. Si bien existen otros mytilidos de gran tamaño como es el caso de *Aulacomya anderssoni* Zinmeister, de Formación La Meseta en Antártida, se los puede distinguir ya que este último posee una forma típicamente mytiliforme caracterizado por una figura subtriangular, con la región ventral achatada y un margen ventral casi recto; no hay información de su interior pero por su forma general sugiere un hábito epibisado, estas formas se caracterizan por poseer un músculo anterior reducido, adaptación para elevar la parte posterior de las valvas y así permitir que entren las corrientes inhalantes en mytilidos gregarios.

Paleoecología: Las características paleoecológicas de esta especie son compartidas por todos los integrantes del género *Modiomytilus*.



LÁMINAS

LÁMINA I

Figura 1. *Mytilus? wehrlii* Ljungner, 1932, sintipo, PMU-5419, vista externa de la valva izquierda de un sintipo. **2-4,** *Mytilus brandmayri* Feruglio, 1937, holotipo, BOL-972; vistas izquierda, ventral y dorsal. **5-7,** *Crenella camaronesia* Ihering, 1907, sintipos, MACN-PI-323, **5,** vista externa, **7,** vista interna; **6,** vista externa de otro sintipo. Barra= 10 mm.

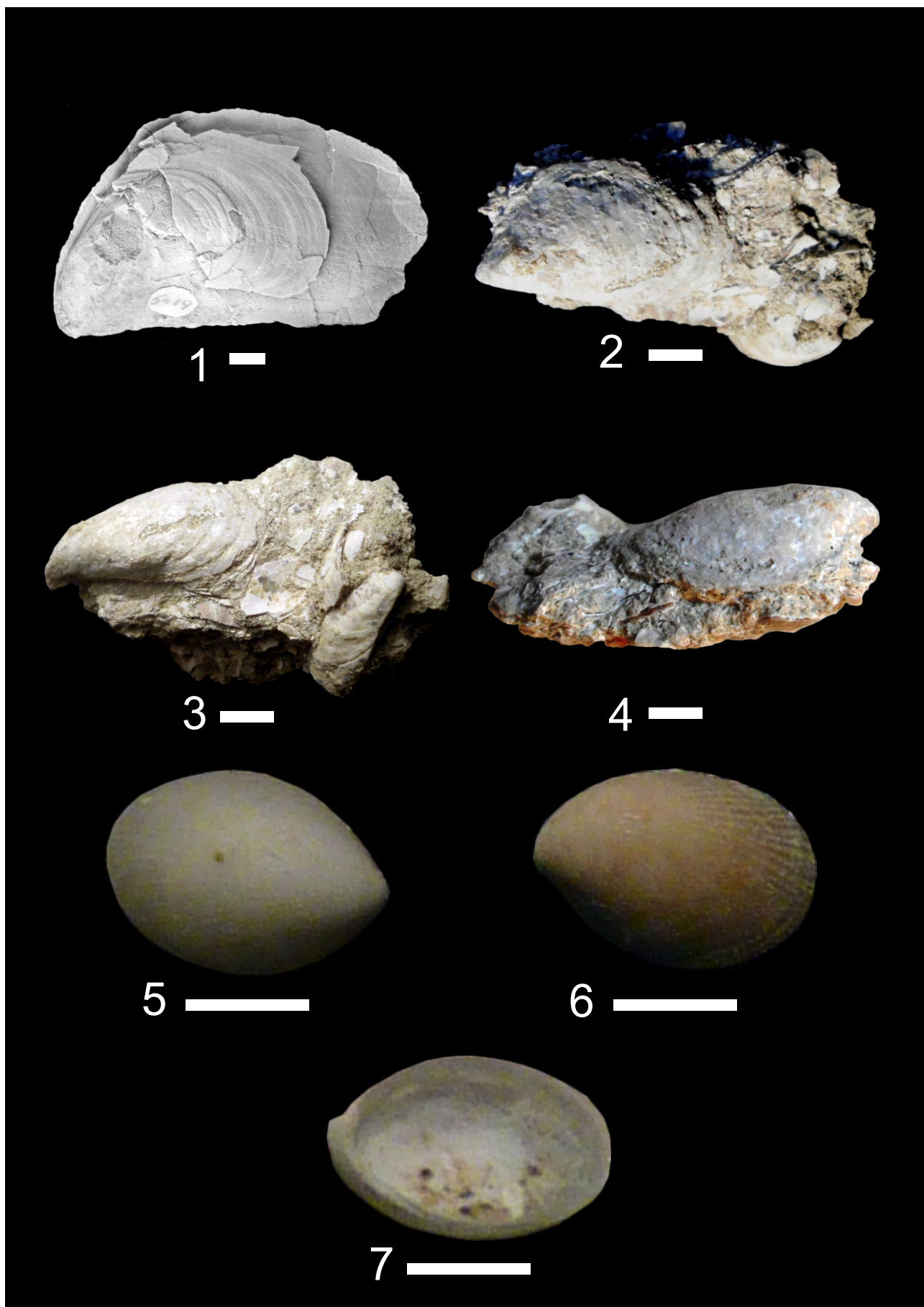


LÁMINA II

Figuras 1-5. *Aulacomya* aff. *A. atra* (Molina, 1782); **1**, MLP-22615, vista izquierda de un molde interno; **2,4**, MLP-22617, molde interno completo; **2**, vista posterior, mostrando la convexidad máxima de la conchilla; **4**, vista izquierda; **3**, MLP-22619, molde externo de valva derecha mostrando la ornamentación; **5**, MLP-22614, molde interno con la conchilla decorticada, vista derecha. Barra= 10 mm.



LÁMINA III

Figuras 1-6. *Aulacomya minuta* n.sp.; **1-2,** MLP-27221, paratipo; **1,** valva derecha, vista externa; **2,** vista ventral; **3-4,** MLP-27222, vistas derechas de dos paratipos; **5-6,** MLP-27220, holotipo; **5,** vista derecha; **6,** vista dorsal. Barra= 10 mm.

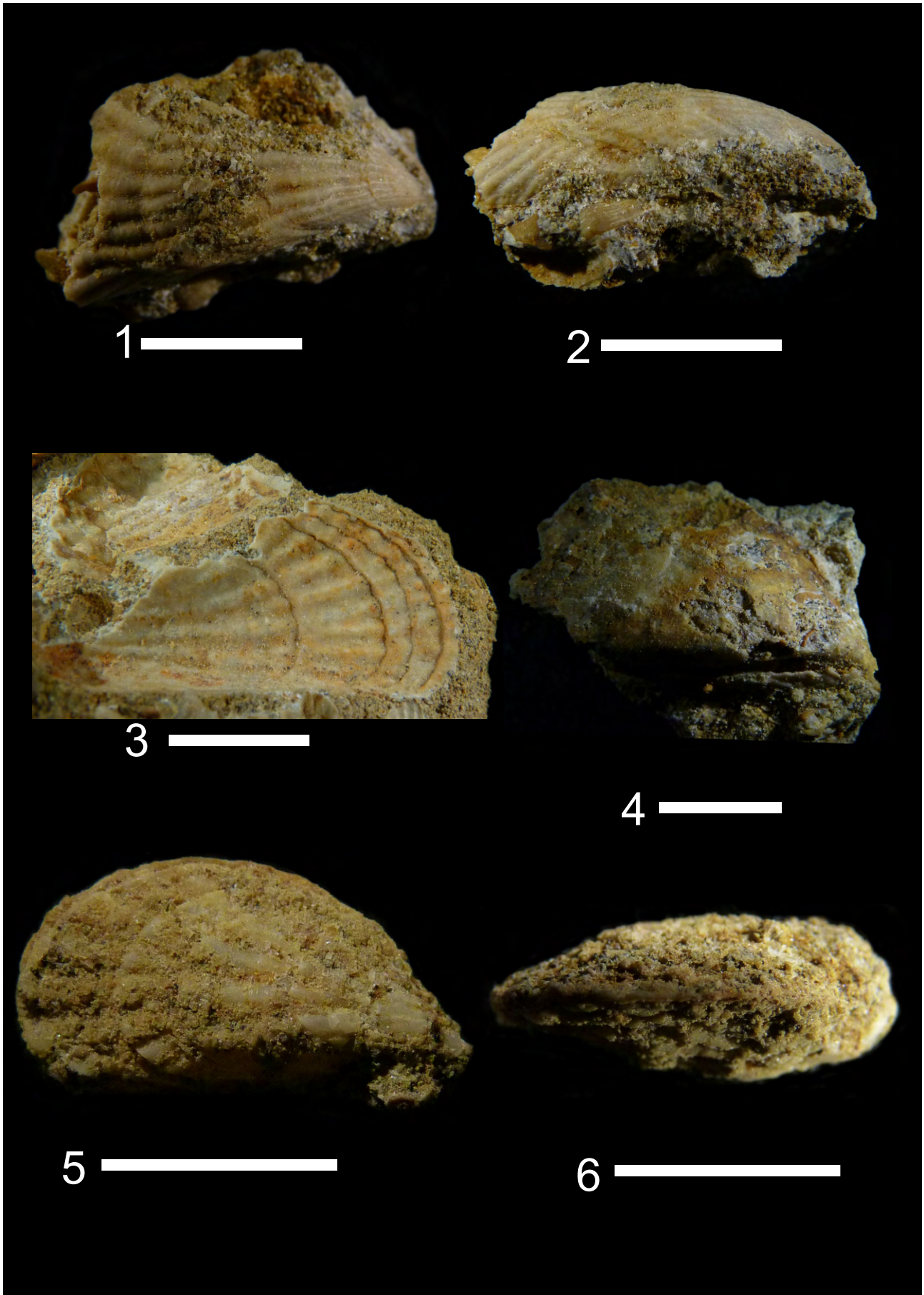


LÁMINA IV

Figuras 1–6. *Perna patagonica* n.sp. 1,6, MEF-PI-5976, holotipo, 1, vista interna de valva izquierda; 6, detalle del ligamento y la impresión del músculo aductor anterior; 2, MEF-PI-5978, paratipo, vista del molde interno de una valva izquierda, mostrando el contorno de la conchilla; 3, MEFPI-5979, vista anterior, mostrando la convexidad de la valva; 4, MEFPI-5977, vista interna de una valva derecha; 5, MEFPI-5982, vista interna de una valva izquierda mostrando la impresión del músculo aductor anterior. Barra= 10 mm.

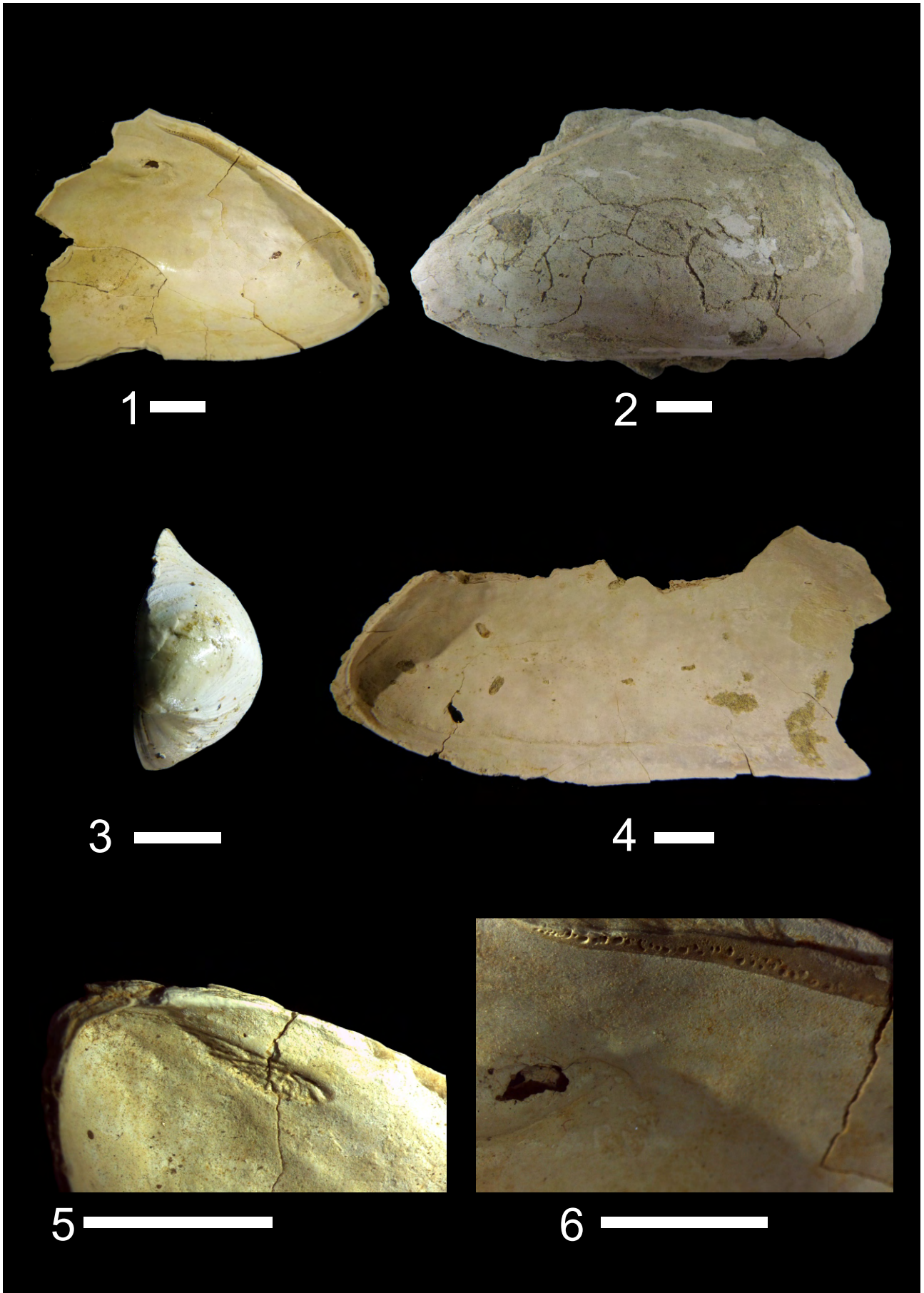


LÁMINA V

Figura 1-6. *Brachidontes* cf. *B. rodriguezi* (d'Orbigny, 1842), MEF-PI-5990, valva derecha. **1**, vista externa; **2**, vista interna; **3**, vista posterior; **4**, vista anterior; **5**, vista ventral; **6**, vista dorsal. Barra= 10 mm.

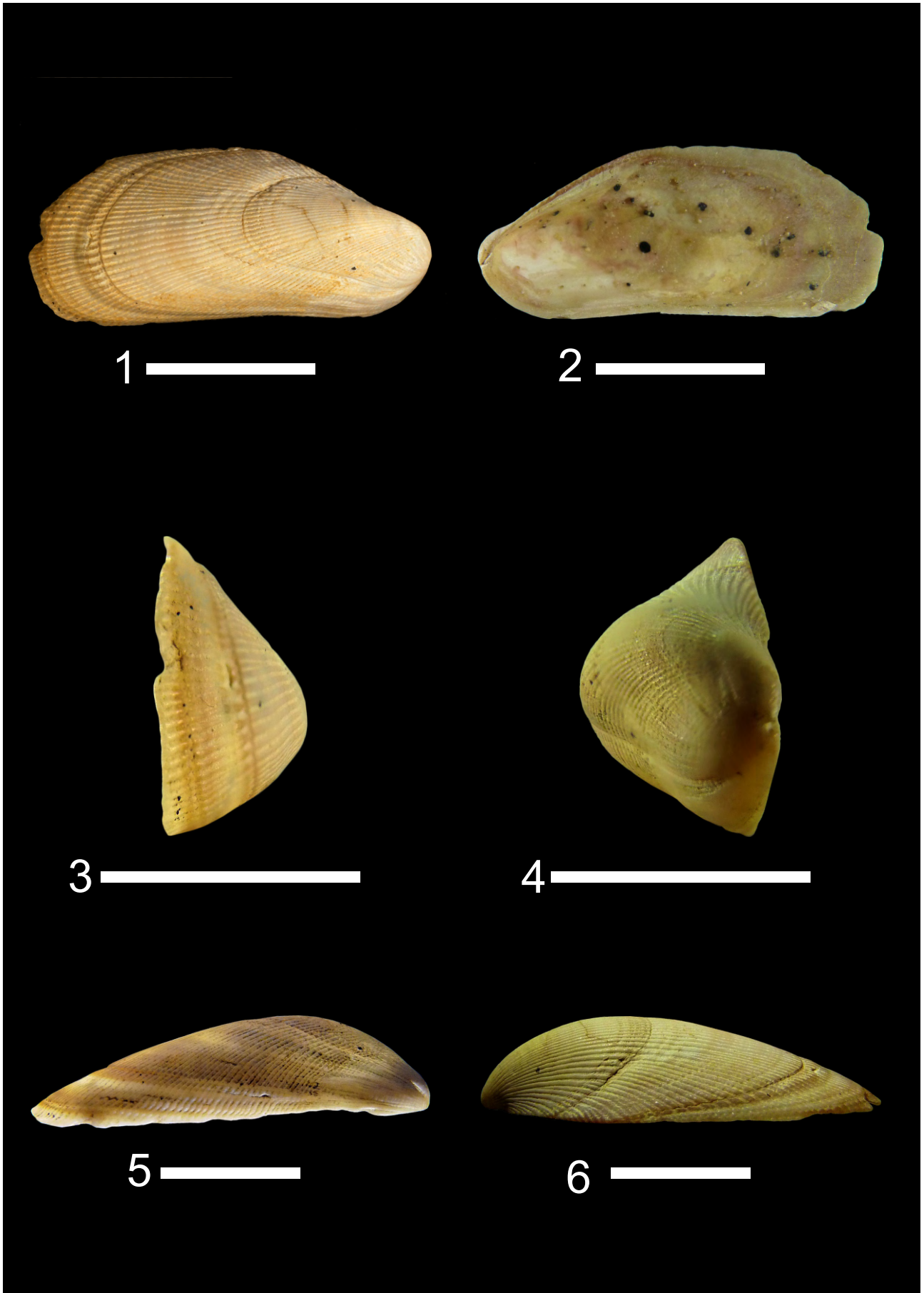


LÁMINA VI

Figuras 1-6. *Gregariella andina* (Ortmann, 1902). **1-3**, PRI 66388, sintipo, molde interno cubierto parcialmente por conchilla; **1**, valva derecha, **2**, valva izquierda; **3**, vista anterior; **4**, sintipo, PRI-66391; **5-6**, sintipos, PRI 66389. **7-10, *Gregariella amara*** Griffin, Parras y Casadío, 2008; **7**, GHUNLPam 593, paratipo, valva derecha; **8**, GHUNLPam 586, paratipo, valva izquierda; **9**, GHUNLPam 592, holotipo, valva derecha; **10**, GHUNLPam 606, paratipo, valva derecha. Barra= 10 mm.



