



El género *Lithotrochus* Conrad (Gastropoda, Vetigastropoda) en el Jurásico temprano de Argentina

Susana E. DAMBORENEA¹ y S. Mariel FERRARI²

Abstract. THE GENUS *LITHOTROCHUS* CONRAD (GASTROPODA, VETIGASTROPODA) IN THE EARLY JURASSIC OF ARGENTINA. The genus *Lithotrochus* (Gastropoda, Trochidae) is known in the Andean region from northern Peru to Argentine Patagonia, is endemic to this area and has a short time range (Sinemurian-Pliensbachian). *Lithotrochus humboldtii* (von Buch) is one of the first Mesozoic gastropod species described for South America. Almost all previous descriptions and figures seem to belong to the type species, for which there are at least two available names proposed by von Buch and d'Orbigny during the 19th century. A new species has been recognized from southern Neuquén Basin and is described here (*Lithotrochus rothi* n. sp.). The generic diagnosis is emended accordingly. Although the genus was found in several localities, its distribution is limited to sublittoral deposits, associated to a varied benthonic fauna, in the vicinity of coralliferous facies. A detailed analysis of the shell morphology of the type species and its ontogeny shows that there is a change in the traslation rate along the coiling axis as the shell grows, which could be related to a change in the organism life habits with time. These were probably grazing herbivores inhabiting firm substrates in well-lit and oxygenated waters. The presence of a smooth columellar lip points to links with the Trochidae *s.l.*, but unfortunately their relationships are difficult to establish, since no protoconchs or opercula were found so far.

Resumen. El género *Lithotrochus* (Gastropoda, Trochidae) se distribuye en la cordillera de los Andes desde Perú hasta la Patagonia argentina, es endémico en la región y posee una corta distribución en el tiempo (Sinemuriano-Pliensbachiano). *Lithotrochus humboldtii* (von Buch) es una de las primeras especies de gastrópodos mesozoicos descritas para América del Sur. Casi todas las descripciones y figuras conocidas de la literatura de material asignable a *Lithotrochus* parecen pertenecer a esta única especie, aunque existen para ella al menos dos nombres disponibles que fueron creados por von Buch y d'Orbigny en el siglo XIX. Sin embargo, en el sur de la Cuenca Neuquina se ha reconocido una nueva especie asignable al género *Lithotrochus* (*Lithotrochus rothi* n. sp.), lo que ha obligado a enmendar su diagnosis. A pesar de que se encuentra en numerosas localidades, la distribución del género está restringida a depósitos de ambientes sublitorales, y se asocia a variadas faunas bentónicas en la cercanía de depósitos con corales coloniales. Un análisis detallado de la morfología de la conchilla de la especie tipo, prestando especial atención a la ontogenia, demuestra que hay un cambio de la tasa de traslación a lo largo del eje de enroscamiento con el crecimiento, y esto podría implicar una modificación de los hábitos de vida del organismo con el tiempo. Estos organismos eran probablemente herbívoros y habitaban sustratos firmes en aguas bien iluminadas y oxigenadas. Se ha podido observar que el labio columelar es liso, lo que indica posibles afinidades con la familia Trochidae *s.l.*, aunque lamentablemente no se han hallado aún protoconchas ni opérculos que puedan ayudar a una discusión más fundamentada de sus relaciones.

Key words. *Lithotrochus*. Trochidae. Vetigastropoda. Sinemurian. Pliensbachian. Andes. Argentina.

Palabras clave. *Lithotrochus*. Trochidae. Vetigastropoda. Sinemuriano. Pliensbachiano. Cordillera de los Andes. Argentina.

Introducción

La fauna de gastrópodos marinos del Jurásico Temprano de Argentina ha recibido menos atención que el resto de los moluscos, y por lo tanto se ha en-

carado la realización de nuevas colecciones y la revisión sistemática de todos los taxones, a fin de lograr una cabal idea de la composición de las faunas para su posible aplicación a problemas paleoecológicos y paleobiogeográficos. Al analizar detalladamente con esta finalidad el material proveniente de varias colecciones, se observó en algunos casos una importante diversidad de gastrópodos en el Jurásico Temprano de Argentina. Así, por ejemplo, solamente para la región de Piedra Pintada (Neuquén) y para el Pliensbachiano tardío, se reconocieron al menos 15 especies diferentes (Damborenea *et al.*, 1975, cuadro

¹División Paleozoología Invertebrados, Museo De Ciencias Naturales La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina. sdambore@fcnym.unlp.edu.ar

²Museo Paleontológico "Egidio Feruglio", Av. Fontana 140, 9100 Trelew-Chubut, Argentina. mferrari@mef.org.ar

^{1,2}CONICET

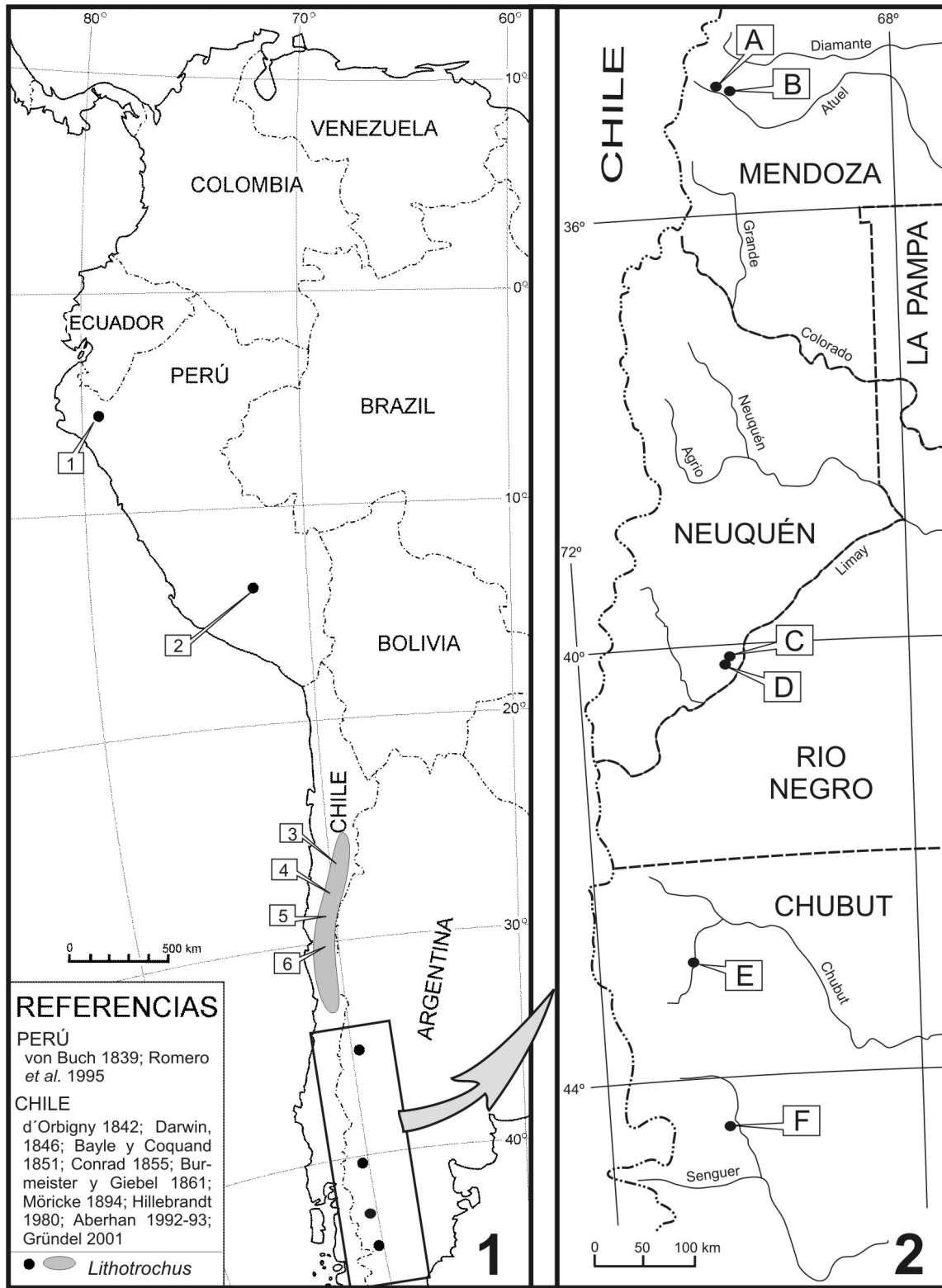


Figura 1. 1, Mapa de la porción occidental del continente sudamericano mostrando la distribución de los representantes del género *Lithotrochus*, se han individualizado solamente las localidades principales / map of the western part of the South American continent showing the distribution of species of *Lithotrochus*: 1, San Felipe, Perú (localidad tipo de *L. humboldtii* / *L. humboldtii* type locality); 2, Andahuaylas, Perú; 3, La Ternerera, Atacama, Chile; 4, Manflas, Amolanas, Juntas, Chile; 5, Quebrada Pinte, Chile; 6, Coquimbo, Chile (localidad tipo de *L. andii* / *L. andii* type locality). 2, Mapa de ubicación de las principales localidades con *Lithotrochus* en Argentina / map showing the location of the main Argentine localities with *Lithotrochus*: A, El Pedrero, Mendoza; B, Las Chilcas, Mendoza; C, sur del cerro Roth, Neuquén (localidad tipo de *L. rothi* / *L. rothi* type locality); D, cerro Del Vasco, Neuquén; E, Puesto Peña frente a arroyo Pescado, Chubut; F, Lomas Occidentales, Chubut.

