



Microgasterópodos terrestres (Charopidae) del Eoceno Medio de Gran Barranca (Patagonia Central, Argentina)

Sergio E. MIQUEL¹ y Eduardo S. BELLOSI²

Abstract. MIDDLE EOCENE LAND MICROGASTROPODS (CHAROPIDAE) FROM GRAN BARRANCA (CENTRAL PATAGONIA, ARGENTINA). New land microgastropods Charopidae were found in the Rosado carbonate paleosol (late Middle Eocene, Mustersan South American Land Mammal Age), of the Sarmiento Formation at the Gran Barranca locality (Chubut province, Argentina). The most ancient fossils of *Rotadiscus* and *Lilloiconcha* and the first Eocene record of *Radiodiscus* are described. Most of the fossil taxa are compared with extant species (*Rotadiscus amancaezensis* (Hidalgo), *Stephadiscus celinae* (Hylton Scott), *Radiodiscus riochicoensis* Crawford and *Lilloiconcha gordurasensis* (Thiele)), and hence they would be their first fossil record. The high diversity of the assemblage (7 species) is unusual for a single bed, and it is comparable to the more diverse recent South American microgastropod faunas. The gastropod assemblage of the Rosado paleosol is similar to present-day northwestern Patagonia association, and indicates a humid and cold-temperate climate. Such conditions would have change during the late pedogenesis stage (Late Eocene) towards a dry climate. The abundance of the specimens and the preservation of their delicate sculptures reflect appropriate conditions for preservation related to soil carbonate cementation.

Resumen. Nuevos microgasterópodos terrestres Charopidae se suman al conjunto hallado en el paleosuelo carbonático Rosado (Eoceno Medio alto, Edad mamífero Mustersense) de la Formación Sarmiento en la localidad de Gran Barranca (Chubut, Argentina). Se describen los primeros fósiles de *Rotadiscus* y *Lilloiconcha* y el primero eoceno de *Radiodiscus*. Muchas de las especies registradas son comparadas con especies recientes (*Rotadiscus amancaezensis* (Hidalgo), *Stephadiscus celinae* (Hylton Scott), *Radiodiscus riochicoensis* Crawford y *Lilloiconcha L. gordurasensis* (Thiele)), de modo que, de confirmarse su co-especificidad, resultarían sus primeros registros fósiles. El conjunto de siete especies, además de tres taxones determinados a nivel genérico, es un valor muy elevado para asociaciones de microgasterópodos en un solo nivel fosilífero, semejante al de los ambientes actuales de mayor diversidad de América del Sur. Esta fauna fósil, comparable en composición a la actual del noroeste de la Patagonia, indicaría que a fines del Eoceno Medio habría prevalecido en la región estudiada un clima húmedo y templado-frío. Tales condiciones debieron modificarse durante la etapa tardía de la pedogénesis (Eoceno Tardío), cuando se habría instaurado un clima seco. Los detalles de microesculturación y la abundancia de ejemplares revelan condiciones ambientales que favorecieron la preservación, relacionadas con la cementación carbonática del suelo.

Key words. Microgastropods. Charopidae. Eocene. Patagonia. Gran Barranca. Sarmiento Formation.

Palabras clave. Microgasterópodos. Charopidae. Eoceno. Patagonia. Gran Barranca. Formación Sarmiento.

Introducción

Los microgasterópodos Charopidae constituyen una fracción importante de la fauna del suelo, presentes en casi todos los ambientes. Viven en la mayor parte de América, Polinesia, Australia, Nueva Zelanda, Nueva Caledonia, Tasmania, Nueva Guinea y Sudáfrica (Zilch, 1960; Solem, 1981). Los más antiguos registros conocidos de la familia corresponden al Grupo Baqueró del Cretácico Inferior (Morton,

1999) y a la Formación Sarmiento del Eoceno-Mioceno (Bellosi *et al.* 2002; Miquel y Bellosi, 2004) de la Argentina.

En los Charopidae la conchilla presenta un conjunto notable de rasgos que facilita la identificación de géneros y especies. Además de los caracteres clásicos analizados en gasterópodos (relación entre altura y diámetro mayor, tamaño del ombligo, forma y disposición de la abertura), se agrega la presencia de costillas axiales y/o espirales en la proto- y teleoconcha, en diferentes combinaciones, número y grado de desarrollo. También suele aparecer un diseño muy suave de incisuras espirales; en algunos casos, la protoconcha es lisa, y pueden aparecer estructuras calcáreas (dientes o lamelas) en las paredes internas de la conchilla, ya sea en estadios juveniles o en el adulto.

¹División Invertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Av. Ángel Gallardo 470, 1405 Buenos Aires, Argentina. semsnail@yahoo.com.ar

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET); División Icnología, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Av. Ángel Gallardo 470, 1405 Buenos Aires, Argentina. ebellosi@sei.com.ar

En esta contribución se da a conocer un conjunto de estos pequeños gasterópodos colectados en la Formación Sarmiento (Paleógeno), localidad de Gran Barranca (Chubut, Argentina) (figura 1), cerca del lugar de hallazgos previos (Bellosi *et al.*, 2002; Miquel y Bellosi, 2004).

Materiales y métodos

Los fósiles estudiados provienen en su mayoría del lavado de sedimentos excavados del estrato portador (nivel Rosado). Los ejemplares ilustrados fueron fotografiados en el Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (modelo Philips XL 30 TMP). Las abreviaturas utilizadas en el texto son: a: altura; d: diámetro mayor; ANSP: *The Academy of Natural Sciences* (Philadelphia); CNP-PiIc: Centro Nacional Patagónico, Paleontología de Invertebrados e Icnología; MACN-In: Museo Argentino de Ciencias Naturales (Invertebrados); MLP: Museo de La Plata; MNHN: *Museum national d'Histoire naturelle* (Paris); y ZMB: *Humboldt-Universität zu Berlin*.

Aquí se sigue el ordenamiento taxonómico básico de Zilch (1960) y Solem (1978, 1983), asignándosele a la familia Charopidae un sentido amplio, en la que se incluye a la subfamilia Helicodiscinae Pilsbry *in* Baker (1927).

Marco geológico

La Formación Sarmiento (Eoceno Medio - Mioceno Inferior) es una sucesión piroclástica de materiales finos primarios y retrabajados, extensamente distribuidos en la Patagonia central y septentrional de Argentina. Los afloramientos de su localidad tipo, Gran Barranca (figura 1), borde sur del lago Colhue Huapi (Chubut), resultan ser el más completo registro continental del Cenozoico medio de América del Sur (Madden *et al.*, 2003) y posiblemente del hemisferio austral. En ellos se preservan varias y abundantes faunas de mamíferos que constituyen los patrones sudamericanos. La Formación Sarmiento se acumuló, con algunas interrupciones durante aproximadamente 25 m.a., sobre amplias planicies loésicas, por medio de procesos eólicos y fluviales, habiendo sido sus depósitos frecuentemente edafizados (Spalletti y Mazzoni, 1979; Bellosi y Genise, 2004).