LÁMINA VII

Figuras 1-5. *Lithophaga* cf. *L. platensis* (Philippi, 1893); **1,3,5**, MEF-PI-5991a, molde interno con restos de conchilla adheridos, vistas izquierda, dorsal y anterior; **2,4**, MEF-PI-5991b, molde interno con restos de conchilla adheridos, vistas izquierda y dorsal. Barra= 10 mm.



1 —



2 —



3 —



4 —



5 —

LÁMINA VIII

Figuras 1-8. *Lithophaga exilis* (Feruglio, 1935), **1-4**, BOL-952, sintipos de *Lithodomus platzii* Feruglio, 1935; moldes internos; **5-8**, BOL-954, sintipos de *Lithodomus exilis* Feruglio, 1935, moldes internos. Barra= 10 mm.



LÁMINA IX

Figuras 1-7. *Lithophaga* cf. *L. exilis* (Feruglio, 1937), **1-4-**, MLP-22602, molde interno cubierto parcialmente por conchilla, vistas izquierda, derecha, posterior y anterior; **5-6**, MLP22600, vistas ventral y dorsal; **7**, MLP-22612, vista izquierda. Barra= 10 mm.

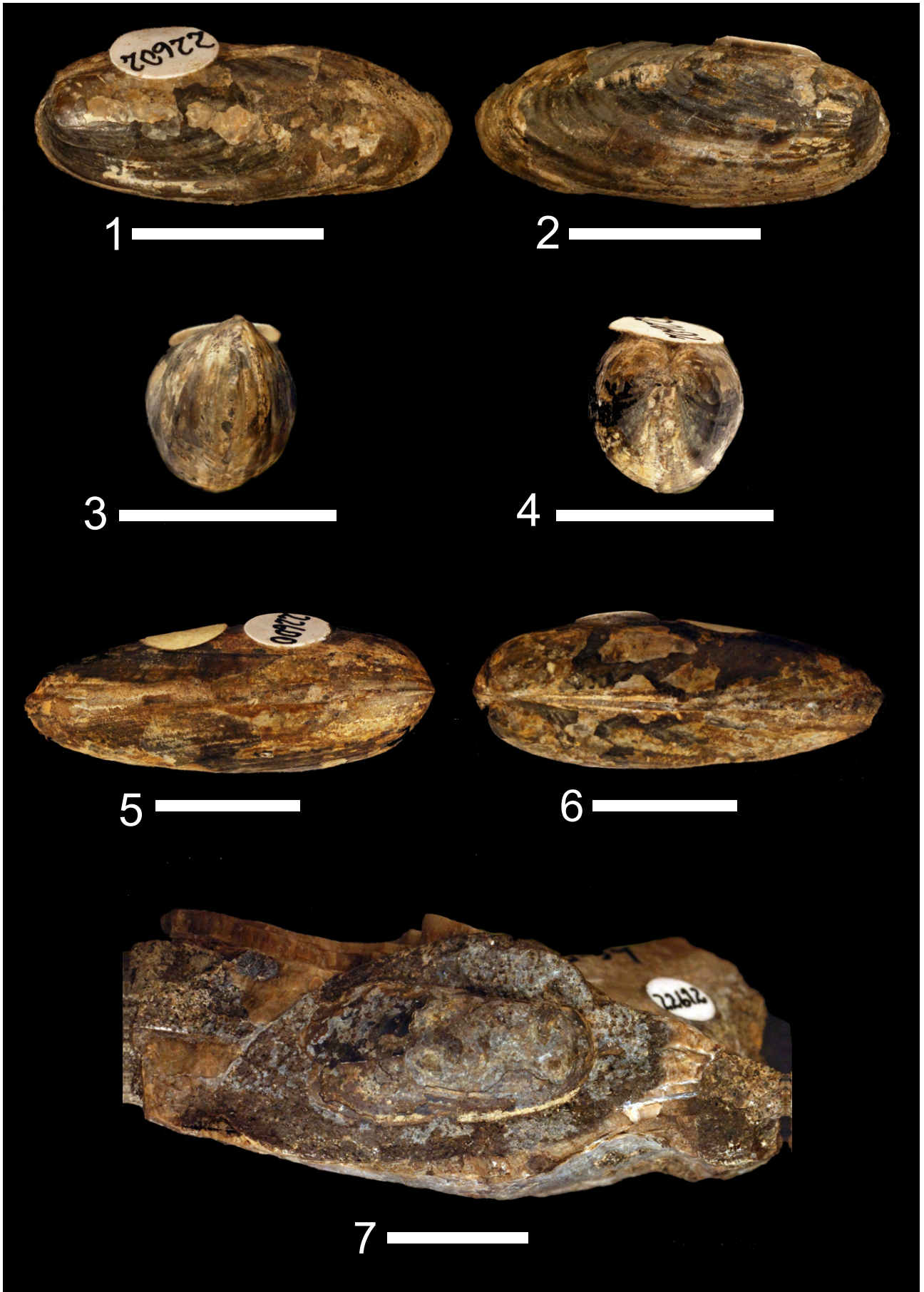


LÁMINA X

Figuras 1-5, *Lithophaga dalli* (Ihering, 1907), **1, 3**, MACN-320a; holotipo, vistas dorsal y derecha; **2, 4**, MACN-320b, paratipo, vistas dorsal e izquierda; **5**, MACN-320c, paratipo, ejemplar dentro de una perforación de *Crassostrea hatcheri*. Barra= 10 mm.

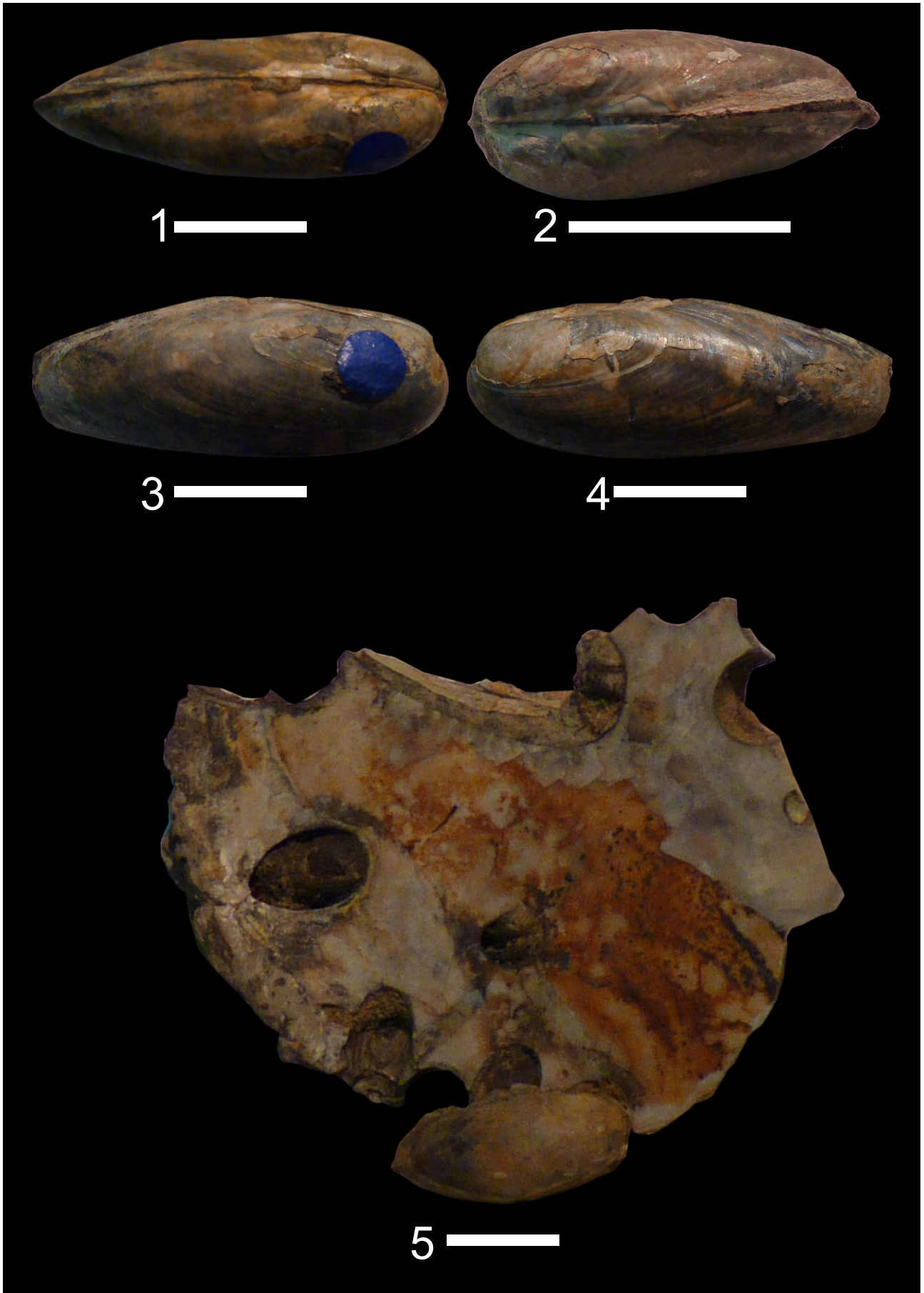


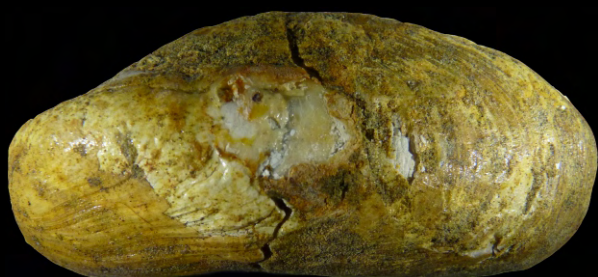
LÁMINA XI

Figuras 1-6. *Modiolus camachoi* n.sp.; **1, 2, 5,** MEF-PI-5986, paratipo, valva izquierda, **1,** vista externa; **2,** vista interna; **5,** vista anterior; **3, 4, 6,** MEF-PI-5984, holotipo, valva izquierda, **3,** vista externa, **4,** vista interna, **6,** vista dorsal.
Barra= 10 mm.



LÁMINA XII

Figuras 1-6. *Modiolus bruneti* n.sp., 1- 4, MEF-PI-5987, holotipo, valva
izquierda, **1**, vista externa; **2**, vista interna; **3**, vista anterior; **4**, vista dorsal. **5-6,**
***Modiolus* cf. *M. platensis* (Philippi, 1893), MEF-PI-5989; **5**, vista interna; **6**,**
vista externa. Barra= 10 mm.



1 —



2 —



3 —



4 —



5 —



6 —

LÁMINA XIII

Figuras 1-8. *Modiolus ameghinoi* (Ihering, 1897). **1-2,** MACN 316a, sintipo, valva derecha; **1,** vista externa; **2,** vista interna; **3-4,** MACN 316b, sintipo, valva izquierda; **3,** vista externa; **4,** vista interna; **5-6,** MACN 318, sintipo, molde interno; **5,** vista derecha; **6,** vista izquierda; **7-8,** PRI 66836, valva izquierda, molde con parte de la conchilla adherida; **7,** vista izquierda; **8,** vista anterior.
Barra= 10 mm.

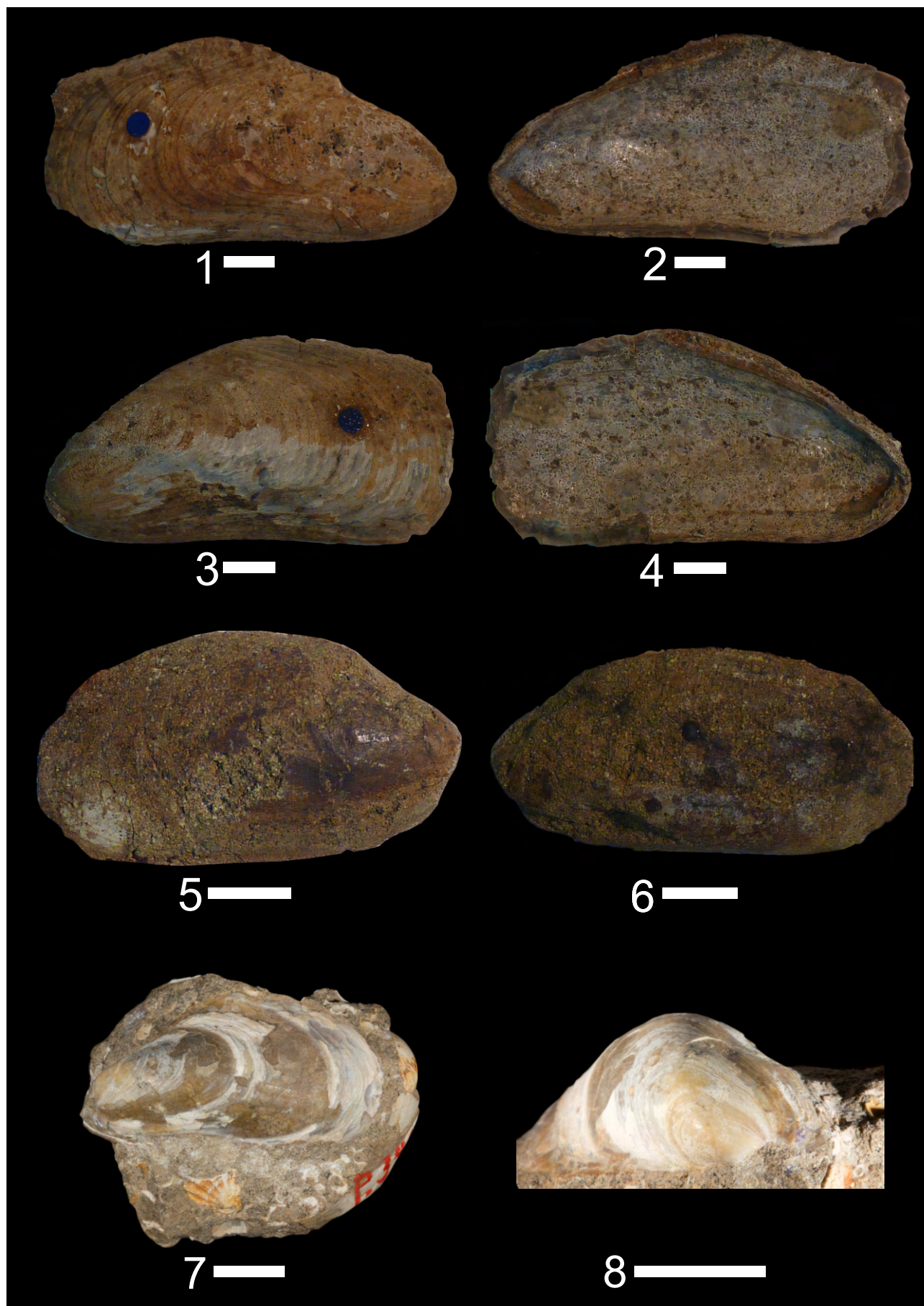


LÁMINA XIV

Figuras 1-8. *Modiolus arctus* (Feruglio, 1937); **1-4**, BOL-863, holotipo; **1**, vista derecha; **2**, vista izquierda; **3**, vista dorsal; **4**, vista ventral; **5-8**-, MLP-22687; **5**, vista dorsal; **6**, vista ventral; **7**, vista izquierda; **8**, vista derecha.
Barra= 10 mm.



LÁMINA XV

Figuras 1-4. *Modiolus* cf. *M. thomsoni* Zinsmeister, 1984; **1-4**, MLP 22654; **1**, vista derecha; **2**, vista izquierda; **3**, vista anterior; **4**, vista dorsal. **5-7, *Modiolus rionegrensis*** (Ihering, 1903), sintipos, MACN-PI-319; **5**, vista izquierda; **6**, fragmento; **7**, vista derecha. Barra= 10 mm.



LÁMINA XVI

Figuras 1-7. *Modiomytilus argentinensis* Griffin, 1990; **1, 3**, MLP-22626, paratipo; **1**, vista derecha; **3**, vista dorsal; **2**, MLP-22625, vista derecha; **4**, MLP-23205, fragmento de molde externo; **5**, MLP-23190, región umbonal de una valva derecha, vista interna; **6**, MLP-23197, molde interno con conchilla adherida; **7**, MLP-23187a, fragmento de conchilla adherido a la roca, vista interna mostrando la línea paleal. Barra= 10 mm.