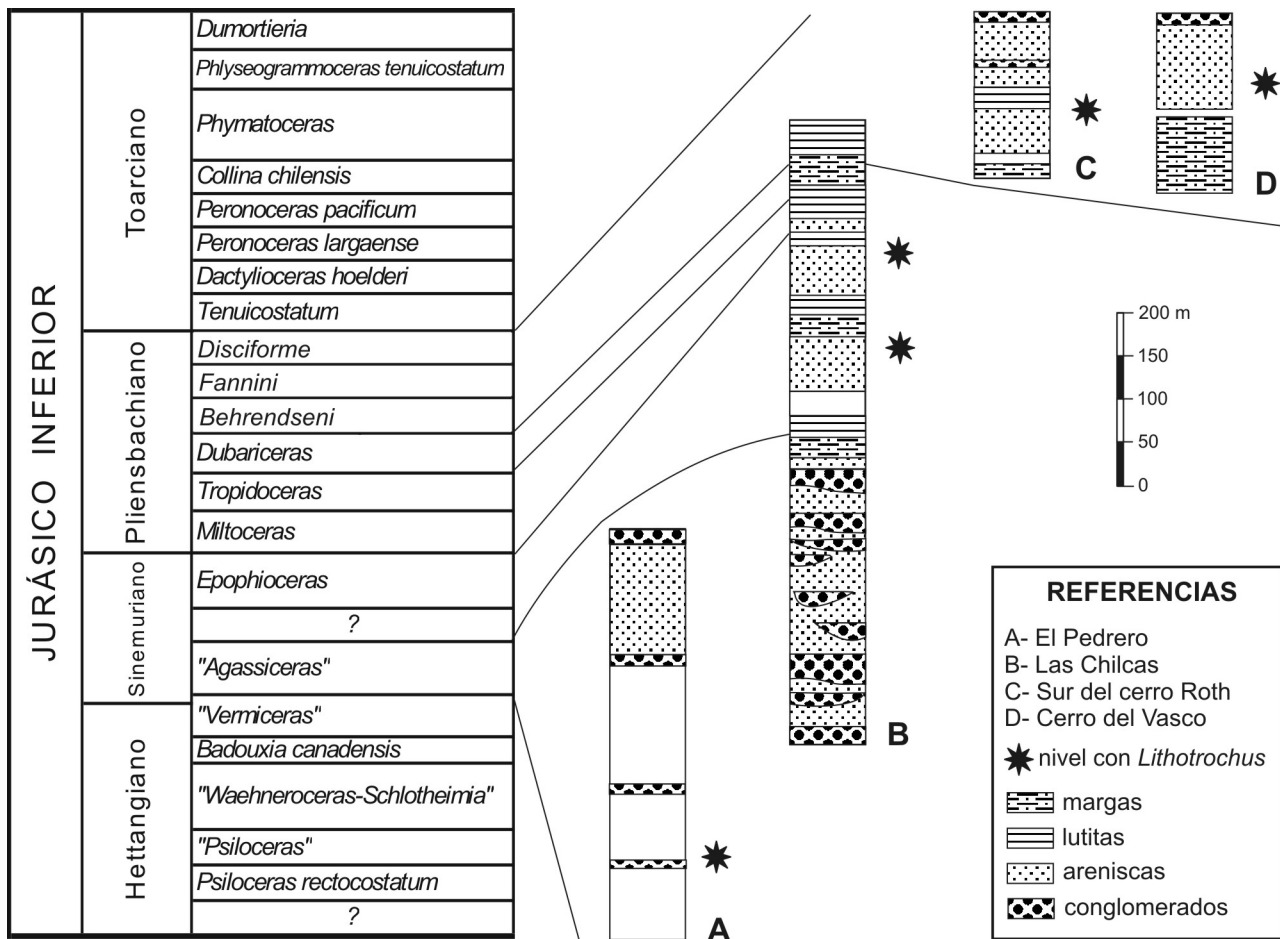


Figura 2. Distribución estratigráfica de las especies de *Lithotrochus* en Argentina. Esquema bioestratigráfico basado en Riccardi *et al.* (2000), perfiles estratigráficos simplificados de Damborenea (1987a) y Riccardi *et al.* (1991), con la ubicación de las muestras con *Lithotrochus* en la Cuenca Neuquina (localidades A-D como en figura 1) / stratigraphic distribution of *Lithotrochus* species in Argentina. Biostratigraphic scheme based on Riccardi *et al.* (2000), simplified stratigraphic sections from Damborenea (1987a) and Riccardi *et al.* (1991), with location of samples with *Lithotrochus* in the Neuquén Basin (localities A-D as in figure 1).

1). No obstante, salvo el reciente trabajo de Gründel (2001), todas las descripciones e ilustraciones de gastrópodos del Jurásico Temprano de Argentina se hallan como complemento en trabajos dedicados a otros invertebrados (Behrendsen, 1891, 1922; Burckhardt, 1900, 1902; Jaworski, 1915, 1925, 1926a, 1926b; Weaver, 1931; Feruglio, 1934; Wahnish, 1942; entre otros).

El género *Lithotrochus* (Conrad, 1855) se caracteriza por una extensa distribución latitudinal en depósitos sublitorales a lo largo de la cordillera de los Andes. Al mismo tiempo no se lo ha encontrado en otros lugares del mundo, por lo que puede considerarse endémico de la región andina (figura 1). Posee una relativamente corta extensión temporal dentro del Jurásico Temprano, entre el Sinemuriano temprano y el Pliensbachiano tardío (figura 2). *Lithotrochus humboldtii* (von Buch) fue una de las primeras especies de moluscos jurásicos descriptas para América

del Sur, y ha sido luego encontrada en numerosas localidades y repetidamente ilustrada. Jaworski (1915, 1925) considera que es uno de los fósiles típicos más frecuentes e importantes del Jurásico Inferior de América del Sur, e incluso su presencia fue uno de los argumentos esgrimidos por Burckhardt (1902) para fijar en el Jurásico Temprano la edad del yacimiento de Piedra Pintada en el sur de Neuquén. La mayor parte de las descripciones y figuras del material conocidas de la literatura asignables al género *Lithotrochus*, parecen pertenecer a esta única especie (a lo sumo dos, véase más abajo). Sin embargo, entre el material hallado en la provincia de Neuquén se ha registrado otra especie que se describe como nueva, cuya inclusión en el género *Lithotrochus* obliga a enmendar su diagnóstico.

Hasta el momento se contaba con un conocimiento escaso acerca de la morfología y afinidades de *Lithotrochus*, y no se han hallado aún protoconchas ni

Cuadro 1. Lista de la fauna bentónica acompañante en los niveles portadores de *Lithotrochus* en la Cuenca Neuquina, la referencia a las localidades A-D se encuentra en figura 1. Datos tomados de Damborenea *et al.*, 1975; Damborenea, 1987a, 1987b, 2002; Manceñido, 1981, 1991; e información inédita. Todos los ejemplares se encuentran depositados en las colecciones de Paleontología Invertebrados del Museo de Ciencias Naturales La Plata (MLP) / *list of associated fauna in Lithotrochus beds from the Neuquén Basin, localities A-D as in figure 1. Data from Damborenea et al., 1975; Damborenea, 1987a, 1987b, 2002; Manceñido, 1981, 1991; and unpublished data. All specimens are housed in the La Plata Natural Sciences Museum, Invertebrate Palaeontology collections (MLP).*

opérculos que puedan ayudar a un tratamiento sistemático más fundamentado. Pero afortunadamente se han podido observar los caracteres de la columela y el callo columelar, que se desconocían hasta ahora, y que aportan datos para una correcta ubicación taxonómica.

El principal objetivo de este trabajo es poner al día el conocimiento que se posee sobre el género *Lithotrochus*, proveyendo una discusión de las especies nominales que han sido referidas a él. Además se pretende realizar una descripción adecuada de la variabilidad intraespecífica observada en el material de Argentina, en particular resaltar las diferencias morfológicas halladas entre *Lithotrochus humboldtii* y la nueva especie que ha sido asignada al género. Por otro lado, entre el abundante material coleccionado en Piedra Pintada (Neuquén) se observan características particulares de la conchilla que permiten realizar una descripción de la ontogenia de la teleoconcha, un aspecto importante que no había sido tratado en detalle hasta el presente.

Dentro de la superfamilia Trochoidea, la ubicación sistemática de *Lithotrochus* es un tema de debate. Cossmann (1918, p. 282) consideró tentativamente a *Lithotrochus* como subgénero de su nuevo género *Proconulus*. Esta relación fue mantenida y actualizada por Cox (en Knight *et al.*, 1960), quien ubicó al género *Lithotrochus* en la subfamilia Proconulinae Cox, la cual se habría extendido entre el Triásico Medio y el Cretácico Tardío, pero cuya mayor diversidad se habría producido entre el Triásico Tardío y el Jurásico Temprano. Sin embargo, varios autores coinciden en señalar que las agrupaciones propuestas por Knight *et al.* (1960) son probablemente polifiléticas, y reflejan en realidad ecomorfotipos y no patrones filogenéticos (Wagner y Erwin, 2006). Los géneros originalmente incluidos en la subfamilia Proconulinae por Knight *et al.* (1960) poseen todos conchillas de tamaño pequeño, siendo *Lithotrochus* la excepción.