Los ejemplares fósiles aquí estudiados provienen de un potente calcrete macizo y endurecido de color rosa (nivel Rosado) de la Formación Sarmiento (véase perfil en Bellosi *et al.*, 2002), expuesto en el sector oriental (perfil M) de Gran Barranca. El estrato fosilífero es estratigráficamente equivalente al descripto AMEGHINIANA 44 (1), 2007

en el perfil II de la misma localidad (Bellosi *et al.*, 2002), en virtud de las similitudes litológicas, paleopedológicas e icnológicas. Asimismo, la presencia en ambos perfiles de *Stephanoda? mazzonii* y *Gyrocochlea? sp. cf. G.? mirabilis* (cuyas abundancias relativas en conjunto representan el 68% de los ejemplares), permitiría corroborar la correlación señalada. Este nivel carbonático representa una paleosuperficie de prolongada exposición subaérea. En razón de estos rasgos y sus relaciones estratigráficas dentro de la Formación Sarmiento, se considera que su tope corresponde a una discordancia no erosiva, en este caso, un límite secuencial. En contribuciones anteriores (Bellosi *et al.*, 2002; Miquel y Bellosi, 2004), el mismo fue considerado el nivel basal del Miembro Puesto Almendra, de acuerdo a la subdivisión estratigráfica de Spalletti y Mazzoni (1979). Sin embargo, estudios multidisciplinarios en desarrollo resultarán, probablemente, en su reasignación como una subunidad litoestratigráfica, distinguible de los restantes miembros de la Formación Sarmiento. El nivel Rosado incluye, en el perfil II, vertebrados de la Edad Mamífero (SALMA) Mustersense. Las dataciones radimétricas Ar/Ar indican una antigüedad de $37,86 \pm 0,4$ Ma (Bellosi, *et al.*, 2002), es decir, Eoceno medio alto.

Paleontología sistemática

Clase GASTROPODA Cuvier, 1797
Orden STYLOMATHOPHORA Schmidt, 1855
Familia CHAROPIDAE Hutton, 1884

Género *Lilloiconcha* Weyrauch, 1965

Especie tipo. *Austrodiscus superbus tucumanus* Hylton Scott, 1963; por designación original.

Lilloiconcha sp. cf. *L. gordurasensis* (Thiele, 1927)
Figuras 2.A-B

cf. 1927. *Endodonta gordurasensis* Thiele: 321, lám. 26, fig. 19.

cf. 1963. *Austrodiscus golbachii* Hylton Scott: 51, fig. 2.

cf. 2004. *Zilchogyra gordurasensis* (Thiele); Miquel *et al.*: 930.

cf. 2005. *Lilloiconcha gordurasensis* (Thiele); Hausdorf: 2804, figs. 3, 8, 9, 21, 22.

Descripción. Conchilla pequeña, cónica baja; $4 \frac{3}{4}$ vueltas convexas y escalonadas; ombligo de, aproximadamente, un tercio respecto del diámetro mayor; abertura subredondeada; sutura muy profunda y acanalada; vueltas adultas con vestigios de costillas, algo irregularmente espaciadas. Dimensiones del ejemplar ilustrado: d: 2,6 mm; a: 1,5 mm.

Repositorio. CNP-PiIc 191 (1 ejemplar); CNP-PiIc 192 (3 ejemplares).

Procedencia geográfica. Gran Barranca, sur del lago

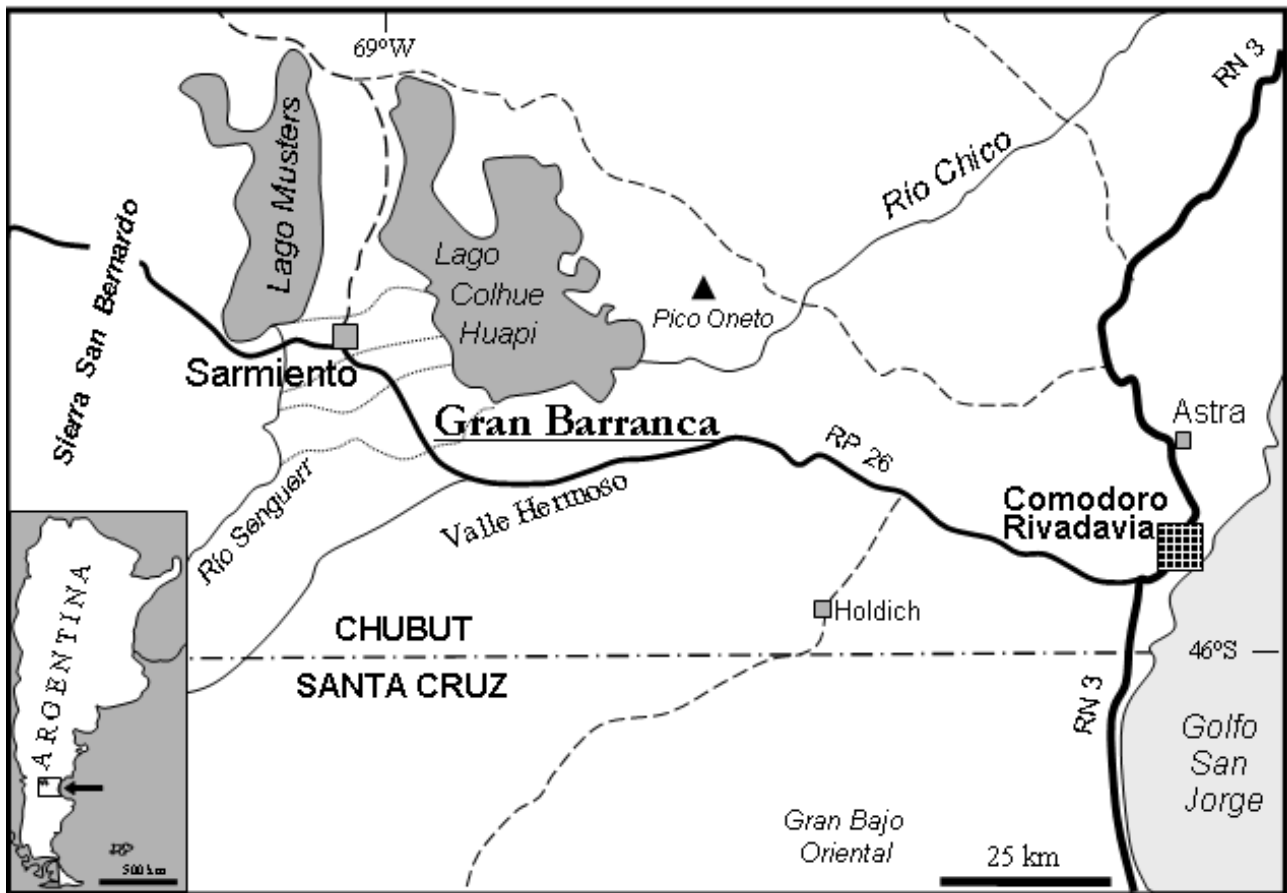


Figura 1. Ubicación geográfica de la localidad de Gran Barranca, al sur del lago Colhue Huapi (provincia del Chubut) / location of the Gran Barranca, south of the Colhue Huapi lake (Chubut province).

Colhue Huapi (45° 43' 25" S - 68° 40' 40" O), perfil M. provincia del Chubut, Argentina.

Procedencia estratigráfica y edad. Nivel Rosado (Eoceno medio alto), Formación Sarmiento.

Observaciones. Éste sería el primer registro fósil de la especie. Se distingue de otras especies fósiles por sus vueltas escalonadas y su esculturación de costillas axiales más separada que en *Radiodiscus* sp. cf. *R. riochicoensis*. Los ejemplares tipos de *E. gordurasensis* (Tipo ZMB 90.828) y *A. golbachii* (Holotipo MLP 10.953) responden tanto en estructura como en dimensiones a los especímenes fósiles aquí descriptos. *L. gordurasensis* vive en selvas tropicales y subtropicales de Argentina (Tucumán), Colombia (Boyacá, Cundinamarca), Paraguay (Guayrá) y sur de Brasil (Minas Gerais, Rio Grande do Sul).

Género *Stephanoda* Albers, 1860

Especie tipo. *Helix dissimilis* d'Orbigny, 1835; por designación original.

Stephanoda? mazzonii Miquel y Bellosi, 2004
Figuras 2.C-D

2004. *Stephanoda? mazzonii* Miquel y Bellosi: 111, figs. 1.A-D.