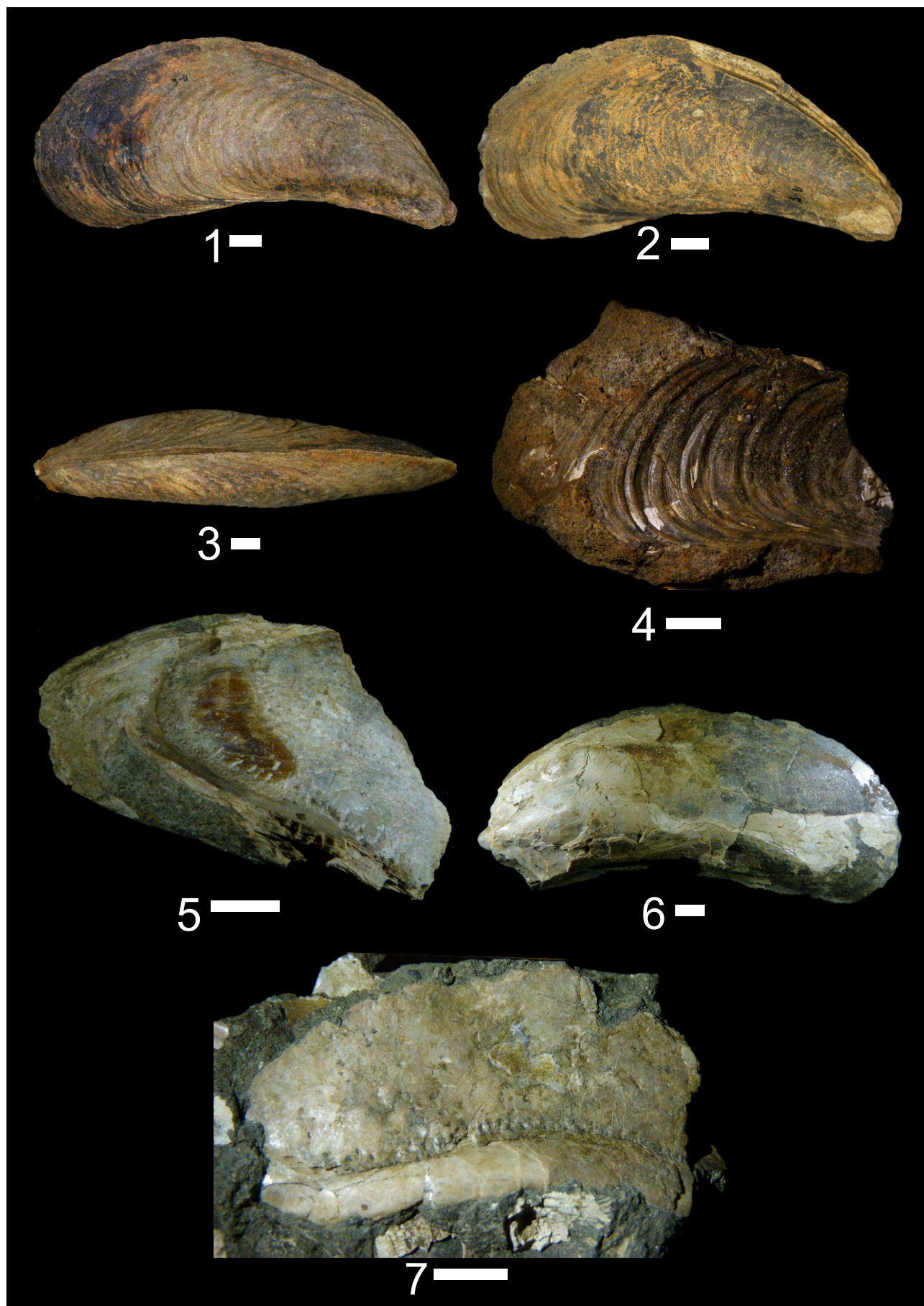


LÁMINA XVII

Figuras 1-3. *Modiomytilus mercerati* Griffin, 1990; **1**, MLP 22633, holotipo, **1**, vista izquierda; **2**, vista derecha; **3**, vista dorsal; **4-8, *Modiomytilus? hauthali*** (Ihering, 1907), **4-6**, MACN-PI-303; **4**, vista izquierda; **5**, vista dorsal; **6**, vista ventral; **7-8**, MACN-PI-304, sintipos. Barra= 10 mm.



LÁMINA XVIII

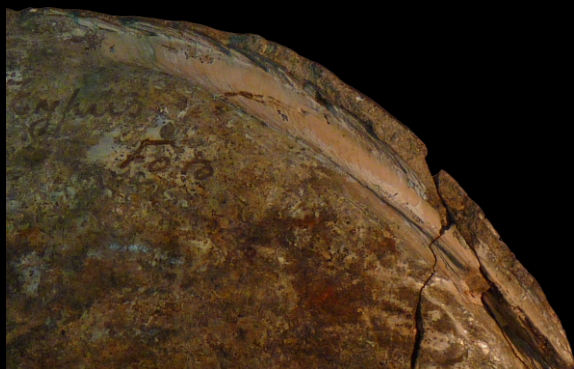
Figuras 1-7. *Modiomytilus pseudochorus* (Doello-Jurado, 1922), MACN-PI-302, sintipos; **1-4**, sintipo en vista izquierda, derecha, y dos vistas de la zona umbonal mostrando el ligamento y la impresión del músculo aductor anterior; **5-7**, sintipo en vista derecha y dos vistas de la zona umbonal mostrando la impresión del músculo aductor. Barra= 10 mm.



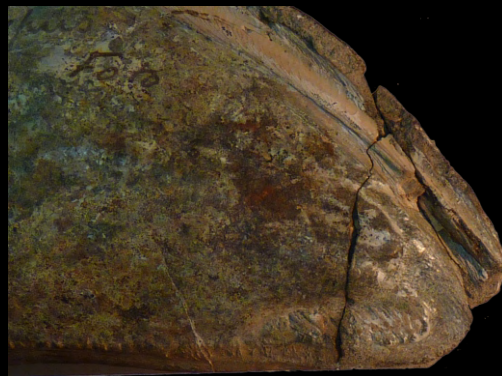
1 —



2 —



3 —



4 —



5 —



6 —



7 —



PALEOBIOGEOGRAFÍA



PALEOBIOGEOGRAFÍA

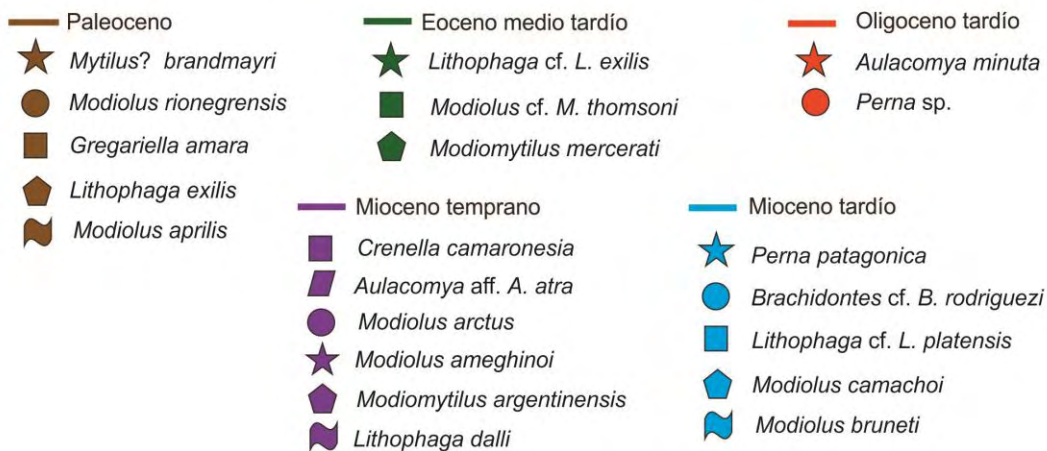
Distribución de los géneros presentes en rocas cenozoicas de Patagonia

Los representantes de la familia Mytilidae vivientes actualmente en ambientes adyacentes a la costa atlántica son especies con un extenso rango geográfico a lo largo de las costas del continente, algunas de ellas con una distribución virtualmente cosmopolita (ej., *Mytilus edulis* Linnaeus, *Brachidontes rodriguezi* d'Orbigny) (Lasta *et al.*, 1998; Ríos, 2009; Adami *et al.*, 2012). Esta distribución está condicionada principalmente por la disponibilidad de sustrato adecuado, es decir, costas rocosas o sustratos duros para algunas de estas especies (aquellas incluidas en *Mytilus*, *Brachidontes*, *Lithophaga*) y fondos blandos para otras (pertenecientes a los géneros *Modiolus*, *Crenella*).

Si bien *Mytilus* es común en depósitos cuaternarios a lo largo de la costa (Aguirre *et al.*, 2005, 2009; Marte y Pequignot, 2013), en rocas terciarias de Patagonia solo se registran dos especies asignadas con dudas a este género. Una de ellas *Mytilus? wehrlii* Ljungner, proviene de rocas neógenas aflorantes al sur del lago Nahuel Huapi, en la provincia de Río Negro. La otra *Mytilus? brandmayri* Feruglio, proviene del Banco Negro Inferior de la Formación Salamanca (Paleoceno), de la costa de Chubut (Mapa 1). Si bien las conchillas en ambos casos son mytiliformes, con umbones terminales y relativamente lisas, no es posible asignarlas genéricamente con certeza.



Mapa 1: Ubicación y edad de algunas especies de mytilidos estudiados en patagonia.





Junto con *Mytilus? brandmayri*, antes mencionada, la otra especie más antigua de mytilido registrada en el Cenozoico del sur del continente es *Gregariella amara*. La misma aparece en rocas maastrichtianas y danianas de la cuenca Neuquina, siendo una de las especies de moluscos que sobrevivió a la extinción K-Pg (Griffin *et al.*, 2007). *Gregariella coralliophaga*, un representante actual de este género, vive anidando mediante fibras del biso en perforaciones vacantes de *Lithophaga* o bien en grietas en sustratos duros. *Lithophaga* es un mytilido perforante de sustratos carbonáticos (Morton, 1982), entre ellos corales y ostras, los que son elementos comunes en los depósitos correspondientes a la Formación Roca (Casadío, 1998; Griffin, *et al.*, 2005; Baron-Szabo *et al.*, 2003). Sin embargo, *Lithophaga* no ha sido registrada en esta unidad, aunque sí se la conoce en la Formación Salamanca, del Daniano de la cuenca Austral (Feruglio, 1937). Representantes de este género vuelven a registrarse en sedimentos depositados durante el Mioceno temprano en la cuenca Austral y asignados a la Formación El Chacay, una unidad expuesta en la región de Lago Posadas-Lago Belgrano (noroeste de Santa Cruz) y equivalente (en parte al menos) a la Formación Estancia 25 de Mayo de la región sudoccidental de la provincia de Santa Cruz. De allí proviene *Gregariella andina* (Ortmann, 1902), descripta sobre la base de unos pocos ejemplares. La Formación El Chacay también es portadora de extensos bancos de ostras de gran tamaño referibles a *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann, 1902) en las que son muy comunes las perforaciones de *Lithophaga* y Pholadidae



como *Pholadidea patagonica*, cuyas perforaciones podrían haber servido de habitación a representantes de *Gregariella*, en este caso *G. andina*.

El género *Lithophaga*, del que se registran tres taxones en el Cenozoico de Patagonia, aparece por primera vez en rocas atribuibles a la Formación Salamanca (Daniano), cuenca del Golfo San Jorge, donde está representado por *Lithophaga exilis* Feruglio. En el Eoceno, una especie muy similar, *Lithophaga* cf. *L. exilis*, aparece perforando también las valvas de una especie posiblemente de *Crassostrea* de gran tamaño que forma bancos dentro de la Formación Río Turbio, en el área sudoccidental de la provincia de Santa Cruz. Ya a partir del Oligoceno (Formación San Julián), los registros de *Lithophaga*, representados por escasos moldes y más comúnmente por *Gastrochaenolites torpedo* Kelly y Bromley, 1984, un inconfósil producido por ese especies de ese género, son mucho más comunes, posiblemente en conexión con la abundancia de ostras gigantes que le proporcionarían un sustrato adecuado. Estas ostras estaban adaptadas, en muchos casos, a vivir formando nidos en fondos blandos (Seilacher, 1984; Parras y Casadío, 2006), y su presencia brindaba un sustrato adecuado para *Lithophaga*, en este caso *L. patagonica*, que actualmente es común perforando sedimentos consolidados o tosca a lo largo de la costa atlántica de la provincia de Buenos Aires (Castellanos, 1970). De tal forma, la especie no está limitada solamente a ambientes rocosos sino que puede extenderse a ambientes de fondo blando, siempre que en el mismo existan superficies duras sobre las cuales pudieran fijarse juveniles del bivalvo perforante. De este modo, no resulta sorprendente que



la distribución geográfica de esta especie se expandiera ampliamente durante el Mioceno, en concordancia con las transgresiones ocurridas entonces, primero en el Mioceno temprano en las cuencas Austral y del Golfo San Jorge, y luego durante el Mioceno tardío (Scasso *et al.*, 2001) en el norte de Patagonia y Mioceno medio o tardío en centro del país (Pérez, 2013b) (Mapa 1). Durante esta época, fue muy común la presencia de especies de *Crassostrea* de gran tamaño, es decir más de 20 cm de altura, adaptadas a fondos blandos y que vivieron en los mares someros originados por estas transgresiones. La disminución en abundancia de las grandes ostras con posterioridad al Mioceno en esta región del continente restringió severamente los hábitats disponibles para *Lithophaga patagonica*, especie que se encuentra limitada actualmente a áreas litorales con rocas con alto contenido carbonático como en algunas zonas de la provincia de Buenos Aires (Castellanos, 1967) o en restingas formadas por bancos de ostras fósiles como en Patagonia o Entre Ríos y Uruguay (Mauna *et al.*, 2005; Parras y Casadío, 2006; del Río *et al.*, 2001; Pérez, 2013b).

El género *Modiolus* está representado por especies presentes en rocas del Paleoceno de la cuenca Neuquina, del Eoceno de la cuenca Austral y del Oligoceno y Mioceno de la cuenca Austral y del norte del Patagonia. Formas estrechamente relacionadas a los representantes eocenos se hallan en la Formación La Meseta (Eoceno), en la isla Seymour (Antártida). Las especies descritas de este género fueron halladas en areniscas de ambientes someros, un hábitat comparable con los hábitats preferidos por los representantes actuales del



género. Si bien en el registro se reconocen ocho especies, su presencia en la plataforma continental actual no ha sido registrada. Esta restricción en la distribución geográfica de este género, en la región, no puede atribuirse a una restricción en la disponibilidad de sustratos blandos adecuados y más bien parece estar controlada por otros factores paleoambientales que comúnmente condicionan la distribución de los bivalvos como podrían ser la salinidad o la temperatura del agua.

Otro mytilido con afinidades antárticas es *Modiomytilus*, que aparece en las formaciones Río Turbio, Estancia 25 de Mayo y posiblemente Monte León y también en rocas de edad equivalente en el noroeste de Chubut (Cholila). Este género está ligado a fondos no consolidados, en general representados por areniscas medianas a gruesas de ambientes muy someros. Su rango más septentrional registrado es el norte de Patagonia, apareciendo más comúnmente en afloramientos a lo largo de la vertiente oriental de los Andes Patagónicos. No se conoce en rocas de edades posteriores al Mioceno inferior ni tampoco en otras regiones fuera de Antártida y Patagonia (Mapa 1).

Brachidontes es un género que, en la región, aparece en rocas de edad miocena y cuenta con representantes actuales a lo largo de la costa. Si bien las especies fósiles son claramente distintas de *Brachidontes rodriguezi*, la especie actualmente viviente a lo largo de la costa, las relaciones entre las mismas permanecen inciertas, ya que un análisis filogenético aún no es posible en base al relativamente escaso material fósil disponible, unido al hecho de que aún



permanece poco clara la relación entre los caracteres morfológicos de la conchilla y aquellos derivados de la anatomía y caracteres moleculares, sobre los cuales se han basado los estudios filogenéticos más recientes del grupo (Aguirre *et al.*, 2006 y referencias allí citadas). La distribución de los representantes de este género, los fósiles como los vivientes, está limitada por la disponibilidad de sustratos duros necesarios sobre los cuales adherir las fibras del biso. Los representantes actuales comparten este hábitat con la muy común *Mytilus edulis*, especie que no aparece en el registro de la región hasta el Cuaternario. Sin embargo, *Brachidontes* no parece haber sido más abundante durante el Neógeno más temprano, ya que los registros son esporádicos y la cantidad de ejemplares es limitada (Mapa 1).

Perna es un género representado por al menos dos especies desde el Oligoceno tardío (Formación San Julián). Las especies actuales de este género tienen un modo de vida epibisado sobre sustratos duros. Además de adherirse a rocas y otros sustratos inorgánicos, pueden adherirse a talos o rizoides de algas (ej. *Macrocystis*), lo que incrementa sustancialmente su capacidad de dispersión hacia nuevos ambientes-aparentemente desfavorables- incluyendo áreas de la plataforma con fondos blandos. Actualmente, el género está representado desde Venezuela, a lo largo de la costa Atlántica desde Recife (Brasil) hasta el Río de la Plata, y tan al sur como el Estrecho de Magallanes, aunque su presencia en estas dos últimas áreas podría deberse a datos erróneos (Sidall 1980). También se distribuyen a lo largo de la costa de África, Nueva Zelanda y en el área Indo-



Pacífica, incluyendo China y Japón, el Golfo Pérsico hasta las costas de Indonesia, el oeste de Nueva Guinea y algunas Islas Pacíficas (Vakily, 1989). Sin embargo, los registros de Patagonia son los más antiguos (Mapa 1). Una distribución paleobiogeográfica similar muestra *Aulacomya*. El género es conocido en la Patagonia desde el Oligoceno tardío (Formación San Julián). También aparece en rocas del Mioceno temprano (Formación Centinela) y actualmente es un conspicuo habitante de la Provincia Magallánica. También se lo encuentra habitando aguas circumpolares en Sudáfrica, Islas Kerguelén y Nueva Zelanda. Sin embargo, los representantes fósiles fuera de Patagonia se concentran solamente en Nueva Zelanda, donde aparece por primera vez en rocas de edad pliocena (Beu y Maxwell, 1990).

Mecanismos y rutas de dispersión

La distribución geográfica y estratigráfica de los taxones estudiados revela que los representantes de la familia Mytilidae que actualmente habitan las costas del Mar Argentino es diferente de las que habitaron la región en el pasado, según se observa en el registro fósil.

Algunas de las especies registradas se incluyen en taxones que actualmente presentan una distribución geográfica virtualmente cosmopolita, mientras que otros están restringidos geográficamente o presentan una distribución controlada en gran medida por requerimientos ecológicos particulares (*Lithophaga* y *Gragariella*). Dejando de lado el caso de las dos especies de *Mytilus* cuya



asignación genérica es aún incierta, y las especie de *Gregariella*, un género con escaso y muy saltuario registro fósil debido a sus preferencias por sustratos duros (Morton, 1982), puede observarse que en general hay dos grupos de taxones. En un primer grupo se encuentran aquellos que se conocen en ambos hemisferios y con un registro fósil relativamente abundante, como es el caso de *Modiolus*, *Brachidontes* y *Perna*. Por otro lado, están aquellos restringidos al hemisferio sur y más específicamente, a las regiones circumpolares (*Aulacomya* y *Modiomytilus*) (Mapa 1).