Hickman y McLean (1990, p. 109) consideraron tentativamente a la subfamilia Proconulinae como sinónimo de Calliostomatinae Thiele (1924), aclarando que esta última no se reconoce en sentido estricto hasta el Cretácico Tardío, y sin mencionar a *Litho-*
AMEGHINIANA 45 (1), 2008

		Localidad			
		A	B	C	D
Bivalvia	<i>Nuculana cf. ovum</i> (Sowerby)			x	
	<i>Parallelodon groeberi</i> Damborenea			x	x
	<i>Cucullaea (Idonearca) rothi</i> Leanza			x	
	<i>Grammatodon?</i> sp.		x		
	<i>Lycettia hypertrigona</i> Damborenea			x	
	<i>Falcimyltilus gigantoides</i> (Leanza)			x	
	<i>Modiolus cf. thiollierei</i> (Dumortier)			x	x
	<i>Isognomon jupiter</i> (Leanza)			x	x
	<i>Gervillella araucana</i> Damborenea			x	
	<i>Cultripsis</i> sp.			x	
	<i>Bakevellia (Neobakevellia) pintadae</i> Damborenea			x	
	<i>Asoella asapha</i> (Leanza)		x		
	<i>Weyla (Lywea) unca</i> (Philippi)		x	x	
	<i>Weyla (Weyla) bodenbenderi</i> (Behrendsen)			x	x
	<i>Entolium cf. lunare</i> (Roemer)		x		
	<i>Entolium disciforme</i> (Sch.)				x
	<i>Chlamys textoria</i> (Schlotheim)		x		x
	<i>Praechlamys cf. valoniensis</i> (Defrance)		x		
	<i>Radulonecites sosneadoensis</i> (Weaver)				x
	Pectinoidea indet.		x		
	<i>Pseudolimea</i> sp.				x
	<i>Antiquilima</i> n. sp.			x	
	<i>Ctenostreon paucicostatum</i> Leanza				x
	<i>Actinostreon longistriatum</i> (Jaworski)			x	x
	<i>Groberella neuquensis</i> (Groeber)?			x	
	<i>Myophorella araucana</i> (Leanza)			x	
	<i>Frenguelliella inexpectata</i> (Jaworski)			x	
	<i>Mesomiltha</i> sp.			x	x
	<i>Codakia</i> sp.			x	
<i>Cardinia andium</i> (Giebel)			x	x	
<i>Cardinia densestriata</i> Jaworski			x		
<i>Neocrassina aureliae</i> (Feruglio)			x	x	
<i>Isocyprina ancetruzi</i> (Leanza)			x	x	
<i>Ceratomya</i> sp.			x		
<i>Pleuromya</i> sp.			x		
<i>Pholadomya</i> sp.			x		
Gastropoda	Cerithidae indet.		x		
	<i>Procerithium?</i> sp.			x	
	<i>Bathrotomaria</i> sp.			x	
	<i>Trochotoma</i> sp.			x	
	<i>Pseudomelania</i> sp.			x	
	<i>Ampullospira?</i> sp.			x	
	<i>Trachynerita?</i> sp.			x	
Ech.	<i>Rhabdocidaris?</i> sp.			x	
	Echinoidea indet.			x	
Brachiopoda	<i>Callospiriferina tumida</i> (v. Buch)			x	x
	<i>Gibbirhynchia dereki</i> Manceñido		x		
	<i>Rudirhynchia rothi</i> Manceñido			x	x
	<i>Lobothyris?</i> spp.			x	x
Cni.	<i>Stylophyllopsis</i> sp.		x		x

trochus. La subfamilia Calliostomatinae se caracterizan por poseer una protoconcha con ornamentación reticulada poligonal; no obstante, hasta el momento no se conoce la protoconcha de *Lithotrochus*.

Monari *et al.* (1996) revisaron los géneros incluidos en Proconulinae por Cox (en Knight *et al.*, 1960), reconocieron al menos tres grupos morfológicos caracterizados especialmente por la morfología de la columela, y señalaron que la morfología de la conchilla y de la columela de *Proconulus* son similares a la de los Calliostomatinae vivientes. Gründel (2000) revisó material de la familia Proconulidae y proveyó una nueva diagnosis, en la cual menciona que la columela posee un callo amplio con una depresión en forma de media luna, y que las primeras vueltas de la teleoconcha no tienen ornamentación o poseen una ornamentación diferente a la de las vueltas siguientes. Ninguna de estas características se observa en el excelente material aquí descrito, y por otro lado el mismo Gründel (2001) no incluyó allí a *Lithotrochus*, sino que lo refirió a los Trochidae.

La familia Trochidae es una de las más diversas entre los gastrópodos vivientes. Se la conoce desde el Triásico y alcanzó una amplia diversidad y abundancia recién a partir del Cretácico. Los integrantes de esta familia se reconocen por una serie de caracteres de la rádula y el opérculo, ya que los caracteres tradicionales de la conchilla son inadecuados para distinguir los grupos naturales y evaluar la filogenia (Hickman y McLean, 1990; Hickman, 1996).

Material y métodos

El estudio se ha basado en la revisión de todo el material disponible en colecciones de Argentina, y en material coleccionado por una de las autoras (S.D.). En este último caso, se dispone de detallados datos sobre la proveniencia geográfica y estratigráfica de cada uno de los ejemplares, y se han podido completar series ontogenéticas. Todo el material se halla depositado en la División Paleozoología Invertebrados del Museo de Ciencias Naturales La Plata, Argentina.

Para la ubicación sistemática del género dentro del Superorden Vetigastropoda Salvini-Pläwen (1980) adoptamos aquí la clasificación propuesta por Hickman y McLean (1990) y Ponder y Lindberg (1996, 1997). La terminología morfológica es básicamente la de Knight *et al.* (1960) y Hickman y McLean (1990), y las dimensiones se han tomado de acuerdo con lo ilustrado en la figura 3.

Las listas sinonímicas se han confeccionado críticamente, siguiendo las indicaciones de Matthews (1973).

La ubicación estratigráfica de las muestras con *Lithotrochus* (figura 2) se basa en la abundante fauna de cefalópodos, braquiópodos y bivalvos acompañantes, siguiendo la detallada zonación bioestratigráfica local (Riccardi *et al.*, 2000).

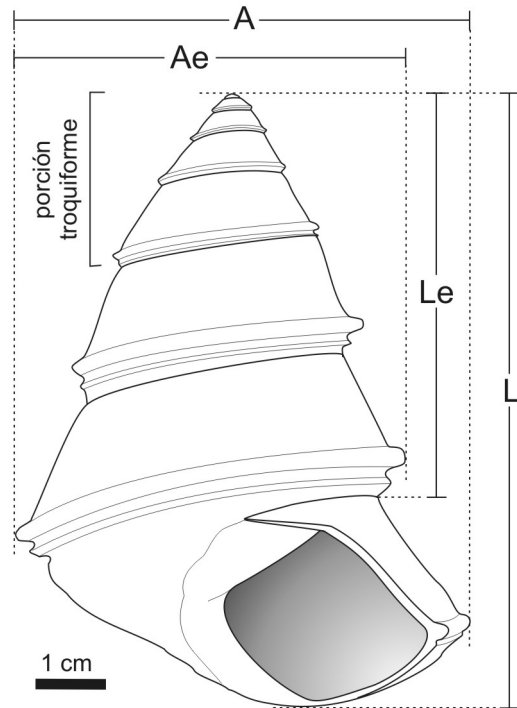


Figura 3. *Lithotrochus humboldtii* (von Buch). Dimensiones tomadas en mm de un ejemplar adulto / measurements in mm of an adult specimen. L = Altura máxima (ápice-última vuelta) / maximum height (apex to last whorl); Le = Altura de la espira / height of the spire; A = Ancho máximo (última vuelta) / maximum width (last whorl); Ae = Ancho de la espira / width of the spire. Se observa la parte de la conchilla troquiforme (juveniles) y conchilla cirtoconoide (adultos) / note the trochiform shell in juveniles and the cyrtococonoid shell in adults.

Paleontología sistemática

Superfamilia TROCHOIDEA Rafinesque, 1815

Familia TROCHIDAE Rafinesque, 1815

Género *Lithotrochus* Conrad, 1855

Especie tipo. *Turritella andii* d'Orbigny, 1842 (= *Pleurotomaria humboldtii* von Buch, 1839). Conrad (1855) no designó especie tipo, pero describió e ilustró su material como *Lithotrochus andii*, refiriéndose a la especie de d'Orbigny (1842), la que ya había sido considerada sinónimo de la de von Buch por Bayle y Coquand (1851, p. 12). Cossmann (1918, p. 282) indicó claramente a *T. andii* d'Orbigny como especie tipo.

Diagnosis enmendada. Conchilla grande y alta, cónica, troquiforme a cirtoconoide, anónfala, con carena periférica, vueltas imbricadas que se superponen menos abapicalmente. Base levemente convexa con costillas espirales aterrazadas, laterales de las vueltas casi planos con o sin ornamentación espiral. Abertura holostomada simple, de forma subcuadrangular con ángulos muy redondeados, peristoma discontinuo, no engrosado, labio externo rectilíneo oblicuo, columela arqueada sin pliegues, callosidad umbilical delgada lisa.

Emended diagnosis. Large, high, conical shells, trochiform to cyrtocoid, anomphalous, with peripheral carina and imbricated whorls which abapically overlap each other less as the shell grows. Base slightly convex with terraced spiral ribs. Spire flanks almost straight with or without spiral ribs. Simple holostomatous aperture, subquadrangular in shape with rounded corners, discontinuous peristome, not thickened, outer lip straight and oblique, columella slightly arched without folds, umbilical callus thin and smooth.

