



El Género *Nodipecten* Dall (Bivalvia, Pectinidae) en el Neógeno de la Patagonia (Argentina)

Claudia J. del RÍO¹

Abstract. THE GENUS *NODIPECTEN* DALL (BIVALVIA, PECTINIDAE) IN THE NEOGENE OF PATAGONIA (ARGENTINA). The oldest record of the genus *Nodipecten* Dall is in the late Early Miocene when, according to the fossiliferous record known at present, it had a discontinuous distribution in the western Atlantic Ocean, being recorded in Patagonia and in the Caribbean region. By the end of Middle Miocene time it became extinct in Patagonia and since then remained restricted to the tropical latitudes of the American continent until Recent times, expanding to the eastern tropical Pacific in the Late Miocene. Its association with paratropical taxa in Patagonia points to the development of warm-temperate waters reflecting the Neogene Climatic Optimum. Its extinction in the region and displacement northwards to tropical latitudes followed the abrupt dropping of temperatures by the end of the Middle Miocene. Diagnostic characters for *Nodipecten* are re-defined in the present paper, this genus is compared with *Lyropecten* Conrad, and a new endemic species is named: *Nodipecten salis* nov. sp., which is found in the Chenque Formation (Chubut Province) and in the Gran Bajo del Gualicho Formation (Río Negro Province). It is considered to be diagnostic species of the *Nodipecten* sp.-*Venericor abasolensis*-*Glycymerita camaronesia* Molluscan Assemblage.

Resumen. El registro más antiguo del género *Nodipecten* Dall corresponde al Mioceno temprano alto, momento durante el cual tuvo, de acuerdo al registro fosilífero conocido hasta el momento, una distribución discontinua sobre el litoral atlántico occidental, registrándose en Patagonia y en la región caribeña. A fines del Mioceno medio se extinguió en Patagonia y desde entonces permaneció restringido a las latitudes tropicales del continente americano hasta hoy, expandiéndose al área tropical del Pacífico oriental en el Mioceno tardío. Su asociación a taxones paratropicales en Patagonia indica el desarrollo de aguas cálido-templadas en la región, reflejando el Óptimo Climático del Neógeno y su extinción en la región y su retracción a latitudes tropicales coincidió con el abrupto descenso en la temperatura registrado a fines del Mioceno medio. En este trabajo se redefinen los caracteres diagnósticos de este género, se lo compara con *Lyropecten* Conrad, y se crea la nueva especie endémica *Nodipecten salis* nov. sp. contenida en la Formación Chenque (provincia del Chubut) y en la Formación Gran Bajo del Gualicho (provincia de Río Negro), considerándose a la especie diagnóstica de la Asociación de Moluscos *Nodipecten* sp.-*Venericor abasolensis*-*Glycymerita camaronesia*.

Key words. Tertiary. Miocene. Mollusca. Bivalvia. Pectinidae. *Nodipecten*. *Lyropecten*. Patagonia.

Palabras clave. Terciario. Mioceno. Mollusca. Bivalvia. Pectinidae. *Nodipecten*. *Lyropecten*. Patagonia.

Introducción

Las sedimentitas marinas del Neógeno aflorantes a lo largo del litoral oriental patagónico son portadoras de una abundante y diversa megafauna de invertebrados, siendo los moluscos el grupo mejor representado. Sowerby (1846) fue el primer naturalista en estudiarlos, y desde la monumental obra de revisión de Ihering (1907), esta fauna ha permanecido prácticamente sin ser estudiada hasta las últimas décadas, lapso en el que se abordó el estudio detallado de diversos grupos. Entre las principales revisiones efectuadas caben ser mencionadas las que abarcan a los pectínidos (Morra, 1985; Morra y Erdmann, 1986; del Río 1995, 2004a), tapetinas (del Río, 1997), arcoideos y nuculoides (del Río y Camacho, 1996, 1998), volútidos (Scarabino *et al.*, 2004; del Río y Martínez, 2006), strutioláridos (Camacho y Zinsmeister, 1989), tróquidos

(del Río y Morra, 1985; Morra y del Río, 1987; Reichler y Camacho, 1994) y murícidos (Herbert y del Río, 2005; Griffin y Pastorino, 2005).

Informalmente conocidos como horizontes "patagónicos" o "patagónicos", las sedimentitas de esta secuencia son hoy agrupadas en las formaciones San Julián (Bertels, 1970), Monte León (Bertels, 1970), Chenque (Bellosi, 1990) y Gran Bajo del Gualicho (Lizuaín y Sepúlveda, 1978). A la megafauna de invertebrados que caracteriza a estas unidades se asocian ricos conjuntos microfaunísticos y palinoflorísticos. Los primeros han acotado la edad de estas unidades al lapso comprendido entre el Eoceno tardío (Formación San Julián) y el Oligoceno tardío- Mioceno temprano (formaciones Monte León y Chenque), mientras que las asociaciones palinológicas proporcionaron edades ligeramente más jóvenes, las que se hallarían comprendidas entre el Oligoceno (Oligoceno tardío?) y el Mioceno temprano para la Formación San Julián, y el Mioceno temprano- Mioceno medio temprano para las formaciones Monte León y Chenque (ver discusión en del Río 2004b y bibliografía en ese trabajo)

¹Museo Argentino de Ciencias Naturales B. Rivadavia, Av. Ángel Gallardo 470, 1405 Buenos Aires, Argentina. cdelrio@macn.gov.ar

Recientemente del Río (2004b) definió cinco asociaciones de moluscos que caracterizan a las unidades mencionadas y las identificó, entre otros taxones, sobre la base de la exclusividad del contenido de pectínidos, grupo que constituye una excelente herramienta bioestratigráfica, tal como ya fuera demostrado para las sedimentitas "entrerrienses" de las formaciones Puerto Madryn y Paraná (del Río, 1988).

El único dato con que se contaba sobre la presencia del género *Nodipecten*, Dall, 1898 en latitudes australes como las patagónicas fue el proporcionado por Smith y Zinsmeister (1982), quienes mencionaron la presencia de *N. subnodosus* (Sowerby, 1835) en las sedimentitas marinas aflorantes en Valle Hermoso (provincia del Chubut). Con posterioridad, Smith (1991) ilustró ese material asignándolo a *N. arthriticus* (Reeve, 1853), un taxón procedente de la región californiana y de validez taxonómica dudosa según se discutirá más adelante. El presente hallazgo de numerosos especímenes, procedentes de las formaciones Gran Bajo del Gualicho y Chenque permite confirmar la presencia del género en Patagonia. *Nodipecten* habría tenido un breve registro en la región acotado entre el Mioceno temprano alto y el Mioceno medio y no estaría representado por especies del hemisferio norte como lo propusieran Smith y Zinsmeister (1982) y Smith (1991), sino por una nueva especie endémica del Atlántico sudoccidental.

El material fósil estudiado se encuentra depositado en la Cátedra de Paleontología de la Universidad de Buenos Aires (CPBA) y el material reciente en la División de Invertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales B. Rivadavia (Buenos Aires, Argentina)(MACN-In) y en la colección (sin numerar) "B. Cisterna" depositada en el Museo del Mar (Mar del Plata, Argentina).

Estratigrafía y procedencia geográfica

El género *Nodipecten* ha sido registrado en cuatro localidades fosilíferas correspondientes a las salinas del Gualicho (provincia de Río Negro), a las estancias La Maciega y Busnadiago, y a Valle Hermoso (provincia del Chubut) (figura 1). Si bien sólo constituye un taxón muy abundante en el primer sitio, su extensión geográfica es considerablemente amplia.

La especie *Nodipecten salis* nov.sp. fue hallada en los asomos de la Formación Gran Bajo del Gualicho situados sobre la Ruta 2 que une Choele Choel con San Antonio Oeste (65° 04' 30" O y 40° 18' 45" S), sobre el margen oriental de las salinas del Gualicho. Esta unidad está constituida por 60 metros de una alternancia de pelitas, areniscas muy finas limolíticas y areniscas finas coquinoideas, masivas y de coloraciones grises, verdosas y ocres, altamente bioturbadas. Se apoya sobre la Formación Arroyo Barbudo (Paleoceno) y por encima se disponen las sedimentitas del Mioceno tardío-Plioceno correspondientes a la Formación Puerta del Diablo (Sepúlveda y Martínez-Macchiavello, 1985). La malacofauna es diversa, abundante, en su mayor

parte se encuentra silicificada y con excepción de los taxones que se enumerarán a continuación, hasta el momento sólo se conoce el listado de esta fauna proporcionado por Camacho (1987). En la sección litológica estudiada (figura 1.B), *Nodipecten salis* nov. sp. está abundantemente representada por valvas desarticuladas muy bien conservadas, con igual número de valvas derechas e izquierdas, y según el material colectado está asociada a *Venericor* sp., *Glycymerita* sp., *Turritella* sp., *Adelomelon posei* Scarabino et al., 2004, *Pachycymbiola camacho* del Río y Martínez, 2006, *P. arriolensis* del Río y Martínez, 2006, *Conus* sp., *Cypraea* sp. y al equinoideo *Abertella gualichensis* Martínez et al., 2005.

