AMEGHINIANA (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.) - 41 (1): 57-74. Buenos Aires, 30-03-2004 ISSN 0002-7014

Bivalvos pérmicos de la Formación Tupe en la quebrada de La Herradura, provincia de San Juan

Andrea F. STERREN[1]

Abstract. PERMIAN BIVALVES FROM THE TUPE FORMATION IN THE HERRADURA CREEK, SAN JUAN PROVINCE. A taxonomic analysis of bivalves from the Tupe Formation in the La Herradura Creek, located on the western flank of Perico Hill, about 20 km northeast of Jáchal, San Juan province is carried out. Nine species are described and figured: *Nuculavus levatiformis* (Walcott), *Phestia* sp. aff. *P. bellistriata* (Stevens), *Modiolus (Modiolus)* sp., *Septimyalina* sp., *Palaeolima retifera* (Shumard), *Aviculopecten* sp., *Streblochondria* sp., *Schizodus* sp., and *Pleurophorella* ? sp. An Early Permian age is suggested for the studied bivalves in view of their occurrence along with brachiopods belonging to the *Tivertonia jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus* Zone. Some genera with tethyan affinities are recognized among the bivalves present in this biozone. These genera suggest relatively higher temperatures than those previously inferred for the region at that time. The paleogeographic context is analyzed, and the possible influential factors upon the faunal composition are briefly discussed.

Resumen. En este trabajo se dan a conocer bivalvos provenientes de la Formación Tupe en la quebrada de La Herradura, ubicada en la vertiente occidental de la sierra de Perico, a 20 km al noreste de Jáchal en la provincia de San Juan. Se describen nueve especies: *Nuculavus levatiformis* (Walcott), *Phestia* sp. aff. *P. bellistriata* (Stevens), *Modiolus (Modiolus)* sp., *Septimyalina* sp., *Palaeolima retifera* (Shumard), *Aviculopecten* sp., *Streblochondria* sp., *Schizodus* sp. y *Pleurophorella* ? sp. Los bivalvos estudiados son de edad pérmica temprana, indicada por la fauna de braquiópodos asociada, que corresponde a la Biozona de *Tivertonia jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus*. Entre los bivalvos que integran esta biozona se reconocen géneros con afinidades tethyanas que sugieren temperaturas relativamente más elevadas que las inferidas previamente en la región. Se analiza el contexto paleogeográfico y se discuten brevemente las posibles causas que habrían favorecido la composición de esta fauna.

Key words. Bivalves. Systematics. Tupe Formation. Early Permian. Paganzo Basin. Argentina.

Palabras clave. Bivalvos. Sistemática. Formación Tupe. Pérmico Temprano. Cuenca de Paganzo. Argentina.

Introducción

Bivalvos de edad pérmica temprana se encuentran bien representados en la cuenca de Río Blanco, en la Formación Río del Peñón (González, 1997; Sterren, 2000, 2002b) y en la Formación Del Salto (Manceñido *et al.*, 1976a y 1976b). En la cuenca de Paganzo, sedimentitas portadoras de fauna de igual edad provienen del intervalo marino reconocido en la Formación Tupe, en sus afloramientos en la quebrada de La Herradura, ubicada en la vertiente occidental de la sierra de Perico, 20 km al noreste de Jáchal (figura 1).

[1]CONICET. Cátedra de Estratigrafía y Geología Histórica, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. Av. Vélez Sarsfield 299, X5000JJC Córdoba, Argentina. *asterren@com.uncor.edu*

En todas estas unidades los moluscos aparecen asociados con braquiópodos que caracterizan a la Biozona de *Tivertonia jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus* del Asseliano-Sakmariano Temprano, según Cisterna *et al.* (2002).

A partir del hallazgo de nuevos ejemplares de bivalvos en los afloramientos de la Formación Tupe en la quebrada de la Herradura fue posible ampliar el conocimiento de este grupo de invertebrados en el Paleozoico Superior. Es importante mencionar que, excepto Frenguelli (1945), quien describió para esta localidad el bivalvo *Carbonicola promissa* Frenguelli, no hay otros registros previos en la literatura sobre pelecípodos para esta unidad.

En este trabajo se presentan las descripciones taxonómicas de nueve especies de bivalvos, de las cuales *Septimyalina* sp. constituye el primer registro de myalínidos para la región.

©Asociación Paleontológica Argentina AMGHB2-0002-7014/04$00.00+.50

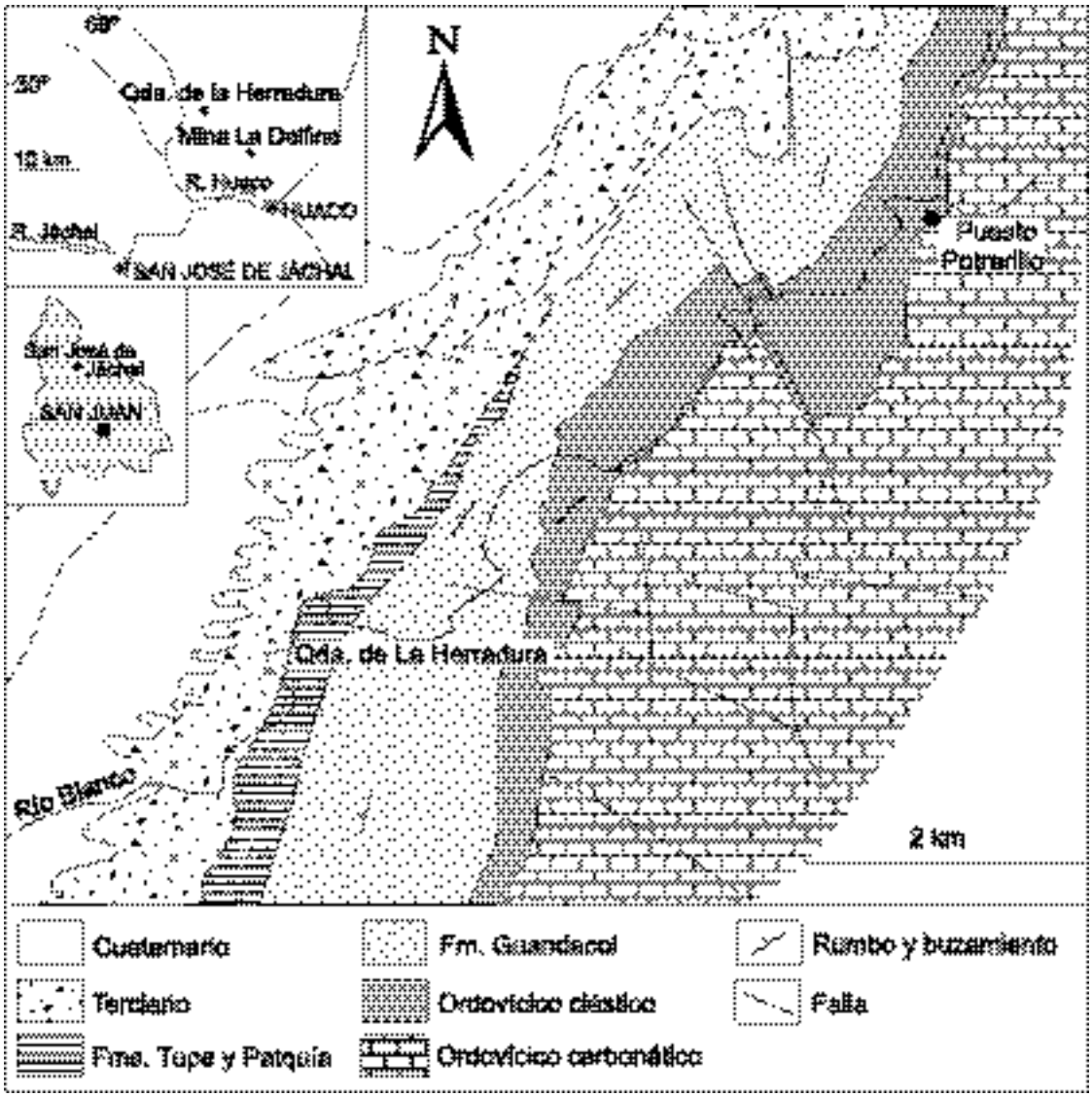

Figura 1. Mapa de ubicación de la Formación Tupe en la quebrada de La Herradura. Modificado de Martínez (1998) / *Location map of the Tupe Formation at La Herradura creek. Modified from Martínez (1998).*

Área de estudio y procedencia del material

La Formación Tupe (Cuerda, 1965), junto con las formaciones Guandacol (Cuerda, 1965) y Patquía (Andreis *et al.*, 1975; Salfity y Gorustovich, 1983) integran el Grupo Paganzo (Azcuy y Morelli, 1970, Azcuy *et al.*, 1987), localizado en el ámbito occidental de la cuenca homónima. Esta sucesión se reconoce en las áreas de la sierra de Maz y el cerro Bola (Cuerda, 1965; Andreis *et al.*, 1975), el cerro Veladero (Scalabrini Ortiz, 1973) y en diversos sectores de la Precordillera, como por ejemplo en la cuesta de Huaco, ciénaga del Vallecito (Bossi y Andreis, 1985) y las quebradas de La Delfina y de La Herradura (Ottone y Azcuy, 1986) (figura 1).