Lista de taxones incluidos. *Pleurotomaria humboldtii* von Buch, 1839 (= *Turritella andii* d'Orbigny, 1842; =? *Trochus andinus* Möricke, 1894) y *Lithotrochus rothi* n. sp.

Comentarios. Todas las descripciones y figuras del material conocidas de la literatura asignables a *Lithotrochus* parecen pertenecer a una única especie, aunque existen para ella al menos dos nombres disponibles que fueron creados por von Buch (1839) y d'Orbigny (1842) respectivamente; éstos son *Pleurotomaria humboldtii* von Buch y *Turritella andii* d'Orbigny. La especie *Trochus andinus* Möricke (1894) fue referida a *Lithotrochus* por Aberhan (1993) y Gründel (2001). Conrad (1855) sugirió que la especie *Turritella renauxiana* d'Orbigny (1842-1843, p. 4, pl. 152, figs. 1-4) del Cretácico en Francia, podría estar relacionada con su nuevo género. Sin embargo, el material de Francia posee una conchilla pequeña, con escotadura sifonal en la abertura, y no sería referible a *Lithotrochus* ni a la familia Trochidae. El género *Lithotrochus* parece ser entonces exclusivo de América del Sur.

Entre el material proveniente de la provincia de Neuquén se ha reconocido ahora una nueva especie, caracterizada por carecer de ornamentación espiral en la periferia y por poseer solamente cordones espirales débiles en la base de la conchilla. La asignación de la nueva especie al género *Lithotrochus* obliga a enmendar su diagnosis con el fin de poder incluir especies sin ornamentación espiral en la periferia. Esta variabilidad intragenérica observada en la ornamentación es similar a la que se admite en otros géneros afines, como por ejemplo *Proconulus*.

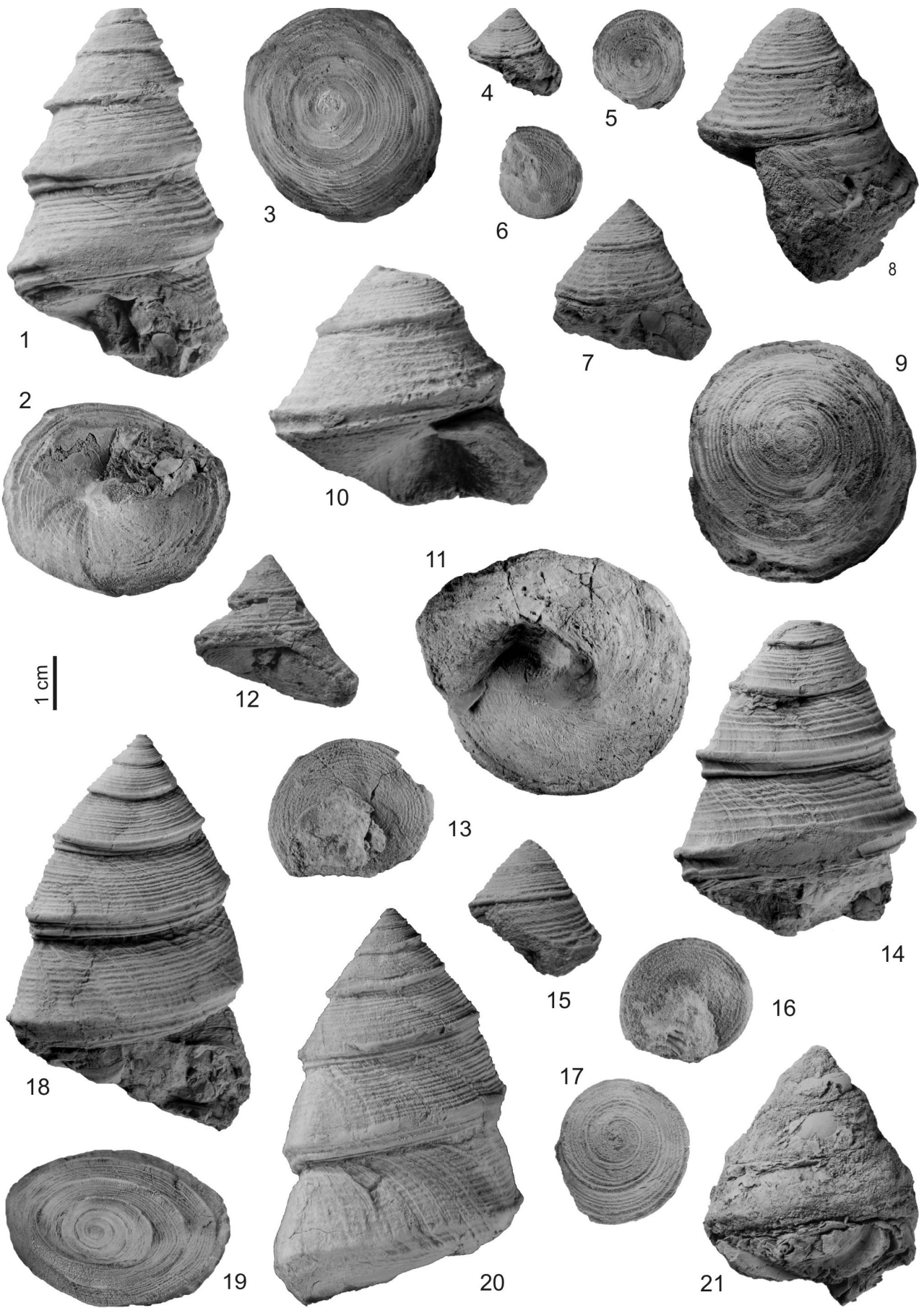
Lithotrochus humboldtii (von Buch, 1839)

Figuras 4.1-21, 7.1

- *1839. *Pleurotomaria Humboldtii* de Buch: 9, lám. 2, fig. 26.
- 1842. *Turritella Andii* d'Orbigny: 104, lám. 6, fig. 11.
- 1846. *Turritella Andii*, d'Orbig.; Darwin: 216, 217, 223, 224, 225, 227.
- 1851. *Turritella Humboldtii*, Nob; Bayle y Coquand: 12-13, lám. 2, figs. 7-8.
- 1855. *Lithotrochus Andii* Conrad: 283, lám. 41, fig. 3.
- 1861. *Turritella Humboldtii*; Burmeister y Giebel: 25-26.
- 1885. *Turritella?* (*Lithotrochus*) *Humboldtii* L. de Buch; Fischer: 694.
- 1894. *Lithotrochus Humboldtii* v. Buch; Möricke: 27-28, lám. 4, figs. 5-6.
- ?1894. *Trochus andinus* n. sp., Möricke: 28-29, lám. 4, fig. 7.
- 1898. *Lithotrochus Humboldtii* Buch; Fucini: 4-5.
- v1902. *Lithotrochus Humboldtii* von Buch; Burckhardt: 247, non lám. 4, fig. 8.
- v1902. *Trochus andinus* Moericke; Burckhardt: 247, lám. 4, fig. 8 (como *L. humboldtii*)
- 1915. *Lithotrochus Humboldtii* v. Buch; Jaworski: 449.
- 1918. *Proconulus* (*Lithotrochus*) *Humboldtii* (v. Buch); Cossmann: 282-283, lám. 9, fig. 44, t-fig. 105bis.
- 1925. *Lithotrochus humboldtii* v. Buch; Jaworski: 114-115.
- 1931. *Lithotrochus Humboldtii* von Buch; Windhausen, lám. 22, fig. 8 (copia de Burckhardt, 1902).
- non 1942. *Lithotrochus humboldtii* (von Buch); Wahnish: 60-61, lám. 2, fig. 4.
- 1960. *Lithotrochus humboldtii* (von Buch); Knight *et al.*: 248-249, fig. 159, 11, copia de Bayle y Coquand, 1851.
- v1975. *Lithotrochus* sp. Damborenea *et al.*, cuadro 2, 54.
- 1980. *Lithotrochus humboldtii* (von Buch); Hillebrandt: 125, lám. 1, fig. 3.
- 1990. *Lithotrochus humboldtii* (Buch); Hillebrandt: 149, 152.
- ?1992. *Lithotrochus humboldtii* (von Buch); Aberhan: 20, 24.
- ?1993. *Lithotrochus? andinus* (Möricke); Aberhan: 131.
- 1995. *Lithotrochus humboldtii* von Buch; Romero *et al.*: 79.
- 1998. *Lithotrochus*; Malchus y Aberhan: 3.5, 3.6.
- 2001. *Lithotrochus humboldtii* (v. Buch); Gründel: 47-48, lám. 2, figs. 1-3.