Más hacia el sur, el doctor H. Camacho recolectó representantes de *N. salis* nov. sp. en los horizontes fosilíferos aflorantes en los alrededores de la estancia La Maciega, situada a 35 km al oeste sudoeste de cabo Raso a los 44° 27'S- 65° 37'O. Las sedimentitas marinas de la región han sido incluidas por Haller y Mendía (1981) en la Formación Gaiman, y en la Formación Patagonia por Lema et al. (2001), quienes la asignaron al Oligoceno-Mioceno sobre la base del contenido foraminiferológico.

La otra sección fosilífera portadora de esta especie corresponde al perfil de la estancia Busnadiago, localizada a 25 km al oeste-noroeste de la ciudad de Comodoro Rivadavia (provincia del Chubut), donde afloran los horizontes cuspidales de la Formación Chenque. El perfil está integrado por 90 m de una alternancia de potentes bancos de areniscas finas, areniscas limolíticas y areniscas coquinoideas de colores gris amarillento y pardo rojizos, masivos y muy bioturbados en la base del perfil, y con predominio de estratificación entrecruzada hacia el techo. *N. salis* nov. sp. es muy escasa y se encuentra asociada a una diversa fauna compuesta por *Cucullaea* (*Monteleonia*) *alta* (Sowerby, 1846), *Glycymerita camaronesia* Ihering, 1907, *Pinna* (*Atrina*) *magallanica* Ihering, 1907, *Venericor abasolensis* Camacho y Fernández, 1956, *Venericor australoplatina* Gardner y Bowles, 1939, *Antarctodarwinella iheringii* Camacho y Zinsmeister, 1989, *Australocallista iheringii* (Cossmann, 1898) y *Pachycymbiola ameghinoi* Ihering, 1896.

Finalmente, Smith (1991) ilustró un ejemplar de *Nodipecten* asignándolo a *N. arthriticus* (Reeve), procedente de Valle Hermoso, localidad situada aproximadamente 90 kilómetros al oeste de la ciudad de Comodoro Rivadavia. En esta localidad afloran 100 metros de areniscas, coquinas y horizontes piroclásticos correspondientes a los niveles cuspidales de la Formación Chenque, la que se apoya concordantemente sobre la Formación Sarmiento (Miembro Colhué Huapi).

La presencia de *Nodipecten* en Patagonia está restringida a la Asociación de Moluscos *Nodipecten* sp. - *Venericor abasolensis*- *Glycymerita camaronesia* (NVG) (Del Río, 2004b) y en el presente trabajo se propone a *N. salis* nov. sp. como una de las especies características de la misma. En el área del golfo San Jorge, esta

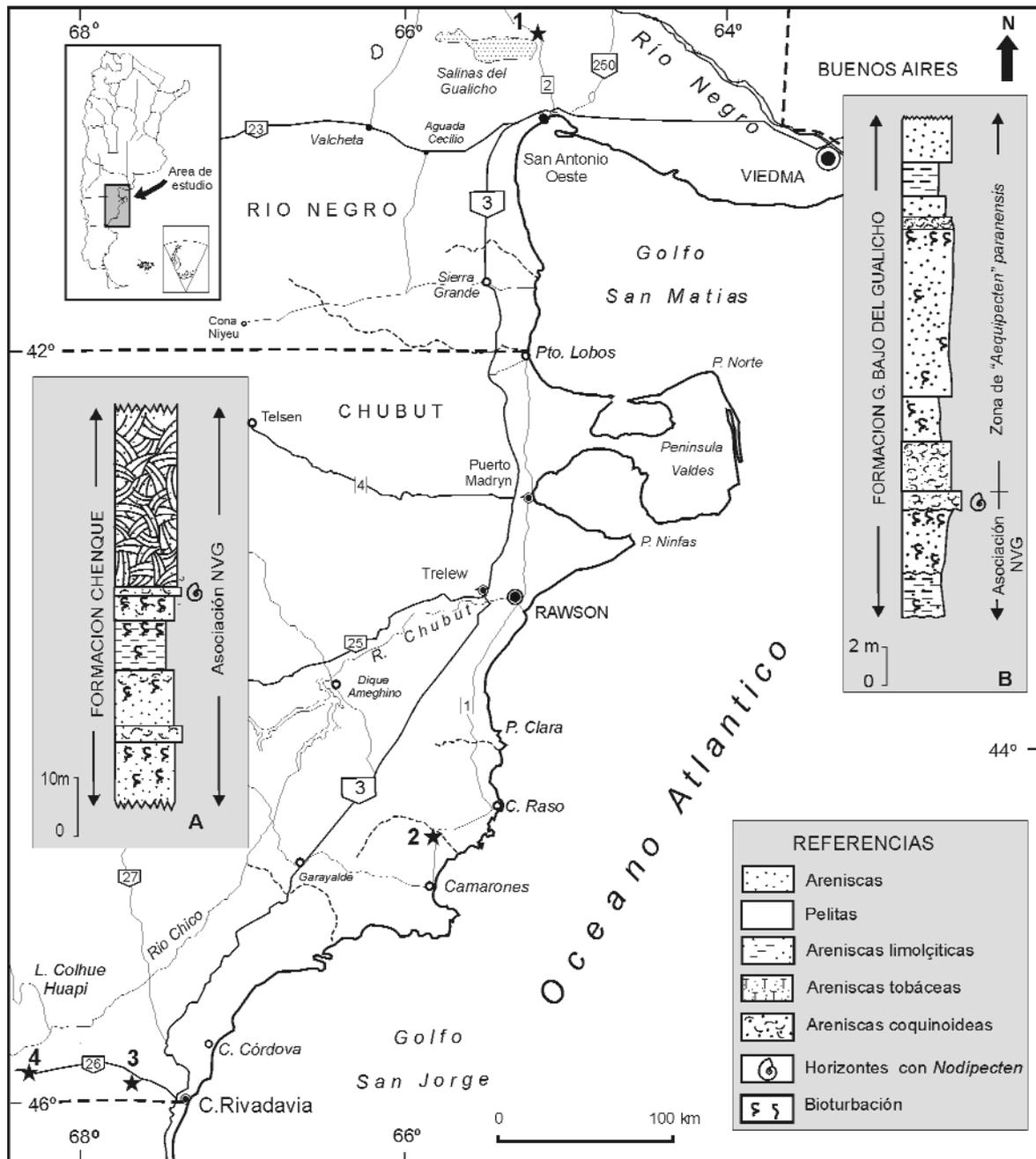


Figura 1. Perfiles litológicos y ubicación geográfica de las localidades fosilíferas portadoras del género *Nodipecten* Dall, 1898. **A**, sección cuspidal de la Formación Chenque aflorante en estancia Busnadiego; **B**, sección superior de la Formación Gran Bajo del Gualicho presente en las salinas del Gualicho / lithologic sections and geographic location of fossiliferous sites yielding the genus *Nodipecten* Dall, 1898. **A**, exposures of the uppermost horizons of the Chenque Formation in estancia Busnadiego; **B**, upper section of the Gran Bajo del Gualicho Formation in the salinas del Gualicho; 1, salinas del Gualicho, 2, estancia La Maciega, 3, estancia Busnadiego, 4, Valle Hermoso.

asociación comprende los términos superiores de la Formación Chenque y sobreyace a la Asociación *Jorgechlamys centralis-Reticulochlamys borjasiensis* (JR). La Asociación NVG se extiende desde los alrededores de la ciudad de Comodoro Rivadavia hacia el norte, a lo largo del litoral atlántico, hasta alcanzar la latitud de las salinas de Gualicho. En esta zona, se la identifica en los 40 metros basales de la Formación Gran Bajo del Gualicho (Del Río, 2004b), de donde se recolectó a *N.*

salis nov. sp., y que infrayacen a la Zona de "*Aequipecten*" *paranensis* (Del Río, 1988) de la transgresión Entrerriense" (Mioceno tardío basal).

La edad de la asociación NVG fue detalladamente discutida por del Río (2004b), quien la ubicó en el Mioceno temprano alto- Mioceno medio bajo sobre la base de los biocrones de *Nodipecten* Dall, 1898, *Patinopecten* Dall, 1898, *Abertella* Durham, 1953, *Monophoraster* Lambert y Thiéry, 1921 y *Amplaster*

Martínez, 1984, y por encontrarse acotada a la sección superior de la Formación Chenque en los alrededores de Comodoro Rivadavia, datada en esa edad por su contenido palinológico (Barreda y Palamarczuk, 2000).

Paleontología sistemática

Family PECTINIDAE Rafinesque, 1815 [*emend.* Waller, 1978]

Subfamily CHLAMYDINAE von Teppner, 1922

Género *Nodipecten* Dall, 1898

Especie tipo. *Ostrea nodosus* Linné, 1758, Plioceno-Reciente, en el mar Caribe; Reciente desde el mar Caribe hasta Río de Janeiro, Brasil (por designación original).