Desde el punto de vista de la estratigrafía secuencial, los depósitos de la cuenca de Paganzo fueron reunidos por Fernández Seveso *et al.* (1990, 1993) en cuatro supersecuencias denominadas: Guandacol, Tupe y Patquía - De la Cuesta Inferior y Superior. La supersecuencia Tupe está integrada por cuatro secuencias, dos de las cuales, T3 y T4 están bien representadas en el perfil estudiado en la quebrada de La Herradura. Estas secuencias corresponden a la máxima transgresión marina.

Ottone y Azcuy (1986) realizaron una descripción litofacial de Formación Tupe aflorante en la quebrada de La Delfina, situada 10 km al noreste de la quebrada de La Herradura. En el tramo medio de la formación identificaron un intervalo marino de aproximadamente 20 metros de espesor, correspondiente a la "facies de arcilitas coquinoides" y caracterizado por la alternancia de bancos tabulares de areniscas estratificadas y arcilitas masivas. Esta sucesión fue

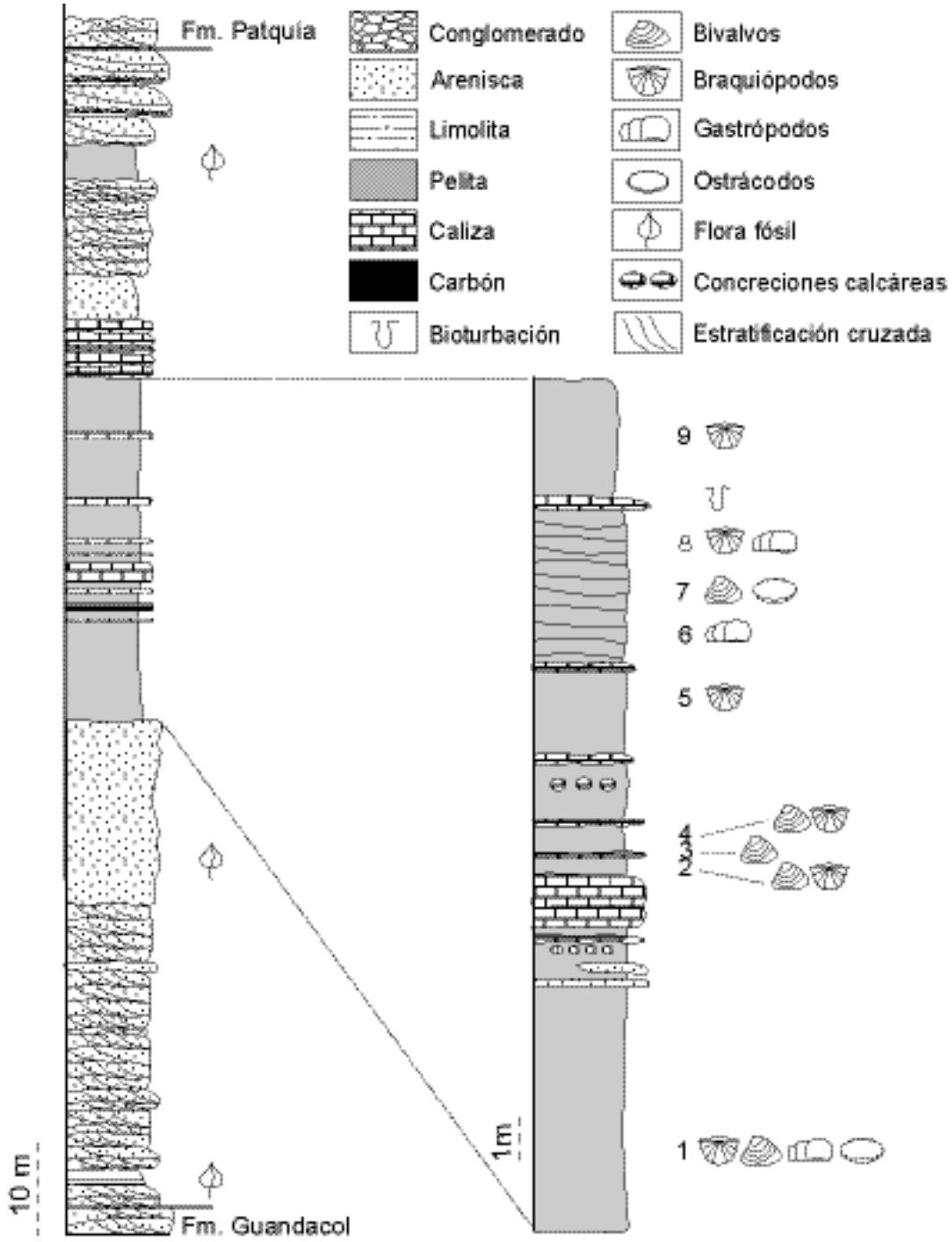

Figura 2. Perfil estratigráfico de la Formación Tupe en la quebrada de La Herradura. Modificado de Sterren (2002b) / *Stratigraphic section of the Tupe Formation. Modified from Sterren (2002b).*

interpretada como correspondiente a un ambiente deltaico, con abundantes pantanos y alto contenido de materia orgánica interrumpido por una corta transgresión marina, y la posterior progradación de sistemas fluviales con extensas llanuras de inundación.

Los restos fósiles provenientes del intervalo marino de esta unidad fueron motivo de estudio en varias oportunidades. Dentro de los trabajos más relevantes se pueden citar a Leanza (1945), Frenguelli (1945), Azcuy y Ottone (1983), Sabattini *et al.* (1990), Vergel y Fasolo (1999) y Cisterna *et al.* (2001), entre otros.

El perfil de la Formación Tupe en la quebrada de La Herradura fue propuesto como el holoestratotipo de la biozona de *Tivertonia jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus* por Sabattini *et al.* (1990), quienes le adjudicaron una edad carbonífera tardía. Recientemente, a partir de la revisión de la fauna de bra-

quiópodos y de la incorporación de nuevos datos palinológicos la edad de esta biozona fue modificada por Cisterna *et al.* (2001), quienes la adjudican al Pérmico Temprano, probablemente Asseliano-Sakmariano Temprano (Cisterna *et al.*, 2002). Las especies de bivalvos que se analizan en este trabajo son, por lo tanto, asignadas a dicha edad.

La fauna estudiada proviene de un intervalo cuyo espesor es de 20 metros, y está integrada por braquiópodos, bivalvos, gastrópodos y ostrácodos, distribuidos en nueve niveles fosilíferos (figura 2).

Sistemática paleontológica

Si bien las clasificaciones más frecuentemente utilizadas en el grupo de los moluscos bivalvos son las de Cox *et al.* (1969) y Pojeta (1987) y la más reciente revisión de Cope (1996), en el presente trabajo se adopta la síntesis propuesta por Amler (1999). Para las categorías inferiores al rango de familia se aplican básicamente los criterios del "*Treatise of Paleontology*" (Cox *et al.*, 1969). En el caso particular de los Anomalodesmata se sigue el ordenamiento propuesto por Morris *et al.* (1991).

El material descripto se encuentra depositado en la colección de invertebrados fósiles de la Cátedra de Estratigrafía y Geología Histórica, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, inventariados bajo la sigla CEGH-UNC.

Abbreviations **L,** longitud / *length*; **A,** altura / *height*; **L/A,** relación longitud / altura / *length/height ratio*; **La,** longitud anterior / *anterior length;* **Lp,** longitud posterior / *posterior length*; **Lc,** longitud cardinal / *cardinal length*; **L,** longitud oblicua / *oblique length*; **Cx,** convexidad (medida sobre un sola valva) / *convexity (measured on one valve)*; **2Cx,** anchura / *width*; **a,** ángulo postumbonal / *postumbonal angle*; **b,** ángulo umbonal / *umbonal angle*; **d**, ángulo póstero-dorsal / *postero-dorsal angle*; **g,** ángulo de oblicuidad / *obliquity angle*; **Wa,** ángulo auricular anterior / *anterior auricular angle*; **Wp,** ángulo auricular posterior / *posterior auricular angle*; **Ct,** número de costillas / *number of costae*; **C/mm,** número de costillas por milímetro / *number of costae per millimeter*; ***,** dimensiones estimadas / *dimensions estimated*.