En cualquier caso, si bien la distribución geográfica de taxones de mytilidos está controlada por los requerimientos paleoecológicos de las distintas especies, esta distribución debe ser explicada por medio de algún mecanismo que permitiera que, como en el caso de *Aulacomya*, *Modiomytilus* y *Perna*, existieran representantes, ya sea actualmente como durante diferentes momentos en el registro cenozoico, que habiten o habitaran en regiones separadas por grandes distancias oceánicas y sin conexión continental.

Se han postulado diferentes mecanismos para explicar la dispersión de invertebrados marinos a través de grandes distancias oceánicas entre los que se cuentan el transporte de huevos, larvas o juveniles por aves (Green y Figuerola, 2005 y referencias allí citadas), la dispersión por medio de larvas planctotróficas llevadas por corrientes marinas (Levin, 2006 y referencias allí citadas), el transporte de juveniles o adultos adheridos a algas a la deriva en las corrientes (Helmuth *et al.*, 1994.; Thiel y Haye , 2006) o incluso a material volcánico flotando



en la corriente (Coombs y Landis, 1966; Bryan *et al.*, 2012), o la antropocoria, ya sea de forma intencional o inadvertida.

Es claro que la eficacia de estos mecanismos de dispersión en el pasado está claramente relacionada tanto con la ecología de los organismos transportados como con las condiciones paleogeográficas y paleoceanográficas imperantes al momento de ocurrir la dispersión. En el caso de los mytilidos pertenecientes a géneros que ocurren exclusivamente en el hemisferio austral, es posible notar que la distribución geográfica y estratigráfica de los mismos puede encuadrarse en alguna de las categorías propuestas por Beu *et al.* (1997). El género *Modiomytilus* conocido de la Formación La Meseta (Eoceno) de Isla Seymour (Antártida) y de las Formaciones Río Turbio (Eoceno), Estancia 25 de Mayo (Mioceno inferior) y Ñirihuau (Mioceno) en el extremo meridional de América del Sur. En este sentido sería un representante de la fauna Paleoaustral de Fleming (1963), como sugiriera Zinsmeister (1979, 1982), quien la reconociera como un relicto con ancestros en la antigua fauna cretácica desarrollada en esta región de Gondwana antes o coetáneamente con la separación de las masas continentales circumantárticas. La fauna de moluscos marinos endémicos de las regiones antárticas fue denominada por Zinsmeister (1982) como fauna Wedelliana, siguiendo su postulado de la existencia de una Provincia Weddelliana (Zinsmesiter, 1979, 1982). Stilwell y Zinsmeister (1992) incrementaron la lista de moluscos descripta para la Formación La Meseta, y sus identificaciones reforzaron aún más el carácter endémico de muchos grupos. Si bien estas identificaciones fueron posteriormente discutidas por

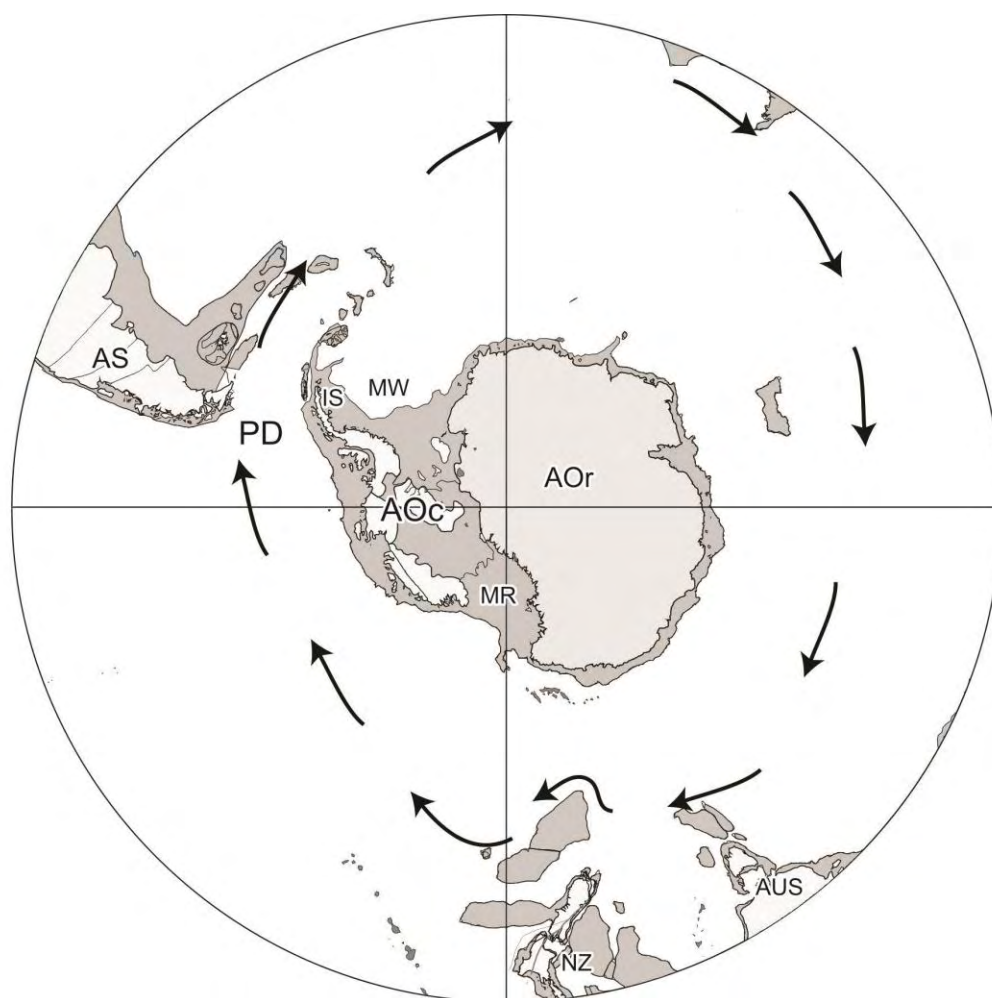


Beu (2009), en algunos casos, como en *Modiomytilus*, las afinidades parecen en efecto confirmar que algunos de los elementos presentes son exclusivos de los continentes australes. Es imposible especular acerca de la duración o requerimientos ecológicos de los estadios larvales de *Modiomytilus*, pero el modo de vida endobisado propuesto para las especies de este género sugiere que habría necesitado de sustratos no consolidados en ambientes someros para la fijación de los juveniles. Tales condiciones, podría haber persistido (al menos parcialmente) entre Patagonia y Antártida durante el Eoceno, momento en el que se habrían encontrado a una distancia mucho menor de la que existe actualmente entre estas regiones separadas por el Pasaje de Drake. Aún si la plataforma no hubiera sido continua, la existencia de un canal transantártico atravesado por corrientes con sentido S-N habría facilitado enormemente la dispersión de estadios larvales, condiciones que de acuerdo con Casadío *et al.* (2010) habrían persistido incluso con posterioridad al Eoceno, lo que explicaría la dispersión de otros invertebrados tales como algunos grupos de briozoos. Barnes y Hillebrand (2010) postularon también una conexión durante el Cuaternario, al reconocer la presencia de poblaciones de briozoos estrechamente relacionados genéticamente en el Mar de Ross y en el Mar de Weddell, en ambos extremos del *West Antarctic Rift*, actualmente obliterado completamente por el hielo (Mapa 2).

De los mecanismos de dispersión habitualmente reconocidos, parece probable que los mytilidos hayan utilizado dos de ellos, es decir la dispersión de estadios larvales a lo largo de áreas de mares someros, es decir plataformas continentales



o *plateaus* sumergidos o bien el transporte de juveniles o adultos en objetos a la deriva, ya sea algas, pómez o madera. Los mytilidos con un modo de vida endobisado estarían restringidos al primer modo de dispersión, mientras que aquellos con estadios juveniles epibisados bien podrían haber utilizado ambos.

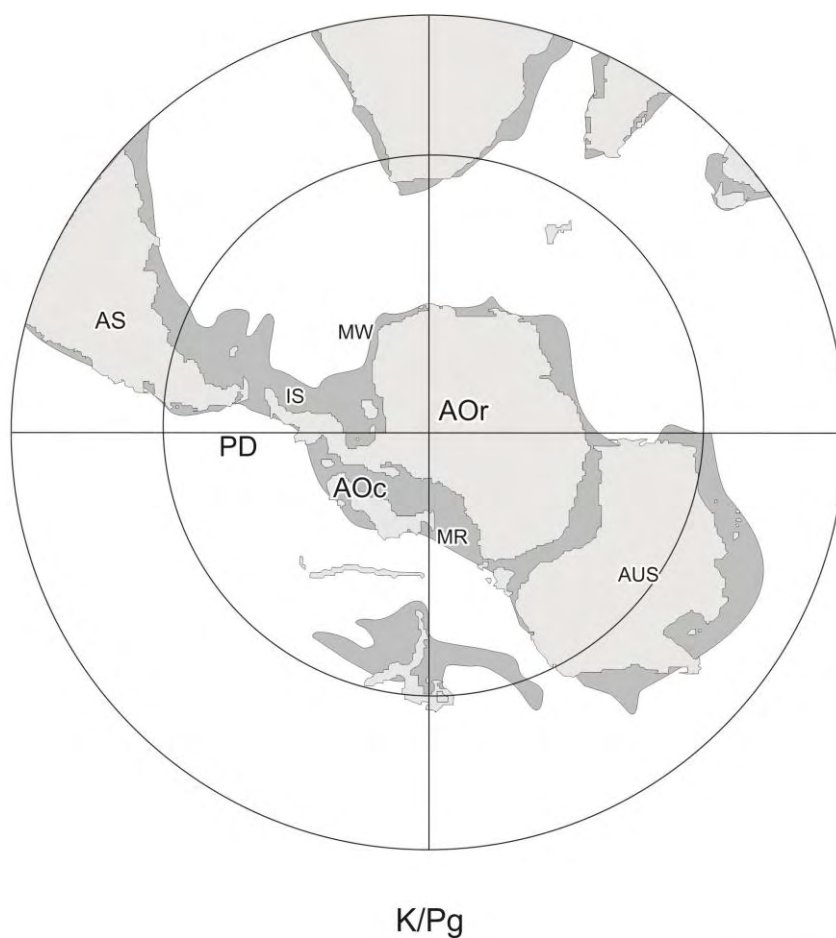


Actualidad

Mapa 2: Proyección polar estereográfica a 35°S de los océanos del sur en la actualidad. América del Sur (AS), Antártida Oriental(AOr), Antártida Occidental (AOc), Pasaje de Drake (PD), Isla Seymour (IS), Mar de Wedell (MW), Nueva Zelanda (NZ), Australia (AUS), Mar de Ross (MR). Las flechas indican la dirección de la CCA. Modificado de Lawver y Gahagan,2003.



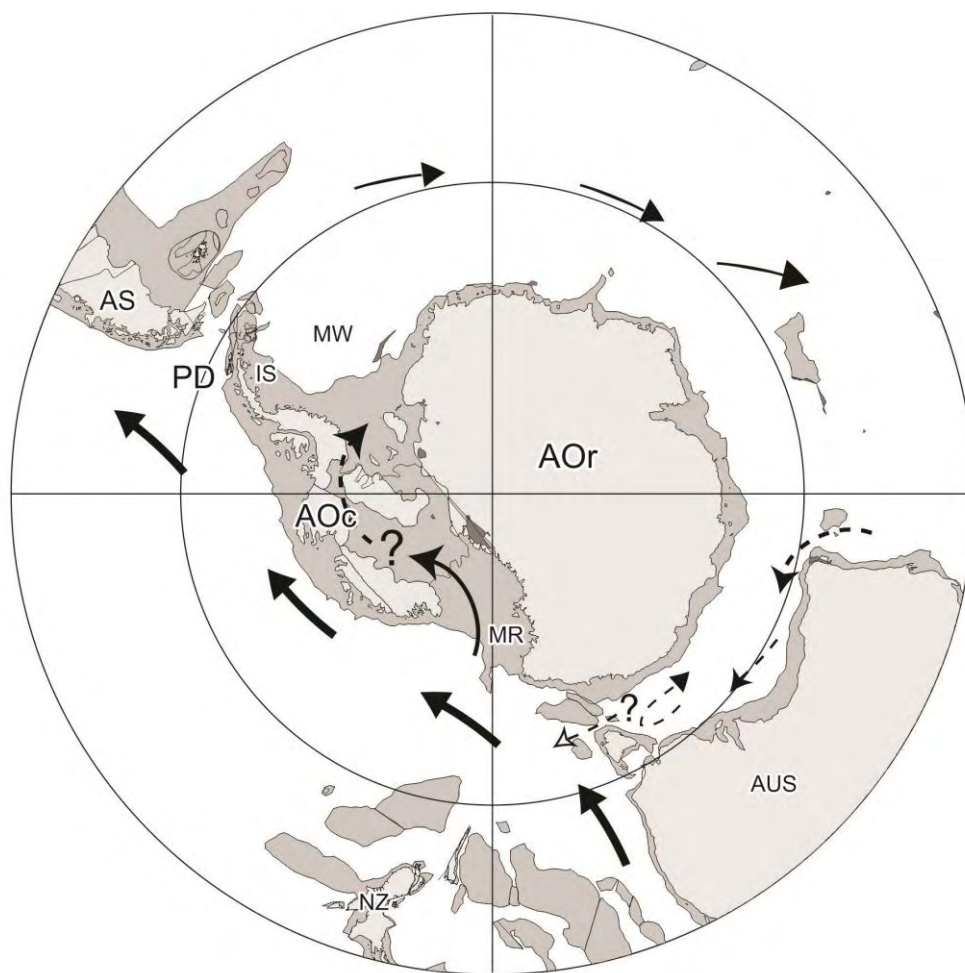
Cualquiera haya sido el modo de dispersión, el contexto paleogeográfico y paleoceanográfico debió jugar un rol fundamental. Así, durante el Paleógeno las áreas de plataforma en los continentes circumpolares fueron mucho más continuas de lo que son actualmente o al menos separadas por distancias mucho menores unas de otras. Las plataformas del continente sudamericano eran, a la vez, continuas hacia el norte a lo largo de ambas costas, por lo que la presencia de taxones ampliamente distribuidos es consistente con este patrón paleogeográfico (mapa 3).



Mapa 3: Proyección estereográfica a 45°S de los océanos del sur hace 65 Ma. aproximadamente. América del Sur (AS), Antártida Oriental(AOr), Antártida Occidental (AOc), Pataje de Drake (PD), Isla Seymour (IS), Mar de Wedell 5(MW), Nueva Zelanda (NZ), Australia (AUS), Mar de Ross (MR). Modificado de Exon *et al.* 2001.



La apertura del Pasaje de Drake habría de cambiar completamente el patrón de circulación oceánica imperante hasta entonces (Lawver y Gahagan, 2003). Este evento también jugaría un rol en los cambios climáticos que acontecerían a lo largo del Cenozoico en las regiones antárticas y que llevarían a la actual configuración de una Antártida englazada.

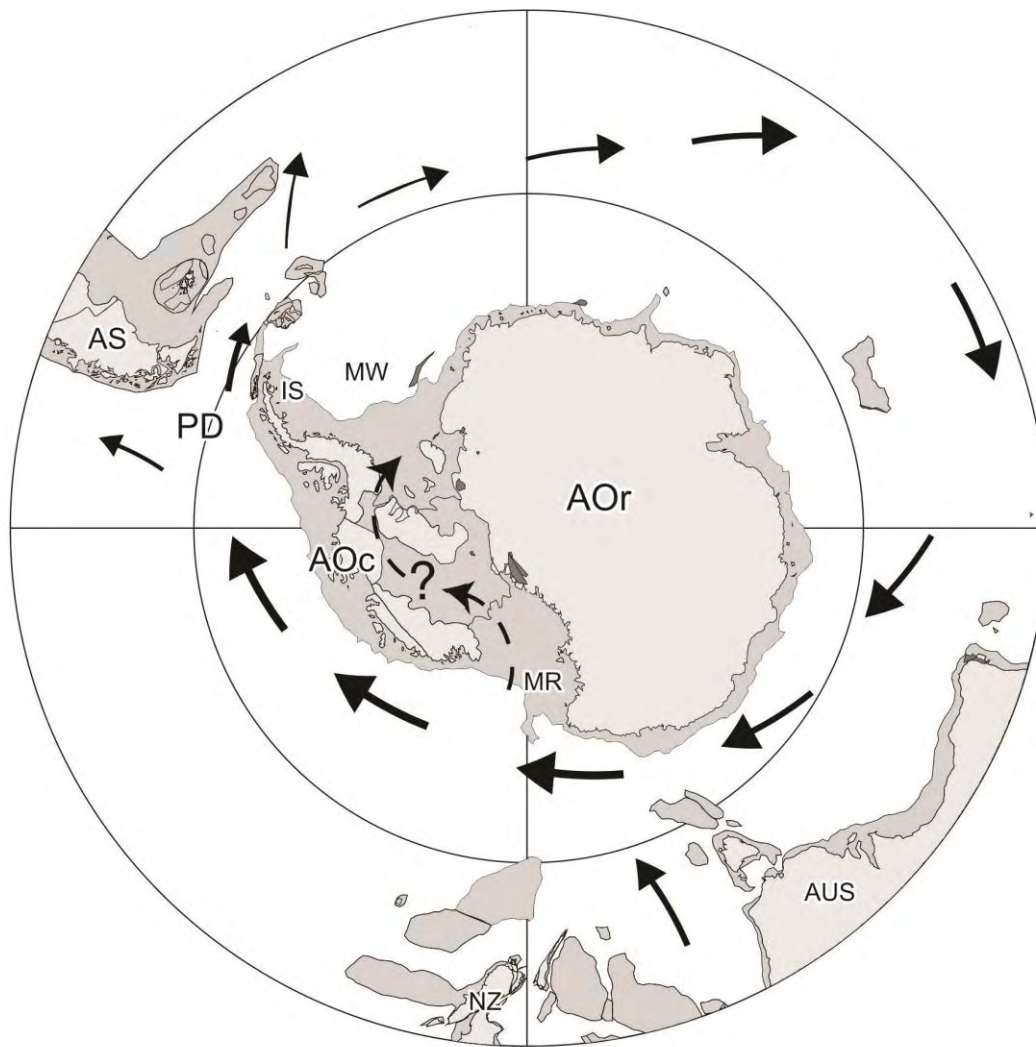


Eoceno medio

Mapa 4: Proyección estereográfica a 45°S de los océanos del sur hace 40 Ma. aproximadamente. América del Sur (AS), Antártida Oriental(AOr), Antártida Occidental (AOc), Pasaje de Drake (PD), Isla Seymour (IS), Mar de Wedell (MW), Nueva Zelanda (NZ), Australia (AUS), Mar de Ross (MR). Las flechas indican el posible patrón de las corrientes circumpolares, el grosor indica su intensidad y la línea entrecortada indican corrientes débiles. Modificado de Lawver y Gahagan, 2003