Diagnosis. Conchilla por lo general equidimensional, apenas globosa, equivalva, o con la valva derecha más convexa que la izquierda. Aurículas subiguales, con seno bisal moderado a profundo, ctenolio activo conservado en los adultos; dentición caracterizada por un par de dientes resiliales, un par intermedio y un par dorsal. Ambas valvas con escalonamientos de crecimiento marcados ("ledgings"), a veces ausentes sobre las valvas derechas y con pliegues radiales que presentan nodosidades. Valva izquierda ornamentada por pliegues principales y uno o dos pliegues secundarios de menor ancho intercalados; valva derecha con pliegues por lo general agrupados de a pares; pliegues sobre la valva izquierda o sobre ambas valvas con varias generaciones de nodos. Aurículas, pliegues e interespacios sobre ambas valvas cubiertos por finas costillas radiales y láminas comarginales.

Especies incluidas. Mioceno temprano-Mioceno medio: *N. denaius* Woodring, 1982, *N. salis* nov.sp; Mioceno temprano-Plioceno: *N. colinensis* F. y H. Hodson, 1927 (en Hodson *et al.*, 1927); Mioceno tardío: *N. veatchi* (Gabb, 1866); Mioceno tardío-Reciente: *N. subnodosus* (Sowerby, 1835), *N. magnificus* (Sowerby, 1835); Mioceno tardío-Plioceno: *N. tiburonensis* (Smith, 1991), *N. collierensis* (Mansfield, 1932), *N. pittieri* (Dall, 1912), *N. modulatus* (Hertlein, 1925), *N. vaughani* (Arnold, 1906); Plioceno: *N. veracruzensis* Smith, 1991; Plioceno-Pleistoceno: *N. arnoldi* (Aguerrevere, 1925), *N. peedeensis* (Tuomey y Holmes, 1855); Plioceno-Reciente: *N. fragosus* (Conrad, 1849), *N. nodosus* (Linné, 1758); Pleistoceno: *N. pernodosus* (Heilprin, 1887); Reciente: *N. corallinoides* (d'Orbigny, 1839).

Distribución geográfica y estratigráfica. Mioceno temprano alto-Reciente sobre el litoral atlántico occidental (desde el mar Caribe hasta Río de Janeiro, Brasil); Reciente en las Islas Canarias; Mioceno tardío-Reciente desde California a Perú sobre el litoral pacífico nororiental.

Discusión. Aparte de *Nodipecten corallinoides* (d'Orbigny), procedente de Cabo Verde y de las Islas Canarias, la presencia de *Nodipecten* se encuentra hoy

restringida a las regiones tropicales de ambos litorales del continente americano. Sobre el Atlántico, *N. nodosus* (Linné) habita el Mar Caribe y se extiende desde las Antillas hasta Río de Janeiro (Brasil), y *N. fragosus* (Conrad) se distribuye desde cabo Hatteras hasta la costa de México. Por la costa pacífica, se reconocen *N. subnodosus* (Sowerby) que habita el litoral californiano hasta Payta (Perú) y *N. magnificus* (Sowerby) que hoy se encuentra en las islas Galápagos y en Puerto Utra (Colombia).

Dall (1898) creó *Nodipecten* como un subgénero de *Pecten* Müller, 1776, proponiendo como especie tipo a *P. nodosus*, e incluyó en este taxón, entre otras especies no relacionadas, a *Pecten (Nodipecten) subnodosus* y a *P. (N.). peedeensis*. La especie tipo posee una conchilla equiconvexa poco globosa, con seno bisal profundo, ctenolio en los estadios adultos, y tres pares de dientes resiliales gruesos. Una de las características más conspicuas es el desarrollo sobre la valva izquierda de pliegues de dos tamaños diferentes intercalados y de pliegues pareados sobre la derecha. Los pliegues sobre ambas valvas presentan fuertes nodosidades y escalonamientos de crecimiento marcados, y toda la superficie valvar está cubierta por finas costillas escamosas.

Las especies incluidas en *Nodipecten* presentan en su mayoría, sobre la valva izquierda, tres pliegues principales, llegando a cinco en algunos taxones, con uno o dos pliegues de menor ancho intercalados (pliegues secundarios), y las nodosidades pueden encontrarse restringidas a los pliegues principales, y a veces sólo a la valva izquierda. En otras especies, como por ejemplo *N. magnificus* (Sowerby), *N. denaius* Woodring, y algunos representantes de *N. subnodosus* (Sowerby), la diferencia de espesor entre pliegues no es muy marcada, pero las nodosidades se encuentran sobre pliegues intercalados, permitiendo así identificar a los pliegues principales.

Grant y Gale (1931) ya habían observado la importancia de este tipo de costulación en la diagnosis de *Nodipecten*, así como su potencial utilidad para diferenciarlo de otros taxones caribeño-panameños del Terciario, como por ejemplo de *Lyropecten* Conrad, 1862, un género con costillas de igual tamaño sobre ambas valvas. Con posterioridad, Smith (1991) propuso representar a este tipo de costulación dada por pliegues principales y secundarios, como un patrón que se representa, desde la zona anterior a la posterior de la conchilla, por las letras r N r N_c r N r. En este esquema, N corresponde a los pliegues principales nodosos, N_c representa al pliegue central, y r a los pliegues secundarios. Algunas especies presentan este patrón básico, mientras que en otras éste se modifica ligeramente como 2r N r N_c r N 2r, es decir que aparecen dos pliegues secundarios en los flancos del disco. En otros taxones, como en *N. arthriticus*, se modifica como 2r N 2r N_c r N 2r o varía dentro de la misma especie como sucede en *N. subnodosus*, generándose variaciones al patrón básico tales como N r N r N_c r N r N, N 2r N 2r N_c r N 2r N, N r N 2r N_c r N r N y N r N r N_c 2r N r N, es decir aparecen más pliegues principales y a veces

se duplican los pliegues secundarios hacia la zona anterior o posterior del pliegue central. De una u otra forma, todas estas modificaciones incluyen la duplicación de los pliegues secundarios en distintas posiciones, pero es la presencia de pliegues N, N_C y r lo que caracteriza al género *Nodipecten*, convirtiéndose en un elemento diagnóstico genérico de gran utilidad.

Existe un grupo de especies de *Nodipecten* caracterizadas por r N 2r N_C 2r N r, es decir con dos pliegues secundarios a cada lado del pliegue principal central, que fueron ubicadas por Smith (1991) dentro del género *Lyropecten*. Dichas especies incluyen a los taxones del Mioceno caribeño *N. colinensis* s.l. (F. y H. Hodson) y *N. denaius* (Woodring) y a las especies mio-pliocenas de California *N. modulatus* (Hertlein), *N. pretiosus* (Hertlein), *N. magnificus* (Sowerby), *N. vaughani* (Arnold), *L. tiburonensis* Smith y *L. crassicardo* Conrad. Smith (1991) argumentó que la presencia de dos pliegues secundarios por detrás del N_C sería criterio suficiente para separar estas especies de *Nodipecten*. Es necesario aclarar que esta costulación r N 2r N 2r N r no constituye un rasgo constante en todas estas especies, que en algunas de ellas es muy difícil observarlo, y que algunas se diferencian de otras especies de *Nodipecten* únicamente por la existencia de un pliegue secundario más posterior al pliegue central N_C.

Lyropecten fue creado por Conrad (1862) quien incluyó a *Pallium estrellanus* (Conrad, 1856) y *P. crassicardo* Conrad, 1856 (Mioceno medio-tardío, California), siendo Dall (1898) quien designó formalmente a *P. estrellanus* como su especie tipo. *L. estrellanus* y las especies del Mio-Plioceno californiano relacionadas, tales como *L. terminus* (Arnold, 1906), *L. miguelensis* (Arnold, 1906), *L. gallegosi* (Jordan y Hertlein, 1926), *L. catalinae* (Arnold, 1906) y *L. cerrosensis* (Gabb, 1866), se caracterizan por presentar conchillas globosas, la mayoría equiconvexas, excepto por algunos taxones con la valva derecha más inflada, con umbones prominentes, proyectados por encima de la línea charnelar, con seno bisal poco profundo y al igual que en *Nodipecten*, con tres pares de dientes muy marcados. Otro de los rasgos distintivos de este grupo y que lo separa claramente de *Nodipecten* es que la ornamentación es similar sobre ambas valvas y está dada por 13 a 21 costillas aplanadas, de ancho similar y distribuidas homogéneamente sobre la superficie valvar. Con excepción de las costillas sobre ambas valvas en *L. miguelensis* y las de la valva izquierda de *L. catalinae*, que están ornamentadas por numerosas costillitas secundarias, las costillas del resto del grupo están recorridas únicamente por líneas comarginales. Los espacios pueden estar recorridos por una única o numerosas costillitas secundarias (*L. estrellanus*, *L. catalinae*, *L. gallegosi*). Sólo en la especie tipo y en *L. gallegosi* se observan marcas de crecimiento. De la comparación de este grupo de especies pertenecientes a *Lyropecten* con el género *Nodipecten*, se deduce que ambos taxones se diferencian por la mayor convexidad de las conchillas, por la prominencia de los umbones de *Lyropecten*, y por la ausencia de pliegues N, N_C y r en este último.