Orden NUCULOIDA Dall, 1889
Superfamilia NUCULOIDEA Gray, 1824
Familia NUCULIDAE Gray, 1824

Género ***Nuculavus*** Chernishev, 1947

Especie tipo. *Nuculavus minuta* Chernishev, 1947.

Nuculavus levatiformis (Walcott, 1884)
Figuras 3.A-B

Descripción. Valvas pequeñas, de contorno trigonal subovalado y alargadas en dirección anterior. El umbón es amplio, mesogiro a opistogiro, sobrepasa apenas el borde dorsal y se ubica más próximo al margen posterior de las valvas. En vista dorsal se observa que la mayor convexidad tiene lugar en la mitad posterior de la conchilla. Los taludes umbonales anterior y posterior son subverticales. Internamente se reconocieron tres cicatrices musculares de tamaño milimétrico, situadas desde el umbón hacia el extremo anterior y que podrían corresponder a la inserción de los músculos pedales. Además se observa una sutil depresión de posición subvertical que se desarrolla desde las proximidades del umbón hacia el margen anterior, subparalela al talud umbonal anterior. En el ejemplar 19703 se preserva, en parte, la serie dentaria anterior donde pudieron reconocerse tres dientes medianos y rectos. Otros caracteres internos desconocidos. La superficie externa presenta finas líneas concéntricas.

Dimensiones.

Ejemplar	L	A	L/A	La	Lp	La/L	Cx.	A/2Cx
CEGH-UNC 19703	5	4	1,25	3,5	1,5	0,87	1	2
CEGH-UNC 19704	5,5	4,5	1,22	4	1,5	0,89	1	2,25

Discusión. Siguiendo el criterio adoptado en trabajos previos (Sterren, 2000), se acepta el ordenamiento de Mc Alester (1968), quien incluye en el género *Nuculavus* Chernishev (1947) a los nucúlidos que tienen dos series dentarias formadas por dientes de tamaños similares siendo los anteriores más numerosos que los posteriores.

Las formas aquí estudiadas presentan gran similitud con *Nuculavus levatiformis* (Walcott) identificado en la Formación Río del Peñón (Sterren, 2000) por la forma y disposición de las impresiones musculares accesorias y el tamaño y el contorno de la conchilla. En función de las semejanzas de las características antes mencionadas y a pesar de que se desconoce la relación de tamaño entre las series dentarias anterior y posterior, el material aquí ilustrado es incluido en la especie *N. levatiformis*. *Nuculavus levatiformis* (Walcott) fue descripto e ilustrado por Yancey (1978, p. 316, lám. 7, figs. 6-10) en el Pérmico Inferior de Utah y Nevada y reconocido también en el Pennsilvaniano medio de la cuenca de Paranaíba en Brasil (Anelli *et al.*, 2002).

El material estudiado difiere de algunas especies pertenecientes al subgénero *Nuculopsis* provenientes del Paleozoico Superior de Chubut (González, 1969, 1972), en el contorno de la conchilla. La especie *Nuculopsis (Nuculanella) camachoi* González (1972, p. 191, lám. I, figs. 2-5), reconocida como *Nuculanella camachoi* González en la Formación Esquina Gris (Sterren, 2002b) posee una similar distribución de los músculos accesorios pero se diferencia por presentar una relación L / A promedio superior a la aquí estudiada y por la orientación de la depresión reconocida en los moldes internos, la cual se dirige desde el umbón hacia el margen anterior en *N. camachoi* González mientras en el material aquí descripto tiene una disposición más subvertical.

Material. Dos moldes compuestos de valvas izquierdas CEGH-UNC 19703-19704.
Procedencia y edad. Formación Tupe, quebrada La Herradura, nivel 7, Pérmico Temprano.

Superfamilia NUCULANOIDEA Adams y Adams, 1858

Familia POLIDEVCIIDAE Kumpera, Prantl y Ruzicka, 1960

Género ***Phestia*** Chernishev, 1951

Especie tipo. *Leda inflatiformis* Chernishev, 1939 (*fide* Chernishev, 1951), por designación original.

Phestia sp. aff. ***P. bellistriata*** (Stevens, 1858)
Figuras 3.C-E

Descripción. Valvas pequeñas a medianas, posteriormente alargadas. El borde anterior es redondeado con gran curvatura, se une de manera continua al margen ventral, el cual disminuye su convexidad hacia la parte posterior. El borde dorsal anterior es recto a levemente convexo, mientras que el dorsal posterior describe una línea suavemente cóncava. El margen posterior es bajo y oblicuamente truncado. El umbón es opistogiro y prominente, ubicado a poco menos de la mitad de la longitud desde el extremo anterior (0,39 como valor promedio). En vista dorsal se puede observar que la mayor convexidad se ubica en las proximidades del umbón o apenas delante de él. La lúnula es pequeña y levemente marcada, mientras que el escudete es difícil de observar en el material disponible, puesto que gran parte de los ejemplares presentan sus dos valvas cerradas y aplastadas. En vista lateral se reconoce una carena postumbonal redondeada que culmina en la unión de los bordes ventral y posterior. El talud postumbonal es redondeado y abrupto. Las series dentarias anterior y posterior no se presentan completas en un mismo ejemplar, sólo se observan dientes en forma de V más pequeños y angulares en las cercanías del umbón. El resilífero es triangular (CEGH-UNC 19708). La superficie externa esta cubierta por finas líneas comarginales.
Dimensiones.

Ejemplar	L	A	L/A	La	La/L	Cx A/2Cx	
CEGH-UNC 19709	11	8	1,37	4	0,36	2	2
CEGH-UNC 19710	10,5	6,5	1,61	4,5	0,45	2	1,6
CEGH-UNC 19711	5,5	3,5	1,57	3,5	0,64	1	1,75
CEGH-UNC 19712	8,5	5	1,7	3,5	0,41	1	2,5
CEGH-UNC 19713	6,5	3,5	1,86	3	0,42	1	1,75

Discusión. Logan (1967) y Yancey (1978) diferencian los géneros *Phestia* Chernishev y *Polidevcia* Chernishev a partir de dos caracteres esenciales que son la forma del resilífero y la longitud relativa de las series dentarias. El género *Phestia* posee un resilífero triangular y la serie dentaria posterior más corta que la anterior. En el género *Polidevcia* el resilífero es redondeado y las series dentarias anterior y posterior son de igual longitud.

Por otro lado, según González (1969, 1972) los festínidos del Paleozoico Superior de Patagonia tienen formas intermedias entre *Phestia* y *Polidevcia*, por lo que dicho autor considera adecuado seguir el criterio de Dickins (1963), quien ubica a *Polidevcia* en sinonimia con *Phestia*. Este criterio, también utilizado en el *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Cox *et al.*, 1969), se seguirá en este trabajo.

El material estudiado muestra una gran semejanza con *Phestia bellistriata* (Stevens) (en Girty, 1915, p. 123, lám. 14, figs. 1-9, especialmente figs. 3 y 6) del Pennsylvaniano de Oklahoma, tanto en su forma externa como en los escasos caracteres dentarios preservados.

Phestia rugodorsata (Easton) (en Busanus y Hoare, 1991, p. 466, lám. 3, figs. 6-14) del Mississipiano de Norteamérica presenta similitudes con el ejemplar aquí descripto, ya que posee un talud postumbonal fuertemente desarrollado y el umbón se ubica justo antes de la mitad de la longitud de la conchilla, pero la especie norteamericana tiene menores valores de longitud y convexidad. En cuanto a *Phestia spelucaria* (Geinitz) (en Logan, 1967, p. 45, lám. 7, figs. 7-17) del Pérmico de Inglaterra, ésta difiere de la especie sanjuanina por carecer de lúnula y por tener una menor relación L/A.

De las especies descriptas para el Pérmico del oeste de Australia, la que presenta mayores semejanzas es *Phestia darwini* (de Koninck) (en Dickins, 1963, p. 38, lám. 2, figs. 4-11), aunque la forma australiana tiene una altura menor y un margen posterior más bajo.