Material analizado. 44 ejemplares en general bien preservados, según el siguiente detalle (ubicación de las localidades en la figura 1): MLP 3898, 3900, 3901 y 9539: siete ejemplares, Pliensbachiano tardío de Piedra Pintada. MLP 12156, 12157, 18495-18501: 24 ejemplares, Pliensbachiano tardío de cerro Roth. MLP 12158, 18494: Cuatro ejemplares, Pliensbachiano tardío del cerro Del Vasco. MLP 18503: un ejemplar, Sinemuriano temprano (Z. *Agassicerias*) de arroyo El Pedrero. MLP 18504 y 18505: tres ejemplares, Sinemuriano tardío (Z. *Epophioceras*) de arroyo Las Chilcas. MLP 18502: un ejemplar, Pliensbachiano de Puesto Araya. MLP 18207:

Figura 4. *Lithotrochus humboldtii* (von Buch), escala = 1 cm / scale bar = 1 cm. **1-3**, MLP 9539, vistas apertural, basal y apical; Piedra Pintada, Neuquén, Pliensbachiano / *apertural, basal and apical views, Piedra Pintada, Neuquén, Pliensbachian*. **4-6**, MLP 18500, vistas apertural, apical y basal de un ejemplar juvenil, sur del cerro Roth, Neuquén, Pliensbachiano tardío / *apertural, apical and basal views of a young specimen, South of cerro Roth, Neuquén, late Pliensbachian*. **7**, MLP 3900a, vista apertural, Piedra Pintada, Neuquén, Pliensbachiano, ejemplar ilustrado por Burckhardt, 1902, lám. 4, fig. 8 / *apertural view, Piedra Pintada, Neuquén, Pliensbachian, specimen illustrated by Burckhardt, 1902, pl. 4, fig. 8*. **8-9**, MLP 18497, vistas lateral (mostrando labio externo) y apical, sur del cerro Roth, Neuquén, Pliensbachiano tardío / *lateral view (showing external lip) and apical view, South of cerro Roth, Neuquén, late Pliensbachian*. **10-11**, MLP 12158a, vistas apertural y basal, cerro del Vasco, Neuquén, Pliensbachiano tardío / *apertural and basal views, cerro del Vasco, Neuquén, late Pliensbachian*. **12-13**, MLP 12156b, vistas apertural y basal, cerro Roth, Neuquén, Pliensbachiano tardío / *apertural and basal views, cerro Roth, Neuquén, late Pliensbachian*. **14**, MLP 3898b, vista lateral de un ejemplar deformado, Piedra Pintada, Neuquén, Pliensbachiano / *lateral view of deformed specimen, Piedra Pintada, Neuquén, Pliensbachian*. **15-17**, MLP 12157b, vistas lateral, basal y apical, cerro Roth, Neuquén, Pliensbachiano tardío / *lateral, basal and apical views, cerro Roth, Neuquén, Pliensbachian*. **18-20**, MLP 3898a, vistas apertural, apical y lateral de un ejemplar deformado, Piedra Pintada, Neuquén, Pliensbachiano / *apertural, lateral and apical views of deformed specimen, Piedra Pintada, Neuquén, Pliensbachian*. **21**, MLP 18207a, vista lateral de un molde interno con restos de conchilla, arroyo Pescado, Chubut, Pliensbachiano / *lateral view of an internal mould with fragments of shell, Arroyo Pescado, Chubut, Pliensbachian*.



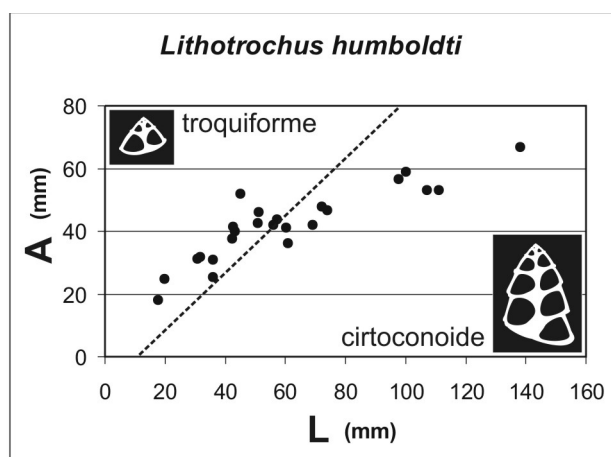


Figura 5. Distribución de las dimensiones de altura (L) y ancho (A) en los ejemplares examinados de *Lithotrochus humboldtii* (von Buch), la línea cortada en diagonal separa aproximadamente los campos de las conchas troquiformes del de las cirtoconoideas / Height (L)/width (A) distribution in the examined specimens of *Lithotrochus humboldtii* (von Buch), the diagonal broken line approximately separates trochiform from cyrtocooid shells.

cuatro ejemplares, Pliensbachiano?, arroyo Peña, frente al arroyo Pescado. MLP 20922: un ejemplar, Pliensbachiano?, Lomas Occidentales.

Descripción. Conchilla de gran tamaño (L hasta 138 mm), anónfala, con abertura tangencial y enroscamiento dextrógiro, de forma cónica, alargada y elevada. Hasta las tres o cuatro primeras vueltas la conchilla es troquiforme; a partir de la cuarta vuelta y abapicalmente, hacia los estadios más avanzados de crecimiento, se torna ligeramente cirtoconoide. La espira es alargada y presenta un ancho levemente menor al de la última vuelta; en los ejemplares adultos y bien preservados está compuesta por 6 a 7 vueltas. Las vueltas son de perfil plano a imbricado, presentan poca convexidad, y se superponen menos en los estadios más avanzados de crecimiento. La superficie de la base es levemente convexa. Las suturas están bien marcadas pero no impresas, y migran hacia la base en los ejemplares de gran tamaño.

La ornamentación (figura 7.1) está presente en toda la superficie de la conchilla, y se compone de elementos colabrales y espirales. Las finas líneas colabrales lamelares son prosoclinas en las vueltas y opistoclinas en la base, regularmente dispuestas. En la última vuelta puede haber algunas líneas colabrales agrupadas irregularmente. Hay también fuertes costillas espirales de espaciamiento irregular, que aumentan en número hacia la base de la conchilla, siendo aproximadamente 7 en las primeras vueltas, y 13 en las últimas. Las costillas espirales poseen un amplio rango de variación en tamaño, la distribución de esas variaciones no muestra ningún patrón particu-

lar. Las costillas espirales se interceptan con las lamelas colabrales sin formar nodos (figura 7.1). Una carena o costilla espiral periférica fuertemente marcada, adapical a la sutura, delimita cada una de las vueltas. Esta carena es sobresaliente, de superficie lisa, con un surco espiral bien marcado en su base. Hasta las 3 ó 4 primeras vueltas se observa una sola carena, y a partir de la cuarta vuelta en adelante se observan dos; la inferior corresponde a la costilla espiral basal más externa. Abapicalmente a la carena la superficie de la conchilla es suavemente convexa, y está cubierta por al menos 7 costillas espirales algo aterrazadas que se encuentran tapadas por las vueltas posteriores excepto las últimas 2 a 4.

La abertura es tangencial simple, subcuadrangular con los ángulos muy redondeados, y el peristoma es delgado (figura 4-10). El labio externo es rectilíneo e inclina aproximadamente 45° con relación al eje de enroscamiento (figura 4.8), y el labio columelar es liso. La callosidad umbilical es delgada y lisa. La columela es arqueada y no presenta pliegues (figuras 4.10-11). No se ha encontrado material con opérculo. Protoconcha desconocida.

Dimensiones. Medidas tomadas como se indica en la figura 3. Rangos observados: L: 17,6 a 111 mm; A: 18 a 56,5 mm; Le: 10,2 a 81,4 mm; Ae: 15,1 a 54,4 mm; véanse diagramas en la figura 5.

Comentarios y comparaciones. La mayoría del material ilustrado de *Lithotrochus humboldtii* procede de diversas localidades de Chile y Perú, y se encuentra alojado en varios museos europeos. El Museo de Berlín (Alemania) posee numerosos ejemplares coleccionados de Chile en capas sinemurianas y pliensbachianas, provenientes de las colecciones efectuadas por A. Hillebrandt y M. Aberhan (Gründel, 2001). El material mencionado por Darwin (1846) fue depositado en el Museo Británico de Historia Natural (Londres), y el descrito por Bayle y Coquand (1851) fue alojado en la École des Mines de París. El único ejemplar de Argentina que había sido ilustrado hasta el momento (Burckhardt, 1902) se encuentra en el Museo de La Plata junto con los demás ejemplares tratados por ese autor (MLP 3898, 3900, 3901, 9539).

Lithotrochus humboldtii fue asignada en un principio al Cretácico por von Buch, d'Orbigny y Darwin. Sin embargo, Bayle y Coquand (1851) refirieron correctamente esta especie al Jurásico temprano, y notando la alometría marcada de la conchilla, reunieron ejemplares en distintas etapas de la ontogenia en la misma especie, criterio mantenido por Cossmann (1918).