Descripción. Conchilla de tamaño pequeño, discoide; con espira poco desarrollada, con hasta 4 $\frac{3}{4}$ vueltas convexas; sección transversa de la última vuelta estrecha, lunada, diagonal; ombligo profundo, escasamente perspectivo, casi tubular y algo estrecho, que ocupa 30% de la longitud máxima; sutura impresa; abertura sin descendimiento; ápice obtuso, no prominente. Dimensiones de los ejemplares ilustrados. C: d: 2,8 mm; a: 1,4 mm. D: d: 3,6 mm; a: 2,0 mm.

Repositorio. CNP-PILc 193 (1 ejemplar); CNP-PILc 194 (1 ejemplar); CNP-PILc 195 (17 ejemplares).

Procedencia geográfica. Gran Barranca, sur del lago Colhue Huapi (45° 43' 25" S - 68° 40' 40" O), perfil M. provincia del Chubut, Argentina.

Procedencia estratigráfica y edad. Nivel Rosado (Eoceno medio alto), Formación Sarmiento.

Observaciones. Se diferencia de las restantes especies fósiles encontradas en este yacimiento porque su conchilla carece de ornamentación regular y por sus vueltas más amplias. Es la especie más abundante de la asociación fósil aquí estudiada y exclusiva de Patagonia central.

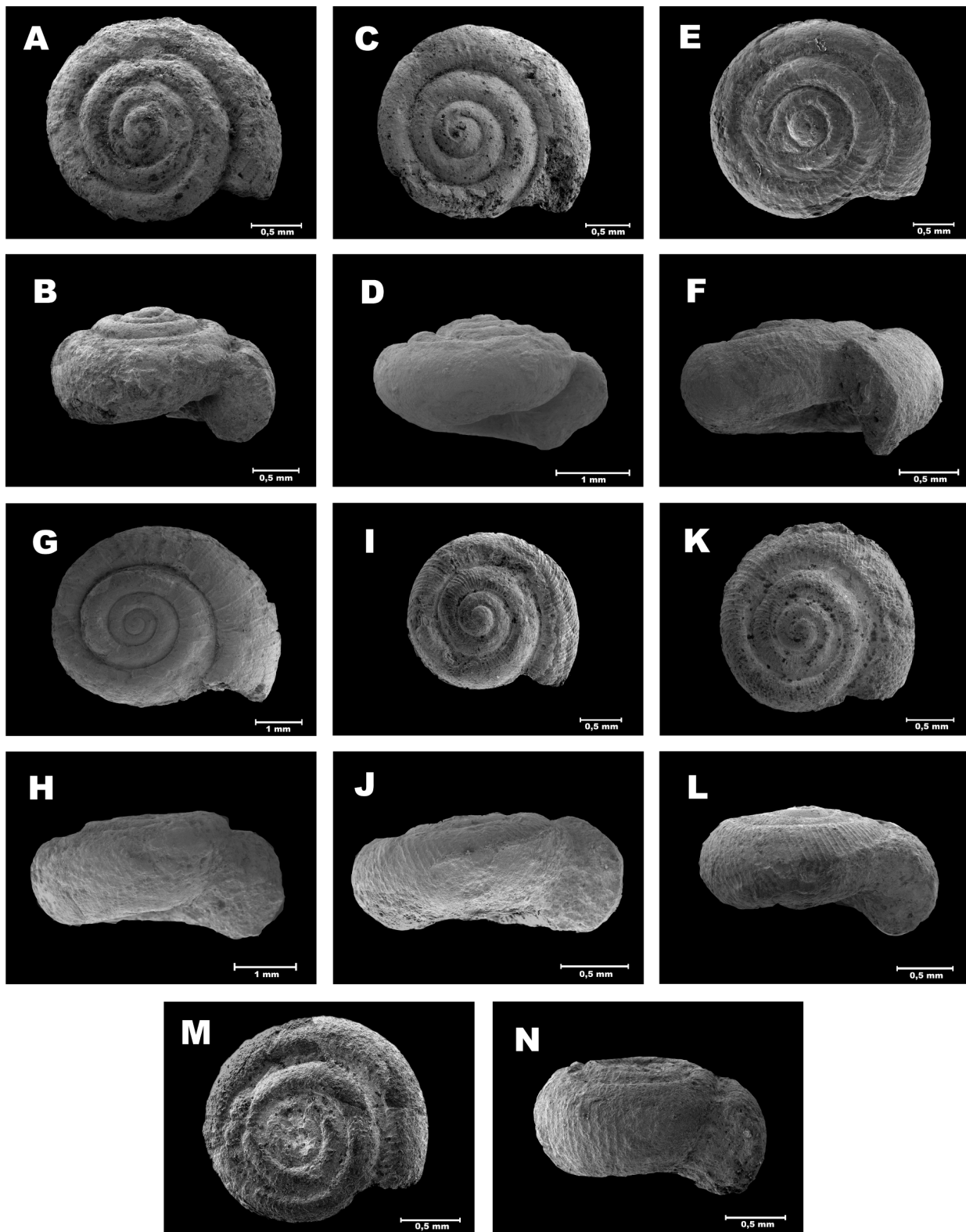


Figura 2. Microgasterópodos eocenos del Nivel Rosado (Formación Sarmiento) / *Eocene microgastropods from the Rosado Bed (Sarmiento Formation).* A-B, *Lilloiconcha* sp. cf. *L. gordurasensis* (Thiele, 1927), CNP-PIlc 191, vistas apical y apertural / *apical and apertural views*; C-D, *Stephanoda?* *mazzonii* Miquel y Bellosi, 2004, C, CNP-PIlc 193, vista apical / *apical view*, D, CNP-PIlc 194, vista apertural / *apertural view*; E-F, *Stephadiscus* sp. cf. *S. celinae* (Hylton Scott, 1969), CNP-PIlc 196, vistas apical y apertural / *apical and apertural views*; G-H, *Gyrocochlea?* sp. cf. *G.? mirabilis* (Hylton Scott, 1968b); G, CNP-PIlc 200, vista apical / *apical view*; H, CNP-PIlc 201, vista apertural / *apertural view*; I-J, *Radiodiscus* sp. cf. *R. riochicoensis* Crawford, 1939; I, CNP-PIlc 203, vista apical / *apical view*; J, CNP-PIlc 204, vista apertural / *apertural view*; K-L, *Stephadiscus* sp., CNP-PIlc 198, vistas apical y apertural / *apical and apertural views*; M-N, *Rotadiscus* sp. cf. *R. amancaezensis* (Hidalgo, 1869), CNP-PIlc 206, vistas apical y apertural / *apical and apertural views*.

Género *Stephadiscus* Hylton Scott, 1981

Especie tipo. *Helix* (*Pyramidula*) *lyrata* Couthouy in Gould, 1846 por designación original.

Stephadiscus sp. cf. *S. celinae* (Hylton Scott, 1969)
Figuras 2.E-F

cf. 1969. *Stephanoda celinae* Hylton Scott: 59, fig.1.

cf. 1981. *Stephadiscus celinae* (Hylton Scott); Hylton Scott: 125.

Descripción. Conchilla orbicular, ligeramente abovedada; 4 ½ vueltas convexas, sutura canaliculada; ombligo muy abierto, alcanzando al tercio del diámetro total; abertura subcircular, oblicua; labio simple de extremos separados; costillas radiales post-embriónicas irregularmente espaciadas entre las que aparecen otras costillas débiles y líneas de crecimiento.

Dimensiones del ejemplar ilustrado. d: 2,9 mm; a: 1,3 mm.

Repositorio. CNP-PILc 196 (1 ejemplar); CNP-PILc 197 (1 ejemplar).

Procedencia geográfica. Gran Barranca, sur del lago Colhue Huapi (45° 43' 25" S - 68° 40' 40" O), perfil M. Provincia del Chubut, Argentina.