Los ejemplares se asemejan en su forma general a *Phestia* sp. I (González, 1972, p. 196, lám. 3, fig. 4) del Paleozoico Superior de Chubut, pero esta especie presenta umbones más próximos al borde anterior y el margen ventral de menor curvatura que en el material analizado. Si bien hay algunas semejanzas en el contorno de las valvas, se distinguen de *Phestia* sp. II (González, 1972, p. 197, lám. 3, fig. 5) porque la especie patagónica alcanza mayor tamaño y los márgenes dorsal anterior y posterior son cóncavos, mientras que en el material aquí descripto el borde ántero-dorsal es levemente convexo. Mayores son las diferencias con *Phestia* sp. III (González, 1972, p. 198, lám. 3, figs. 6-7) ya que esta especie presenta mayores dimensiones, el margen anterior marcadamente globoso y elíptico y el umbón en una posición más próxima al borde anterior que en el material de San Juan. También se distingue en base a sus caracteres exteriores de *Phestia tepuelensis* González (1969, p. 239, lám. 1, figs. 6-9) del Grupo de Tepuel, dado que esta especie cuenta con costillas radiales bifurcadas y perforaciones laterales en la cresta que delimita el escu-

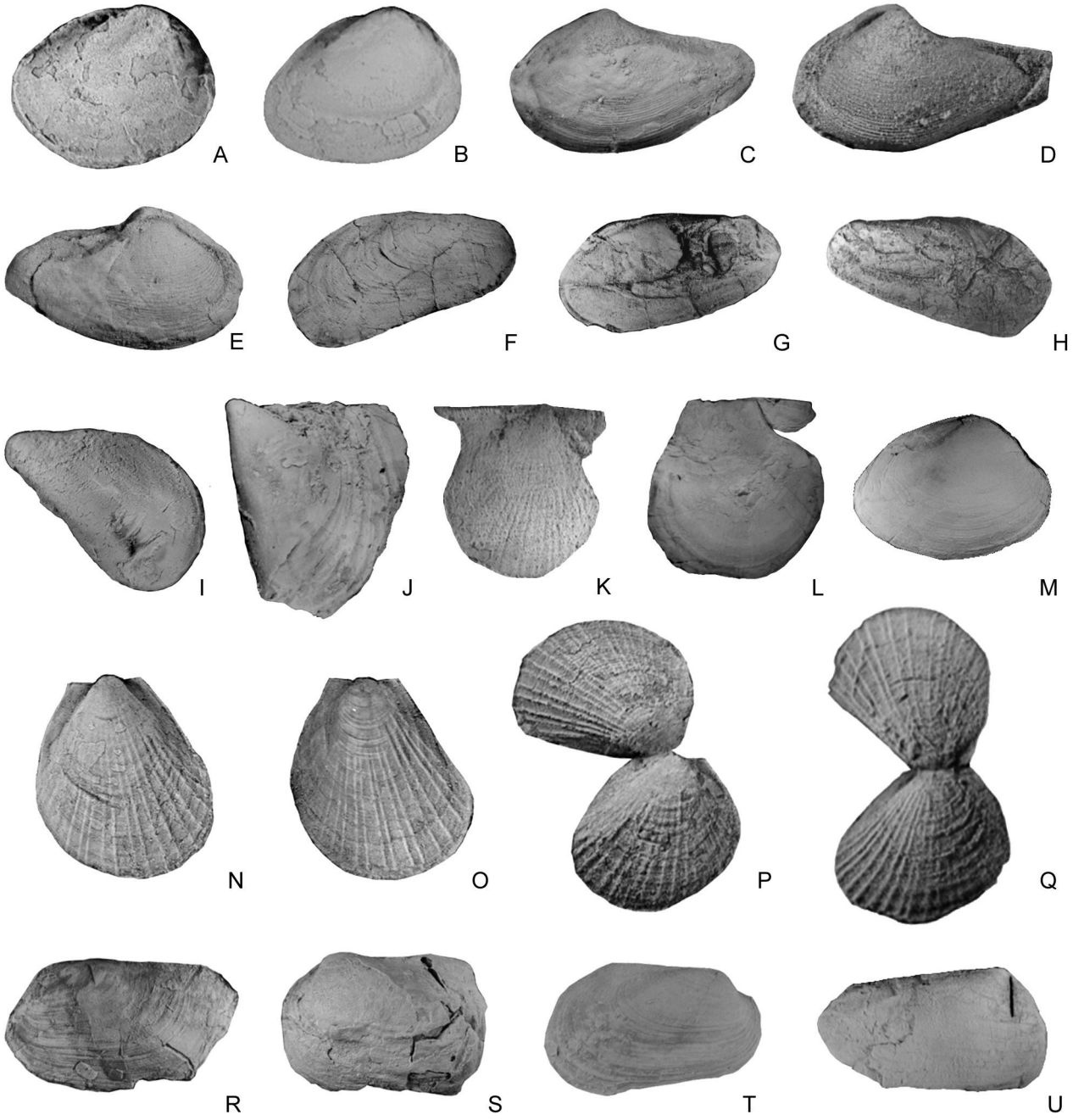

Figura 3. A, B, *Nuculavus levatiformis* (Walcott); **A,** molde compuesto de valva izquierda / *composite mould of left valve CEGH-UNC 19703, x 6*; **B,** molde compuesto de valva izquierda / *composite mould of left valve CEGH-UNC 19704, x 5,5*; **C-E, *Phestia*** sp. aff. ***P. bellistriata*** (Stevens); **C,** molde compuesto de valva izquierda / *composite mould of left valve CEGH-UNC 19713, x 6*; **D,** molde compuesto de valva izquierda / *composite mould of left valve CEGH-UNC 19712, x 4,6*; **E,** molde compuesto de valva derecha / *composite mould of right valve CEGH-UNC 19714, x 4,6*; **F-H, *Modiolus (Modiolus)*** sp.; **F,** molde compuesto de valva derecha / *composite mould of right valve CEGH-UNC 19726, x 1,4*; **G,** molde compuesto de valva derecha / *composite mould of right valve CEGH-UNC 19727A, x 2*; **H,** molde compuesto de valva izquierda / *composite mould of left valve CEGH-UNC 19727B, x 1,8*; **I-J, *Septimyalina*** sp.; **I,** molde interno de valva izquierda / *internal mould of left valve CEGH-UNC 19729, x 5,5*; **J,** molde compuesto de valva izquierda / *composite mould of left valve CEGH-UNC 19730A, x 1,6*; **K, *Aviculopecten*** sp.; molde compuesto de valva derecha / *composite mould of right valve CEGH-UNC 19707, x 3,5*; **L, *Streblochondria*** sp.; molde compuesto de valva derecha / *composite mould of right valve CEGH-UNC 19760, x 1,3*; **M,** *Schizodus* sp.; exterior de valva derecha / *outer view of right valve CEGH-UNC 19795C, x 1,8*; **N-Q, *Palaeolima retifera*** (Shumard); **N,** molde compuesto de valva derecha / *composite mould of right valve CEGH-UNC 19765A, x 4,3;* **O,** molde compuesto de valva derecha / c*omposite mould of right valve CEGH-UNC 19765B, x 5,5;* **P,** molde compuesto de valvas articuladas / *composite mould of articulated valves CEGH-UNC 19770B, x 3*; **Q,** molde compuesto de valvas articuladas / *composite mould of articulated valves CEGH-UNC 19772, x 2,9*; **R-U, *Pleurophorella*** ? sp.; **R,** molde compuesto de valva izquierda / *composite mould of left valve CEGH-UNC 19795B, x 2,3*; **S,** molde compuesto de valva izquierda / *composite mould of left valve CEGH-UNC 19794, x 1,4;* **T,** molde compuesto de valva derecha / *composite mould of right valve CEGH-UNC 19795A, x 3,3;* **U,** molde compuesto de valva derecha / *composite mould of right valve CEGH-UNC 19705, x 2.*

dete, rasgos ausentes en el material descripto en este trabajo.

Material posiblemente coespecífico fue reconocido en las formaciones Hoyada Verde y El Paso (Simanauskas *et al.*, 2001; Sterren, 2002b).

Material. Dos moldes compuestos de valvas izquierdas, dos moldes compuestos de valvas derechas, un molde compuesto de valva izquierda incompleta y numerosos fragmentos. CEGH-UNC 19708-19714.

Procedencia. Formación Tupe, quebrada de La Herradura, nivel 4, Pérmico Temprano.

Orden MYTILOIDA Férussac, 1822
Superfamilia MYTILOIDEA Rafinesque, 1815
Familia MYTILIDAE Rafinesque, 1815
Subfamilia MODIOLINAE Keen, 1958

Género ***Modiolus*** Lamarck, 1799

Subgénero ***Modiolus (Modiolus)*** Lamarck, 1799

Especie tipo. *Mytilus modiolus* Linné, 1758, por designación subsecuente de Gray, 1847.

Modiolus (Modiolus) sp.
Figuras 3.F-H

Descripción. Valvas alargadas en sentido anteroposterior, modioliformes, fuertemente inequilaterales. La longitud alcanza el doble del valor de la altura. El umbón es amplio, poco prominente, ubicado muy próximo al borde anterior. Los bordes dorsal y ventral son rectos a levemente convexos. El borde posterior tiene una mayor altura y convexidad que el margen anterior. El lóbulo anterior es ampliamente redondeado y se extiende más allá de los umbones. La superficie externa muestra líneas comarginales concéntricas, pudiéndose diferenciar en algunos ejemplares crestas de 1º y 2º orden. Otros caracteres desconocidos.

Dimensiones.