Teniendo en cuenta estas diferencias genéricas, se propone en coincidencia con Grau (1959), Olsson (1961), Keen (1971), Jung (1971), Hertlein y Grant (1972) y Woodring (1982), ubicar a *colinensis*, *denaius*, *magnificus* y *modulatus* dentro de *Nodipecten* y que la costulación N 2r N_C 2r N debe ser considerada como una variación más del patrón básico de *Nodipecten*. Además, la existencia de transiciones morfológicas del patrón costular entre *N. subnodosus*, *N. modulatus* y *N. magnificus* (todas formas asociadas en los mismos horizontes fosilíferos) induce a pensar que se trataría de especies congénicas.

De todos modos es necesario un estudio más detallado de este grupo para demostrar las relaciones filogenéticas entre los representantes de *Nodipecten* y *Lyropecten*, así como de la historia evolutiva de las variaciones en el patrón de costulación para poder caracterizar en forma apropiada a ambos taxones.

Nodipecten salis nov. sp.

Figuras 2.A-N, 3. H-K

1982. *Nodipecten subnodosus* (Sowerby); Smith y Zinsmeister, p. 235.

1991. *N. arthriticus* (Reeve); Smith, p. 90, lám. 4, figs. 6-7.

Material. Material tipo procedente de las salinas del Gualicho, Formación Gran Bajo de Gualicho, provincia del Río Negro. **Holotipo:** una valva izquierda CPBA 14.287; **paratipos:** una valva izquierda CPBA 14302 y 3 valvas derechas CPBA 14307, CPBA 14291, CPBA 14316; **otro material estudiado:** 22 valvas izquierdas y 9 valvas derechas procedentes de las salinas del Gualicho (Formación Gran Bajo del Gualicho): CPBA 14.286, CPBA14288- 14290, CPBA 14292-14.320; una valva derecha y dos valvas izquierdas de estancia La Maciega CPBA 8601 ("Patagoniano" de la provincia del Chubut) y una valva izquierda de estancia Busnadiago CPBA 8596 (Formación Chenque, provincia del Chubut); molde de la valva izquierda de *N. arthriticus* (Reeve), USNM 387584 (ilustrada por Smith (1991, lám. 4, fig. 7) de Valle Hermoso, Formación Chenque.

Derivatio nominis. Del latín *sal-salis* (=sal) por su abundancia en las exposiciones de la Formación Gran Bajo del Gualicho en las salinas homónimas.

Diagnosis. Conchilla ortoclina con la valva derecha convexa e izquierda aplanada en los estadios juveniles y ligeramente convexa en los adultos. Ángulo umbonal comprendido entre 93° y 112°. Valva izquierda con una marcada diferencia en el espesor de los pliegues principales (N) y secundarios (r); valva derecha con pliegues usualmente pareados y a veces con escalones de crecimiento. *Shell orthocline with right valve inflated and left valve flat in juveniles, slightly inflated in adults. Umbonal angle 93°-112°. Left primary (N) and secondary plicae (r) with strongly different width; right valve usually with paired plicae, and sometimes with ledgings.*

Descripción. Conchilla ortoclina poco convexa, de ta-

maño mediano para el género (80 mm), con contorno circular- subcircular, ligeramente más alta que larga en los juveniles y algo más larga que alta en los adultos; valva derecha convexa e izquierda aplanada en los estadios juveniles y ligeramente convexa en los adultos. Ángulo umbonal de 93° en los ejemplares juveniles hasta 112° en los adultos. Línea charnelar recta con una longitud aproximada que supera la mitad de la longitud de las valvas. Aurícula anterior de la valva derecha ligeramente más larga que la posterior, con profundo seno bisal, ctenolio con 5 dientes conservados aún en los adultos, y aurícula posterior con margen libre inclinado hacia adelante; aurícula anterior de la valva izquierda con escotadura bisal moderada y margen libre inclinado hacia atrás y posterior con margen libre inclinado hacia adelante; ambas charnelas con un par de dientes resiliales, un par intermedio y otro par dorsal muy marcados y una gruesa crura auricular posterior.

Valva izquierda con dos escalonamientos muy marcados producidos entre los 5-10 mm y 22-25 mm de altura y un tercer escalonamiento a altura variable en los ejemplares adultos; especímenes juveniles ornamentados por pliegues redondeados que se aplanan en los adultos y que en un número entre 7 y 10 responden al patrón de costulación $2r\ N\ r\ N_c\ r\ N\ 2r\ \acute{o}\ r\ N\ r\ N_c\ r\ N\ r$, existiendo escasos ejemplares con $2r\ N\ 2r\ N_c\ r\ N\ 2r$; espesor de pliegues principales (N) hasta tres veces el espesor de los secundarios (r); los pliegues principales presentan hasta cuatro generaciones de nodos o tubérculos; valva derecha con escalonamientos poco frecuentes y costillas redondeadas, carentes de nodosidades, que se bifurcan en los primeros milímetros de la disoconcha originando cuatro pares de pliegues redondeados, dispuestos dos pares a cada lado del interespacio central de mayor tamaño y correspondiente al pliegue principal N_c sobre la valva izquierda; los ejemplares con el esquema $2r\ N\ 2r\ N_c\ r\ N\ 2r$ poseen un grupo de tres pliegues por delante del espacio central.

Flancos anterior y posterior del disco de ambas valvas con incipientes costillitas muy delgadas; pliegues principales y secundarios, interespacios, y superficie de las aurículas recorridas por finas costillas radiales; interespacios también ornamentados por delgadas láminas comarginales que muchas veces obliteran las costillitas radiales produciendo un aspecto marcadamente escamoso cuando las laminillas se elevan consi-

derablemente por sobre la superficie. Margen ventral interno carenado.

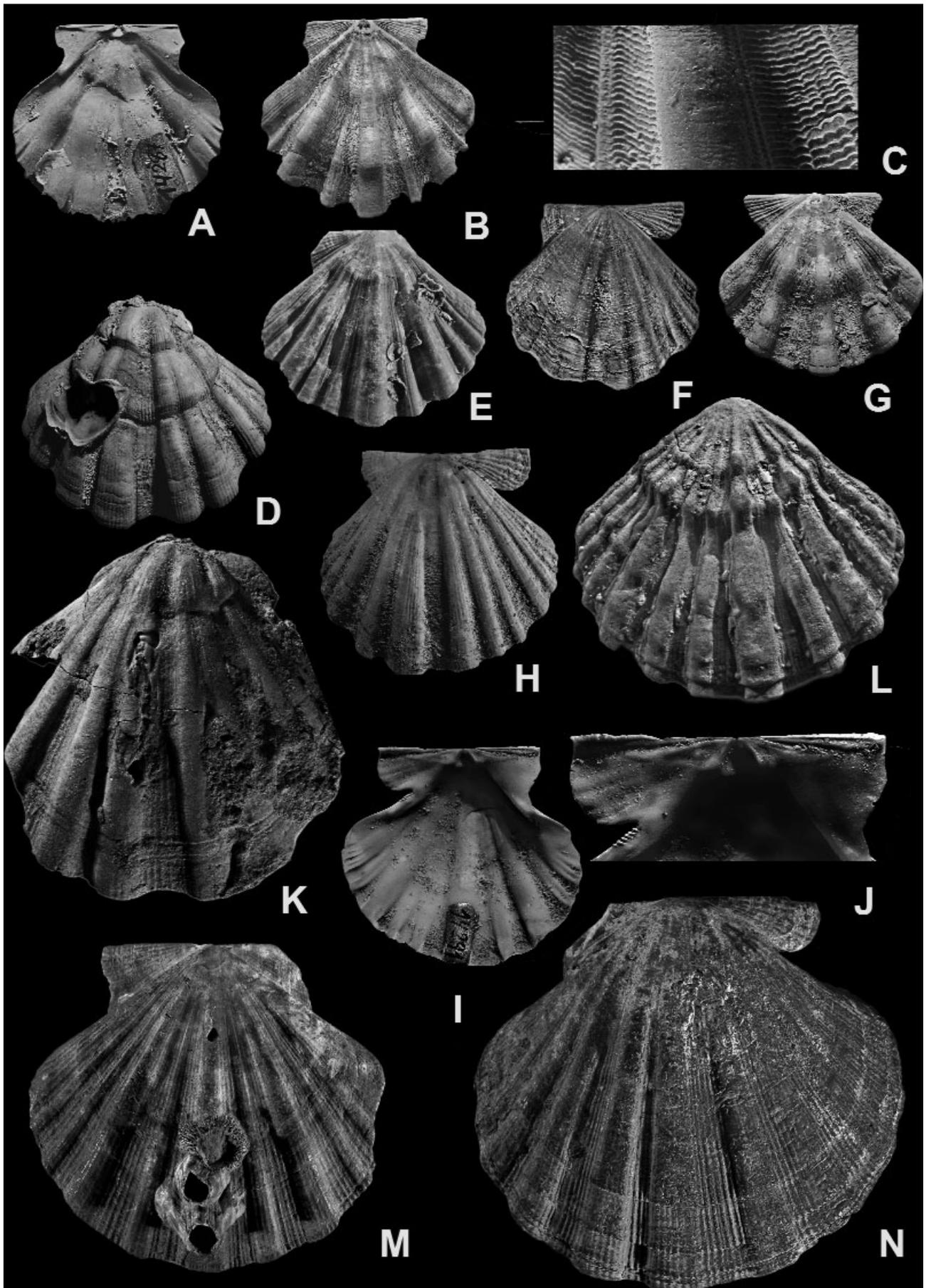
Dimensiones (en mm). Holotipo CPBA 14287, alto: 36,8, largo: 38,0, largo auricular: 24,5; paratipo CPBA 14.316, alto: 64, largo: 64 (reconstruido); paratipo CPBA 14.291, alto: 41, largo: 44, largo auricular: 32; paratipo CPBA 14.302, alto: 37, largo 43; paratipo CPBA 14.307, alto: 44,5, largo: 49,0, largo auricular: 26,2; CPBA 14.305, alto: 25,5, largo: 23,8, largo auricular: 15,0; CPBA 14.300, alto: 52,80, largo: 57,4, largo auricular: 35,0.