Mörücke (1894), Burckhardt (1902) y Gründel (2001) distinguieron dos especies, *L. humboldtii* y *L. andinus*. Para Mörücke y Burckhardt, la diferencia entre ambas parece residir en la forma cónica y más baja de esta última, carácter que coincide con el de los

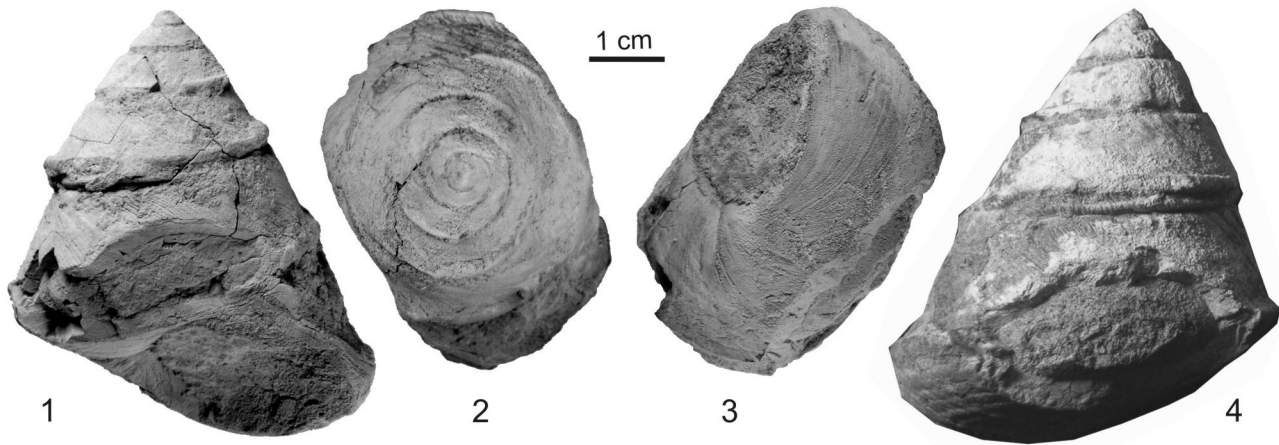


Figura 6. *Lithotrochus rothi* n. sp., escala = 1 cm / scale bar = 1 cm. 1-4, MLP 18506, holotipo, vistas apertural, apical, basal y lateral, sur del cerro Roth, Neuquén, Pliensbachiano tardío / holotype, apertural, apical, basal and lateral views, South of cerro Roth, Neuquén, late Pliensbachian.

ejemplares juveniles, por lo que ya Cossmann (1918) opinó que podían ser coespecíficos. Gründel (2001), en cambio, incluye diferencias en la ornamentación, menos marcada en *L. andinus*, e indica que ambas especies poseen una distribución bioestratigráfica discontinua (*L. humboldtii* en el Sinemuriano superior y *L. andinus* en el Pliensbachiano inferior). Esta última observación no coincide con los datos del material argentino, ya que *L. humboldtii* se extiende en nuestro país, sin dudas, entre el Sinemuriano temprano (Zona de *Agassicerias*) y el Pliensbachiano tardío (Zona de Disciforme).

Burckhardt (1902) refirió a *L. humboldtii* la mayoría de los siete ejemplares de Piedra Pintada coleccionados por S. Roth (MLP 3898, 3900, 3901, 9539), y mencionó que “algunos pocos ejemplares mal conservados poseen la ornamentación de *L. humboldtii* pero se distinguen por su forma cónica y menos alargada” refiriéndolos a *L. andinus*. De la observación del hipodigma de Burckhardt es evidente que esta última descripción corresponde a los dos ejemplares MLP 3900, uno de los cuales fue ilustrado, probablemente por error, como *L. humboldtii* en su lámina 4, figura 8 (figura 4.7), mientras que los demás ejemplares, “absolutamente idénticos a los figurados por Bayle y Coquand” no fueron ilustrados (son ilustrados aquí en las figuras 4.1-3, 4.14, 4.18-20). Esta confusión es, en realidad, intrascendente, ya que todos los ejemplares de Piedra Pintada coleccionados por Roth se incluyen aquí en una misma especie.

La presencia de *L. humboldtii* en la provincia de Chubut fue adelantada por Wahnish (1942); pero los ejemplares descritos e ilustrados por esa autora pertenecen a otro grupo de gastrópodos. Sin embargo, es probable que Wahnish tuviera material referible a esta especie, ya que *L. humboldtii* está presente en afloramientos del Jurásico Temprano de Chubut, representado por ejemplares, mal preservados, coleccionados por Piatnitzky en la región de Arroyo Pescado (MLP 18207, figura 4.21).

Junto con varios ejemplares de *L. humboldtii* de Mina Amolanas, Chile, Möricke (1894, p. 28-29, pl. 4, fig. 7) describió una nueva especie de *Trochus*, a la que llamó *T. andinus*. Material de Piedra Pintada fue referido a esta especie por Burckhardt (1902, p. 247, pl. 4, fig. 8), pero, como ya se ha dicho, todo el material que tuvo Burckhardt y el que fue coleccionado posteriormente de esa localidad puede referirse a *L. humboldtii*. Por otro lado, el material coleccionado por Aberhan en varias localidades de Chile fue primero referido a *L. humboldtii* (en Aberhan, 1992), y luego a *Lithotrochus? andinus* (en Aberhan, 1993). Sin acceso al material original de Möricke no es posible decidir si esta es una especie diferente o simplemente se trata de ejemplares no completamente desarrollados de *L. humboldtii*, por lo que se lo ha colocado en la sinonimia con interrogante sobre la base de las extensas colecciones de Piedra Pintada disponibles. En cambio Gründel (2001) refirió a la especie de Möricke, material del Pliensbachiano inferior de Chile, caracterizado por una costulación espiral menos marcada. Ese material chileno es también comparable a la nueva especie aquí descrita (véase más abajo).

La morfología general de la conchilla y el tipo de ornamentación de *L. humboldtii* son comparables a las de *Dimorphotectus chouberti* (Dubar) (Dubar, 1948, lám. 10, fig. 4-6; véase también Benhamou *et al.*, 2002, figs. 5, 11A, 11B), del Pliensbachiano de Marruecos y Algeria, pero el tamaño de ésta es significativamente menor y la base más aplanada. También se parecen a las de dos especies del Bajociano de Hungría: *Proconulus rimosus* Szabó (1981, lám. 1, figs. 9-12) y

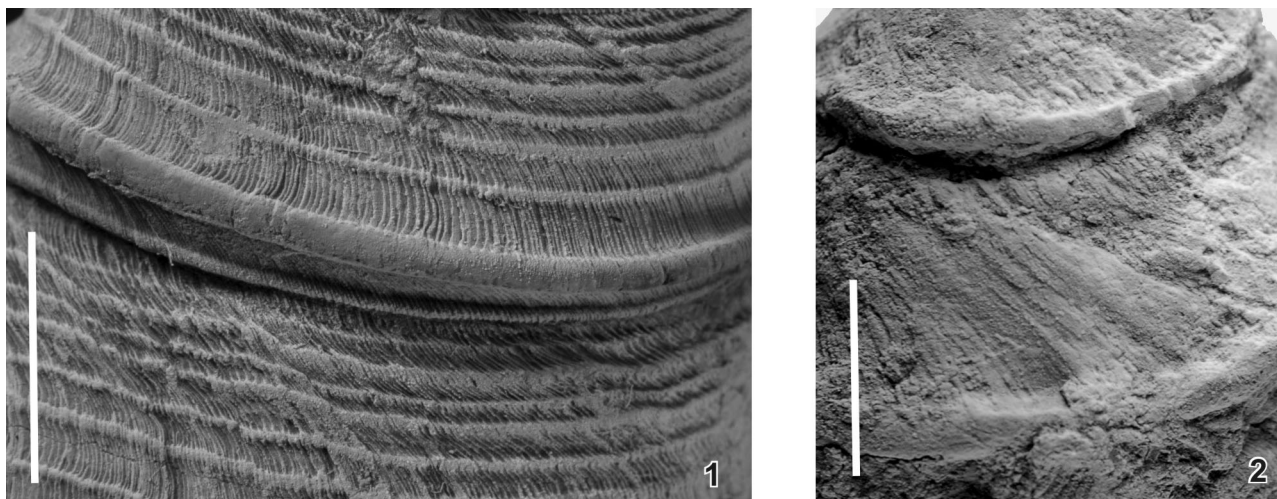


Figura 7. 1, *Lithotrochus humboldtii* (von Buch), MLP 3898b, detalle de la ornamentación, penúltima y última vueltas, Piedra Pintada, Neuquén, Pliensbachiano / *detail of ornament, two last whorls, Piedra Pintada, Neuquén, Pliensbachian*. **2, *Lithotrochus rothi*** n. sp., MLP 18506, detalle de la ornamentación, penúltima y última vueltas, sur del cerro Roth, Neuquén, Pliensbachiano tardío / *detail of ornament, two last whorls, South of cerro Roth, Neuquén, late Pliensbachian*. La barra mide 1 cm / *scale bar 1 cm*.

Proconulus baldensis Parona (en Szabó, 1992, lám. 1-4); sin embargo, ambas presentan un tamaño mucho menor, y la ornamentación espiral y la carena marginal se atenúan en las últimas vueltas. Por otro lado, *Proconulus rimosus* presenta una mayor convexidad en la superficie de las vueltas.

Es importante señalar que el tipo de crecimiento con migración de la sutura hacia la base de la conchilla en los ejemplares de mayor tamaño se ha observado en varias especies de *Proconulus*, como *Proconulus baldensis* Parona (en Szabó, 1992, lám. 1-4), del Bajociano de Europa; *P. (P.) jadaupuriensis* Das et al. (en Jaitly et al. 2000, pl. 4, figs. 3 a-b, 4 a-b); y *P. (P.) waganensis* Jaitly et al., 2000 (pl. 4, figs. 10 a-b), Bathoniano-Calloviano de India.

En cuanto a otras menciones del género *Trochus* s.l. para el Jurásico Temprano de Argentina, el material de Portezuelo Ancho y Cerro Puchenque en Mendoza y de Milla Michicó en Neuquén, que fue comparado con *T. perinanus* d'Orbigny (Behrendsen, 1891, p. 382; Behrendsen, 1922, p. 168; Burckhardt, 1900, p. 21, lám. 19, fig. 1-2, MLP 297 y 9528; Jaworski, 1915, p. 449; Jaworski, 1925, p. 113) probablemente corresponda a dos especies diferentes, ninguna de ellas pertenecientes al mismo grupo que *Lithotrochus*.

Lithotrochus rothi n. sp.

Figuras 6.1-4, 7.2

??001. *Lithotrochus andinus* (Möricke); Gründel (pág. 48, lám. 2, figs. 4.5).