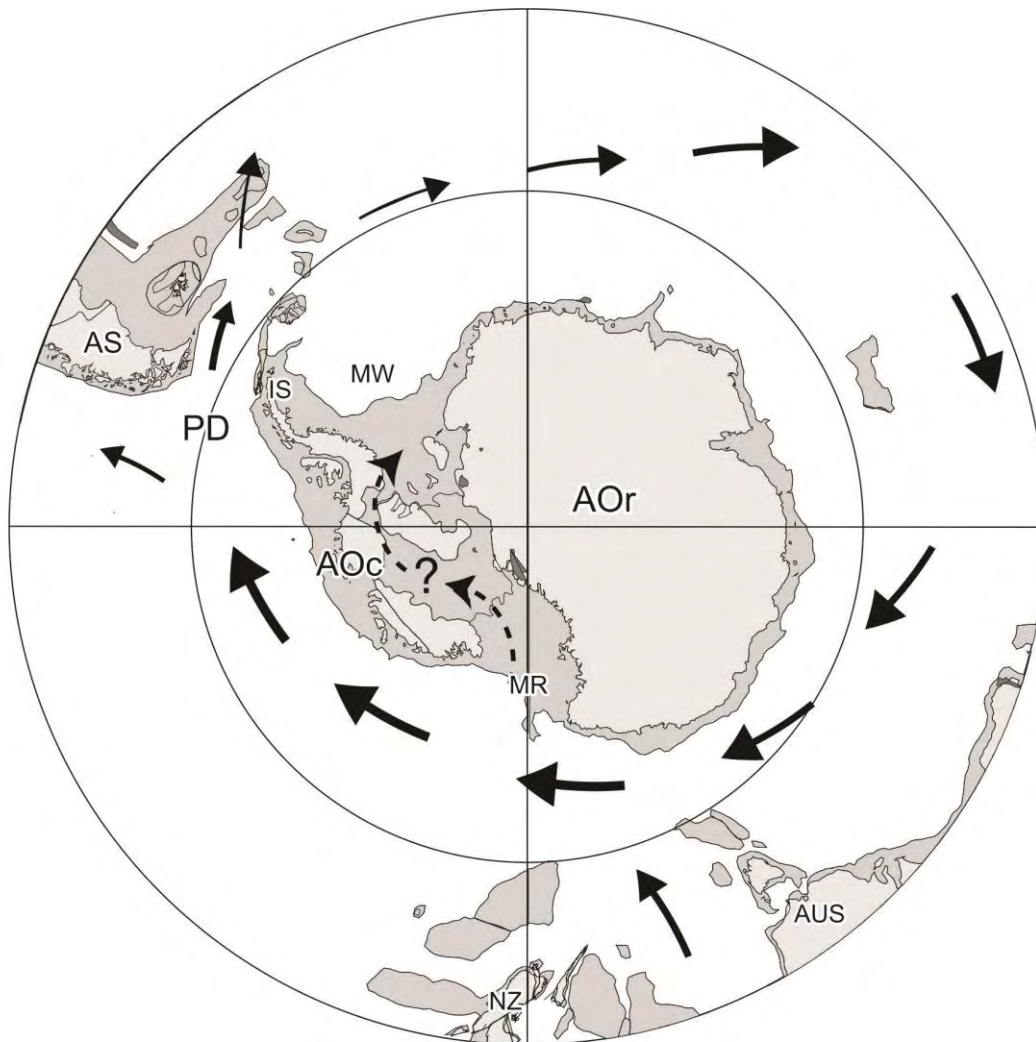


La apertura incipiente del Pasaje de Drake en el Eoceno (mapa 4), de cualquier modo no habría sido una barrera definitiva a la dispersión de especies bentónicas ya que, si bien las áreas de plataforma entre América del Sur y Antártida ya no eran continuas, las distancias menores entre áreas emergidas o entre estas y plateaus sumergidos entre ambas masas continentales habrían sido fácilmente atravesada tanto por estadios larvales como por *rafts* arrastrados por las corrientes, tanto la incipiente corriente circumpolar antártica (CCA) como corrientes que habrían atravesado el área correspondiente al West Antarctic Rift, desprovisto entonces de hielo (Nelson y Cooke, 2001, Lawver y Gahagan, 2003; Casadío *et al.*, 2010). Este patrón se habría mantenido hasta el Oligoceno o incluso posteriormente. A fines del Oligoceno la CCA ya era activa, aunque su máximo desarrollo se alcanzara recién a fines del Mioceno (Mapa 5 y 6). El inicio y posterior intensificación de la CCA explicaría la distribución de géneros como *Modiomytilus*, *Aulacomya* y *Perna*, el primero de ellos mediante larvas planctotróficas y los otros dos mediante el *rafting* en algas, ya que las distancias involucradas sugieren que este sería el mecanismo más probable. Este patrón de dispersión es también probable en otros grupos de moluscos con los representantes más antiguos en Patagonia y los más modernos en otras regiones del hemisferio sur y viceversa (Sudáfrica, Australia, Nueva Zelanda) (Beu *et al.*, 1997).



Oligoceno tardío

Mapa 5: Proyección estereográfica a 45°S de los océanos del sur hace 25 Ma. aproximadamente. América del Sur (AS), Antártida Oriental(AOr), Antártida Occidental (AOc), Pasaje de Drake (PD), Isla Seymour (IS), Mar de Wedell (MW), Nueva Zelanda (NZ), Australia (AUS), Mar de Ross (MR). Las flechas indican el posible patrón de las corrientes circumpolares, el grosor indica su intensidad y la línea entrecortada indica corrientes débiles. Modificado de Lawver y Gahagan, 2003



Mioceno tardío

Mapa 6: Proyección estereográfica a 45°S de los océanos del sur hace 20 Ma. aproximadamente. América del Sur (AS), Antártida Oriental(AOr), Antártida Occidental (AOc), Pataje de Drake (PD), Isla Seymour (IS), Mar de Wedell 5(MW), Nueva Zelanda (NZ), Australia (AUS), Mar de Ross (MR). Las flechas indican el posible patrón de las corrientes circumpolares, el grosor indica su intensidad y la línea entrecortada indica corrientes débiles. Modificado de Lawver yGahagan, 2003

CONCLUSIONES





SUMARIO Y CONCLUSIONES

Las conclusiones de índole estrictamente taxonómica fueron enunciadas al tratar cada uno de los taxones estudiados. A continuación se puntualizan algunos de los puntos más importantes.

Se determinó un total de 26 taxones. Estos se reparten en 10 géneros, incluidos en las subfamilias Mytilinae, Modiolinae, Crenellinae y Lithophaginae. De las especies descritas, cuatro son nuevas, a saber:

Aulacomya minuta n.sp

Perna patagonica n.sp.

Modiolus camachoi n.sp.

Modiolus bruneti n.sp.

Se reasignaron genéricamente las siguientes especies: *Gregariella andina* (Ortmann, 1900) (= *Modiola andina*); *Modiomytilus? pseudochorus* (Doello-Jurado, 1922) (= *Mytilus pseudochorus*) y *Modiomytilus? hauthali* (= *Chloromya hauthali* (Ihering sensu Parodiz, 1996)).

Se ampliaron las descripciones de algunas especies, sobre la base de material mejor preservado. Tal es el caso de *Aulacomya* aff. *A. atra* (Molina, 1782); *Brachidontes* sp. cf. *B. rodriguezii* (d'Orbigny, 1842); *Gregariella amara* Griffin, Parras y Casadío, 2008; *Lithophaga* cf. *L. platensis* (Philippi, 1893); *Lithophaga exilis* (Feruglio, 1935); *Lithophaga* cf. *L. exilis* (Feruglio, 1935); *Modiolus* cf. *M.*



platensis (Philippi, 1893); *Modiolus* cf. *M. thomsoni* Zinsmeister, 1984; *Modiolus aprilis* (Feruglio, 1937); *Modiomytilus argentinensis* Griffin, 1991.

Se precisó el rango estratigráfico de las especies previamente descriptas. Así, la composición de las faunas durante los diferentes pisos del cenozoico puede resumirse de la siguiente manera:

Paleoceno: Se reconoció la presencia de *Mytilus? brandmayri* Feruglio, 1937; *Gregariella amara* Griffin, Parras y Casadío, 2008; *Lithophaga exilis* Feruglio, 1935; *Modiolus rionegrensis* (Ihering, 1903) y *Modiolus aprilis* (Feruglio, 1937). *Gregariella amara* aparece en la Formación Roca y es una de las pocas especies que se conocen tanto del Maastrichtiano como del Daniano, habiendo sobrevivido a la extinción Cretácico/Paleógeno. Su distribución estratigráfica esta graficada en la Figura 3b-d. Por su parte, en la Formación Salamanca, también de edad paleocena, aparece *Lithophaga exilis* Feruglio, una especie que posiblemente sobreviviera hasta el Eoceno. *Modiolus rionegrensis* (Ihering) fue descripta sobre la base de material proveniente de una localidad que no pudo ser precisada, pero en la que posiblemente aflorara la Formación Roca. Sin embargo, no se pudo confirmar la presencia de esta especie en esta unidad. Por su parte, en la Formación Salamanca de la costa de la provincia de Chubut, Feruglio describió *Modiolus aprilis* Feruglio. Sin embargo, la naturaleza del material y la falta de datos acerca de su procedencia geográfica y estratigráfica no permiten mayores precisiones sobre las afinidades y la distribución de esta especie.



Eoceno: Tres especies de mytilidos se registran en rocas de edad eocena:

Modiomytilus mercerati Griffin, 1991; *Modiolus* cf. *M. thomsoni* Zinsmeister, 1984 y *Lithophaga* cf. *L. exilis* (Feruglio, 1935). Durante este período aparece por primera vez *Modiomytilus*, representado por *Modiomytilus merecerati* Griffin, 1991. Este género de bivalvos persistió hasta el Mioceno temprano, si bien nunca fue muy abundante. Además, aparece *Modiolus* cf. *M. thomsoni* Zinsmeister, 1984, una especie muy afín a la de Antártida. Por otro lado, habitando perforaciones de las grandes valvas de *Crassostrea* sp. de la Formación Río Turbio, se encuentra *Lithophaga* cf. *L. exilis* Feruglio 1935.

Oligoceno tardío: En las rocas de esta edad examinadas aparece por primera vez el género *Aulacomya*, representado por *Aulacomya minuta* n.sp., una especie de pequeño tamaño, con conchillas muy frágiles, pero claramente distinguible de las otras especies de este género. Además, en el Miembro Meseta Chica de la formación San Julián, también aparecen fragmentos de un mytilido posiblemente atribuible a *Perna*, aunque este registro necesita ser confirmado con material mejor preservado. Los ejemplares disponibles están representados por conchilla. Sin embargo, la conchilla se encuentra alterada de tal forma que se encuentra resquebrajada en inúmeros fragmentos.

Mioceno temprano: Se registran diez especies de esta familia durante el Mioceno temprano. Estas son: *Mytilus?* *wehrlii* Ljungner, 1932; *Aulacomya* aff. *A. atra* (Molina, 1782); *Crenella camaronesia* Ihering, 1907; *Gregariella andina* (Ortmann, 1900); *Lithophaga* (*Diberus*) *dalli* (Ihering, 1907); *Modiolus ameghinoi* Ihering,



1897; *Modiolus arctus* (Feruglio, 1937); *Modiomytilus argentinensis* Griffin, 1991; *Modiomytilus? pseudochorus* (Doello-Jurado, 1922) y *Modiomytilus? hauthali* (Ihering, 1907). En el Mioceno temprano, la presencia de *Aulacomya* se registra en rocas aflorantes en la región del Lago Argentino, donde está representada por pocos ejemplares, muy similares a ejemplares de tamaño pequeño de la especie reciente *Aulacomya atra* Molina. El género *Lithophaga* está representado por *Lithophaga dalli* Ihering, 1907, que aparece en rocas atribuibles a la Formación Chenque aflorantes en Rada Tilly, en las inmediaciones de Comodoro Rivadavia. Entre los taxones de fondos blandos, se cuentan dos especies de *Modiolus*. Una de ellas, *Modiolus arctus* Feruglio, 1935, es conocida de la Formación Estancia 25 de Mayo al sur del Lago Argentino. La otra, *Modiolus ameghinoi* Ihering, 1897, se conoce de algunos pocos ejemplares de la parte alta de la Formación Monte León, aflorante a lo largo de la costa al sur de la desembocadura del Río Santa Cruz. En afloramientos de la Formación Estancia 25 de Mayo en la margen sur del Lago Argentino y en Estancia La Escondida más al sur, aparecen niveles portadores de numerosos ejemplares bien preservados de *Modiomytilus argentinensis*. Representantes de este género también aparecen en rocas equivalentes en Sierra de los Baguales (*Modiomytilus? pseudochorus* Doello-Jurado, 1922), y en pequeños afloramientos, posiblemente de la misma edad, en la región de El Maitén-Cholila (noroeste de Chubut). Así, este género parece estar restringido a la región cordillerana. Por último, también en la región cordillerana de la provincia de



Santa Cruz, se registra *Gregariella andina* (Ortmann, 1902), posiblemente debido a la disponibilidad allí de sustratos adecuados.

Mioceno tardío: Seis especies se registran para el Mioceno tardío: *Perna patagonica* n.sp.; *Brachidontes* cf. *B. rodriguezi* (d'Orbigny, 1842); *Lithophaga* cf. *L. platensis* (Philippi, 1893); *Modiolus camachoi* n.sp.; *Modiolus bruneti* n.sp. y *Modiolus* cf. *M. platensis* (Philippi, 1893). Las tres últimas enumeradas representan taxones endobisados claramente delimitados, que posiblemente reflejen variaciones locales en los hábitats disponibles. Además de estas especies endobisadas, dos de ellas desconocidas fuera del ámbito de esta unidad estratigráfica, se registra comúnmente *Perna patagonica* n.sp en la Formación Puerto Madryn.; esta especie es muy similar a la especie actual viviente en la provincia Magallánica, *Perna perna* Linnaeus,. La distribución de este género parece repetir, aunque más restringidamente, la de *Aulacomya*, conociéndose para América del Sur y Sudáfrica, si bien en esta última región no se registra con anterioridad al Pleistoceno.

El hallazgo de *Modiomytilus argentinensis* en el extremo sudoeste de la provincia de Santa Cruz, amplió el área de distribución de esta especie (y del género *Modiomytilus*), abarcando este último con este registro una extensión latitudinal de 1000 kms.



Del mismo modo, los registros de *Perna patagonica* n.sp. en la región de Península Valdés durante el Mioceno tardío representan la extensión más septentrional del género para este lapso.

La distribución geográfica y estratigráfica de los taxones estudiados confirma que al menos dos de ellos, los géneros *Aulacomya* y *Perna*, presentan sus registros más tempranos en esta parte del hemisferio sur. De haber sido esta la región en la cual se originaron las primeras especies de estos géneros, la dispersión de los mismos hacia otros continentes circumpolares habría sido posible seguramente gracias a su modo de vida epibisado, el que le permitiría flotar a la deriva adheridos a tallos de algas.

Mioceno	Fm. Puerto Madryn	<i>Perna patagonica</i>
		<i>Brachidontes</i> cf. <i>B. rodriguezi</i>
		<i>Lithophaga</i> cf. <i>L. platensis</i>
		<i>Modiolus camachoi</i>
		<i>Modiolus bruneti</i>
		<i>Modiolus</i> cf. <i>M. platensis</i>
	Fm. Chenque	<i>Lithophaga dalli</i>
	Fm. Chenque?	<i>Crenella camaronesia</i>
	?	<i>Modiomytilus?</i> <i>hauthali</i>
	Fm. El Chacay	<i>Gregariella andina</i>
		<i>Aulacomya</i> aff. <i>A. atra</i>
		<i>Modiolus arctus</i>
		<i>Modiomytilus argentinensis</i>
	Fm. Monte León	<i>Modiomytilus?</i> <i>pseudochorus</i>
		<i>Modiolus ameghinoi</i>
Oligoceno/Mioceno	?	<i>Mytilus?</i> <i>wehrlii</i>
Oligoceno	Fm. San Julián	<i>Perna</i> sp.
		<i>Aulacomya minuta</i>
Eoceno	Fm. Río Turbio	<i>Modiomytilus mercerati</i>
		<i>Modiolus</i> cf. <i>M. thomsoni</i>
		<i>Lithophaga</i> cf. <i>L. exilis</i>
Paleoceno	Fm. Salamanca	<i>Lithophaga exilis</i>
		<i>Modiolus aprilis</i>
		<i>Mytilus?</i> <i>brandmayri</i>
	Fm. Roca	<i>Modiolus rionegrensis</i>
		<i>Gregariella amara</i>

Cuadro 2: Distribución estratigráfica de la especies de mytilidos durante el Paleógeno-Neógeno.

The background is a black and white photograph of a mussel on a rocky shore. A semi-transparent circular graphic with a complex, wavy, and textured pattern is overlaid on the left side of the image, partially covering the mussel and the background. The word "BIBLIOGRAFÍA" is printed in a clean, sans-serif font in the upper right area.

BIBLIOGRAFÍA



BIBLIOGRAFÍA

Adami, M.L., Pastorino, G., Orensanz, J.M. 2013. Phenotypic Differentiation of Ecologically Significant *Brachidontes* Species Co-Occurring in Intertidal Mussel Beds from the Southwestern Atlantic. *Malacologia* 56(1-2): 59–67.