Ejemplar	L	A	L / A	Cx	Lo	γ
CEGH-UNC 19725	22	11	2	2	-	-
CEGH-UNC 19726	25	13	1,92	3	26	30°
CEGH-UNC 19727A	16	8	2	1,5	16	15°
CEGH-UNC 19727B	19	9	2,11	2	19	15°
CEGH-UNC 19728	17,5	8,5	2,06	1,5	-	-

Discusión. Estas valvas de contorno claramente modioliforme, con umbones obtusos y en posición anterior, lóbulo anterior proyectado más allá de los umbones y carentes de ornamentación radial, son fácilmente asignables al género *Modiolus*.

La especie *Modiolus (Modiolus)* sp. difiere de *Modiolus (Modiolus) waverliensis* Herrick (en Hoare, 1993, p. 379, figs. 3.3-3.7) del Mississippiano de Norteamérica, por tener umbones más amplios y el borde dorsal convexo unido de manera continua con el borde posterior, mientras que *M. (M.) waverliensis* posee un margen dorsal marcadamente recto que al unirse al borde posterior otorgándole un aspecto truncado.

También difiere de *Modiolus (Modiolus) koneckii* Dickins (1963, p. 61, lám. 8, figs. 6-11) del Pérmico del oeste de Australia, que presenta una forma más oblicua, un lóbulo anterior bien desarrollado, el margen ventral cóncavo, la cresta umbonal marcada y ornamentación radial.

Un material muy semejante a los ejemplares estudiados corresponde a *Modiolus* ? sp. de la Formación Del Salto del Pérmico de la cuenca de Calingasta-Uspallata (Manceñido *et al.*, 1976a, p. 75, lám. 3, fig. 7) por la forma general de la conchilla. Aunque los autores lo asignan con dudas al género *Modiolus* Lamarck, el material de la Formación Del Salto es fácilmente comparable con nuestros ejemplares.

Al género *Modiolus* Lamarck, considerado por algunos autores un fósil viviente, fueron asignadas un gran número de especies cuyos registros se extienden desde el Devónico hasta la actualidad (Stanley, 1972). Además, y tal como fue expresado por Manceñido *et al.* (1976a), la inclusión en este género de una gran cantidad de formas cuyos rasgos diagnósticos no son suficientes dificulta la distinción de las diferentes especies y la determinación de la variabilidad intraespecífica. En consecuencia, y dado que el deficiente estado de preservación de los ejemplares disponibles impide hacer una evaluación de las posibles variaciones intraespecíficas, no se considera prudente dar una asignación específica.

Material. Dos moldes compuestos de valvas derechas, un molde compuesto de valva izquierda y dos moldes compuestos incompletos de valvas derechas. CEGH-UNC 19725-19728.

Procedencia y edad. Formación Tupe, quebrada de La Herradura, niveles 2, 4 y 7, Pérmico Temprano.

Superorden EUPTERIOMORPHIA Boss, 1982
Orden PTERIOIDA Newell, 1965
Suborden PTERIINA Newell, 1965
Superfamilia AMBONYCHIOIDEA Miller, 1877
Familia MYALINIDAE Frech, 1891

Género ***Septimyalina*** Newell, 1942

Especie tipo. *Myalina perattenuata* Meek y Hayden, 1858, por designación original.

Septimyalina sp.
Figuras 3.I-J

Descripción. Valvas medianas, mitiliformes, ligeramente inequivalvas, prosoclinas a levemente aclinas. Los umbones son agudos, prominentes y se sitúan muy próximos al extremo anterior. La mayor convexidad de la conchilla se ubica cercana al margen ventral. El borde cardinal es recto y se une con el margen posterior formando un ángulo obtuso. El borde pos-

terior es convexo y describe una curva continua con el margen ventral. El borde anterior es rectilíneo y de igual altura que el borde posterior. No se reconoce un lóbulo anterior.

Externamente se observan solamente líneas de crecimiento concéntricas. En el ejemplar de mayores dimensiones (CEGH-UNC 19730A) se contabilizaron al menos 11 láminas separadas por poco más de 1 mm unas de otras.

Dimensiones.

Ejemplar	L	A	L/A	Lc	Lo	Cx	α	δ	γ
CEGH-UNC 19729	7	8	0,87	4	11	2,5	50º	158º	45º
CEGH-UNC 19730A	16	21	0,76	15	22*	6*	70º	120º	55º

Discusión. El material incluye ejemplares de distinto tamaño y morfología. El ejemplar CEGH-UNC 19729 cuyas dimensiones no alcanzan el centímetro, difiere de los individuos de mayor tamaño (CEGH-UNC 19730A y B, que superan los 20 mm) por el contorno general y los valores de los ángulos oblicuo y póstero-dorsal. Esta característica es propia de la ontogenia de esta y otras familias (por ejemplo, mitílidos, mialínidos), durante la cual es común que se produzca un incremento del ángulo de oblicuidad y una disminución progresiva del ángulo póstero-dorsal desde obtuso hasta valores inferiores a los 90° (Newell, 1942). De esta manera, la forma general de los ejemplares más pequeños coincide con el contorno de las primeras etapas de crecimiento de los ejemplares mayores, lo que puede observarse en la parte proximal de la conchilla de los adultos del material estudiado.

Algunas de las especies descriptas por Newell (1942) para el Pémico Inferior de Norteamérica se asemejan al material aquí estudiado. *Septimyalina scitula* Newell (lám. 11, figs. 4-14) tiene un contorno similar, pero se diferencia por tener umbones pequeños dirigidos hacia delante y la superficie de las valvas uniformes. *Septimyalina burmai* Newell (lám. 12, figs. 1-6), también identificada en el Pérmico Inferior de Venezuela (Sánchez, 1984, p. 31, lám. 3, figs. 1-7), se asemeja en el tipo de ornamentación y en la forma general de las conchillas, pero la forma argentina presenta el margen anterior más rectilíneo.

Una especie muy semejante es *Septimyalina lanei* Mendes (1966, p. 40, lám. 3, figs. 3-6) proveniente de la Formación Itaituba de Brasil, de edad pensilvaniana. Ésta posee un contorno general similar, igual ornamentación y, al igual que el material aquí descripto, muestra una disminución de la oblicuidad en los individuos de mayores dimensiones. Las únicas diferencias se observan en la forma sinuosa del margen anterior de la especie amazónica y en la presencia de un lóbulo anterior obsoleto, mientras que en el ejemplar de la Formación Tupe el margen anterior es más recto y no se distingue el lóbulo anterior.

El escaso número de ejemplares no permite por el momento realizar precisiones en la identificación taxonómica.

Material. Un molde interno de valvas unidas, un molde compuesto de valva izquierda y un molde compuesto incompleto de valva derecha. CEGH-UNC 19729-19730A y B.

Procedencia y edad. Formación Tupe, quebrada de La Herradura, nivel 1. Pérmico Temprano.

Orden LIMOIDA Rafinesque, 1815.
Superfamilia LIMOIDEA Rafinesque, 1815
Familia LIMIDAE Rafinesque, 1815

Género ***Palaeolima*** Hind, 1903

Especie tipo. *Pecten simplex* Phillips, 1836 (*fide* Hind, 1903), por designación subsecuente de Cox (1952, p. 48).

Palaeolima retifera (Shumard, 1858)
Figuras 3.N-Q

Descripción. Conchillas pequeñas y de paredes delgadas; equivalvas, suborbiculares, levemente opistoclinas y ligeramente más altas que largas. Las aurículas son de tamaño reducido y de similar aspecto. El margen cardinal es rectilíneo y corto, y forma un ángulo promedio de 109º con el borde posterior, dando origen a la aurícula posterior. El borde posterior es convexo y pasa de manera continua al borde ventral aumentando la convexidad. El margen anterior es recto a levemente curvo y se une al borde dorsal formando un ángulo de 131º promedio, delimitando a la aurícula anterior. Los umbones se ubican en posición subcentral y sobrepasan la línea charnelar. La ornamentación consiste de costillas radiales distribuidas de a pares, bien desarrolladas en el sector anterior de la conchilla y ausentes en las aurículas. Las costillas se incrementan por intercalación reconociéndose en la valva derecha costillas de segundo orden. La ornamentación concéntrica incluye delicadas líneas, irregularmente espaciadas. Estas líneas comarginales se diferencian en dos órdenes: las de primer orden son continuas sobre las costillas y las de segundo sólo se observan en los espacios intercostales. Estas filas concéntricas son más notorias en la región posterior de las valvas, a la vez que las costillas se tornan más borrosas o desaparecen. Sobre las aurículas se observan sutiles líneas de crecimiento.

Dimensiones.