Comentarios. *N. salis* nov. sp. es el representante más austral de *Nodipecten* y se lo incluye en el mismo por el reconocimiento del patrón de costulación que caracteriza a este género. *Nodipecten salis* nov. sp. es muy abundante en la Formación Gran Bajo del Gualicho de donde se recolectaron valvas desarticuladas en excelente estado de preservación, excepto por la disoconcha que por lo general está erosionada, con predominio de ejemplares de pequeñas dimensiones (entre 1-40 mm de alto), si bien se cuenta con escasos individuos (por lo general rotos) que alcanzan hasta los 80 mm de alto.

Al igual que las especies del hemisferio norte, también en *N. salis* nov. sp. se encuentran variaciones en el patrón $r\ N\ r\ N_c\ r\ N\ r$, encontrándose asociados en los mismos horizontes fosilíferos individuos con el esquema $2r\ N\ r\ N_c\ r\ N\ 2r$ y $2r\ N\ 2r\ N_c\ r\ N\ 2r$. A lo largo de su desarrollo ontogenético la única variación observada es el aumento de la convexidad de la valva izquierda, y el aplanamiento de los pliegues de la valva derecha, mientras que el resto de los rasgos morfológicos que la caracterizan se mantienen constante. Dentro de los ejemplares estudiados procedentes de las salinas del Gualicho, aparte de la variación intraespecífica en el esquema costular, las marcas de crecimiento y las nodosidades pueden variar sobre las valvas derechas desde muy marcadas (figura 2.D) a ausentes (figuras 2.H, K)

Smith y Zinsmeister (1982) mencionaron la presencia de *N. subnodosus* (Sowerby) en la sección aflorante en Valle Hermoso (Formación Chenque), y con posterioridad, Smith (1991, lám. 4, figs. 6-7) reasignó el material a *N. arthriticus* (Reeve), ilustrando una valva izquierda carente de aurículas y con el patrón de costulación $2r\ N\ 2r\ N_c\ r\ N\ 2r$ (figura 2.L). El holotipo de

Figura 2. A-K, *Nodipecten salis* nov. sp., salinas del Gualicho, Formación Gran Bajo del Gualicho. A-C, Holotipo / holotype CPBA 14287, valva izquierda con patrón / left valve with ribbing scheme $2r\ N\ r\ N_c\ r\ N\ 2r$; A, vista interior / interior view (x1), B, vista exterior / exterior view (x1), C, detalle de la escultura de los interespacios dada por lamelas comarginales / enlargement of sculpture in interspaces showing commarginal lamellae (x4); D, paratipo / paratype CPBA 14307, vista exterior de valva derecha con pliegues pareados y fuertes escalonamientos / exterior view of right valve with paired plicae and strongly developed ledgings (x1); E, paratipo / paratype CPBA 14302, vista exterior de valva izquierda con patrón / exterior view of left valve with ribbing scheme $2r\ N\ 2r\ N_c\ r\ N\ 2r$ (x1); F, CPBA 14288, vista exterior de valva derecha / exterior view of right valve (x1,5); G, CPBA 14314, vista exterior de valva izquierda / exterior view of left valve (x1,5); H-J, paratipo / paratype CPBA 14291, valva derecha con pliegues anteriores a interespacio central dispuestos de a tres / right valve with three grouped plicae anterior to central interspace; H, vista exterior / exterior view (x1); I, vista interior / interior view (x1); J, detalle de la charnela de la valva derecha, vista interna / enlargement of right hinge, interior view (x1,7); K, paratipo / paratype CPBA 14316, vista exterior de valva derecha / exterior view of right valve (x1); L, *N. arthriticus* (Reeve) hipotipo / hypotype USNM 387584 (Smith, 1991, lám. 4, fig.7), molde de valva izquierda / exterior view of cast of left valve, Valle Hermoso (x1); M-N, *N. salis* nov. sp., CPBA 8601 estancia La Maciega, (x1); M, vista exterior de la valva izquierda / exterior view of left valve; N, vista exterior de valva derecha / exterior view of right valve. USNM= Repositorio / repository United States National Museum.



Pecten arthriticus (Reeve, 1853, lám. 20, fig. 119) consiste en una conchilla articulada juvenil de procedencia estratigráfica y geográfica exacta hasta ahora desconocida. Smith (1991) propuso incluir a los representantes de *N. subnodosus* distribuidos desde la boca del golfo de California hasta Perú, dentro de *Nodipecten arthriticus*, separándolos del resto de la población de *N. subnodosus*, la que quedaría restringida al litoral californiano. Señaló que *N. arthriticus* se diferenciaría por poseer un solo pliegue más que *N. subnodosus*, por el desarrollo de pliegues pareados sobre la valva derecha y por un patrón $r\ N\ 2r\ N_c\ r\ N\ r$, mientras que el patrón en *N. subnodosus* sería, según esa autora, $r\ N\ r\ N_c\ r\ N\ r$, y los pliegues sobre la valva derecha no estarían pareados. De acuerdo a nuestras observaciones sobre 25 especímenes recientes procedentes de Ecuador (golfo de Guayaquil) (figuras 3.E-G) de donde, según Smith provendría *N. arthriticus*, y del golfo de California (México), las valvas izquierdas presentan el patrón $r\ N\ r\ N_c\ r\ N\ r$ y las derechas poseen pliegues pareados, lo cual pone en duda la diferenciación efectuada por Smith entre ambas especies. Asimismo, Smith (1991) ha observado que tanto los representantes fósiles cuanto los actuales de *N. subnodosus* tienen variaciones intraespecíficas, con individuos que poseen el diseño típico, y otros con esquemas que responden a $N\ r\ N\ 2r\ N_c\ r\ N\ r\ N$, ó a $N\ 2r\ N\ 2r\ N_c\ r\ N\ r\ N$ ó a $N\ r\ N\ r\ N_c\ 2r\ N\ r\ N$, lo que dificulta separarlos de *N. arthriticus*.

Las variaciones intraespecíficas observadas en el patrón costular de *N. salis* nov. sp. incluyen al espécimen patagónico ilustrado por Smith (1991) dentro de esta última. Independientemente de la validez de *N. arthriticus*, ni esta especie ni *N. subnodosus* se encuentran presentes en las latitudes australes. *N. subnodosus* (figuras 3.E-G) posee conchillas adultas equiconvexas, más infladas, más altas que largas (individuos juveniles notablemente más altos que largos), y de mayores dimensiones (hasta 170 mm), ángulo umbonal más pequeño, márgenes libres de las aurículas posteriores sobre ambas valvas inclinados hacia atrás, y la diferencia en el espesor entre los pliegues principales y secundarios de la valva izquierda está notablemente menos acentuada.

La especie tipo del género *N. nodosus* (Linné) y *N. fragosus* (Linné) (figuras 3.A-D) también alcanzan mayores dimensiones (hasta 140 mm de largo) que *N. salis* nov. sp., poseen adultos con conchilla equiconvexa más alta que larga, el ángulo umbonal no supera los 105° en los adultos, y los estadios juveniles de la valva derecha son menos convexos. Además, las nodosida-

des se desarrollan sobre ambas valvas, son más prominentes que en *N. salis* n. sp. y existe un número variable de generación de nodos, pero siempre éste es mayor que el registrado en las formas patagónicas.