Adamkewicz, L.S., Harasewych, M.G., Blake, J., Saudek, D., y Bult, C., 1997. A molecular phylogeny of the bivalve mollusks: *Molecular Biology and Evolution* 14: 619–629.

Adams, H. y Adams, A. 1857. The genera of recent Mollusca: arranged according to their organization. Vol. 2. van Voorst, Londres, p. 413-540 (1857).

Adams H. y Adams A. 1858. The genera of recent Mollusca: arranged according to their organization. Vol., van Voorst, Londres, p. 541-661 (1858).

Agassiz, L. 1843. Recherches sur les Poissons Fossiles. Tome III (livraisons 15-16). Imprimerie de Petitpierre, Neuchatel, p. 157-390.

Aguirre, M.L., y Sirch, M.Y. y Richiano, S. 2005. Late Quaternary molluscan assemblages from the coastal area of Bahía Bustamante (Patagonia, Argentina): Paleoecology and paleoenvironments. *Journal of South American Earth Sciences* 20: 13-32.

Aguirre, M.L., Pérez, S. y Sirch, Y. 2006. Morphological variability of *Brachidontes* Swainson (Bivalvia, Mytilidae) in the marine Quaternary of Argentina (SW Atlantic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 239: 100–125.

Aguirre, M.L., Richiano, S., Álvarez, M. F. y Eastoe, C. 2009. Malacofauna Cuaternaria del litoral norte de Santa Cruz (Patagonia, Argentina). *Geobios* 42: 411-434.



Ameghino, F. 1890. Exploraciones Geológicas en la Patagonia. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 11: 1–46.

Ameghino, F. 1896. Notas sobre cuestiones de geología y paleontología argentina. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 17: 87–119.

Ameghino, F. 1897. Mammifères Cétacés de L'Argentine. Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des Conches à Pyrotherium. *Bol. Inst. Geográfico Arg.*, 18:405-517.

Ameghino, F. 1898. *Sinopsis Geológica- Paleontológica*. Segundo Censo de la República Argentina, vol. 1, pp. 111–125.

Ameghino, F. 1903. Los diprotodontes del orden de los plagiaulacoideos y el origen de los roedores y los polimastodontes. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3(2): 81–182.

Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 15(3): 1–568.

Asensio, M.A., Cornou, M. E., Malumián, N., Martínez, M.A. y Quattrocchi, M.E. 2010. Formación Río Foyel, Oligoceno de la Cuenca de Ñirihuau: la transgresión pacífica en la Cordillera Norpatagónica. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 66(3): 399–405.

Barnes, D.K.A. y Hillenbrand, C-D., 2010. Faunal evidence for a late quaternary trans-Antarctic seaway. *Global Change Biology* 16: 3297–3303

Baron-Szabo, R. C., Casadío, S. y Parras, A. 2003. First shallow water scleractinian coral reef from the Danian, northern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 40:79R.



Barreda, V.D., 1997. Palinoestratigrafía de la Formación San Julián en el área de Playa La Mina (provincia de Santa Cruz), Oligoceno de la cuenca Austral. *Ameghiniana* 34 (3), 283– 294.

Barreda, V. y Palamarczuk, S. 2000a. Palinomorfos continentales y marinos de la Formación Monte León en su área tipo, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 37(1): 3–12.

Barreda, V. y Palamarczuck, S. 2000b. Estudio palinoestratigráfico del Oligoceno tardío – Mioceno en secciones de la costa patagónica y plataforma continental argentina. *INSUGEO, Serie Correlación Geológica* 14:103–138.

Becker, D. 1964. Micropaleontología del Suprapatagoniense de las localidades Las Cuevas y Monte Entrante. *Ameghiniana* 3(10): 319–351.

Belloso, E.S. 1995. Paleogeografía y cambios ambientales de la Patagonia central durante el Terciario medio. *Boletín de Informaciones Petroleras YPF*, 3ª época 44: 50–83.

Bernard, F.R., 1983. Catalogue of the living Bivalvia of the eastern Pacific Ocean: Bering Strait to Cape Horn. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 61: 1-102.

Bertels, A. 1970. Sobre el “Piso “Patagoniano” y la representación de la época del Oligoceno en Patagonia Austral, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 25(4): 495–501.

Bertels, A. 1973. Ostracodes of the type locality of Lower Tertiary (lower Danian) Rocanian Stage and Roca Formation of Argentina. *Micropaleontology* 19 (3): 308–340.

Bertels, A. 1974. Upper Cretaceous (lower Maastrichtian?) ostracods from Argentina. *Micropaleontology* 20(4): 385–397.



Bertels, A. 1975. Bioestratigrafía del Paleógeno en la República Argentina. *Revista Española de Micropalontología* 7: 429–450.

Bertels, A. 1977. Estratigrafía y micropaleontología de la Formación San Julián en su área tipo, provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Ameghiniana* 14(1–4): 233–293.

Bertels, A., 1980. Estratigrafía y foraminíferos (Protozoa) bentónicos de la Formación Monte León (Oligoceno) en su área tipo, provincia de Santa Cruz, República Argentina. In: *Actas 2º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1º Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires* 2: 213–273.

Beu, A.G. 2004. Marine mollusca of oxygen isotope stages of the last 2 million years in New Zealand. Part 1, Revised generic positions and recognition of warm-water and cool-water migrants. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 34(2): 111-265

Beu, A.G., y Maxwell, P.A., 1990, Cenozoic Mollusca of New Zealand: *NZ Geological Survey Paleontological Bulletin* 58:1–518.

Beu, A.G. y Raine, J.I. 2009. Revised descriptions of New Zealand Cenozoic Mollusca from Beu and Maxwell (1990). *GNS Science Miscellaneous Series* n°. 27 pp.

Beu, A.G, Griffin, M.G. y Maxwell, P.A. 1997. Opening of Drake Passage gateway and Late Miocene to Pleistocene cooling reflected in Southern Ocean molluscan dispersal: evidence from New Zealand and Argentina. *Tectonophysics* 281: 83–97.

Beu, A.G. 2009. Before the ice: Biogeography of Antarctic Paleogene molluscan faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 284: 191–226.



Beurlen, K. 1944. Beiträge zur Stammesgeschichte Muscheln. Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften 1-2: 133-145.

Bieler, R., Carter, J.G. y Coan, E.V. 2010. Classification of bivalves families en Bouchet y Rocroi, 2010.

Borchert, A. 1901. Die Molluskenfauna und das Alter der Parana-Stufe. En: Steinmann, G. (ed.): Beiträge zur Geologie und Paläontologie von Südamerika. IX. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie Beilageband* 14: 171–245, (apartado 14: 5–78).

Boss, K.J. 1971. Critical estimate of the number of recent Mollusca. *Occasional Papers on Mollusks, Museum of Comparative Zoology, Harvard University* 3: 81–135.

Bouchet, P. y Rocroi. J.P. 2010. Nomenclator of bivalve families; with a classification of bivalve families by R. Bieler, J. G. Carter, and E. V. Coan. *Malacologia* 52(2):1–184.

Bown, T.M. y Fleagle, J.G. 1993. Systematics, Biostratigraphy and Dental Evolution of the Palaeothentidae, Later Oligocene to Early–Middle Miocene (Deseadan–Santacrucian) Cenolestoid Marsupials of South America. *Paleontological Society, Memoir* 29. *Journal of Paleontology, Supplement* 67 (2): 1–76.

Brandmayr, J. 1945. Contribución al conocimiento geológico del extremo SSW del Territorio de Santa Cruz (región Cerro Cazador–Río Turbio). *Boletín de informaciones Petroleras* 22: 415–443.

Brown, T. 1827. Illustrations of the Recent Conchology of Great Britain and Ireland drawn from Nature. Lizars and Lizars, Londres, 52 láminas.

Bruguière, J. B. 1792, Sur une nouvelle coquille du genre de l'anodontite (*Anodontites crispata*). *Société Histoire Naturelle de Paris, Journal* 1: 131–136.



Bryan, S.E., Cook, A.G., Evans, J.P., Hebden, K. Hurrey, L., Colls, P., Jell, J.S., Weatherley, D. Firn, J. 2012. Rapid, Long-Distance Dispersal by Pumice Rafting. *PlosOne* 7(7): e40583.

Burckhardt, C. 1901. Le gisement supracrétacique de Roca (Río Negro). *Revista del Museo de La Plata* 10: 207–223.

Camacho, H. H. 1966. Paleontología Bonaerense, Fascículo 3, Invertebrados. En: A. V. Borrello (ed.), Paleontografía Bonaerense. Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires, 159 p. La Plata

Caramés, A., Malumián, N. y Náñez, C. 2004. Foraminíferos del Paleógeno del Pozo Península Valdés (PV. es-1), Patagonia septentrional, Argentina. *Ameghiniana* 4: 461–474.

Carcelles, A. 1944. Catálogo de los moluscos marinos de Puerto Quequén. *Revista del Museo de La Plata (nueva serie), Sección Zoología* 3: 233–309.

Carter, J.G. et al. 2011. A Synoptical Classification of the Bivalvia (Mollusca). *Paleontological Contributions* 4: 1-47.

Casadío, S. 1998. Las ostras del límite Cretácico-Paleógeno de la cuenca Neuquina (Argentina). Su importancia bioestratigráfica y paleobiogeográfica. *Ameghiniana* 35:449–471.

Casadío, S., Parras, A., Concheyro, A. y Pires, M., 1998. El diacronismo de la sedimentación carbonática en la cuenca Neuquina durante la transición Cretácico-Paleógeno. *7º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Bahía Blanca, Resúmenes*, p. 126.

Casadío, S., Feldmann, R. y Foland, K., 2000a. $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ age and oxygen isotope temperature of the Centinela Formation, southwestern Argentina: an Eocene age for crustacean-rich “Patagonian” beds. *Journal of South American Earth Sciences* 13: 123–132.



Casadío, S., Feldmann, R., Parras, A. y Schweitzer, C. 2005. Miocene fossil decapoda (Crustacea: Brachyura) from Patagonia, Argentina and their paleoecological setting. *Annals of the Carnegie Museum of Natural History* 74:151–188.

Casadío, S., Nelson, C., Taylor, P., Griffin, M. y Gordon, D. 2010. West Antarctic Rift system: a possible New Zealand-Patagonia Oligocene paleobiogeographic link. *Ameghiniana* 47: 129-132.

Casadío, S., Guerstein, G. R., Marensi, S., Santillana, S., Feldmann, R., Parras, A. y Montalvo, C. 2000b. Evidencias para una edad oligocena de la Formación Centinela, suroeste de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 37(4): 71R.

Casadío, S., De Angeli, A., Feldmann, R.M., Garassino, A., Hetler, J.L., Parras, A., y Schweitzer, C.E. 2004. New decapod crustaceans (Thalassinidea, Galatheaidea, Brachyura) from the Middle Oligocene of Patagonia, Argentina. *Annals of Carnegie Museum* 73(2): 25-47

Castellanos, Z.J.A.d. 1957. *Los mitílidos argentinos*. Buenos Aires, Ministerio de Agricultura y Ganadería, 12 pp.

Castellanos, Z., 1970 [1967]. Catálogo de los Moluscos marinos Bonaerenses. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas* 8: 9–365.

Castilla, J.C. y Guiñez, R. 2000. Disjoint geographical distribution of intertidal and nearshore benthic invertebrates in the Southern Hemisphere. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 585–603.

Chemnitz, J.H. 1785. *Neues systematisches Conchylien-Cabinet*: v. 7, 356 p., pl. 37–69; v. 8, 372 p., pl. 70–102, Bauer & Raspe, Nürnberg.

Chiesa, J.O., Parma, S.G. y Camacho, H.H. 1995. Invertebrados marinos de la Formación El Chacay (Eoceno), Provincia de Santa Cruz, Argentina.



Sistemática y bioestratigrafía. *Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Monografía* 11: 17-68.

Clark, B.L. 1918. The San Lorenzo Series of middle California. University of California Publication, *Bulletin Department of Geology* 11: 45–234.

Concheyro, A. 1995. *Nanofósiles calcáreos del Cretácico Superior y Paleógeno de Patagonia, Argentina*. Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires. Inédita. 416 pp.

Concheyro, G. A. y Nañez, C. 1994. Microfossils and biostratigraphy of the Jagüel and Roca formations (Maestrichtian–Danian), Province of Nuequén. *Ameghiniana* 31(4): 397–398.

Conrad, T. A. 1833. *Fossil shells of the Tertiary formations of North America*. 1(3). 29–38.

Conrad, T.A. 1837. Description of new marine shell from upper California, collected by Thomas Nuttall, Esq.: *Philadelphia Academy of Natural Science Journal* 7: 227–268.

Conrad, T.A. 1862. Descriptions of new genera, subgenera and species of Tertiary and Recent shells. *Philadelphia Academy of Natural Science Journal*, 284–291.

Coombs, D.S. y Landis, C.A. 1966 Pumice from South Sandwich eruption of March 1962 reaches New Zealand. *Nature* 209: 289–290.

Cordini, R. 1949. Contribución al conocimiento de la Geología Económica de Entre Ríos. *Dirección General de Industria y Minería Anales*, 2:1-78.

Cossmann, M. 1899. Description de quelques coquilles de la Formation Santracruzienne en Patagonie. *Journal de Conchyliologie*: 223–242.



Cox, R.L., Newell, N.D., Branson, C.C., Casey, R., Chavan, A., Coogan, A.H., Dechaseaux, C., Fleming, C. A., Haas, F., Hertlein, L.G., Kauffman, E.G., Keen, A.M., Larocque, A., McAlester, A.L., Moore, R.C., Nuttall, C.P., Perkins, B.F., Puri, H.S., Smith, L.A., Soot-Ryen, T., Stenzel, H.B., Trueman, E.R., Turner, R.D. y Weir, J. 1969. Bivalvia. En Moore, R.C. (Ed.). Treatise on Invertebrate paleontology, Parte N (1): 1-489. Geological Society of America, Boulder, and University of Kansas Press, Lawrence.

Crawford, R. S., Casadío, S., Feldmann, R. M., Griffin, M., Parras, A. y Schweitzer, C. 2008. Mass mortality of fossil decapods within the Monte León Formation (Early Miocene), Southern Argentina: Victims of Andean volcanism. *Annals of the Carnegie Museum of Natural History* 77: 259–287.

Cuitiño, J.I., 2011. *Registro sedimentológico e isotópico de paleoambientes marinos y transicionales en el Patagoniano (Mioceno) del Lago Argentino*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires. Inédita. 263 pp.

Cuitiño, J.I. y Scasso, R.A. 2010. Sedimentología y paleoambientes del Patagoniano y su transición a la Formación Santa Cruz al sur del Lago Argentino, Patagonia Austral. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 66 (3): 406–417.

Cuitiño, J.I., Pimentel, M.M., Ventura Santos, R. 2012. High resolution isotopic ages for the early Miocene “Patagoniense” transgression in Southwest Patagonia: Stratigraphic implications. *Journal of South American Earth Sciences* 38: 110–122.

Cuvier, G. 1816. Le Règne Animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Les reptiles, les poissons, les mollusques et les annélides. Edition 1. v. 2, pp. 1-532.

Dall, W.H. 1898. Contributions to the Tertiary fauna of Florida with especial reference to the Miocene silex-beds of Tampa and the Pliocene beds of the



Caloosahatchie River. Part 4. I. Prionodesmacea, II. Teleodesmacea.

Transactions of the Wagner Free Institute of Science, Philadelphia. 3(4): i–viii, 571–94.

Dall, W. H. 1916. Diagnoses of new species of marine bivalve mollusks from the Northwest Coast of America in the collection of the United States National Museum. *Proceedings of the U.S. National Museum* 52: 393–417.

d' Argenville, A. J. D. 1742. L'histoire naturelle éclaircie dans deux ses parties principales, la lithologie et la conchyliologie, dont l'une traité des pierres et l'autre des coquillages, ouvrage dans lequel on trouve une nouvelle méthode & une notice critique des principaux auteurs. i–vi, p. 1–492.

Darwin, Ch. 1846. *Geological Observations on South America, being the third part of the Geology of the voyage of the Beagle*. Smith Elder and Co., London. 279 p.

Del Río, C.J. 1988. Bioestratigrafía y Cronoestratigrafía de la Formación Puerto Madryn (Mioceno medio) – Provincia del Chubut, Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Buenos Aires* 40: 231–254.

Del Río, C.J. 1990. Composición, origen y significado de la malacofauna “Entrerriense” (Mioceno medio) de la Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Buenos Aires* 42: 207–226.

Del Río, C.J. 1991. Revisión sistemática de los bivalvos de la Formación Paraná (Mioceno Medio) provincia de Entre Ríos – Argentina. *Monografía de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 7: 11–93.

Del Río, C.J. 2000. Malacofauna de las Formaciones Paraná y Puerto Madryn (Mioceno marino, Argentina): su origen, composición y significado bioestratigráfico. *Serie Correlación Geológica* 14: 77–101.



- Del Río, C.J. 2004. Tertiary marine molluscan assemblages of eastern Patagonia Argentina A biostratigraphic analysis. *Journal of Paleontology* 78(6): 1097–1122.
- Del Río, C. J. y Martínez, S. A. 1998. El Mioceno marino en la Argentina y en el Uruguay. En: C. J. del Río (ed.), Moluscos marinos Miocenos de la Argentina y del Uruguay. *Monografía de la Academia Nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 15: 6 – 25.
- Del Río, C. J. y Martínez, S. A. 2006. The Family Volutidae in the Tertiary of Argentina (Mollusca- Gastropoda). *Journal of Paleontology* 80 (5): 919–945.
- Del Río, C.J., Concheyro, A y. Martínez, S. A. 2011. The Maastrichtian – Danian at General Roca (Patagonia, Argentina): a reappraisal of the chronostratigraphy and biostratigraphy of a type locality. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 259(2): 129–156.
- Del Río, C. J., Martínez, S.A. y Scasso, R. A., 2001. Nature and origin of Spectacular Miocene Shell beds of Northeastern Patagonia (Argentina): Paleoeological and bathymetric significance. *PALAIOS* 16: 3-25.
- Del Río, C. J., Stilwell, J. D., Concheyro, A. y Martínez, S. A. 2007. Paleontology of the Danian Cerros Bayos section (La Pampa Province, Argentina). *Alcheringa* 31 (3): 241–269.
- Del Valle, R. y Medina, F.A. 1980. Nuevos invertebrados fósiles de Cabo Lamb (Isla Vega) y Cabo Morro (Isla James Ross). *Contribuciones del Instituto Antártico Argentino* 228: 51–57.
- Dell, R.K. 1964. Antarctic and Subantarctic Mollusca: Amphineura, Scaphopoda and Bivalvia. *Discovery Reports* 33: 93–250, láms. 2–7.
- Dillwyn, L.W. 1817. *A descriptive Catalogue of Recent Shells*. J. and A. Arch, London, 2 v., 1092 pp.