Procedencia estratigráfica y edad. Nivel Rosado (Eoceno medio alto), Formación Sarmiento.

Observaciones. Se diferencia de las restantes especies fósiles de Gran Barranca por la presencia de costillas axiales entre las que aparecen costillas secundarias y de crecimiento. Los ejemplares fósiles presentan la esculturación muy desgastada respecto del holotipo de *S. celinae* (MACN-In 27275). *S. celinae* es una especie de distribución patagónica, presente en la Argentina desde el sur de la provincia de Neuquén hasta el norte del Chubut y sudoeste de Tierra del Fuego.

Stephadiscus sp. 1
Figuras 2.K-L

Descripción. Conchilla pequeña, discoidal; espira sobresaliente; ombligo amplio; más de 4 vueltas convexas, algo comprimidas, separadas por sutura impresa; abertura vertical, lunada, con ligero descendimiento; protoconcha no diferenciada de la teleoconcha, con manifiesta escultura radial, la que se continúa en las vueltas postembrionales en forma de costillas delgadas, contándose alrededor de 90 en la última vuelta (22 costillas por milímetro). No hay vestigios de estriación espiral.

Dimensiones del ejemplar ilustrado. d: 2,4 mm; a: 1,1 mm.

Repositorio. CNP-PILc 198 (1 ejemplar); CNP-PILc 199 (1 ejemplar).

Procedencia geográfica. Gran Barranca, sur del lago Colhue Huapi (45° 43' 25" S - 68° 40' 40" O), perfil M. provincia del Chubut, Argentina.

Procedencia estratigráfica y edad. Nivel Rosado (Eoceno Medio alto), Formación Sarmiento.

Observaciones. Ejemplar afín a *Stephadiscus perversus* (Hylton Scott, 1969), carópido sinistroso de la región de Bariloche (Argentina). Se asemejan por la similitud de sus tamaños y el número, forma y disposición de las costillas axiales de la proto- y teleoconcha (MACN-In 27329. Puerto Blest, Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. 1 ejemplar). Así, *S. perversus* podría ser una especie anfídroma, es decir, con representantes dextrógiros y sinistrorsos (Miquel, 1982).

Género *Gyrocochlea* Hedley, 1924

Especie tipo. *Helix vinitincta* Cox, 1868; por designación original.

Gyrocochlea? sp. cf. *G.? mirabilis* (Hylton Scott, 1968b)
Figuras 2.G-H

cf. 1968b. *Stephanoda mirabilis* Hylton Scott: 99, figs. 1-2.

cf. 1993. *Stephadiscus mirabilis* (Hylton Scott); Fonseca y Thomé: 72.

cf. 2002. *Gyrocochlea? mirabilis* (Hylton Scott); Bellosi et al.: 470, figs. 6.A-C.

Descripción. Conchilla orbicular, planorboide; espira plana o cóncava; ombligo perspectivo amplio, de 1/3 de longitud respecto del diámetro mayor; abertura subcircular, vertical; más de cuatro vueltas convexas de crecimiento regular y sutura profunda. Las vueltas adultas presentan restos de esculturación de costillas axiales fuertes, a distancias regulares, entre las que aparecen vestigios de costillas menores.

Dimensiones de los ejemplares ilustrados. G: d: 4,7 mm; a: 2,0 mm; H: d: 4,9 mm; a: 2,3 mm.

Repositorio. CNP-PILc 200 (1 ejemplar); CNP-PILc 201 (1 ejemplar); CNP-PILc 202 (5 ejemplares).

Procedencia geográfica. Gran Barranca, sur del lago Colhue Huapi (45° 43' 25" S - 68° 40' 40" O), perfil M. Provincia del Chubut, Argentina.

Procedencia estratigráfica y edad. Nivel Rosado (Eoceno medio alto), Formación Sarmiento.

Observaciones. Los especímenes fósiles presentan una gran similitud con el holotipo de *S. mirabilis* (MLP 11.492). Los ejemplares mejor conservados muestran costillas axiales muy espaciadas, un promedio de 27 por milímetro en la última vuelta. *G.? mirabilis* presenta una distribución restringida al área patagónica noroccidental; en Chile, desde Concepción hasta Llanquihue y Valdivia; en Argentina, desde el sur de Neuquén hasta el norte de Río Negro.

Género *Radiodiscus* Pilsbry in
Pilsbry y Ferris, 1906

Especie tipo. *Radiodiscus millecostatus* Pilsbry y Ferris, 1906; por designación original.

***Radiodiscus* sp. cf. *R. riochicoensis* Crawford, 1939**
Figuras 2.I-J

- cf. 1900. *Pyramidula patagonica* Suter: 334, figs. 6, 6b (*partim*).
cf. 1900. *Stephanoda patagonica* (Suter); Pilsbry: 387, lám. 12, figs. 9, 10, 11.
cf. 1911. *Radiodiscus patagonicus* (Suter); Pilsbry: 517, lám. 42, figs. 1, 1a, 1b.
cf. 1939. *Radiodiscus riochicoensis* Crawford: 116.
cf. 1957. *Radiodiscus riochicoensis* Crawford; Hylton Scott: 11, fig. 1.
1994. non *Radiodiscus riochicoensis* Crawford; Fonseca: 36, figs. 7-9, 21, 28.

Descripción. Conchilla discoidal, de espira baja; ampliamente umbilicada (el ombligo es de alrededor $\frac{1}{4}$ del diámetro total); 4 vueltas convexas, de crecimiento lento, sutura impresa; abertura semilunada redondeada, algo oblicua; vueltas radialmente costuladas (24 costillas por milímetro en la última vuelta); aparece, en algunas áreas, una estriación espiral extremadamente débil.

Dimensiones de los ejemplares ilustrados. I: d: 2,39 mm; a: 1,3 mm. J: d: 2,1 mm; a: 1,0 mm.

Repositorio. CNP-PiIc 203 (1 ejemplar); CNP-PiIc 204 (1 ejemplar); CNP-PiIc 205 (1 ejemplar).

Procedencia geográfica. Gran Barranca, sur del lago Colhue Huapi (45° 43' 25" S - 68° 40' 40" O), perfil M. Provincia del Chubut, Argentina.

Procedencia estratigráfica y edad. Nivel Rosado (Eoceno medio alto), Formación Sarmiento.

Observaciones. Éste es el primer registro de *Radiodiscus* del Eoceno y sería el primer registro fósil de la especie. Se diferencia de los restantes ejemplares fósiles por sus numerosas costillas axiales y su abertura semilunada. Los especímenes fósiles analizados son similares en estructura y dimensiones al holotipo de *R. riochicoensis* (ANSP 88807), especie que se extiende a ambos lados de la Cordillera de los Andes, desde el sur de la provincia del Neuquén hasta las islas de Tierra del Fuego y de los Estados, y en áreas aisladas de la meseta patagónica en la provincia de Santa Cruz; de exclusiva distribución patagónica, no aparece representada en Brasil (Mansur *et al.*, 2003). De esta especie Hylton Scott (1970: 273) dice "ésta parece ser la especie más difundida en la zona occidental montañosa de la región patagónica (....), su radio de dispersión es grande a lo largo de esa zona, manteniéndose mientras subsiste la flora del ambiente austral húmedo y frío".

Género ***Rotadiscus*** Pilsbry, 1926

Especie tipo. *Helix hermanni* Pfeiffer, 1866; por designación original.

***Rotadiscus* sp. cf. *R. amancaezensis* (Hidalgo, 1869)**
Figuras 2.M-N

- cf. 1869. *Helix amancaezensis* Hidalgo: 411.