Holotipo. MLP 18506, lomadas al sur del cerro Roth, Piedra Pintada, Neuquén (localidad C en figura 1.2), en capas referidas al AMEGHINIANA 45 (1), 2008

Pliensbachiano tardío (*Z. Fanninoceras*) por su contenido de amonites.

Diagnosis. *Lithotrochus* con flancos laterales sin costillas espirales, ornamentados solamente por lamelas de crecimiento prosoclinas, base con costillas aterrazadas espirales débiles.

Diagnosis. *Lithotrochus* with spire flanks lacking spiral ribs and only bearing prosocline growth lamellae, base with weak terraced spiral ribs.

Descripción. Conchilla de tamaño mediano (L= 55 mm), anónfala, gruesa, con abertura tangencial y enroscamiento dextrógiro, de forma cónica, alargada y troquiforme. La espira es alargada, presenta un alto levemente menor al de la última vuelta y está compuesta por 5 vueltas preservadas. Las vueltas son de perfil lateral plano, presentando poca convexidad. Se observa que la última vuelta de la conchilla está menos superpuesta con las vueltas precedentes. La superficie de la base es levemente convexa. Las suturas están bien marcadas, y migran hacia la base de la conchilla. Externamente, presenta sólo finas líneas colabiales prosoclinas en los flancos (figura 7.2). La ornamentación espiral está limitada a la base de la conchilla, y se compone de cordones espirales débiles algo aterrazados. En la última vuelta, y adapicalmente a la sutura, se observa una carena o costilla espiral fuertemente marcada, periférica y sobresaliente, limitada en su base por un profundo surco espiral. Abertura subcuadrangular redondeada, discontinua, callo columelar delgado y liso. No se ha encontrado material con opérculo y la protoconcha es desconocida.

Dimensiones. En mm: L: 55,1; Le: 41,2; A: 48,9; Ae: 40,7.

Comparaciones. *Lithotrochus rothi* se diferencia de *L. humboldtii* por carecer de ornamentación espiral en los flancos laterales de las vueltas y por poseer una conchilla más espesa a un tamaño equivalente. Las líneas finas colabiales son, en cambio, muy similares en ambas especies, así como la forma general de la conchilla y los detalles de la abertura.

Distribución geográfica y cronoestratigráfica

El género *Lithotrochus* es endémico para América del Sur (Cossmann, 1918; Hillebrandt, 1980), donde alcanza una amplia distribución latitudinal (figura 1), desde probablemente el norte de Perú hasta el centro de la provincia de Chubut, Argentina. Von Buch (1839) indica que su material proviene de San Felipe, Jaén, Cajamarca, Perú. La posibilidad de un error en la indicación de esta localidad fue discutida por Gründel (2001, p. 48). El género ha sido luego registrado en numerosas localidades del norte y centro de Chile, en algunas de las cuales es abundante (d'Orbigny, 1842; Darwin, 1846; Bayle y Coquand, 1851; Conrad, 1855; Burmeister y Giebel, 1861; Möricke, 1894; Hillebrandt, 1980; Gründel, 2001), especialmente en depósitos sinemurianos. En cambio en Argentina el rango bioestratigráfico es más amplio, desde el Sinemuriano temprano (Zona de *Agassiceras*) en el sur de la provincia de Mendoza hasta el Pliensbachiano tardío (Zona de *Fanninoceras*) en Neuquén y Chubut.

Paleoecología

En Argentina *Lithotrochus humboldtii* se encuentra exclusivamente en facies sublitorales, y siempre asociada a una variada fauna de bivalvos epifaunales e infaunales superficiales de gran tamaño, como distintas especies de *Weyla*, *Cardinia*, *Actinostreon*, arcoideos y pteroeideos (cuadro 1). Además es común encontrarlo en localidades donde hay facies coralígenas, aunque nunca se halla en los mismos niveles que las acumulaciones de corales coloniales propiamente dichas. En la región de Piedra Pintada las especies de *Lithotrochus* integran la biofacies A2 (Damborenea *et al.*, 1975), caracterizada por su alta diversidad faunística y de formas de vida, en la cual se han reconocido algunas formaciones biostromales o pequeños biohermas de cnidarios. Aberhan (1992, p. 24; 1993) mencionó a *Lithotrochus* formando parte de sus asociaciones de *Gervillia araucana* y *Parallelodon* sp. A, ambas del Sinemuriano tardío.

Se sabe poco de sus relaciones con otros organismos, aunque las grandes valvas de estos gastrópodos pueden servir de base para la fijación de otros inver-

tebrados, como las ostras referidas a *Nanogyra*? cf. *auricularis* (Münster) e ilustradas por Malchus y Aberhan (1998, fig. 3.4-5). Algunas conchillas presentan pequeñas perforaciones (figura 4.11) producidas por organismos epizoicos perforantes.

Las conchillas juveniles de *Lithotrochus* poseen abertura tangencial y alto de la espira intermedio, es decir, son típicamente troquiformes (figura 5). Estas características contribuyen a bajar el centro de gravedad de la conchilla, haciendo que la misma sea fácil de transportar llevando el eje de enroscamiento con alto ángulo respecto del sustrato. Sin embargo, el aumento rápido de la tasa de traslación a lo largo del eje de enroscamiento y una leve disminución de la tasa de expansión de la base del cono en los adultos produce conchillas cirtoconoides (o glauconiformes *sensu* Cossmann, 1918). La consecuente variación de forma, sumada al gran peso de la espesa conchilla adulta, seguramente cambia las propiedades de la conchilla cuando se la considera como una carga a transportar, y en este caso podría resultar en una disminución de la movilidad o un cambio con la manera de desplazarse. Seguramente en los ejemplares mayores la conchilla se orientaría en vida con un ángulo más bajo del eje de enroscamiento con relación al sustrato, e indicaría un leve cambio en la forma de vida de estos gastrópodos con la edad, tal vez relacionado con los lugares donde obtenían alimentos (Cain, 1977). En varios tróquidos vivientes de gran tamaño y arquitectura de la conchilla similar (como *Trochus virgatus* Gmelin) se observa un leve aumento de la tasa de traslación a lo largo del eje de enroscamiento, pero nunca en la medida en que esto se produce en *Lithotrochus*.

Las especies vivientes del grupo que poseen conchillas de gran tamaño y arquitectura similar a las de *Lithotrochus* son habitantes frecuentes de fondos de grano grueso y hasta firmes en ambientes de arrecifes tropicales, es decir que habitan en aguas poco profundas, bien oxigenadas e iluminadas y son herbívoros.

Agradecimientos

Agradecemos especialmente a A. Riccardi y M. Manceñido por su colaboración en las tareas de campo y en la identificación de la fauna asociada de cefalópodos y braquiópodos respectivamente. M. Griffin y M. Manceñido han discutido con nosotros diversos aspectos relacionados con este trabajo. Finalmente, J. Szabó, J. Gründel y C. Hickman proveyeron bibliografía fundamental para la investigación. Este trabajo ha sido en parte financiado por subsidios del CONICET (PIP 2702/00 y 5635/05).

Bibliografía

- Aberhan, M. 1992. Paläoökologie und zeitliche Verbreitung benthischer Faunengemeinschaften im Unterjura von Chile. *Beringeria* 5: 1-174.