Distel, D.L. 2000. Phylogenetic relationships among Mytilidae (Bivalvia): 18S rRNA data suggest convergence in mytilid body plans. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 15: 25–33.

Doello-Jurado, M. 1922. Un nuevo "Mytilus" fósil del Terciario de la Patagonia. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 94: 86–90.

Doering, A. 1882. Geología. Informe oficial de la Comisión científica gregada al Estado Mayor General de la expedición al Río Negro (Patagonia) realizada en los meses de abril, mayo y junio de 1879, bajo las órdenes del General Julio A. Roca. Buenos Aires, 1881. Entrega 3, parte 3. Buenos Aires, 295–530.

d'Orbigny, A., 1842. "Voyage dans l'Amerique Meridionale". *Paléontologie, Géologie* 3 (3). Bertrand, París, 245–247.

d'Orbigny, A., 1842. "Voyage dans l'Amerique Meridionale". Mollusques 5. Bertrand, París. Pl. 83 y 85

d'Orbigny, A., 1843. En: De La Sagra, R., Historia Física, Política y Natural de la Isla de Cuba, *Parte 2: Historia Natural*, Vol. 5, Moluscos, Atlas.

d'Orbigny, A. 1845. Moluscos. En: R. de la Sagra, Historia física, política y natural de la Isla de Cuba, Parte 2, Vol. 5. Establecimiento Tipográfico de Don Francisco de P. Mellado, Madrid, 371 p.

Dunker, W. 1846. Palæontographica : Contributions to the Natural History of the Antediluvian Æra. Edited by Dr. William Dunker and Hermann von Meyer. Vol. i. part 1. 4º. 44 pp.

Dunker, W. 1853. Neue Mytilacean. Zeitscht für Malakozoologie. 10:82-90.

Exon, N.F., Kennett, J.P. y Malone, M.J. 2001. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Initial Reports* 189: 1–98.



Feldmann, R.M., Casadío, S., Chirino-Galvez, I. y Aguirre Urreta, M.B. 1995. Fossil Decapod crustaceans from the Jagüel and Roca formations (Maastrichtian–Danian) of the Neuquén Basin Argentina. *The Paleontological Society, Memoirs* 43: 1–22.

Feruglio, E. 1935. Relaciones estratigráficas y faunísticas entre los estratos cretácicos y terciarios en la región austral del Lago Argentino y en la del Golfo San Jorge (Patagonia). *Boletín de Informaciones Petroleras* 128: 69–93; 130: 65–100.

Feruglio, E. (1937) *Palaeontographia patagonica. Memorie degli Istituti di Geologia e Mineralogia dell' Università di Padova* 11: 1–384.

Feruglio, E. 1941. Nota preliminar sobre la hoja geológica “San Carlos de Bariloche” (Patagonia). *Boletín de Informaciones Petroleras* 18 (200): 27-64, Buenos Aires.

Feruglio, E. 1944. Estudios geológicos y glaciológicos en la región de Lago Argentino (Patagonia). *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba* 37(1): 3–255.

Feruglio, E. 1949. *Descripción geológica de la Patagonia*. Dirección General de Yacimientos Petrolíferos Fiscales. Ministerio de Industria y Comercio de la República Argentina, Vol. 1, 157 p.; Vol. 2, 349 p., Buenos Aires.

Feruglio, E. 1950. *Descripción Geológica de la Patagonia*. Dirección General de Yacimientos Petrolíferos Fiscales. Ministerio de Industria y Comercio de la República Argentina, Vol. 3, 431 p.

Férussac, A. E. de. 1822. *Tableaux systématiques des animaux mollusques*: 111 p. (Paris and London).



Figueiras, A. y Broggi, J. 1973. Estado actual de nuestros conocimientos sobre los moluscos fósiles del Uruguay. *Com. Soc. Malacol. Uruguay* 3(23- 24): 203 - 240.

Fischer, P. 1886. Manuel de conchyliologie et paléontologie conchyologique, ou histoire naturelle des mollusques vivant et fossiles. Paris, Libraire F. Savy. Fasc. 11, p. 1009-1369.

Fleagle, J.G., Bown, T.M., Swisher, C. y Buckley, G. 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz formations. En: *6º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Trelew, Actas* 1: 129–135.

Fleming, C.A. 1959. Notes on New Zealand Recent and Tertiary mussels (Mytilidae). *Royal Society of New Zealand, Transactions* 37: 165–178.

Fleming, C.A., 1963. The nomenclature of biogeographic elements in the New Zealand biota. *Trans. R. Soc. N. Z. Gen.* 1: 13-22.

Fossa Mancini, E., Feruglio, E., Yussen de Campana, J.C. 1938. Una reunión de geólogos de YPF y el problema de la terminología estratigráfica. *Boletín de Informaciones Petroleras* 15: 1-67.

Frassinetti, D. y Covacevich, V. 1999. Invertebrados fósiles marinos de la Formación Guadal (Oligoceno Superior–Mioceno Inferior) en Pampa Castillo, Región de Aisén, Chile. *Boletín del Servicio Nacional de Geología y Minería* 51: 1-96.

Frenguelli, J. 1926. El Entrerriense del Golfo Nuevo en el Chubut. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba* 29:191–270.

Furque, G. y Camacho, H.H., 1972. El Cretácico superior y Terciario de la región austral del lago Argentino (Provincia de Santa Cruz). *Cuartas Jornadas Geológicas Argentinas*, Buenos Aires, Actas 3: 61– 75.



Genta Iturrería, S.F, Griffin, M. y Rodríguez Raising, M. 2011. Redescription of the genus *Modiomytilus* Griffin, 1990 (Bivalvia: Mytilidae) from Southern Patagonia with remarks on the paleobiogeography of the genus. *The Nautilus* 125: 213–220.

Gmelin, J. F. 1791. Caroli a Linné, systema naturae. Editio decimatertia. Tomus I. Pars VI. Beer, Leipzig, p. 3021-3910.

González Bonorino, F. y González Bonorino, G. 1978. Geología de la región de San Carlos de Bariloche: Un estudio de las Formaciones Terciarias del Grupo Nahuel Huapi.: *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 33 (3): 175–210.

González Estebenet, Espinosa, M.A., Guerstein, G.R. y Rodríguez Raising, M. 2012. Diatomeas de la Formación Río Turbio (Eoceno Medio), sudoeste de Santa Cruz, Argentina. *Ameghinina* 49(3): 389-394.

Gould, A.A., 1850, (Shells collected by the U.S. Exploring Expedition under the command of Charles Wilkes): *Boston Society of Natural History Proceedings*, p. 276–278.

Gray, J.E. 1840, Synopsis of the contents of the British Museum: 42nd. edit., 370 p., British Museum (London).

Gray, J.E. 1847. A list of the genera of Recent Mollusca, their synonyms and types: *Proceedings of the Zoological Society of London* 15: 129–219.

Green, A.J y Figuerola, J. 2005 Recent advances in the study of longdistance dispersal of aquatic invertebrates via birds. *Distribution and Diversity* 11: 149-156.

Griffin, M. 1988. *Bivalvos de la Formación Río Turbio y equivalentes entre el Lago Argentino y Sierra Dorotea*. Tesis Doctoral, Universidad nacional de La Plata. Inédita. 355 pp.



- Griffin, M. 1990. *Modiomytilus*, a new mytilid bivalve from the Tertiary of Southern Patagonia. *Journal of Paleontology* 64 (3): 377–382.
- Griffin, M. 1991. Eocene bivalves from the Río Turbio Formation, Southwestern Patagonia (Argentina). *Journal of Paleontology* 65(1):119–146.
- Griffin, M. y Pastorino, G. 2005. The genus *Trophon* Montfort, 1810 (Gastropoda:Muricidae) in the Tertiary of Patagonia. *Journal of Paleontology* 79: 296- 31.
- Griffin, M. y G. Pastorino. 2006. The genus *Offadesma* Iredale, 1930 (Bivalvia: Periplomatidae) in the Miocene of Patagonia. *The Veliger*, 48(2): 75-82.
- Griffin, M., Casadio, S y Parras, A. 2005. Maastrichtian and Danian species of *Turkostreini* (Ostreidae, Crassostreinae) from the Neuquén Basin, Argentina. *Ameghiniana* 42(2): 257–276.
- Griffin, M.; Parras, A. y Casadío, S. 2008 . Late Maastrichtian–Danian mytilids and pinnids (Mollusca: Bivalvia) from northern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 45(1): 139–152.
- Grobben, C. 1894. Zur Kenntniss der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken *Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, 103(1): 61-86.
- Haller, M. 1978. Estratigrafía de la región al poniente de Puerto Madryn, Provincia del Chubut, República Argentina. *6º Congreso Geológico Argentino, Actas* 1: 285–297.
- Hanley, S. 1843. An illustrated, enlarged, and English edition of Lamarck's *Species of shells* : comprising the whole of the recent additions in Deshayes' last French edition, with numerous species not noticed by that naturalist, accompanied by accurate delineations of almost all the shells described and



forming the third edition of the *Index testaceologicus*, with illustrations by W. Wood. pp. 1-224.

Harper, E.M., Taylor, J.D. y Crame J.A. (Eds.) 2001. *The Evolutionary Biology of the Bivalvia*. Special Publication 117, The Geological Society, Londres, 494 pp.

Harrington, H. J. y Leanza, A. F. 1957. Ordovician trilobites of Argentina. *Department of Geology, University of Kansas Special Publication 1*: 1–276.

Hatcher, J.B. 1900. Sedimentary rocks of Southern Patagonia. *American Journal of Science* (4) 9 (50): 85–107.

Hauthal, R., 1898. Ueber patagonisches Tertiär. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 50: 436–440.

Helmuth, B., Veit, R. R. & Holberton, R. 1994 Longdistance dispersal of a subantarctic brooding bivalve (*Gaimardia trapesina*) by kelp rafting. *Marine Biology* 120: 421–426

Howell, J.A., Schwarz, E., Spalletti, L.A. y Veiga, G.D. 2005. The Neuquén Basin: an overview. En Veiga, G.D., Spalletti, L.A., Howell, J.A., Schwarz, E. (eds.): *The Neuquen Basin, Argentina: A Case Study in Sequence Stratigraphy and Basin Dynamics*. Geological Society of London, Special Publications 252: 1–14.

Hünicken, M.A. 1955. Depósitos Neocretácicos y Terciarios del extremo SSW de Santa Cruz (Cuenca carbonífera de Río Turbio). *Revista del Instituto Nacional de Investigaciones en Ciencias Naturales* 26: 49–99.

Hünicken, M.A. 1967. Flora terciaria de los estratos de Río Turbio, Santa Cruz. (Niveles Plantíferos del Arroyo Santa Flavia). *Revista Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba* 27 (3-4): 139–227.



Ihering, H.v. 1897. Os molluscos dos terrenos terciarios da Patagonia. *Revista do Museu Paulista* 2: 217–382.

Ihering, H.v. 1900, On the South American species of Mytilidae. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 4 (2): 84–98.

Ihering, H. v. 1902. Historia de las ostras argentinas. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 7: 109–123.

Ihering, H. v. 1903. Les mollusques des terrains crétaciques supérieurs de l'Argentine orientale. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 3ª serie 2: 193–229.

Ihering, H.v. 1904. Nuevas observaciones sobre moluscos cretáceos y terciarios de Patagonia. *Revista del Museo de La Plata* 11: 227–238.

Ihering, H.v. 1907. Les Mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé supérieur de l'Argentine. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 3ª Serie 7: 1–611.

Ihering, H.v 1914. Catálogo de moluscos Cretáceos e Terciarios da Argentina da coleção do author. *Notas Preliminares da Revista do Museu Paulista* 1(3):1–148.

Iredale T. 1915. Some more misused generic names. *Proceedings of the Malacological Society of London* 11: 291–306.

Iredale T. 1939. Mollusca. Part I. *Scientific Reports of the Great Barrier Reef Expedition 1928–1929*, 5(6): 209–425.

Jousseaume, F. 1893. Descriptions des mollusques nouveaux. *Le Naturaliste* 7: 191–192.

Kelly, S.R.A., y Bromley, R.G., 1984, Ichnological nomenclature



of clavate borings. *Palaeontology*, v. 27, p. 793–807.

King, P.P. y Broderip, W.J. 1832. Description of the Cirripedia, Conchifera and Mollusca in a collection formed by the officers of HMS Adventure and Beagle employed between the years 1826 and 1830 in surveying the southern coasts of South America, including the straits of Magalhaens and the coast of Tierra del Fuego. *Zoological Journal* 5: 332–349.

Lamarck, J.B. 1799. Prodrome d'une nouvelle classification des coquilles, comprenant une rédaction appropriée des caractères génériques, et l'établissement d'un grand nombre de genres nouveaux. *Soc. Histoire Nat. Paris, Mém.* v. 1, p. 63-91.

Lamarck, J.B. 1801. Systeme des animaux sans vertebres: viii + 432 p. Paris.

Lamark, J.B. 1818–1819. Histoire naturelle des animaux sans vertebres v. 5, 612 p; v. 6, no. 1, 343 p., Paris.

Lamy, E. 1936–37. Revision des Mytilidae vivants du Muséum National Histoire Naturelle de Paris: *Journal de Conchyliologie* 80: 66–102; 107–198; 229–295; 307–363.

Lasta, M.L., Ciocco, N.F., Bremec, C.S. y Roux, A.M. 1998. en Boschi (Ed.), Moluscos Bivalvos y Gasterópodos en El Mar y sus recursos pesqueros 2: 115-142.

Lawver, L.A. y Gahagan, L.M. 2003. Evolution of Cenozoic seaways in the circum-Antarctic region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 198: 11–37

Lea, I. 1833. Contributions to geology. Carey, Lea & Blanchard, Philadelphia, 227 pp., 6 pls.

Leanza, A.F. 1972. Andes Patagónicos Australes. En: *Geología Regional*



Argentina. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, pp. 689–706.

Legarreta, L. y Gulisano, C.A. 1989. Análisis estratigráfico secuencial de la Cuenca Neuquina (Triásico Superior-Terciario Inferior). En: G.A. Chebli y L. Spalletti (eds.), *Cuencas Sedimentarias Argentinas. Serie Correlación Geológica* 6: 221-243.

Legarreta, L. y Uliana, M.A. 1991. Jurassic-Cretaceous marine oscillations and geometry of backarc basin fill, central Argentine Andes. *Special Publications international Association of Sedimentologists* 12: 429-450.

Levin, L. 2006. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative & Comparative Biology* 46: 282-297.

Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae*, ed. 10, Tomus I. Estocolmo, Laurentii Salvii: 824 pp.

Linné, C. 1767. *Systema naturae*, ed. 12, reformata, Tomus I. Pars II. Estocolmo, Laurentii Salvii, pp. 533–1327.

Linse, K. 2002. The shelled Magellanic Mollusca: with special reference to biogeographic relations in the Southern Ocean. *Theses Zoologicae* 34: [iv] + vii + 252 pp. A. R. G. Gantner: Ruggell, Lichtenstein.

Ljungner, E. 1932. Geologische Aufnahmen in der patagonischen Kordillera. Vorläufige Mitteilung über Staatliche Arbeiten am See Nahuel Huapi in dem argentinischen Nationalpark unter dem 41. Breitengrad. *Bulletin of Geological Institute, Uppsala* 23: 203–242.

Malumián, N., 1982. Características bioestratigráficas de las asociaciones foraminiferológicas de la Argentina. *5º Latinoamericano de Geología, Buenos Aires, Actas*.



Malumián, N. 1999. La sedimentación y el volcanismo terciarios en la Patagonia extraandina. En Geología Argentina (Caminos, R; editor). *Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales* 29: 557-612

Malumián, N., 2002. El Terciario marino. Sus relaciones con el eustatismo. En: M.J. Haller (Ed.), Geología y Recursos naturales de Santa Cruz. *15º Congreso Geológico Argentino, Relatorio I*: 237–244.

Malumián, N. y Náñez, C. 1988. Asociaciones de foraminíferos del Terciario medio de Cuenca Austral: sus relaciones con eventos eustáticos lobales. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 43: 257-264.

Malumián, N.; Náñez, C. 1998. El género *Transversigerina* y la edad de la transgresión patagoniana. En Congreso Latinoamericano de Geología, No. 10 y Congreso Nacional de Geología Económica, No. 6, Actas 1: 285-290.

Malumián, N. y Náñez, C. 2002. Los foraminíferos. Su significado geológico y ambiental. In Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz (Haller, M.J.; editor). Congreso Geológico Argentino, No. 15, Relatorio II (8): 481-493. El Calafate.

Malumián N.y Náñez C. 2011. The Late Cretaceous–Cenozoic transgressions in Patagonia and the Fuegian Andes: foraminifera, paleoecology and paleogeography. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 269–288.

Malumián, N., Panza, J. L., Parisi, C., Náñez, C., Caramés, A. y Torre, E. 2000. Hoja Geológica 5172-III-Yacimiento Río Turbio, provincia Santa Cruz, 1:250.000. *Boletín del Servicio Geológico Minero Argentino* 247, 108 p.

Megerle von Mühlfeldt J. C.1811. Entwurf eines neuen System's der Schalthiergehäuse. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin*, 5: 38-72

Marte, F. y Pequignot, a. 2013. Les amas coquilliers du site Imiwaia I



(Canal Beagle, Argentine). Étude des coquilles *Mytilus edulis* au moyen de la FTIR-ATR. *L'anthropologie* 117: 136-160.