AMEGHINIANA 44 (1), 2007

- cf. 1948. *Stephanoda jujuyensis* Hylton Scott: 251, fig. 4.
cf. 2004. *Rotadiscus amancaezensis* (Hidalgo); Miquel *et al.*: 927.

Descripción. Conchilla pequeña, discoidal; espira baja sobrepasando apenas la última vuelta; ombligo muy abierto, perspectivo, alcanzando un tercio del diámetro máximo de la conchilla; vueltas de crecimiento lento, convexas; sutura impresa; abertura subcircular, no dilatada, vertical, con los extremos del labio muy separados; las vueltas adultas con fuerte costulación radial muy regular y conspicua (20 costillas por milímetro en la última vuelta); costillas separadas por espacios con estrías radiales.

Dimensiones del ejemplar ilustrado. d: 2,2 mm; a: 1,1 mm.

Repositorio. CNP-PiIc 206 (1 ejemplar).

Procedencia geográfica. Gran Barranca, sur del lago Colhue Huapi (45° 43' 25" S - 68° 40' 40" O), perfil M. Provincia del Chubut, Argentina.

Procedencia estratigráfica y edad. Nivel Rosado (Eoceno medio alto), Formación Sarmiento.

Observaciones. El ejemplar se distingue del resto de los fósiles por sus vueltas muy apretadas y convexas. Éste es el primer registro fósil del género *Rotadiscus* y sería el primer registro fósil de la especie. El ejemplar estudiado es semejante en estructura y tamaño a 4 sintipos de *H. amancaezensis* (MNHN Moll 5140) y al holotipo de *S. jujuyensis* (MLP 12.005-1). *R. amancaezensis* se distribuye en áreas de clima tropical a templado-frío: Perú (región de Lima), sur de Bolivia (Florida, Santa Cruz de la Sierra), sur de Brasil (Rio Grande do Sul), norte de Argentina (Misiones, Jujuy, Salta, Tucumán, Catamarca), región noroccidental de la Patagonia chilena (Concepción, Llanquihue).

Charopidae indet.

Repositorio. CNP-PiIc 207 (13 fragmentos de ejemplares indeterminados).

Discusión

Para la familia Charopidae ha sido citada la existencia de fósiles en el Carbonífero de América del Norte (Pilsbry, 1911) y en el Mioceno de la Polinesia (Solem, 1979). En la presente contribución se dan a conocer los primeros fósiles de *Lilloiconcha* y *Rotadiscus* y el primer registro eoceno de *Radiodiscus*, siendo éste el segundo hallazgo más antiguo para el género de ser correcta la determinación del material cretácico de Santa Cruz (Morton, 1999). También serían los primeros registros de *Rotadiscus amancaezensis*, *Stephadiscus celinae*, *Radiodiscus riochicoensis* y *Lilloiconcha gordurasensis*.

Un rasgo que caracteriza a los carópodos de la Formación Sarmiento es su marcada similitud respecto de las formas actuales, ya que sólo una especie fue descripta como nueva (Miquel y Bellosi, 2004). Esta ausencia de variación no parece ser infrecuente en los Charopidae; por ejemplo, la conchilla adulta de *Charopa dispersa* Gassies de Nueva Caledonia resulta indiferenciable de aquella de la especie del sur argentino-chileno, *Stephadiscus lyratus*.

Existen muy pocos datos respecto de la bionomía de los Charopidae sudamericanos. La diversidad específica de esta familia es mayor en suelos que poseen abundante materia orgánica en descomposición y niveles de humedad elevados (Solem, 1983), apareciendo relacionados a raíces, hojarasca, otros restos vegetales y hongos. Unos pocos Charopidae australianos son arborícolas o semiarborícolas (Stanisic, 1990).

Si bien el inventario de esta familia con relación a la fauna de gasterópodos de América del Sur parece incompleto debido al escaso número de especies descriptas, muestreos intensos llevados a cabo en los últimos cincuenta años posibilitaron la identificación de áreas con mayor riqueza genérica y específica: la Patagonia andina y los bosques tropicales y subtropicales (Hylton Scott, 1968a; 1970; Meyer y Weyrauch, 1966; Cabrera y Willink, 1973; Miquel *et al.*, 2003). Estas regiones (figura 3) se pueden caracterizar de la siguiente manera:

Provincia de Tucumán (figura 3.A): abarca varias regiones biogeográficas del noroeste argentino, con fuertes variaciones climáticas, aunque la mayor riqueza biológica se concentra en la selva de las yungas (nuboselva) de condición cálida (temperaturas mínima y máxima medias anuales 5° C y 30° C, respectivamente) y húmeda (precipitación media anual de 800 - 1000 mm).

Patagonia noroccidental (figura 3.B): incluye los Parques Nacionales Nahuel Huapi en Argentina y Vicente Pérez Rosales en Chile. El clima es templado-frío en los valles y zonas bajas y frío riguroso en las zonas altas (temperaturas mínima y máxima medias anuales 0° C a 25° C, respectivamente); y húmedo a muy húmedo, con precipitaciones abundantes (1500 a 4000 mm), que disminuyen bruscamente hacia el este, con nevadas intensas durante el invierno.

Patagonia austral (figura 3.C): comprende Península Brunswick (Chile) y el sur de la isla de Tierra del Fuego (Chile-Argentina). El clima es frío marítimo (temperaturas mínima y máxima medias anuales 0° C y 10° C, respectivamente) con nevadas abundantes, subhúmedo a semiárido (precipitación media anual de 700 mm) y sin estación seca.

Algunos carópodos tienen en la región norpatagónica su límite de distribución actual, sea septentrional (*R. riochicoensis* y *S. celinae*) o austral (*R. amancaezensis*) (Miquel *et al.*, 2003), por lo que ésta podría in-

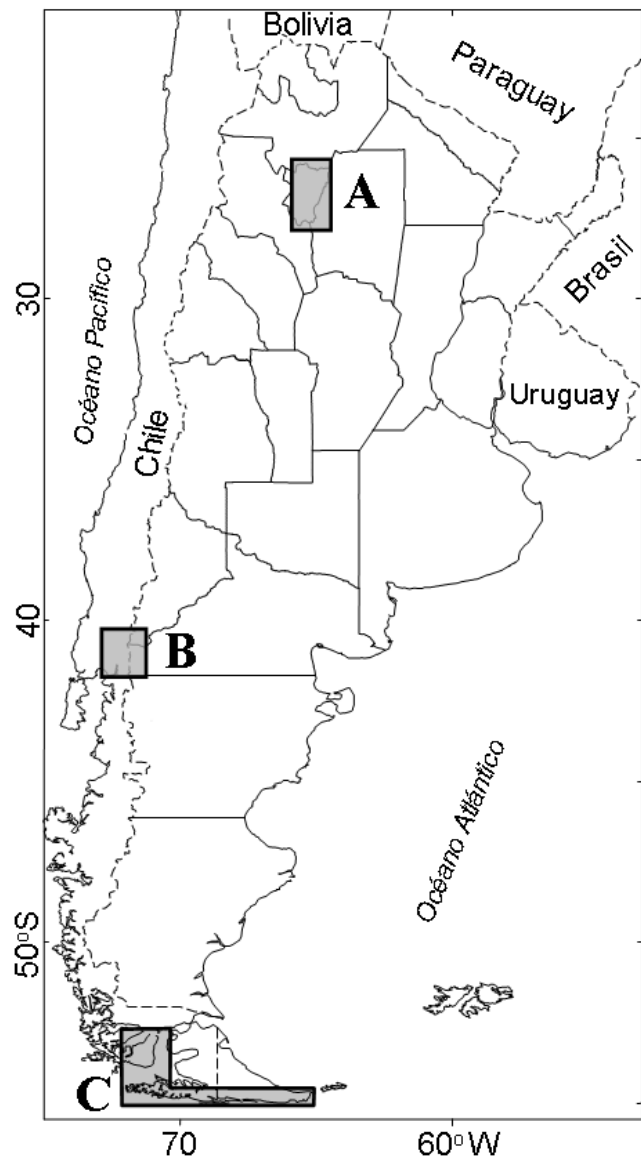


Figura 3. Ubicación geográfica de las áreas con Charopidae actuales comparadas. A, provincia de Tucumán; B, Patagonia noroccidental (Parques Nacionales Vicente Pérez Rosales en Chile y Nahuel Huapi en Argentina); C, Patagonia austral (península Brunswick (Chile) e isla de Tierra del Fuego (Chile-Argentina)) / location of compared areas bearing recent Charopidae. A, Tucumán Province; B, Northwestern Patagonia (Vicente Pérez Rosales National Park in Chile and Nahuel Huapi National Park in Argentina); C, Austral Patagonia (Brunswick Peninsula (Chile) and Tierra del Fuego Island (Chile-Argentina)).

terpretarse como una zona de transición para los habitantes de climas frío y tropical de la familia.