- Aberhan, M. 1993. Benthic macroinvertebrate associations on a carbonate-clastic ramp in segments of the Early Jurassic back-arc basin of northern Chile (26-29° S). *Revista Geológica de Chile* 20: 105-136.
- Bayle, E. y Coquand, H. 1851. Mémoire sur les Fossiles recueillis dans le Chili par M. Ignace Domeyko et sur les terrains auxquels ils appartiennent. *Mémoires de la Société Géologique de France*, ser. 2, 4: 1-47.
- Behrendsen, O. 1891. Zur Geologie des Ostabhanges der argentinischen Cordillere. Teil I. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 43: 369-420.
- Behrendsen, O. 1922. Contribución a la geología de la pendiente oriental de la Cordillera Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias* (Córdoba), 7: 161-227.
- Benhamou, M., Conti, M.A., Elmi, S. y Monari, S. 2002. Étude paléontologique et dynamique d'un intervalle condensé à gastropodes dans les calcaires à grands bivalves du Pliensbachien (Ouarsenis, Algérie). *GeoActa* 1: 139-152.
- Buch, L. de. 1839. *Pétrifications recueillies en Amérique par Mr. Alexandre de Humboldt et par Mr. Charles Degenhardt*. Imprimerie Acad. Roy. Scie., Berlin: 1-22.
- Burckhardt, C. 1900. Profils géologiques transversaux de la Cordillère Argéntino-Chilienne. Stratigraphie et tectonique. *Anales del Museo de La Plata, Sección Geología y Mineralogía* 2: 1-136.
- Burckhardt, C. 1902. Le Lias de la Piedra Pintada (Neuquén). III. Sur les fossiles marines du Lias de la Piedra Pintada, avec quelques considérations sur l'âge et l'importance du gisement. *Revista del Museo de La Plata* 10: 243-249.
- Burmeister, H. y Giebel, C. 1861. Die Versteinerungen von Juntas im Thal des Rio de Copiapó. *Abhandlungen Naturforschenden Gesellschaft in Halle* 6: 1-34.
- Cain, A.J. 1977. Variation in the spire index of some coiled gastropod shells, and its evolutionary significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 277: 377-428.
- Conrad, T.A. 1855. Remarks on the fossil shells from Chile, collected by Lieut. Gillis, with descriptions of the species. *U.S. Naval Astronomical expedition to the Southern Hemisphere, during the years 1849-'50-'52*. Vol. II, Appendix H (Paleontology): 282-286.
- Cossmann, M. 1918. *Essais de paléoconchologie comparée*, 11. Edición del autor, Paris, 388 p.
- Damborenea, S.E. 1987a. Early Jurassic Bivalvia of Argentina. Part 1: Stratigraphical Introduction and Superfamilies Nuculanacea, Arcacea, Mytilacea and Pinnacea. *Palaeontographica A* 199: 23-111. Pl. 1-4.
- Damborenea, S.E. 1987b. Early Jurassic Bivalvia of Argentina. Part 2: Superfamilies Pteriacea, Buchiacea and part of Pectinacea. *Palaeontographica A* 199: 113-216.
- Damborenea, S.E. 2002. Early Jurassic bivalves from Argentina. Part 3: Superfamilies Monotoidea, Pectinoidea, Plicatuloidea and Dimyoidea. *Palaeontographica A* 265: 1-119.
- Damborenea, S.E., Manceñido, M.O. y Riccardi, A.C. 1975. Biofacies y estratigrafía del Liásico de Piedra Pintada, Neuquén, Argentina. 1° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Tucumán), *Actas* 2: 173-228.
- Darwin, C. 1846. *Geological observations on South America. Being the third part of the geology of the voyage of the Beagle, under the command of Capt. Fitzroy, R.N. Smith, Elder and Co.*, Londres, 279 p.
- Dubar, G. 1948. Etudes paléontologiques sur le Lias du Maroc. La fauna Domérienne du Djebel Bou-Dahar, près de Béni-Tajjite. Etude suivie de celle de quelques Mollusques d'autres gisements marocains. *Notes et Mémoires, Service Géologique du Maroc* 68: 1-250.
- Feruglio, E. 1934. Fossili Liassici della Valle del Rio Genua (Patagonia). *Giornale di Geologia, Annali del R. Museo Geologico di Bologna*, ser. 2, 9: 1-64.
- Fischer, P. 1880-1887. *Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie Conchyliologique ou Histoire Naturelle des Mollusques Vivants et Fossiles*. Librairie F. Savy, Paris, xxv + 1369 pp.
- Fucini, A. 1898. Sopra alcuni fossili di Cañarcillo nel Chili esistenti nel Museo Paleontológico Pisano. *Bollettino della Società Geologica Italiana* 17: 1-6.
- Gründel, J. 2000. Archaeogastropoda aus dem Dogger Norddeutschlands und des nordwestlichen Polens. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen* E34: 205-253.
- Gründel, J. 2001. Gastropoden aus dem Jura der südamerikanischen Anden. *Paläontologie, Stratigraphie, Fazies* 9; *Freiberger Forschungshefte C* 492: 43-84
- Hickman, C.S. 1996. Phylogeny and patterns of evolutionary radiation in trochoidean gastropods. En: J. Taylor (ed.), *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca*, Oxford University Press, London, pp. 177-198.
- Hickman, C.S. y McLean, J.H. 1990. Systematic revision and suprageneric classification of trochacean gastropods. *Science Series Natural History Museum of Los Angeles County* 35: 1-169.
- Hillebrandt, A. von. 1980. Paleozoogeografía de Jurásico marino (Lias hasta Oxfordiano) en Suramérica. *Deutsche Forsch. and Instituto de Colaboración Científica*, pp. 123-134.
- Hillebrandt, A. von. 1990. Der Untere Jura im Gebiet des Rio Atuel (Provincia Mendoza, Argentinien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 181: 143-157.
- Jaitly, A.-K., Szabó, J. y Fürsich, F.T. 2000. Contributions to the Jurassic fauna of Kachchh, western India. VII. The gastropod fauna. Part I. Pleurotomarioidea, Fissurelloidea, Trochoidea and Eucycloidea. *Beringeria* 27: 31-61.
- Jaworski, E. 1915. Beiträge zur Kenntnis des Jura in Süd-Amerika. Teil II. Spezieller, paläontologischer Teil. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 40: 364-456.
- Jaworski, E. 1925. Contribución a la paleontología del Jurásico Sudamericano. *Publicación de la Dirección General de Minería, Geología e Hidrología, sección Geología* 4: 1-160.
- Jaworski, E. 1926a. La fauna del Lias y Dogger de la Cordillera Argentina en la parte meridional de la provincia de Mendoza. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias* (Córdoba) 9: 137-316.
- Jaworski, E. 1926b. Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie des Lias, Doggers, Tithons und der Unterkreide in der Kordilleren im Süden der Provinz Mendoza (Argentinien). Teil I. Lias und Dogger. *Geologische Rundschau* 17a: 373-427.
- Knight, J.B., Cox, L.R., Keen, A.M., Smith, A.G., Batten, R.L., Yochelson, E.L., Ludbrook, N.H., Robertson, R., Yonge, C.M. y Moore, R.C. 1960. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part I. Mollusca* 1. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence, 351 pp.
- Malchus, N. y Aberhan, M. 1998. Transitional gryphaeate/exogyrate oysters (Bivalvia: Gryphaeidae) from the Lower Jurassic of northern Chile. *Journal of Paleontology* 72: 619-631.
- Manceñido, M.O. 1981. A revision of Early Jurassic Spiriferinidae (Brachiopoda) from Argentina. En: W. Volkheimer y E.A. Musacchio (eds.), *Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, 2. Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico. Buenos Aires, pp. 625-659.
- Manceñido, M.O. 1991. The succession of Early Jurassic brachiopod faunas from Argentina: correlations and affinities. En: D.I. MacKinnon, D.E. Lee y J.D. Campbell (eds.), *Brachiopods through Time*, Proceedings of the 2nd. International Brachiopod Congress, Dunedin, 1990. A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 397-404.
- Matthews, S.C. 1973. Notes on open nomenclature and on synonymy lists. *Palaeontology* 16: 713-719.
- Monari, S., Conti, M.A. y Szabó, J. 1996. Evolutionary systematics of Jurassic Trochoidea: the family Colloniidae and the Subfamily Proconulidae. En: J. Taylor (ed.), *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca*. Oxford University Press, Oxford, pp. 199-204.
- Mörücke, W. 1894. Versteinerungen des Lias und Unteroolith von Chile. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, B.B.* 9: 1-100.
- d'Orbigny, A. 1842. *Voyage dans l'Amérique méridionale (le Brésil, la République orientale del'Uruguay, la République Argentine, la*

- Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivie, la République du Pérou) exécuté pendant les années 1826-1833. Bertrand, Paris-Levrault, Strasbourg. Tome 3 Géologie: 1-290; 3 Paléontologie: 1-188, pl. 1-22.
- d'Orbigny, A. 1842-1843. *Paléontologie Française. Terrains Crétacés. II. Gastropodes*. FR. Victor Masson, Paris. 456 pp.
- d'Orbigny, A. 1850-1860. *Paléontologie Française. Terrain Jurassique. II. Gastropodes*. FR. Victor Masson, Paris. 867 pp.
- Ponder, W.F. y Lindberg, D.R. 1996. Gastropod phylogeny - challenges for the 90's. En: J.D. Taylor (ed.), *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca*. Oxford University Press (Oxford), pp. 135-154.
- Ponder, W.F. y Lindberg, D.R. 1997. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 119: 83-265.
- Riccardi, A.C., Damborenea, S.E., Manceñido, M.O. y Ballent, S.C., 1991. Hettangian and Sinemurian biostratigraphy of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 4: 159-170.
- Riccardi, A.C., Damborenea, S.E., Manceñido, M.O. y Ballent, S.C., 2000 (1999). El Jurásico y Cretácico de la Cordillera Principal y la Cuenca Neuquina. 3. Bioestratigrafía. In: R. Caminos (ed.), *Geología Argentina*, Instituto de Geología y Recursos Minerales (Buenos Aires), Anales 29: 419-432.
- Romero P.L., Aldana A.M., Rangel Z.C., Villavicencio R.E. y Ramírez A.J. 1995. Fauna y flora fósil del Perú. *Instituto Geológico Minero y Metalúrgico (Perú), Serie D: Estudios Especiales. Boletín* 17, 331 p.
- Salvini-Pläwen, L.V. 1980. A reconsideration of systematics in the Mollusca (phylogeny and higher classification). *Malacologia* 19: 249-278.
- Szabó, J. 1981. Lower and Middle Jurassic Gastropods from the Bakony Mountains (Hungary). Part III. Patellacea and Trochacea (Archaeogastropoda). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 73: 55-67.
- Szabó, J. 1992. Parasite traces on a Bajocian gastropod. *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica* 15: 105-114.
- Thiele, J. 1924. Revision des Systems der Trochacea. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* 11: 47-74.
- Wagner, P.J. y Erwin, D.H. 2006. Patterns of convergence in general shell form among Paleozoic gastropods. *Paleobiology* 32: 316-337.
- Wahnish, E. 1942. Observaciones geológicas en el Oeste del Chubut. Estratigrafía y fauna del Liásico en los alrededores del río Genua. *Boletín, Servicio Geológico Nacional* (Buenos Aires) 51: 1-73.
- Weaver, C. 1931. Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of West Central Argentina. *Memoir, University of Washington* 1: 1-469.
- Windhausen, A. 1931. *Geología Argentina. Segunda parte: Geología Histórica y Regional del Territorio Argentino*. Talleres Casa Jacobo Peuser, Ltda. Buenos Aires, 646 pp.

Recibido: 10 de mayo de 2007.

Aceptado: 4 de diciembre de 2007.