Melville, J.C., y Standen, R., 1907, The marine mollusca of the Scottish National Antarctic Expedition: *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 46: 119–157.

Mercerat, A. 1893. Contribuciones a la geología de la Patagonia. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 36: 65–103.

Mercerat, A. 1896. Essai de classification des terrains sédimentaires du versant oriental de la Patagonie Australe. *Anales del Museo Nacional, Buenos Aires* 5: 105–130.

Miller, S.A. 1877. The American Paleozoical fossils. The author, Cincinnati, Ohio, 253 pp.

Molina, J.I. 1782. Saggio sulla storia naturale del Chili. Bologna, Stamperia di S. Tommaso d'Aquino, 349 pp.

Montagu, G. 1808. Description of several marine animals found on the south coast of Devonshire. *Transactions of the Linnean Society of London* 9: 81–114.

Monterosato, T. A. di 1883. Conchiglie littorali Mediterranee. *Il Naturalista Siciliano* 3: 87–91.

Monterosato T. A. di. 1917. Molluschi viventi e quaternari raccolti lungo le coste della Tripolitania dall'Ing. Camillo Crema. *Bollettino Zoologico Italiano Ser. 3, 4*: 1-28

Moore, R.C., 1969, *Mollusca*, in Moore, R.C., ed., *Treatise on Invertebrate Paleontology* 6: 491–952.



Moore, E.J. 1983. Tertiary Marine Pelecypods of California and Baja California: Nuculidae through Malleidae. *Professional Paper, United States Geological Survey* 1228-A: 1–99.

Mörch, O.A.L. 1853. *Catalogus conchyliorum quae reliquit D. Alphonso d'Aguirra et Gadea, Comes de Yoldi, regis Daniae cubiculariorum princeps, ordinis Danebrogici in prima classe et ordinis tertii eques*. Fasciculum secundus, Acephala: 74 p. Copenhagen.

Morton, B. 1982. The mode of life and functional morphology of *Gregariella coralliophaga* (Gmelin 1791) (Bivalvia: Mytilacea) with a discussion on the evolution of the boring Lithophaginae and adaptive radiation in the Mytilidae. En: Morton, B.; Tseng, C.K. eds., *The Marine Flora and Fauna of Hong-Kong and Southern China*, Volume-2: Ecology, Morphology, Behaviour and Physiology. Hong Kong University Press, Hong Kong, pp. 875–895.

Münster, G von 1840. Die Versteinerungen des Uebergangskalkes mit Clymenien und Orthoceratiten von Oberfranken. In: G. von Münster (Ed.), *Beiträge zur Petrefactenkunde von Herm. V. Meyer und Georg Graf zu Münster*, Heft 3. Publicado por el autor, Bayreuth, p. 33-57.

Náñez, C. 1988. Foraminíferos y bioestratigrafía del Terciario Medio de Santa Cruz oriental. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 43 (4), 493–517.

Náñez, C. 1990. Foraminíferos y bioestratigrafía del Terciario Medio de Santa Cruz oriental. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 43(4): 493–517.

Náñez C. y Malumián N. 2008. Paleobiogeografía y paleogeografía del Maastrichtiano marino de Patagonia, Tierra del Fuego y de la Plataforma Continental Argentina basada en foraminíferos bentónicos. *Revista Española de Paleontología* 23: 273–300.



Náñez, C., Quattrocchio, M. y Ruiz, L. 2009. Palinología y micropaleontología de las Formaciones San Julián y Monte León (Oligoceno–Mioceno Temprano) en el subsuelo de cabo Curioso, provincia de Santa Cruz, Argentina.

Ameghiniana 46(4): 669–693.

Nelson, C.S., Cooke, P.J., 2001. History of oceanic front development in the New Zealand sector of the southern Ocean during the Cenozoic : a synthesis.

New Zealand Journal of Geology and Geophysics 44: 535–553.

Newell, N.D. 1942. Late Paleozoic pelecypods: Mytilacea. *Geological Survey of Kansas* 10: 1–115.

Newton R. B. 1891. Systematic list of the F. E. Edwards collection of British Oligocene and Eocene mollusca in the British Museum (Natural History), with references to the type-specimens from similar horizons contained in other collections belonging to the Geological Department of the Museum. London, British Museum, 365 pp.

Ortmann, A.E. 1899. The fauna of the Magellanian beds of Punta Arena, Chili. *American Journal of Science* 8:427–432.

Ortmann, A.E. 1900. Synopsis of the Collections of Invertebrate fossils made by the Princeton Expedition to Southern Patagonia. *American Journal of Science* 10: 368–381.

Ortmann, A.E. 1902. *Paleontology Part II. Tertiary Invertebrates*. En: Scott, W.B. (ed.), Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896–1899. Vol 4 Paleontology I part 2, Volume 4: Princeton New Jersey, J. Pierpont Morgan Publication Fund, p. 45–332.

Palmer, K.V.W. 1974. Composition with relationships of Paleocene and Eocene molluscan fauna of the East Americas. *Verhandlungen Naturforschenden Gesellschaft Basel* 84(1): 468 482.



Panza, J.L., Irigoyen, M. V. y Genini, A. 1995. Hoja Geológica 4969-IV, Puerto San Julián, provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Boletín de la Secretaría de Minería de la Nación, Dirección Nacional del Servicio Geológico* 211: 1–77.

Parma, S. G. y Casadío, S. 2005. Maastrichtian–Danian echinoids from northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 79(6): 1072–1087.

Parodiz, J. J. 1996. The taxa of fossil Mollusca introduced by Hermann von Ihering. *Annals of Carnegie Museum* 65(3):183–196.

Parras, A. y Casadío, S. 2005. Taphonomy a sequence stratigraphic significance of oyster-dominated concentrations from San Julián formation, Oligocene of Patagonia, Argentina. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 217, 47–66.

Parras, A. y S. Casadío. 2006. The Oyster *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann, 1897), a Physical Ecosystem Engineer from the Upper Oligocene-Lower Miocene of Patagonia, Southern Argentina. *Palaaios*, 21(2): 168-186.

Parras, A. y Griffin, M. 2009. Darwin's Great Patagonian Tertiary Formation at the mouth of the Río Santa Cruz: a reappraisal. In: Aguirre-Urreta, B., Griffin, M., Ramos, V.A. (Eds.), Darwin in Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64(1): 70–82.

Parras, A., Casadío, S., Pires, M., 1998. Secuencias depositacionales del Grupo Malargüe (límite Cretácico–Paleógeno), sur de la provincia de Mendoza, Argentina. En: Casadío, S. (Ed.), Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica. *Publicación Especial, Asociación Paleontológica, Argentina*, pp. 181–192.

Parras, A., Dix, G.R. y Griffin, M. 2012. Sr-isotope chronostratigraphy of Paleogene–Neogene marine deposits: Austral Basin, southern Patagonia (Argentina). *Journal of South American Earth Science* 37: 122–135.



Parras, A., Griffin, M., Feldmann, R., Casadío, S., Schweitzer, C., Marensi, S., 2008. Correlation of marine beds based on Sr- and Ar-date determinations and faunal affinities across the Paleogene/Neogene boundary in southern Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Science* 26: 204–216.

Pearson, N.J., Mangano, M.G., Buatois, L.A., Casadío, S. y Rodriguez Raising, M. 2012. Ichnology, sedimentology, and sequence stratigraphy of outer-estuarine and coastal-plain deposits: Implications for the distinction between allogenic and autogenic expressions of the Glossifungites Ichnofacies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 333–334: 192–217.

Pérez, L.M. 2013a. *Sistemática, Tafonomía y Paleoecología de los Invertebrados de la Formación Paraná (Mioceno), provincia de Entre Ríos, Argentina*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 403 pp. Inédita

Pérez, L.M. 2013b. Nuevo aporte al conocimiento de la edad de la Formación Paraná, Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, *Publicación Especial* 14: 7–12.

Philippi, R.A. 1887. *Die Tertiären und Quartären Versteinerungen*. Chiles. F.A. Brockhaus, Leipzig, 256 pp.

Philippi, R.A. 1891. Bemerkungen über die Versteinerungen von La Bajada in Corrientes. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 2: 161–164.

Philippi, R.A. 1893. Descripción de algunos fósiles Terciarios de la República Argentina. *Anales del Museo Nacional, Chile, Tercera sección* 1–16.

Popenoe, W. P. 1937. Upper Cretaceous Mollusca from southern California. *Journal of Paleontology* 11: 379–402.



Powell, A.W.B. 1957. Mollusca of Kerguelen and Macquarie Islands. B.A.N.Z. *Antarctic Research Expedition 1929–1931. Reports-Series B* 6(7):107–149.

Powell, A. W. B. y Bartrum, J. A. 1929. The Tertiary (Waitematan) molluscan fauna of Oneroa, Waiheke Island. *Transactions of the Royal Society of New Zealand* 60: 395–447.

Rafinseque, C.S. 1815. *Analyse de la Nature ou tableau de l'univers et des corps organisés*. Palermo, 223 pp.

Ramos, V.A. 1982. Las ingresiones pacíficas del Terciario en el norte de la Patagonia (Argentina). *3^{er} Congreso Geológico Chileno, Actas* 1: 263–288.

Recluz, C.A. 1848. Description d'un Nouveau Genre de Coquilles Bivalves nommé Septifère (Septifer). *Revue de Zoologie*, 117–137.

Reeve, L.A. 1858. *Conchologia Iconica*, Vol. 10. Lámina 6, figura 22. London.

Retzius, A.J. 1788. *Dissertatio historico-naturalis sistens nova testaceorum genera*. Lund, 23 pp.

Riccardi, A.C. y Roller, E.O. 1980. Cordillera Patagónica Austral. En: Simposio de Geología Regional Argentina, No.2. *Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 2: 1173–1306.

Rios, E.C. 2009. *Compendium of Brazilian sea shells*. Evangraf, Rio Grande, R.S., 676 pp.

Risso, A. 1826. Histoire naturelle des principales productions de l'Europe Méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes Maritimes. Histoire naturelle des principales productions de l'Europe Méridionale 4: [iii] + vii + 439 pp., 12 pls. F.-G. Levrault: Paris.



Rochebrune A.T. de y Mabile, J. 1889. Mollusques. Mission du Cap Horn 1882–1883. Paris 6 (Zoologie 2): H.1–H.129, pls. 1–8.

Röding, P.F. 1798. Museum Boltenianum sive Catalogus cimeliorum e tribus regnis naturae quae olim collegerat Joa. Fried. Bolten, M.D.p.d., Pars Secunda: viii + 119 p., Typis Johan Christi Trapii (Hamburg).

Rodríguez Raising, M. 2010. *Estratigrafía secuencial de los depósitos marinos y continentales del Eoceno – Oligoceno temprano de la cuenca Austral, suroeste de la provincia de Santa Cruz*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, 202 pp. Inédita.

Roemer, F.A. 1836. Die Versteinerungen des norddeutschen Oolithen-Gebirges. 1-218, Hannover.

Roth, S. 1899. Apuntes sobre la geología y la paleontología de los territorios del Río Negro y Neuquén. Reconocimiento de la región andina de la República Argentina. – Revista del Museo de La Plata, 9: 141- 197.

Rovereto, G., 1913. La Península de Valdez e la forme costiere della Patagonia settentrionale. Reale Acad. dei Lincei. Estratto del val. 23, serie 5 (Primer semestre) (2): 103-105.

Rovereto, G. 1921. Studi de geomorfologie argentina. V - La Península de Valdez. *Bol. Soc. Geol. Italiana*, 40: 1-47

Sagra, R. de la. 1842. Histoire physique, politique et naturelle de l'Ile de Cuba. Les Mollusques vol. 2, pp. 1-112.

Sartori, A. 2013. *Aulacomya* Mörch, 1853. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=224603> on 2014-01-31.



Say, T. 1825. On a new species of *Modiola*. *Journal of the Academy of Natural Sciences* 4: 368-369.

Scarabino, F., Martínez, S.A., del Río, C.J., Oleinik, A., Camacho, H. y Zinsmeister, W. 2004. Two new species of *Adelomelon* Dall, 1906 (Gastropoda, Volutidae) from the Tertiary of Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 78: 914 -919.

Scasso, R. y del Río, C.J. 1987. Ambientes de sedimentación y proveniencia de la secuencia marina del Terciario Superior de la región de Península Valdés. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 42:291–321.

Scasso, R.A., McArthur, J.M., del Río, C.J., Martínez, S., Thirlwall, M.F., 2001. $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ Late Miocene age of fossil mollusks in the 'Entrerriense' of the Valdés Peninsula (Chubut, Argentina). *Journal of South American Earth Science* 14: 319–329.

Schalke, H. J. W. G. 1973. The Upper Quaternary of the Cape Flats Area (Cape Province, South Africa). *Scripta Geologica* 15: 1–57.

Seilacher, A. 1984. Constructional morphology of bivalves. Evolutionary pathways in primary versus secondary soft-bottom dwellers. *Palaeontology* 27: 207–237.

Sidall, S. 1980. A clarification of the genus *Perna* (Mytilidae). *Bulletin of Marine Science* 30: 858–870.

Soot-Ryen, T. 1952. *Choromytilus*, a new genus in the Mytilidae. *Revista de la Sociedad Malacológica "Carlos de la Torre", La Habana* 8: 121–122.

Sowerby, J. de C. 1812. *Mineral Conchology of Great Britain; or Coloured Figures and Descriptions of those Remains of Testaceous Animals of Shells, which have been preserved at Various Times and Depths in the Earth*. Meredith, London, v. 1, 244 pp.



Sowerby, G.B. 1846. Descriptions of Tertiary fossil shells from South America. En: Darwin. C., *Geological Observations on South America*. London, Smith Elder Co, p. 249–267.

Soot-Ryen, T. 1955. A report on the family Mytilidae (Pelecypoda): *Allan Hancock Pacific expeditions University of Southern California* 20: 1–175.

Stanley, S.M. 1970. Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). *Geological Society of America Memoir*, 125: 1–296.

Stanley, S.M. 1972. Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve mollusks. *Journal of Paleontology* 46: 165–212.

Steinmann, G. 1883. Reisenotizen aus Patagonien. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 2: 255–258.

Stipanivic, P.N. y Methol, E.J. 1972. *Macizo de Samuncurá*. En: Leanza, A. (ed.), *Geología Regional de Argentina*. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, pp. 582–599.

Stilwell, J.D., 1997. Tectonic and palaeobiogeographic significance of the Chatham Islands, South Pacific, Late Cretaceous fauna. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 136: 97–119.

Stilwell, J.D. y Zinsmeister, W.J., 1992. Molluscan systematics and biostratigraphy. Lower Tertiary La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula. *American Geophysical Union Antarctic Research Series* 55: 1–192.

Strebel, H. 1904. Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna der Magalhaens-Provinz. *Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere* 21(2): 171–248.



Strebel, H., 1908. Die Gastropoden. Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901–1903 Unter Mitwirkung Zahlreicher Fachgenossen Herausgegeben von Otto Nordenskjöld Leiter der Expedition, Volume 6 Zoologie (2) 1: Stockholm, Lithographisches Institut des Generalstabs, p. 1–111.

Swainson, W. 1840. *A treatise on malacology or shells and shell-fish: The Cabinet Cyclopaedia, Natural History*. Longman, Londres, 420 pp.

Termier, H. y Termier, G. 1950. Paléontologie Marocaine II. Invertébrés de l'Ère Primaire. Fascicule III, Mollusques. *Protectorat de la Republique Francaise au Maroc, Service géologique, Notes et Mémoires* 78: 1-246.

Tessier, F. 1952. Contribution à la Stratigraphie et à la Paléontologie de la Partie Ouest du Sénégal (Crétacé et Tertiaire). Troisième partie. Paléontologie (Thèse Aix-Marseille 1950). Faculté des Sciences de Marseille, Dakar, pp. 281–571.

Thiel, M. y Haye, P.A. 2006 The ecology of rafting in the marine environment. III. Biogeographical and evolutionary consequences. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 44: 323–429.

Turner, R. D. y Boss, K. J. 1962. Mytilidae. The genus *Lithophaga* in the Western Atlantic. *Johnsonia* 4(41): 61–116.

Vakily, J. 1989. The biology and culture of mussels of the genus *Perna*. ICLARM: Studies and Review 17, International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines. 63 pp.

Watson, R.B. 1886. Report on the Scaphopoda and Gasteropoda collected by H.M.S. Challenger during the Years 1873–76. London, 756 pp.

Weaver, C. E. 1927. The Roca Formation in Argentina. *American Journal of Science, series 5* 12: 417–434.



Wilckens, O. 1911. Die Mollusken der Antarktischen Tertiärfotmation. Wiss. Ergebn. Schwed. Sudporlarexped., 3 (13): 1-37.

Windhausen, A. 1924. Líneas generales de la constitución geológica de la región situada al oeste del Golfo de San Jorge. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba 27: 167-320.

Yonge, C.M. 1955. Adaptation to rock boring in *Botula* and *Lithophaga* (Lamellibranchia, Mytilidae) with a discussion on the evolution of this habit. *Quarterly Journal Microscope Science* 96: 383–410.

Zinsmeister, W.J., 1979. Biogeographic significance of the late Mesozoic and early Tertiary molluscan faunas of Seymour Island (Antarctic Peninsula) to the final breakup of Gondwanaland. En: Gray, J. y Boucot, A.J. (Eds.), *Historical Biogeography, Plate Tectonics and the Changing Environment*. Oregon State Univ. Press, Corvallis, p. 349-355.

Zinsmeister, W.J., 1982. Late Cretaceous-early Tertiary molluscan biogeography of the southern circum-Pacific. *Journal of Paleontology* 56: 84-102.

Zinsmeister, W.J., 1984. Late Eocene bivalves (Mollusca) from the La Meseta Formation, collected during the 1974 – 1975 joint Argentine-American Expedition to Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Journal of Paleontology* 58(6): 1497–1527.

Zinsmeister, W.J. y Macellari, C.E. 1988. Bivalvia (Mollusca) from Seymour Island, Antarctica Peninsula. En: R.M. Feldmann y M.O. Woodburne (eds.), *Geology and Paleontology of Seymour Island, Antarctic Peninsula. Memoir of the Geological Survey of America* 169: 253–283.