En el cuadro 1 se comparan los Charopidae de estas tres áreas con los del nivel Rosado de la Formación Sarmiento en Gran Barranca, en la que se incluye el total de las siete especies halladas (Bellosi *et al.*, 2002; Miquel y Bellosi, 2004) y excluyéndose los tres taxones determinados a nivel de género. En el nivel Rosado habrían predominado especies estrechamente relacionadas a aquéllas que viven actualmente en

Cuadro 1. Áreas seleccionadas con Charopidae actuales en el sur de América del Sur y la localidad fosilífera estudiada. Patagonia noroccidental: Parques Nacionales Vicente Pérez Rosales (Chile) y Nahuel Huapi (Argentina); Patagonia austral: península Brunswick (Chile) e isla de Tierra del Fuego (Chile-Argentina); provincia de Tucumán (Argentina); Gran Barranca (Eoceno medio, Chubut, Argentina). Los cuadrados indican taxones específicos; los triángulos, especies determinadas como confer (cf.) / *selected areas of actual Charopidae in southern South America and the fossiliferous locality. Northwestern Patagonia: Vicente Pérez Rosales National Park (Chile) and Nahuel Huapi National Park (Argentina); Southern Patagonia: Brunswick Peninsula (Chile) and Tierra del Fuego island (Chile-Argentina); Tucumán Province; Gran Barranca (Middle Eocene, Chubut province, Argentina). Squares indicate specific taxa; triangles indicate taxa determined as confer (cf.).*

Especie	Provincia de Tucumán	Patagonia noroccidental	Patagonia austral	G. Barranca N. Rosado
<i>Flammulina festiva</i> Hylton Scott, 1970		■		
<i>Gyrocochlea? mirabilis</i> (Hylton Scott, 1968b)		■		▲
<i>Lilloiconcha gordurasensis</i> (Thiele, 1927)	■			▲
<i>Lilloiconcha tucumana</i> (Hylton Scott, 1963)	■			
<i>Payenia saxatilis</i> (Gould, 1846)			■	
<i>Radiodiscus australis</i> Hylton Scott, 1970			■	
<i>Radiodiscus coppingeri</i> (Smith, 1881)		■	■	
<i>Radiodiscus crenulatus</i> Hylton Scott, 1963	■			
<i>Radiodiscus flammulatus</i> Hylton Scott, 1975		■		
<i>Radiodiscus golbachii</i> Weyrauch, 1965	■			
<i>Radiodiscus katieae</i> Hylton Scott, 1948	■			
<i>Radiodiscus riochicoensis</i> Crawford, 1939		■	■	▲
<i>Radiodiscus wydzinskiyi</i> Weyrauch, 1965	■			
<i>Rotadiscus amancaezensis</i> (Hidalgo, 1869)	■	■		▲
<i>Stephadiscus celinae</i> (Hylton Scott, 1969)		■	■	▲
<i>Stephadiscus distinctus</i> (Hylton Scott, 1970)		■		
<i>Stephadiscus lyratus</i> (Gould, 1846)			■	▲
<i>Stephadiscus perversus</i> (Hylton Scott, 1969)		■		
<i>Stephadiscus testalbus</i> (Hylton Scott, 1970)		■		
<i>Stephanoda? mazonii</i> Miquel y Bellosi, 2004				■
<i>Zilchogyra calchaqui</i> Hylton Scott, 1975	■			
<i>Zilchogyra hyltonscottae</i> Weyrauch, 1965	■			
<i>Zilchogyra matteriae</i> Hylton Scott, 1972			■	
<i>Zilchogyra michaelsoni</i> (Strebel, 1907)		■	■	
NÚMERO DE ESPECIES	9	11	8	7
Especies comunes con Gran Barranca	2	4	3	---

la Patagonia occidental (áreas A y B) (78%). Más aún, la fauna fósil analizada presentaría una mayor afinidad con la del área patagónica noroccidental, con la que su grado de relación alcanzaría a 4 especies (44,5 %) (*R. sp. cf. R. riochicoensis*, *S. sp. cf. S. celinae*, *G.? sp. cf. G. mirabilis* y *R. sp. cf. R. amancaezensis*), en tanto que con el área patagónica austral tendría 3 especies en común (*R. sp. cf. R. riochicoensis*, *S. sp. cf. S. celinae* y *S. sp. cf. S. lyratus*) (33,5 %).

De acuerdo con el estrecho parentesco que evidencian las formas fósiles con las actuales de Patagonia, resulta posible inferir que los microgasterópodos del nivel Rosado habrían vivido en condiciones templado-frías (temperatura media anual: 8° - 15° C) y subhúmedas a húmedas (precipitación media anual: 700 mm - 1200 mm) durante el Eoceno Medio alto.

En cuanto a la abundancia específica relativa en el AMEGHINIANA 44 (1), 2007

nivel Rosado la especie más abundante es la extinta *S.? mazonii* (35% del total de ejemplares identificados a nivel de especie), una forma que, desde el punto de vista ecológico, no ha podido relacionarse con ningún ambiente particular.

La presencia en los perfiles I (Miquel y Bellosi, 2004) y M (aquí analizado) de *Stephanoda? mazonii* y *Gyrocochlea? sp. cf. G. mirabilis* (cuya abundancia relativa es del 68% de los ejemplares), permitiría corroborar la correlación de los bancos fosilíferos de ambos perfiles sustentada en otras evidencias de índole geológica e icnológica.

Se estima que las condiciones de preservación de los Charopidae del nivel Rosado, favorecidas por los procesos geoquímicos vinculados con la formación del paleosuelo carbonático en su etapa tardía, han resultado excepcionales. Esto se pone de manifiesto por la abundancia de ejemplares y sus detalles de mi-

croesculturación, por ejemplo, las costillas axiales de la proto- y teleoconcha.

Según Menéndez (1971), en la porción más austral de América del Sur el clima habría sido templado-frío durante el Paleoceno - Eoceno medio. Dicho autor distinguió un área de transición en la flora sudamericana, que habría constituido un límite dinámico para las zonas de climas cálido y frío. Tal límite habría sido neto a partir del Eoceno tardío - Oligoceno y podría haber estado ubicado en el centro de Patagonia.

Luego del óptimo térmico del Eoceno temprano, el clima global inició un proceso gradual y generalizado de enfriamiento escalonado, interrumpido por fluctuaciones aceleradas de calentamiento y enfriamiento. Para fines del Eoceno y particularmente el inicio del Oligoceno, se ha postulado la existencia de uno de los más significativos cambios climáticos, el que podría haber generado en latitudes medias australes (e.g. Patagonia central) un descenso térmico del orden de los 15 ° C (Nong *et al.*, 2000).