Ejemplar	L	A	L/A	Lc	Cx	Ct	C/mm	β	Ωa / Ωb
CEGH-UNC 19765A	6,5	7,5	0,87	2,8	1,5	17	3	80°	121º / 117º
CEGH-UNC 19765B	4,5	5,5	0,82	2	1	14	5	83º	120º / 98º
CEGH-UNC 19766	8	8,8	0,91	3	1,5	24	4	95°	125° / 105°
CEGH-UNC 19767	6,8	7,8	0,87	3	1	17	4	75°	122° / 105°
CEGH-UNC 19768	11	11,5	0,96	4	1,5	16	3	85°	130° / 125°
CEGH-UNC 19769	8	8	1	4	1	19	3	90°	130° / 115°
CEGH-UNC 19770	7,5	8	0,94	4	1*	16	3	80°*	128° / 118°
CEGH-UNC 19772	9	8	1,12	3,8	1	19	3	95º	125º / 100°

Discusión. En base a los caracteres presentes en el material aquí tratado se pudieron reconocer importantes semejanzas con *Palaeolima retifera* (Shumard) (en Demanet, 1941, p. 256, lám. 15, fig. 25) proveniente del Namuriano de Bélgica y descripta también por Hind (1908, p. 337, lám. 1, fig. 1) para el Carbonífero de Escocia. Cabe aclarar que ambos autores orientan las valvas en sentido inverso a lo actualmente establecido, por lo cual es necesario tener precaución en el momento de realizar las comparaciones. Las semejanzas más notorias son el contorno de las valvas y la particular ornamentación, con las costillas bien marcadas en el sector anterior de la conchilla y muy débiles en la parte posterior, donde se tornan más visibles las líneas comarginales. La única diferencia se da en el ángulo determinado por la aurícula anterior, el cual es de mayor valor en el material de San Juan.

Los ejemplares aquí descriptos se diferencian de *Palaeolima* n. sp. Dickins (1963, pág. 92, lám. 14, figs. 13-16) por tener costillas que aumentan por intercalación y que se encuentran más marcadas en la parte anterior de la valva, donde las líneas de crecimiento se tornan más débiles. Además, el valor del ángulo auricular anterior es menor en la especie australiana.

Otros representantes de este género descriptos para la Argentina son *Palaeolima antinaoensis* González (1972, p. 205, lám. 3, figs. 9-10) y *Palaeolima alata* González (1997, p. 204, figs. 5, 6 H-K). En *Palaeolima antinaoensis* González, hallada en el Paleozoico Superior de las provincias de Chubut y San Juan (González, 1972), las costillas también aumentan por intercalación, pero se desvanecen hacia la región anterior mientras en el material aquí estudiado esto ocurre en el sector posterior. Además, la especie aquí descripta tiene costillas rectilíneas y en *Palaeolima antinaoensis* González son ondulosas. La especie *Palaeolima alata* González se diferencia del material aquí descripto por tener un ángulo auricular mayor y costillas que incrementan su número por bifurcación, contrariamente a lo que ocurre con *Palaeolima retifera* (Shumard), en la cual aumentan por intercalación.

Cabe destacar que material coespecífico fue también identificado en la Formación Hoyada Verde (Simanauskas *et al.*, 2001; Sterren, 2002b).

Material. Cuatro moldes compuestos de valvas unidas por la charnela, cinco moldes compuestos de valvas derechas y dos moldes compuestos valvas izquierdas. CEGH-UNC 19765-19772.

Procedencia. Formación Tupe, quebrada de La Herradura, nivel 7, Pérmico Temprano.

Orden PECTINOIDA Newell y Boyd, 1995
Superfamilia AVICULOPECTINOIDEA Meek y Hayden, 1864
Familia AVICULOPECTINIDAE Meek y Hayden, 1864

Género ***Aviculopecten*** McCoy, 1851

Especie tipo. *Aviculopecten planoradiatus* McCoy, 1851, por designación subsecuente de Hind (1903, p. 66).

Aviculopecten sp.
Figura 3.K

Descripción. Valva levemente convexa y de contorno suborbicular, infracrescente a levemente retrocrescente, umbón poco prominente que sobrepasa levemente la línea charnelar. La aurícula anterior es triangular y está separada del cuerpo principal de la valva por un profundo seno bisal. La aurícula posterior es subtriangular, terminada en extremo agudo. En el cuerpo de la valva se reconocieron al menos 20 costillas radiales. La ornamentación de la aurícula anterior muestra gruesas líneas de crecimiento concéntricas. La aurícula posterior presenta líneas comarginales muy finas y elevadas.

Dimensiones. Ejemplar CEGH-UNC 19707: L: 6 mm; A: 7 mm; L / A: 0,86; Lc: 6 mm; β: 80°; C: 19-20; C / mm: 4.

Discusión. Según el criterio de Newell y Boyd (1995), el ejemplar estudiado se incluye en el género *Aviculopecten* McCoy por su forma y por la presencia de costillas simples, no diferenciadas en órdenes.

El material descripto presenta una forma similar a *Aviculopecten occidentalis* (Shumard) (en Newell, 1938, p. 51, lám. 4, figs. 4-9), con iguales valores umbonales, pero el material aquí estudiado tiene un tamaño muy inferior y aurículas relativamente más pequeñas.

En cuanto a las especies reconocidas en Brasil se puede citar *Aviculopecten camposi* Mendes (1966, p. 43, lám. 2, fig. 7, lám. 4, figs. 1-2) del Carbonífero Superior de la cuenca del Amazonas, la cual se diferencia del material estudiado por tener dos órdenes de costillas, un mayor valor de ángulo umbonal, mayor convexidad y una línea cardinal más corta.

Dentro de las especies geográficamente más próximas este material se puede comparar con *Aviculopecten barrealensis* Reed (en Du Toit, 1927; Amos, 1979), presente en el Grupo Pituil, en el Carbonífero Superior de la cuenca de Calingasta-Uspallata, pero las características de la valva derecha de esta especie se desconocen, por lo cual no es posible evaluar el grado de similitud. Una especie de edad pérmica inferior es *Aviculopecten* n. sp. Sterren (2000, p. 432, lám. 9, figs. F-J), proveniente de la Formación Río del Peñón, la cual difiere del material estudiado por tener mayor tamaño, mayor valor de ángulo umbonal, la línea cardinal relativamente más corta y una ornamentación distinta, con escasas y débiles costillas y líneas de crecimiento irregularmente distribuidas.

La existencia de un solo ejemplar no permite realizar una asignación específica definitiva.

Material. Un molde compuesto de valva derecha. CEGH-UNC 19707.

Procedencia y edad. Formación Tupe, quebrada de La Herradura, nivel 4. Pérmico Temprano.

Familia STREBLOCHONDRIIDAE Newell, 1938

Género ***Streblochondria*** Newell, 1938

Especie tipo. *Aviculopecten sculptilis* Miller, 1891, por designación original.

Streblochondria sp.
Figura 3.L

Descripción. Valva de tamaño mediano, suborbicular, infracrescente. La longitud de la línea charnelar supera la mitad de la longitud ántero-posterior. Los márgenes anterior y ventral son convexos y se unen en continuidad con el margen posterior. El borde posterior disminuye su curvatura antes de su unión con el margen dorsal con el cual forma un ángulo obtuso de 118º, originando una aurícula posterior poco desarrollada. La aurícula anterior alcanza 1/3 de la máxima longitud de la conchilla y se diferencia del resto de la valva mediante un profundo seno bisal. El margen anterior de la aurícula anterior es redondeado. Sobre el cuerpo principal de la valva se reconocen costillas radiales y líneas concéntricas apenas visibles (2 costillas por mm en las proximidades del borde ventral). La aurícula anterior presenta costillas mejor marcadas cerca del borde charnelar y líneas de crecimiento más nítidas en las proximidades del seno bisal. La aurícula posterior se presenta lisa.
Dimensiones. Ejemplar CEGH-UNC 19706: L: 22 mm; A: 23 mm; L/A: 0,96; Lc: 15 mm y β: 93°.
Discusión. La existencia de un ejemplar de valva derecha con la aurícula posterior de tamaño reducido en relación a la anterior permiten ubicarlos dentro del género *Streblochondria* Newell .

Dentro de las especies más afines se pueden citar a *Streblochondria hertzeri* (Meek) (en Newell, 1938, p. 82, lám. 16, figs. 6, 10, 12-15) del Carbonífero Superior de los Estados Unidos en cuanto al contorno general y al valor del ángulo umbonal. Las principales diferencias radican en la presencia de una línea cardinal más corta, umbones más agudos y un mayor valor del ángulo póstero-dorsal en la especie norteamericana.

Al comparar este material con especies de *Streblochondria* Newell reconocidas en cuencas próximas, se observan algunas similitudes con *Streblochondria stappenbecki* Reed (en Amos, 1979, p. 97), del Carbonífero Superior de la zona de Barreal, pero esta especie posee un margen charnelar más corto, el seno bisal más marcado y los ángulos umbonal y póstero-dorsal de menor valor que el material estudiado. Otra especie argentina es *Streblochondria sueroi* González (1969, p. 245, lám. 1, figs. 10-15) del Carbonífero Superior de Patagonia, la cual presenta un contorno circular, la línea cardinal corta y la aurícula posterior de menor desarrollo que *Streblochondria* sp.