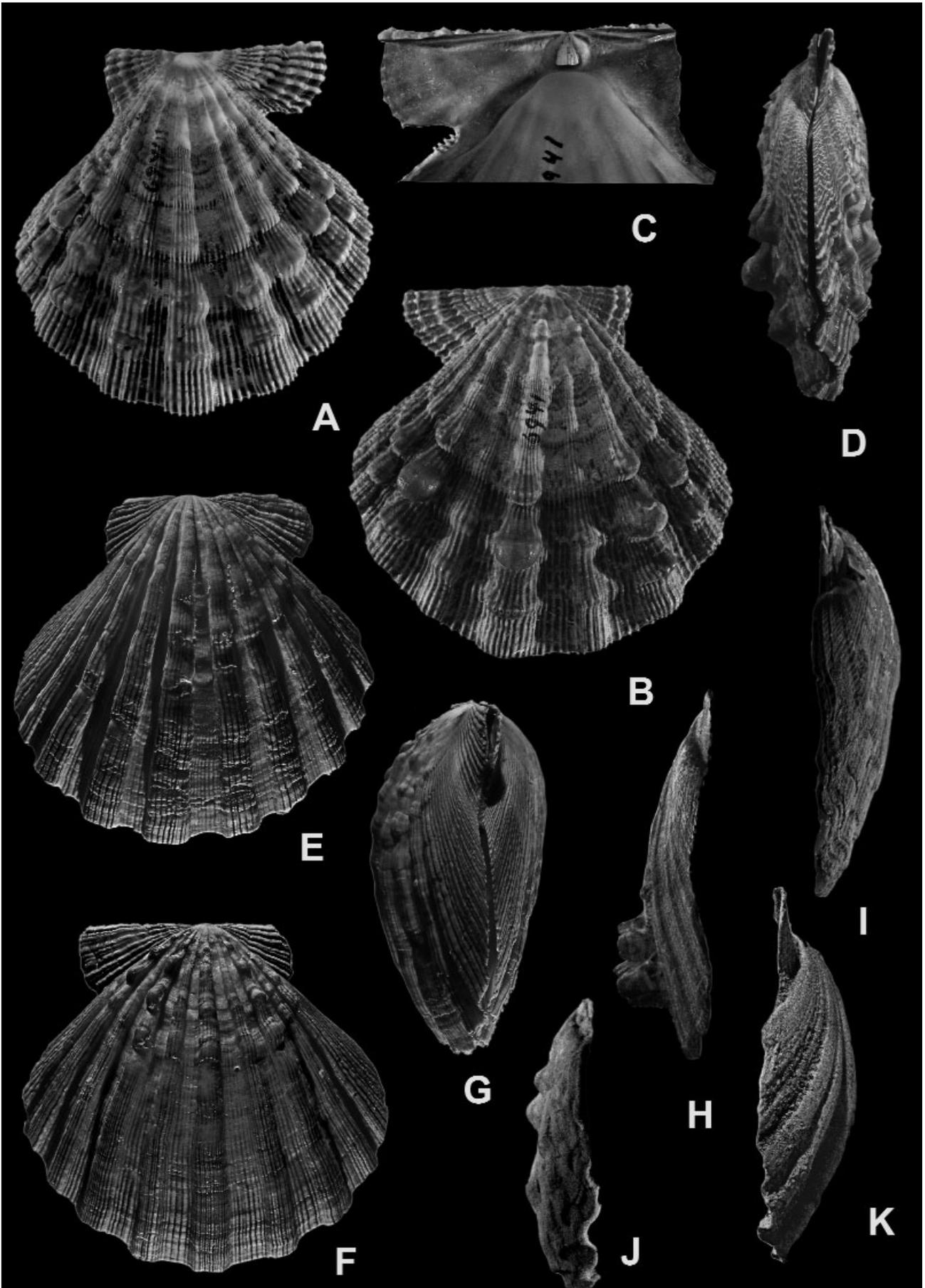
Nodipecten veatchi (Gabb) (holotipo ilustrado en Arnold, 1906, lám. 40, figs.1-2; Moore, 1984, lám. 22, fig. 4; Formación Almejas, Mioceno tardío, sur de Baja California), se diferencia de *N. salis* nov. sp. por poseer conchillas equivalvas de mayores dimensiones con umbones prominentes que se proyectan sobre la línea charnelar, seno bisal menos profundo y nodosidades apenas desarrolladas.

Al igual que *N. salis* nov. sp., *N. colinensis* s.str. (F. y H. Hodson) (Formación Cantaure) (holotipo ilustrado por Hodson *et al.*, 1927, en lám. 19, fig. 4 y por Smith, 1991, lám. 16, figs. 5, 7) posee una valva izquierda menos convexa que la derecha, notablemente aplanada y un ángulo umbonal que alcanza los 115°, pero se diferencia de la especie patagónica porque *N. colinensis* s.str. presenta el esquema $2r\ N\ 2r\ N_c\ 2r\ N\ 2r$ donde la diferencia de espesor entre costillas principales y secundarias está menos marcada que en *N. salis* nov. sp., si bien el patrón es observable por el desarrollo de nodosidades sobre los pliegues principales. Además la valva derecha tiene un seno bisal poco profundo y no se observa un apareamiento visible de los pliegues.

Conclusiones

El género *Nodipecten* estuvo representado durante el Neógeno en Patagonia y en las regiones caribeño-panameñas que abarcaron a la Bioprovincia de Moluscos Caloosahatchiana y el norte de la Bioprovincia de Moluscos Gatuniana (bioprovincias según Petuch, 1982). A diferencia de Smith (1991), quien propusiera que el registro más antiguo de *Nodipecten* sería del Mioceno tardío, a la luz de los presentes hallazgos y de acuerdo con las edades actualmente aceptadas para las formaciones neógenas patagónicas y caribeñas (McLean *et al.*, 1987; Duque-Caro, 1990; Coates y Obando, 1996; Powell, 1988), este registro corresponde al Mioceno temprano alto en ambas regiones. Para ese momento *Nodipecten* estuvo representado por *N. colinensis* F. y H. Hodson (Formación Cantaure, Venezuela), *N. denaius* Woodring (Formación La Boca, Panamá) y *N. salis* nov. sp (Formaciones Chenque y Gran Bajo del Gualicho, Argentina). Este género abarcó una amplia área en Patagonia, donde se extendió desde el sur de la provincia del Chubut hacia el norte

Figura 3. A-D, *Nodipecten fragosus* (Conrad), MACN 6941, Reciente / recent, Florida, Estados Unidos de América/USA; A, vista exterior de valva derecha / exterior view of right valve (x1); B, vista exterior de valva izquierda / exterior view of left valve (x1). C, detalle de la charnela de la valva derecha, vista interna / enlargement of hinge of right valve, interior view (x1,3); D, vista posterior de ejemplar articulado / posterior view of articulated specimen (x1); E-G, *Nodipecten subnodosus* (Sowerby), Reciente / recent, golfo de Guayaquil, Ecuador / Gulf of Guayaquil, Ecuador (x0,75); E, vista exterior valva derecha / exterior view of right valve; F, vista exterior valva izquierda / exterior view of left valve; G, vista posterior de ejemplar articulado / posterior view of articulated specimen; H-K, vistas posteriores / posterior views of *Nodipecten salis* nov. sp.; H, valva izquierda / left valve, CPBA 8601, estancia La Maciega (x1); I, valva derecha / right valve, CPBA 8601, estancia La Maciega (x1); J, valva derecha / right valve, salinas del Gualicho, CPBA 14291 (x1,5); K, valva izquierda / left valve, USNM 387584, Valle Hermoso (x1). USNM=Repositorio / repository United States National Museum.



de la provincia de Río Negro, extinguiéndose a fines del Mioceno medio o principios del Mioceno tardío. A partir de ese momento, y hasta el Reciente, estuvo restringido a las latitudes tropicales del hemisferio norte, encontrándose por primera vez en la región pacífica recién a partir del Mioceno tardío, cuando en Baja California (México) se registran *N. veatchi* y *N. subnodosus* (Formación Almejas) y *N. cf. N. magnificus* (Formación San Isidro). En esta región tropical sufrió una gran diversificación durante el Mioceno tardío-Plioceno, y se constituyó en un taxón ampliamente distribuido en las secuencias neógenas, conociéndose hasta el momento 16 especies descritas. Luego del levantamiento definitivo del istmo de Panamá en el Plioceno medio (3,5-3,1MA) (Coates y Obando, 1996), muchas de estas especies se extinguieron en el Pleistoceno sobre el litoral atlántico, perdurando hasta hoy en esta región sólo dos: *N. fragosus* y *N. nodosus*, siendo este último el único taxón hoy presente en las latitudes tropicales del Hemisferio Sur, extendiéndose hacia el sur de la Bioprovincia Brasileña.

Smith y Zinsmeister (1982) consideraron a *Nodipecten* como un elemento tropical que se habría dispersado hacia el océano Pacífico sudoriental durante el Mioceno medio-Mioceno tardío, accediendo a las regiones patagónicas por el océano Pacífico antes del levantamiento de la cordillera de los Andes. Según estos autores, esta migración habría obedecido en esa oportunidad a un incremento en las temperaturas de las aguas, el que precedió a la formación de la calota de hielo antártica. Posteriormente, Smith (1991) trató a *Nodipecten* como un género originado en el Terciario caribeño, pero a la luz de los presentes hallazgos en las cuencas atlánticas de San Jorge y Colorado en el Mioceno temprano alto, el momento y lugar de su aparición, así como su patrón de dispersión, deben ser replanteados.

Nodipecten habría aparecido en el continente americano primero sobre el litoral atlántico, registrándose tanto en las regiones caribeñas como en las patagónicas, y al menos al principio de su historia, en el Mioceno temprano alto, y de acuerdo con su registro fósil conocido, presentó una distribución "aparente" discontinua sobre el litoral atlántico occidental.

Su asociación en Patagonia a otros géneros paratropicales (en el sentido de Petuch, 1982) tales como *Conus* Linné, 1758 y *Cypraea* Linné, 1758, y la ausencia de típicos géneros eutropicales restringidos exclusivamente a aguas cálidas, indica que *Nodipecten* habitó mares cálido-templados con temperaturas superiores a las actuales en las mismas latitudes, reflejando el Óptimo Climático del Neógeno.