Recientes estudios palinológicos efectuados en la región noroeste de Patagonia distinguieron para el Eoceno Temprano una flora boscosa de ambiente muy húmedo y cálido a templado-cálido; y otra arbóreo-arbustiva de clima húmedo y templado a templado-frío para el Eoceno Medio-tardío (Melendi *et al.*, 2003). Esta última paleoflora sería congruente con las condiciones sugeridas por la malacofauna del nivel Rosado.

Numerosas evidencias paleopedológicas, sedimentológicas, paleomastozoológicas, paleobotánicas y de palinomorfs, procedentes de las secuencias de Patagonia, sugieren que en el Eoceno Medio - Oligoceno Temprano a Medio el clima fluctuó entre subhúmedo y semiárido, con lapsos áridos intercalados (Bellosi *et al.*, 2002; Bellosi y Genise, 2004). En este sentido, los análisis isotópicos de oxígeno en dientes de notoungulados de Gran Barranca indican temperaturas cálidas estables y posiblemente aumento de la estacionalidad durante el mismo período (Kohn *et al.*, 2004). Pascual y Odreman Rivas (1971) interpretaron para el lapso de Edad Mustersense (Eoceno Medio alto) un ambiente de estepa herbácea. Durante el Oligoceno Tardío (Edad Deseadense) la región patagónica se habría tornado nuevamente húmeda y templado-cálida (Barreda y Bellosi, 2003).

Las especies de Charopidae del nivel Rosado y su elevada diversidad denotan condiciones húmedas para fines del Eoceno Medio. La incompatibilidad entre la malacofauna y las diferentes propiedades paleopedológicas e icnológicas de este nivel (Bellosi *et al.*, 2002) estaría reflejando un cambio desde condiciones húmedas a secas, en la etapa tardía de la pedogénesis, posiblemente en el Eoceno

Tardío. Con todo, no se descarta una probable condensación temporal estratigráfica, dado que el avanzado grado de desarrollo del paleosuelo portador de los gasterópodos podría involucrar un lapso prolongado.

Conclusiones

Siete especies de microgasterópodos terrestres de la familia Charopidae aparecen representadas en la sección inferior (nivel Rosado, perfil M) de la Formación Sarmiento, del Eoceno medio alto de Gran Barranca (Chubut, Argentina). Se describen los primeros fósiles de *Rotadiscus* y *Lilloiconcha* y el primero eoceno de *Radiodiscus*, y de *Rotadiscus* sp. cf. *R. amancaezensis*, *Radiodiscus* sp. cf. *R. riochicoensis*, *Lilloiconcha* sp. cf. *L. gordurasensis* y *Stephadiscus* sp. cf. *S. celinae*.

Desde el punto de vista biogeográfico, este conjunto de microgasterópodos guarda mayor relación con la fauna de Patagonia andina, en particular con la de su sector noroccidental, donde prevalece una vegetación boscosa. Por comparación con el actual panorama corológico de la familia estudiada, se estima que la fauna fósil del nivel Rosado habría vivido en condiciones predominantemente húmedas y templado-frías.

La efectiva preservación de los Charopidae del nivel Rosado posibilitó que su diversidad sea tan alta como en las poblaciones actuales, fenómeno favorecido por la carbonatización masiva del suelo ocurrida tardíamente en la pedogénesis, debido a condiciones definidamente secas.

Agradecimientos

Este trabajo contó con el financiamiento de la National Science Foundation (EUA), subsidio EAR-87636, otorgado a R.H. Madden y R.F. Kay (Duke University, EUA) y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2000/1-07-13864), otorgado a A. Zucol (CICYTTP, CONICET). Los autores desean expresar su agradecimiento a V. Clar y a otros estudiantes de la Universidad Nacional de La Plata quienes colaboraron en la búsqueda de estos pequeños caracoles en Gran Barranca y en el laboratorio de campo. Se agradece a los curadores de las siguientes instituciones por los préstamos de materiales: P. Callomon (ANSP), A. Tablado (MACN), C. Ituarte (MLP), V. Héros (MNHN) y M. Glaubrecht (ZMB); a M. Manceño, sus conceptos referidos al tratamiento taxonómico de los materiales; a S. Martínez y M. Griffin, árbitros de Ameghiniana, los comentarios referidos al manuscrito. Los autores son los únicos responsables por los conceptos vertidos en el mismo.

Bibliografía

Albers, J.C. 1860. *Die Heliceen, nach natürlicher Verwandtschaft systematischgeordnet von Johann Christian Albers*. 2. E. von Martens (ed.), Leipzig, 359 pp.