Debido a la escasez de material y a su pobre estado de preservación resulta imposible realizar comparaciones más precisas.
Material. Un molde compuesto de valva derecha. CEGH-UNC 19706.
Procedencia. Formación Tupe, quebrada de La Herradura, nivel 4, Pérmico Temprano.

Orden TRIGONIOIDA Dall, 1889
Superfamilia TRIGONIOIDEA Lamarck, 1819
Familia SCHIZODIDAE Newell y Boyd, 1975

Género ***Schizodus*** de Verneuil y Murchison, 1844

Especie tipo. *Axinus obscurus* J. Sowerby, 1821 (*fide* de Verneuil y Murchison, 1844), por designación subsecuente de Verneuil, 1845.

Schizodus sp.
Figura 3.M

Descripción. Valva mediana de contorno suborbicular a elíptico. El umbón es mesogiro, subcentral y poco prominente. La mayor convexidad de la conchilla se sitúa en la parte dorsal y anterior. El margen cardinal es redondeado. El borde anterior es suavemente curvo y se continúa con el margen ventral de menor convexidad. El margen ventral se une con el borde posterior formando un ángulo de 105°. El margen posterior, de similar altura que el anterior es recto a levemente curvo y en su unión con el borde dorsal forma un ángulo de 145°. El talud umbonal anterior es corto y de superficie convexa. El talud umbonal posterior es cóncavo y delimitado por una carena con una tenue concavidad orientada hacia el borde dorsal y que se extiende desde el umbón hasta el extremo póstero-ventral. La superficie externa presenta delicadas líneas comarginales.
Dimensiones. Ejemplar CEGH-UNC 19795C: L: 18 mm; A: 13 mm; L/A: 1,38; La: 7 mm; La/L: 0,39; Cx: 2,5 mm; δ: 145º.
Discusión. Los rasgos anteriormente expuestos permiten ubicar este material dentro del género *Schizodus* en base a las características externas enumeradas por Newell y Boyd (1975).

En su aspecto general el especimen aquí estudiado es similar a *Schizodus wheeleri* (Shallow) (en Hind, 1908, p. 345, lám. 1, figs. 24-28) del Carbonífero y Pérmico de Estados Unidos y Escocia, en cuanto a las dimensiones y a la forma general de las valvas; pero esta especie tiene un ángulo póstero-inferior agudo, el margen posterior más bajo y los umbones más prominentes que la forma aquí descripta.

También presenta similitudes en cuanto a la forma de la conchilla con *Schizodus kennedyensis* Dickins (1956, p. 30, lám. 5, figs. 1-10) del Pérmico Temprano

del oeste Australia. Las principales diferencias radican en los umbones más agudos y prominentes y en la ubicación subcentral de la mayor convexidad de las valvas en la especie australiana. El material estudiado también se diferencia de *Schizodus sandimanensis* Dickins (1963, p. 101, lám. 17, figs. 1-9) del Pérmico del oeste de Australia porque la especie argentina presenta un mayor desarrollo longitudinal, umbones más amplios y carece del sulco paralelo a la carena.

Considerando especies de cuencas más próximas es posible comparar este material con algunas de las especies reconocidas en Brasil. *Schizodus occidentalis* Reed (1930, p. 40, lám. 7, fig. 2) de la Formación Río Bonito (Pérmico) y *Schizodus amazonicus* Mendes (1966, p. 42, lám. 5, fig. 3) de la Formación Itaituba del Carbonífero Temprano, difieren del material aquí descripto por tener un contorno más triangular y un menor desarrollo longitudinal. Mayores son las similitudes con *Schizodus mocamboensis* Anelli (1994, p. 40, lám. 3, figs. 5-7) del Pennsylvaniano medio de la cuenca de Paranaíba, ya que ambas presentan una relación L / A similar, pero la especie brasileña tiene un extremo póstero ventral más agudo que la forma aquí estudiada.

González describió en varias oportunidades diversos ejemplares de *Schizodus* provenientes de la Patagonia argentina. *Schizodus paucus* González (1977, p. 125, lám. 2, figs. 5-6) del Carbonífero Tardío de Chubut presenta un contorno general similar, pero la especie patagónica tiene el extremo pósteroventral prolongado hacia atrás formando un ángulo agudo. Esta última particularidad, junto con la forma subcuadrada de la conchilla diferencia al material estudiado de *Schizodus* sp. I González (1974, p. 251, lám. 2, figs. 6-7) del Pérmico Temprano de Chubut y de *Schizodus* sp. González (1982, p. 373, lám. 1, figs. 9-10) de igual edad y proveniente de la provincia de Mendoza. *Schizodus arrondoi* González (1992, p. 108, lám. 1, fig. 8; 1997, p. 204, figs. 7F-H), proveniente del Carbonífero y del Pérmico Temprano de la cuenca de Río Blanco difiere por tener umbones más agudos y prominentes, un menor desarrollo longitudinal y surcos precediendo a la carena postumbonal.

Por el momento y hasta tanto se encuentre un mayor número de ejemplares que conserven rasgos distintivos para realizar comparaciones más precisas con otros representantes del género se lo dejará con nomenclatura abierta

Material. Un exterior de valva derecha. CEGH-UNC 19795C.

Procedencia y edad. Formación Tupe, quebrada de La Herradura, nivel 4, Pérmico Temprano.

Orden PHOLADOMYOIDA Newell, 1965
Superfamilia PHOLADOMYOIDEA King, 1844
Familia PERMOPHORIDAE van de Poel, 1959
Subfamilia PERMOPHORINAE van de Poel, 1959

Género ***Pleurophorella*** Girty, 1904

Especie tipo. *Pleurophorella papillosa* Girty, 1904 por designación original.

Pleurophorella ? sp.
Figuras 8.R-U

Descripción. Valvas pequeñas a medianas, alargadas, con umbones amplios y prosogiros. Los márgenes ventral y dorsal son subparalelos. El borde anterior es cóncavo en su parte próxima al margen dorsal y convexo hacia el margen ventral, que es levemente curvo. El margen posterior es convexo, de mayor altura que el anterior. El borde charnelar es rectilíneo y forma un ángulo obtuso con el margen posterior. Externamente se puede observar una carena postumbonal redondeada, a partir de la cual las numerosas y finas líneas de crecimiento cambian de dirección, formando un ángulo de 90° entre sí. Las líneas de crecimiento tienen una frecuencia de 10 por mm en las formas más pequeñas y 6 por mm en las más grandes. En el sector ántero-umbonal de la valva del ejemplar CEGH-UNC 19705, que corresponde a un molde interno, se observa una depresión estrecha, rectilínea, dirigida ventralmente y cuya longitud alcanza 1 / 3 de la altura. Este surco tiene un contorno ligeramente triangular y su profundidad parece homogénea en toda su extensión. Otros caracteres internos desconocidos.

Dimensiones.

Ejemplar	L	A	L / A	Cx	A / 2Cx	δ
CEGH-UNC 19794B	24*	15	1,6	5	1,5	150°*
CEGH-UNC 19795A	10	6	1,7	1	3	135°
CEGH-UNC 19795B	15	8	1,87	1,5	2,66	-

Discusión. En función de las características externas (contorno) y de la presencia de un surco, en los moldes internos, correspondiente al el septo miofórico, el material estudiado se incluye con reservas en el género *Pleurophorella*, según el criterio de Morris *et al.* (1991).

La especie aquí descripta presenta cierta semejanza con *Pleurophorella tricostata* Portlock (en Morris *et al.*, 1991, p. 86, figs. 38a-i) del Carbonífero Inferior de Irlanda, especialmente por el contorno general de las valvas, pero difiere porque la especie europea tiene costillas radiales en el sector dorsal de las valvas y una menor longitud del surco.

González (1997) describió material asignado con dudas a *Pleurophorella* ? sp. (p. 206, fig. 7J) procedente de sedimentitas de la Formación Río del Peñón (Pérmico Inferior) en la cuenca de Río Blanco, pero esta forma se diferencia de la aquí estudiada por ser más alargada, con umbones situados más próximos al margen anterior y por presentar ornamentación radial.

La escasez de ejemplares y su mediocre estado de preservación no permiten una identificación específica del material estudiado.

Material. Dos moldes compuestos de valvas izquierdas y dos moldes compuestos de valvas derechas, un molde compuesto de valva derecha y un molde compuesto de valva izquierda, ambos incompletos. CEGH-UNC 19705, 19794A y B, 19795A y B.

Procedencia y edad. Formación Tupe, quebrada de La Herradura, niveles 2 y 4, Pérmico Temprano.

Procedencia y edad. Formación Tupe, quebrada de La Herradura, nivel 4, Pérmico Temprano.