De aceptarse un origen tropical como lo propusieron Smith y Zinsmeister (1982), *Nodipecten* debería ser asignado más estrictamente a un género paratropical, es decir, un taxón que derivado de géneros eocenos tetthianos, se habría expandido durante el Neógeno desde áreas con temperaturas cálidas (tropicales) a regiones con temperaturas cálido-templadas como las actualmente presentes en la Bioprovincia Californiana y en el

sur de la Bioprovincia Brasileña. Si éste fuera el origen de *Nodipecten*, la dirección de su ruta migratoria, probablemente a lo largo del atlántico occidental durante el Mioceno temprano no puede aún ser definida en virtud de la ausencia del registro de este género en las secuencias de esa edad aflorantes entre Patagonia y las latitudes tropicales del hemisferio norte, tanto sobre la costa atlántica (Formación Pirabas, Brasil) como sobre la pacífica (Formaciones Navidad y El Guadal en Chile y Formación Zorritos en Perú).

El Óptimo Climático del Neógeno en Patagonia, reflejado por *Nodipecten*, también ha sido documentado por los palinomorfos presentes en los niveles superiores de la Formación Chenque, los que indican un avance de las formas tropicales con una marcada retracción de las comunidades xerofíticas (Barreda, 2000). Por su parte, las asociaciones de foraminíferos y nanoplácton calcáreo también señalan el avance de aguas cálidas sobre la región patagónica para ese momento, pero con temperaturas inferiores a las tropicales (Malumián y Nañez, 1996; Malumián, 1999), coincidiendo con la información proporcionada por *Nodipecten* y los taxones paratropicales asociados mencionados.

A pesar de que la fauna "entrerriense" (Formación Puerto Madryn) desarrollada durante el Mioceno tardío basal en las mismas latitudes, también correspondió a una asociación paratropical (del Río, 1990, 2000; Martínez y del Río, 2002), *Nodipecten* no volvió a registrarse en la región y su abrupta extinción en Patagonia habría respondido al descenso en las marcas térmicas que siguió al Óptimo Climático del Neógeno.

Agradecimientos

Deseo expresar mi agradecimiento a S. Martínez (Facultad de Ciencias de Montevideo, Uruguay) por sus valiosos comentarios y a R. Petit (Carolina del Sur, Estados Unidos de América) por proporcionarme parte de la bibliografía consultada.

Bibliografía

- Aguerrevere, P.I. 1925. Description of a new *Pecten* from Venezuela, S.A. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 24, 2: 51-53.
- Arnold, R. 1906. The Tertiary and Quaternary pectens of California. *Professional Papers of the United States Geological Survey*, pp. 1-47.
- Barreda, V. 2000. Cambios verticales y latitudinales en las asociaciones esporopolínicas del Oligoceno-Mioceno en secciones de la costa patagónica y plataforma continental argentina. *11° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* (S.M. de Tucumán), *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 37: 44R-45R.
- Barreda, V. y Palamarczuk, S. 2000. Estudio palinoestratigráfico del Oligoceno tardío-Mioceno en secciones de la costa patagónica y plataforma continental argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 103-138.
- Belosi, E. 1990. La Formación Chenque: Registro de la transgresión patagónica (Terciario medio) de la cuenca de San Jorge, Argentina. *11° Congreso Geológico Argentino* (San Juan), *Actas* 2: 57-60.
- Bertels, A. 1970. Sobre el "Piso Patagónico" y la representación de la época del Oligoceno en Patagonia Austral (República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 25: 495 - 501.
- Camacho, H.H. 1987. Una asociación novedosa de moluscos Terciarios

- del Gran Bajo del Gualicho, Provincia de Río Negro, Patagonia, Bariloche (Argentina). *Patagoniana* 3: 3-9.
- Camacho, H.H. y Fernández, J.A. 1956 La transgresión patagónica en la costa atlántica entre Comodoro Rivadavia y el curso inferior del río Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 11: 23-45.
- Camacho, H.H. y Zinsmeister, W. 1989. La Familia Struthiolariidae Fischer, 1884 (Mollusca: Gastropoda) y sus representantes del Terciario Patagónico. 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza, 1986), *Actas* 4: 99-110.
- Coates, A.G. y Obando, J.A. 1996. The Geological evolution of the Central American Isthmus. En: J.B.C. Jackson, Af. Budd y A. Coates (eds.), *Evolution and Environment in Tropical America*, The University of Chicago Press, Chicago, pp. 21-56.
- Conrad, T. A. 1849. Notes on shells, with descriptions of new genera and species. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, new serie* 1 (3): 210-214.
- Conrad, T.A. 1856. Descriptions of three new genera; twenty three new species Middle Tertiary fossils from California, and one from Texas. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 8: 312-316.
- Conrad, T.A. 1862. Descriptions of new genera, subgenera, and species of Tertiary and Recent shells. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 14: 284-291.
- Cossmann, M. 1898. Os molluscos dos terrenos terciarios da Patagonia, por H. von Ihering. *Revue Critique de Paléozoologie* 2: 107-110.
- 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, including in many cases a complete revision of the generic groups treated of and their American Tertiary Species. *Transactions of the Wagner Free Institute of Science* 3: 571-947.
- Dall W.H. 1912. New species of fossil shells of Panama and Costa Rica. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 59: 1-10.
- del Río, C.J. 1988. Bioestratigrafía y Cronoestratigrafía de la Formación Madryn (Mioceno medio). Provincia del Chubut-Argentina. *Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Anales*, 40: 231-254.
- del Río, C.J. 1990. Composición, origen y significado paleoclimático de la malacofauna "Entrerriense" (Mioceno medio) de la Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 42: 205-224.
- del Río, C.J. 1995. The genus *Swiftopecten* Hertlein, 1936 (Bivalvia: Pectinidae) in the Tertiary of Southern South America. *Journal of Paleontology* 69: 1054-1059.
- del Río, C.J. 1997. Cenozoic Biogeographic History of the Eurothermal Genus *Retrotapes* n. gen. (Subfamily Tapetinae) from Southern South America and Antarctica. *The Nautilus* 110: 77 - 93.
- del Río, C.J. 2000. Malacofaunas de las Formaciones Paraná y Puerto Madryn (Mioceno marino, Argentina): su origen, composición y significado bioestratigráfico. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno de Argentina, Serie Correlación Geológica* 14: 77-101.
- del Río, C.J. 2004a. Revision of the large Neogene pectinids (Mollusca-Bivalvia) of eastern Santa Cruz and Chubut Provinces (Patagonia-Argentina). *Journal of Paleontology* 78: 690-699.
- del Río, C.J. 2004b. Neogene Marine Molluscan Assemblages of eastern Patagonia (Argentina): a biostratigraphic analysis. *Journal of Paleontology* 78: 1097-1122.
- del Río, C.J. y Camacho, H.H. 1996. *Iheringinucla*, a new genus of the Family Nuculidae (Mollusca: Bivalvia) from the Tertiary of Patagonia (Argentina). *Journal of Paleontology* 70: 935-940.
- del Río, C.J. y Camacho, H.H. 1998. Tertiary Nuculoids and Arcoids of Eastern Patagonia (Argentina). *Palaeontographica*, Abt. A. Bd. 250: 47-88.
- del Río, C. J. y Martínez, S. A. 2006. The Family Volutidae in the Tertiary of Argentina (Mollusca-Gastropoda). *Journal of Paleontology* 80: 919-945.
- del Río, C.J. y Morra, G.A. 1985. Representantes de la Subfamilia Pseudomalaxinae (Mollusca Gastropoda) del Terciario de la Patagonia (Argentina). *Ameghiniana* 22: 111-115.
- d'Orbigny, A. 1839. Mollusques, equinodermes, foraminifères et polypiers recueillis aux îles Canaries. En: P.B. Webb y S. Berthelot (eds.), 1836-1844, *Histoire naturelle des îles Canaries*, 152 pp.
- Duque-Caro, H. 1990. Neogene Stratigraphy, paleoceanography and paleobiogeography in northwestern South America and the evolution of the Panamá Seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 77: 203-234.
- Durham, J.W. 1953. Type species of *Scutella*. *Journal of Paleontology* 27: 347-352.
- Gabb, W.M. 1866. Paleontology of California, Cretaceous and Tertiary fossils. *Geological Survey of California* 2: 1-299.
- Gardner, J.A. y Bowles, E. 1939. The *Venericardia planicosta* Group in the Gulf Province. *Professional Paper of the United States Geological Survey* 189-F: 143-215.
- Grant, U.S. y Gale, H.R. 1931. Catalogue of the marine Pliocene and Pleistocene mollusca of California and adjacent regions. *Memoires of the San Diego Society of Natural History* 1: 1-1036.
- Grau, C. 1959. Pectinidae of eastern Pacific. *Allan Hancock Pacific Expedition* 23: 1-308.
- Griffin, M. y Pastorino, G. 2005. The genus *Trophon* Montfort, 1810 (Gastropoda:Muricidae) in the Tertiary of Patagonia. *Journal of Paleontology* 79: 296-311.
- Haller, M. y Méndiz, J. 1981. Las sedimentitas del ciclo Patagónico en el litoral atlántico norpatagónico. Coloquio "Ricardo Wichmann". Asociación Geológica Argentina (Buenos Aires, 1980). En: J. Méndiz y C. Bayarsky (eds.), *Estratigrafía del Terciario en el valle inferior del río Chubut*. 8º Congreso Geológico Argentino (San Luis), *Actas* 3: 593-606.
- Heilprin, A. 1887. Exploration on the west coast of Florida and in the Okeechobee Wilderness. *Transactions of the Wagner Free Institute of Science of Philadelphia [Reprinted in Palaeontographica Americana, 1964, v. 4, n° 33: 371-506]*.
- Herbert, G.S. y del Río, C.J. 2005. Description of *Argenthina emilyae*, a new genus and species of Ocenebrine Muricid gastropods from the Early Middle Miocene of Argentina. *Journal of Paleontology* 79: 939-943.
- Hertlein, L.G. 1925 Pectens of the Tertiary of Lower California. I. *Proceedings of the California Academy of Science*, serie 4, 14: 1-35.
- Hertlein, L.G. y Grant, U.S. 1972. The Geology and Paleontology of the marine Pliocene of San Diego, California (Paleontology, Pelecypoda). *Memoires of the San Diego Society of Natural History* 2: 143-409.
- Hodson, F., Hodson, H.K y Harris G.D. 1927. Some Venezuelan and Caribbean mollusks. *Bulletin of American Palaeontology* 13: 1-160.
- Ihering von, H. 1896. Zur Kenntniss der südamerikanischen *Voluta* und ihrer Geschichte. *Nachrichtsblatt der Deutschen Malakozoologie Gessellschaft* 7-8: 93-99.
- Ihering von, H. 1907. Les Mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé supérieur de l'Argentine. *Anales del Museo Nacional Buenos Aires*, serie 3, 7: 1-611.
- Jordan, E.K. y Hertlein, L.G. 1926. Expedition to the Revillagigedo Islands, Mexico, in 1925, VII. *Proceedings of the California Academy of Science*, serie 4, 15: 409-464.
- Jung, P. 1971. Fossils mollusks from Carriacou, West Indies. *Bulletins of American Paleontology* 61 (269): 147-262.
- Keen, M.A. 1971. *Sea Shells of Tropical West America. Marine Mollusks from Baja California to Perú*. Stanford University Press (2º ed.). California, 1064 pp.
- Lambert, J. y Thiéry, P. 1921. *Essai de nomenclature raisonnée des échinoides*. Chaumont, Paris, vol. 5, 607 pp.
- Lema, H., Busteros, A. y Franchi, M. 2001. Hoja Geológica 4566-II y IV, Camarones (Provincia del Chubut). Escala 1:250.000. *Boletín del Servicio Geológico Minero Argentino* 261, 46 pp.
- Linné, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae. Regnum animale*. Editio decima, volume 1. Reformata, Laurentii Salvii, Stockholm, 824 p. (Fascimile published by the British Museum of Natural History, London, 1956).
- Lizuaín, A. y Sepúlveda, E. 1978. Geología del Gran Bajo del Gualicho (Provincia de Río Negro). 7º Congreso Geológico Argentino (Neuquen), *Actas* 1: 407-422.
- Malumián, N. 1999. La sedimentación y el volcanismo terciarios en la Patagonia extrandina. I. La sedimentación en la Patagonia extrandina. En: R. Caminos (ed.), *Geología Argentina. Servicio Geológico y Minero de la Argentina, Anales* 29 557-612.
- Malumián, N. y Nañez, C. 1996. Microfósiles y nanofósiles calcáreos de la plataforma continental. En: V. Ramos y M. Turic (eds), *Geología y Recursos Naturales de la plataforma continental argentina*. 13º Congreso Geológico Argentino y 3º Congreso de Exploración de Hidrocarburos (Buenos Aires). *Relatorio* 5: 73 - 93.
- Mansfield, W.C. 1932. Pliocene fossils from limestones in southern Florida. *Professional Papers of the United States Geological Survey* 553: 1-57.
- Martínez, S.A. 1984. *Amplaster colimensis* n.gen n.sp. (Echinoidea, Monophorasteridae) del Mioceno de Uruguay. 3º Congreso