AMEGHINIANA 44 (1), 2007

- Baker, H.B. 1927. Minute Mexican land snails. *Proceeding of The Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 79: 223-246.
- Barreda, V. y Bellosi, E.S. 2003. Ecosistemas terrestres del Mioceno temprano de la Patagonia central: primeros avances. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, n.s. 5: 125-134.
- Bellosi, E.S. y Genise, J.F. 2004. Insect trace fossils from paleosols of the Sarmiento Formation (Middle Eocene-Lower Miocene) at Gran Barranca (Chubut Province). *First International Congress on Ichmology* (Trelew), *Fieldtrip Guidebook*, 15-29 pp.
- Bellosi, E.S., Miquel, S.E., Kay, R.F. y Madden, R.H. 2002. Un paleosuelo mustersense con microgasterópodos terrestres (Charopidae) de la Formación Sarmiento, Eoceno de Patagonia central: significado paleoclimático. *Ameghiniana* 39: 465-477.
- Cabrera, A.L. y Willink, A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos (ed.), Washington, D.C., 120 pp.
- Cox, 1868. *A monograph of Australian land shells*. W. Maddock (ed.), Sydney, 110 pp.
- Crawford, G.I. 1939. Notes on *Stephanoda patagonica* (Suter) and the genus *Radiodiscus*, with a new name for *R. patagonicus* Pilsbry. *The Nautilus* 52: 115-117.
- d'Orbigny, A. 1835. Synopsis terrestrium et fluviatilium molluscorum, in suo per Americam meridionalem itinere. *Magasin de Zoologie* 5: 1-44.
- Fonseca, Á.L.M. da 1994. [Conquiliomorfología e anatomia dos sistemas excretor e reprodutor de *Radiodiscus costellifer* (Scott, 1957), *Radiodiscus pilsbryi* (Scott, 1957), *Radiodiscus riochicoensis* (Crawford, 1939), *Radiodiscus thomei* Weyrauch, 1965 e *Retidiscus reticulatus* Fonseca & Thomé (no prelo a) (Mollusca, Gastropoda, Charopidae)]. Dissertação Mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 139 pp. Inédito.]
- Fonseca, A. L. M. y Thomé, J.W. 1993. Classificação das espécies neotropicais de micromoluscos dos géneros *Stephanoda* Albers, 1860, *Stephadiscus* Scott, 1981 e *Ptychodon* Ancey, 1888 (Charopidae, Endodontoidae, Stylommatophora, Gastropoda). *Acta biológica Leopoldensia* 15: 65-76.
- Gould, A.A. 1846. Descriptions of the shells collected by the United States Exploring Expedition under Captain Wilkes. *Proceeding of the Boston Society of Natural History* 2: 165-167; 170-173.
- Hausdorf, B. 2005. The genus *Lilloiconcha* in Colombia (Gastropoda: Charopidae). *Journal of Natural History* 39: 2795-2808.
- Hedley, C. 1924. Some notes on Australian land shells. *Australian Zoology* 3: 215-222.
- Hidalgo, J.G. 1869. Description d'espèces nouvelles. *Journal de Conchyliologie* 9: 410-413.
- Hylton Scott, M.I. 1948. Moluscos del noroeste argentino. *Acta Zoológica Lilloana* 6: 241-274.
- Hylton Scott, M.I. 1957. Endodóntidos neotropicales I (Moll. Pulm.). *Neotropica* 3: 7-16.
- Hylton Scott, M.I. 1963. Tres nuevos Endodóntidos de Tucumán. *Neotropica* 9: 45-54.
- Hylton Scott, M.I. 1968a. Répartition et biogéographie des Mollusques de Patagonie. En: Cl. Delamare Deboutville y E. Rapoport (dirs.). *Biologie de l'Amérique Australe*, 4. Études sur la faune du sol. Documents biogéographiques. Centre National de la Recherche Scientifique y Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Paris, 269-273 pp.
- Hylton Scott, M.I. 1968b. Endodóntidos neotropicales 3 (Moll. Pulm.). *Neotropica* 14: 99-102.
- Hylton Scott, M.I. 1969. Endodóntidos neotropicales 4 (Moll. Pulm.). *Neotropica* 15: 59-63.
- Hylton Scott, M.I. 1970. Endodóntidos de la región austral cordillerana (Gastropoda-Pulm.). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Zoología, 10: 267-296.
- Hylton Scott, M.I. 1972. Lista de Gastropoda terrestres, principal-AMEGHINIANA 44 (1), 2007
- mente Endodóntidos de Tierra del Fuego, Isla de los Estados e islotes vecinos. *Neotropica* 18: 67-72.
- Hylton Scott, M.I. 1975. Endodóntidos neotropicales VI (Gastropoda Pulmonata). *Neotropica* 21: 5-7.
- Hylton Scott, M.I. 1981. Referencia al género *Stephanoda* Albers, 1860 y la creación del género *Stephadiscus* n. gen. (Mollusca Endodontidae). *Neotropica* 27: 123-126.
- Kohn, M., Josel, J., Madden, R., Kay, R., Vucetich, G. y Carlini, A. 2004. Climate stability across the Eocene-Oligocene transition, southern Argentina. *Geology* 32: 621-624.
- Madden, R., Carlini, A., Vucetich, G., Kay, R., Heizler, R., Vilas, F., Ré, G., Kohn, M., Zucol, A. y Bellosi, E. 2003. Gran Barranca: The most complete South America middle Cenozoic sequence. *Symposium on Paleogene* (Leuven, 2003), *Abstracts and Program*, pp. 38.
- Mansur, M.C.D., Heydrich, I., Pereira, D., Richinitti, L.M.Z., Tarasconi, J.C. y Rios, E. de C. 2003. Moluscos. En: C. Fontana, G.A. Bencke y R.E. Reis (eds.), *Livro Vermelho da Fauna Ameaçada de Extinção no Rio Grande do Sul*, Edipucrs, Porto Alegre, pp. 49-71.
- Melendi, D.L., Scafati, L.H. y Volkheimer, W. 2003. Paly-nostratigraphy of the Paleogene Huitrera Formation in N-W Patagonia, Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* 228: 205-273.
- Menéndez, C.A., 1971. Floras terciarias de la Argentina. *Ameghiniana* 8: 357-371.
- Meyer, T. y Weyrauch, W.K. 1966. Guía para dos excursiones biológicas en la provincia de Tucumán. San Miguel de Tucumán, Universidad Nacional de Tucumán, Miscelánea 23: 126.
- Miquel, S.E. 1982. Primera mención de sinistrotorsión en la familia Chiliniidae (Gastropoda Basomatophora). *Neotropica* 28: 71-74.
- Miquel, S.E. y Bellosi, E.S. 2004. Un nuevo microgastrópodo terrestre (Charopidae) del Eoceno de Patagonia central, Argentina. *Ameghiniana* 41: 111-114.
- Miquel, S.E., Ramírez, R. y Thomé, J.W. 2003. Análisis cualitativo de la distribución de Punctoidea en áreas de forestas de América del Sur. 18° *Encontro Brasileiro de Malacologia* (Rio de Janeiro). *Livro de Resumos*: 236.
- Miquel, S.E., Ramírez, R. y Thomé, J.W. 2004. Lista preliminar de los Punctoideos de Rio Grande do Sul, Brasil, con descripción de dos especies nuevas (Mollusca, Gastropoda, Stylommatophora). *Revista Brasileira de Zoologia* 21: 925-935.
- Morton, L.S. 1999. El género *Radiodiscus* (Gastropoda-Endodontidae) en el Cretácico Temprano, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Revista de la Universidad de Guarulhos, Geociências* 4: 46-49.
- Nong, G.T., Najjar, R.G., Siedow, D. y Peterson, W.H. 2000. Simulation of ocean temperature change due to the opening of the Drake Passage. *Geophysical Research Letters* 27: 2689-2692.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372-412.
- Pfeiffer, L. 1866. Beschreibung neuer Landschnecken. *Malakozoologische Blätter* 13: 76-91.
- Pilsbry, H.A. 1900. New South American land snails. *Proceeding of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1900: 385-394.
- Pilsbry, H.A. 1911. Non-marine Mollusca of Patagonia. En: W.B. Scott (ed.), *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899*, 3, Zoölogy, Stuttgart, pp. 513-633.
- Pilsbry, H.A. 1926. Costa Rican Land Shells collected by A.A. Olsson. *Proceeding of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 78: 127-133.
- Pilsbry, H.A. y Ferris, J.H. 1906. Mollusca of the Southwestern States. 2. *Proceeding of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 58: 123-175.
- Smith, E.A. 1881. Account of the Mollusca and Molluscoida collected during the Survey of H.M.S. 'Alert' in the Straits of

- Magellan and on the Coast of Patagonia. *Proceeding of the Zoological Society of London* 1881: 22-276.
- Solem, A. 1978. Classification of the Land Mollusca. En: V. Fretter y J. Peake (eds.), *Pulmonates*, Academic Press, London y New York: 49-97 pp.
- Solem, A. 1979. Biogeographic Significance of Land Snails, Paleozoic to Recent. En: J. Gray y A.J. Boucot (eds.), *Historical Biogeography, Plate Tectonics, and the Changing Environment*, Oregon State University Press, Oregon, pp. 277-287.
- Solem, A. 1981. Land-Snail Biogeography: A True Snail's Pace of Change. En: G. Nelson y D.E. Rosen (eds.), *Vicariance Biogeography: A Critique*, Columbia University Press, New York, 197-237 pp.
- Solem, A. 1983. Families Punctidae and Charopidae, Zoogeography. En: *Endodontoid land snails from Pacific Islands (Mollusca: Pulmonata: Sigmurethra)*. Field Museum of Natural History (ed.), Chicago, 336 pp.
- Spalletti, L.A. y Mazzoni, M.M. 1979. Estratigrafía de la Formación Sarmiento en la barranca sur del lago Colhue Huapi, provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 34: 271-281.
- Stanisic, J. 1990. Systematics and biogeography of eastern Australian Charopidae (Mollusca, Pulmonata) from subtropical rainforests. *Memoirs of the Queensland Museum* 30: 1-241.
- Strebel, H. 1907. Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna der Magalhaen-Provinz. 5. Zoologische Jahrbücher. *Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere* 25: 79-196.
- Suter, H., 1900. Observações sobre alguns caracões terrestres do Brasil. *Revista do Museu Paulista* 4: 329-337.
- Thiele, J. 1927. Über einige brasilianische Landschnecken. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 40: 307-399.
- Weyrauch, W.K. 1965. Neue und verkannte Endodontiden aus Südamerika. *Archiv für Molluskenkunde* 94: 121-134.
- Zilch, A. 1960. Gastropoda: Euthyneura. En: O.H. Schindewolf (ed.), *Handbuch der Paläozoologie*, Gebrüder Borntraeger, Berlin-Nikolassee, 834 pp.

Recibido: 6 de abril de 2005.

Aceptado: 8 de junio de 2006.