- Latinoamericano de Paleontología, Memoria 3: 505-508.*
- Martínez, S.A. y del Río, C. 2002. Late Miocene Molluscs from south-western Atlantic Ocean (Argentina and Uruguay): a paleobiogeographic analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 188: 167-187.
- Martínez, S.A., Reichler, V. y Mooi, R. 2005. A new species of *Abertella* (Echinoidea: Scutellina) from the Gran Bajo del Gualicho Formation (Late Early Miocene-Early middle Miocene), Río Negro Province, Argentina. *Journal of Paleontology* 79: 1229-1233.
- McLean, H., Hausback, B.P. y Knapp, J.H. 1987. The Geology of West-Central Baja California Sur, Mexico. *Bulletin of the United States Geological Survey* 1579: 1-16.
- Moore, E.J. 1984. Tertiary marine Pelecypods of California and Baja California. Propeamussidae and Pectinidae. *Professional Papers of the United States Geological Survey* 1228-B.
- Morra, G.A. 1985. Revisión de *Zygochlamys* (Mollusca: Bivalvia). *Ameghiniana* 22: 300-308.
- Morra, G.A. y del Río, C.J. 1987. La Subfamilia Architectonicinae (Mollusca: Gastropoda) en el Patagoniano. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 42: 82-91.
- Morra, G.A. y Erdmann, S. 1986. El género *Mesopeplum* Iredale 1929 (Bivalvia : Pectinidae) en el Terciario marino patagónico. 4º Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía (Mendoza), *Actas* 3: 119-125.
- Müller, C.F. 1776. *Zologiae Danicae Prodomus, seu Animalium Daniae et Norvegiae Indigenarum, characteres, nomina et synonyma imprimis popularium*, Copenhagen, 282 pp.
- Olsson, A.A. 1961. Mollusks of the tropical eastern Pacific, particularly from the southern half of the Panamic-Pacific faunal Province (Panama to Peru). *Panamic Pacific Pelecypoda*. Paleontological Research. Institution, Ithaca, 574 pp.
- Petuch, E.J. 1982. Geographical Heterochrony: Contemporaneous Coexistence of Neogene and Recent Molluscan faunas in the Americas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 37: 277-312.
- Powell, C.L. 1988. The Miocene and Pliocene Imperial Formation of southern California and its molluscan faunas: an overview. *Western Society of Naturalists, Annual Report* 20: 11-18.
- Rafinesque, C.S. 1815. *Analyse de la nature ou tableau de l'Univers de des corps organisés*. C.S. Rafinesque from the Press of Jean Baravechia, Palermo, 225 pp.
- Reeve, L.A. 1852-1853. *Conchologia Iconica: or Illustrations of the Shells of Molluscous Animals. vol. 8, Monograph of the genus Pecten*. Lowell Reeve, London (páginas no numeradas donde se describen 157 especies numeradas consecutivamente con 35 láminas intercaladas).
- Reichler, V.A. y Camacho, H.H. 1994. Revisión de los representantes fósiles de la familia Trochidae (Mollusca: Gastropoda) de la República Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 46: 215-226.
- 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.
- Sepúlveda, E. y Martínez-Macchiavello, J.C. 1985. La Formación Puerta del Diablo (Mioceno Superior- Plioceno inferior?) en el Gran Bajo del Gualicho (Río Negro, Argentina), y su paleoecología basada en diatomeas. *Ameghiniana* 22: 81-96.
- Smith, J.T. 1991. Cenozoic Giant Pectinids from California and the Tertiary Caribbean Province: *Lyropecten*, "*Macrochlamys*", *Vertipecten* and *Nodipecten* species. *Professional Papers of the United States Geological Survey* 1391: 155 pp.
- Smith, J.T. y Zinsmeister, W.J. 1982. Paleogeographic implications of the tropical eastern Pacific *Nodipecten* from the Tertiary of Patagonia. *Geological Society of America Abstract with Programs* 14: 235 pp.
- Sowerby, G.B. 1835. Characters of new species of Mollusca and Conchifera collected by Mr. Cumming. *Proceedings of the Zoological Society of London* 3: 109-110.
- Sowerby, R. 1846. Description of the Tertiary fossils shells from South America. En: Ch. Darwin (ed.), *Geological Observations on the volcanic Islands and parts of South America visited during the voyage of H.M.S. "Beagle"*, Appleton, London. 548 pp.
- Teppner, W. von. 1922. Lamellibranchiata Tertiaria "*Anisomyaria*, Pars 15. En: C. Diener (ed.), *Fossilium Catalogus, I: Animalia*. W. Junk, Berlin, pp. 67-296.
- Tuomey, M. y Holmes, F.S. 1855-1856. Pleiocene fossils of South Carolina. *South Carolina Geological and Natural History Survey* 5-6: 1-152.
- Waller, T.R. 1978. Morphology, morphoclines and a new classification of Pteriomorpha (Mollusca: Bivalvia). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 284: 345-365.
- Woodring, W.P. 1982. Geology and Paleontology of Canal Zone and Adjoining parts of Panama. Description of Tertiary Mollusks. *Professional Papers of the United States Geological Survey* 306 F: 1-759.

Recibido: 5 de mayo de 2005.

Aceptado: 22 de marzo de 2006.