Consideraciones sobre la fauna

La fauna estudiada en este trabajo integra la Biozona de *Tivertonia jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus* del Pérmico Temprano, representada en las cuencas de Paganzo, Río Blanco y Calingasta-Uspallata (Pagani y Sabattini, 2002; Sterren, 2002a).

Diversos estudios previos que involucran las faunas del oeste argentino permitieron verificar la presencia de ciertos bivalvos característicos de aguas cálidas en esta región (González, 1993, 1999; Sterren, 2002b, entre otras). En el cuadro 1 se detallan los géneros de bivalvos hallados de la Biozona de *Tivertonia jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus* identificada en las formaciones Tupe, Río del Peñón, Del Salto y Quebrada Larga. Es importante comentar que los bivalvos provenientes de la Formación Quebrada Larga no pudieron ser determinados debido a su mal estado preservación (Sterren, 2002b).

Si se considera por separado cada unidad se advierte que la fauna de bivalvos de las formaciones Río del Peñón y Tupe son mayoritariamente cosmopolitas (González, 1997; Sterren, 2002b), mientras que en la Formación Del Salto, la fauna muestra afinidad con el oeste de Australia, India y Brasil (Manceñido *et al.*, 1976b).

Al analizar la composición de la fauna de bivalvos de toda la biozona es posible identificar un marcado predominio de elementos de amplia distribución geográfica. Además se reconoce una mayor cantidad de elementos considerados de afinidades tethyanas, asociados a aguas cálidas. Es importante destacar que existe un único registro de bivalvo típicamente gondwánico.

Dentro de los géneros de bivalvos que, según Runnegar (1972), sugieren afinidades tethyanas se identificaron *Septimyalina*, *Acanthopecten*, *Wilkingia* y *Edmondia*.

El género *Septimyalina* Newell se reconoce por primera vez en el centro oeste argentino en la Formación Tupe. Cabe mencionar que Manceñido *et al.* (1976a) identificaron una forma que incluyeron con reservas en la Familia Myalinidae Frech, procedente de la Formación Del Salto. En otras regiones de Sudamérica el género *Septimyalina* Newell fue registrado en el Pensilvaniano de la cuenca amazónica (Mendes, 1966), en el Pérmico Inferior del Grupo Copacabana en Perú (Newell *et al.*, 1953) y en el Paleozoico Superior de los Andes Septentrionales de Venezuela y Colombia (Sánchez, 1984).

Es importante señalar que otros integrantes de los myalinidos también se han citado de cuencas más cercanas. En sedimentitas pérmicas de Chile, área de Huentelauquen, González (1980) reconoció los géneros *Myalina* y *Myalinella*, integrando una fauna cosmopolita o afín a las del hemisferio norte. Ejemplares similares provienen de la Formación Cerros de Cuevitas en las cercanías de Antofagasta (González, 1985).

Una única especie argentina de *Acanthopecten* Girty, *Acanthopecten jaguelensis* González, fue descripta para la Formación Río del Peñón (González, 1997; Sterren, 2000). Este es un género común en cuencas ubicadas en latitudes más bajas, ya que fue hallado en el Grupo Tarma, Pensilvaniano de Perú (Newell *et al.*, 1953) y en el Pensilvaniano y Pérmico de Venezuela (Benedetto, 1980; Sánchez, 1984). También existen registros de *Acanthopecten* en el oeste de Australia, donde se describen ejemplares posiblemente pertenecientes a este género y de edad sakmariana tardía (Dickins, 1963). Para esta época, en base a evidencias litológicas y paleontológicas Dickins (1978, 1996) sugiere la existencia de un período de mejoramiento climático, con temperaturas relativamente más elevadas que las registradas anteriormente, en esta región.

Otro género de afinidades tethyanas es *Wilkingia* Wilson. La especie *Wilkingia riojana* González fue identificada en las formaciones Río del Peñón (González, 1997; Sterren, 2000) y Del Salto, en las cuencas de Río Blanco y Calingasta-Uspallata respectivamente. Más representantes de este género fueron citados en el Pensilvaniano del norte de Brasil, en las cuencas de Amazonas (Mendes, 1966) y Paranaíba (Anelli, 1994), y en el Pensilvaniano y Pérmico de Venezuela (Benedetto, 1980; Sánchez, 1984).

Un rasgo importante para destacar se relaciona con algunas de las cuencas sudamericanas mencionadas anteriormente. En las sedimentitas neopaleozoicas de Colombia y Venezuela, en los grupos Tarma y Copacabana de Perú, en la Formación Piauí en la cuenca de Paranaiba y en la Formación Itaituba (cuenca de Amazonas) los géneros *Septimyalina*, *Acanthopecten* y *Wilkingia* están asociados con faunas típicamente tethyanas.

Diferente es lo que ocurre con el género *Edmondia* de Koninck, ya que presenta una distribución relativamente más amplia que los demás géneros característicos de áreas paleoecuatoriales.

Cuadro 1. Distribución de géneros de bivalvos en la Biozona de *Tivertonia jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus* / *Bivalves genera distribution in the* Tivertonia jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus *Zone.* Géneros registrados en otras áreas / *Genera registred in other areas.* **1,** Calingasta-Uspallata (Sterren, 2002b), 2, cuenca de Tepuel-Genoa (González, 1972; 1977; Pagani y Sabattini, 2002), **3,** cuenca de Sauce Grande-Colorado (Harrington, 1955), **4,** cuenca de Paraná (Rocha-Campos, 1967, Simões *et al*., 1998), **5,** Oeste de Australia (Dickins, 1963).

	F. Tupe	F. R. del Peñón	F. Del Salto
Nuculavus	x	x	
Phestia (1)(2)(4)(5)	x	x	
Solemya (*Janeia*)			x
Lithophaga ? (5)		x	
Promytilus ? (1)(2)(3)		x	
Modiolus (Modiolus) (5)	x	x	x
Grammatodon			x
Parallelodon ? (5)		x	
Septimyalina	x		
Leptodesma (*Leptodesma*) (4)		x	
Leptodesma (*Leiopteria*) (2)(3)		x	x
Ptychopteria (*Ptychopteria*) (1)		x	
Merismopteria (2)			x
Palaeolima (2)(5)	x	x	
Elimata (5)			x
Pterinopectinella		x	
Aviculopecten (1?)(2?)(4)(5)	x	x	
Heteropecten (2)(3)(4)		x	
Acanthopecten (5?)		x	
Euchondria (2)(5)			x
Streblochondria (1)(2)	x	x	
Oriocrassatella (1)(4)(5)		x	x
Cypricardinia (1)(2)(5)		x	
Schizodus (1)(2)(4)(5)	x	x	x
Edmondia (4)(5)		x	x
Sanguinolites (2)		x	x
Myofossa (2)(5)		x	
Wilkingia		x	x
Pleurophorella ?	x	x	
Netschajewia (2)			x

Algunos autores sostienen que los géneros de Edmondidae se encuentran ampliamente distribuidos en depósitos de temperaturas cálidas y tropicales del Paleozoico Superior (Runnegar y Newell, 1974). También se considera que el género *Edmondia* es común en el hemisferio norte mientras que su equivalente ecológico, los integrantes de la familia Megadesmidae, habrían proliferado en las aguas frías del hemisferio sur (Runnegar, 1972; Morris *et al.*, 1991). Dickins (1993a) además observa que *Edmondia* no está presente en la fauna fría de *Eurydesma* del Pérmico Temprano.

Si bien el género *Edmondia* aparece en cuencas situadas en latitudes relativamente bajas, como Perú y Venezuela (Newell *et al.*, 1953; Benedetto, 1980), cuenta también con registros en otros sectores de Gondwana. En el oeste de Australia este género aparece asociado a sedimentitas con conodontes y a capas rojas con grietas de desecación. Estas sedimentitas son interpretadas como intervalos de tiempo donde habrían imperado climas relativamente más templados que los registrados previamente. Aunque con dudas, también en el Subgrupo Itararé de la cuenca de Paraná fue identificado el género *Edmondia* (Rocha-Campos y Rösler, 1978). En este caso la estrecha relación de estas faunas con sedimentitas de origen glacial y la notoria ausencia de otros elementos que sugieran temperaturas más elevadas, indicaría que las asociaciones faunísticas se habrían desarrollado bajo condiciones de aguas frías (Simões *et al.*, 1998). De confirmarse la asignación taxonómica al género *Edmondia* en Brasil, esto indicaría que al menos algunas especies del género no estarían directamente vinculadas a aguas cálidas. En consecuencia, sería importante analizar la distribución de las distintas especies del género *Edmondia*, ya que éstas podrían tener diferentes rangos de tolerancia a la temperatura.

En lo que respecta al género *Nuculavus* Chernishev y en particular a la especie *Nuculavus levatiformis* (Walcott), se observa una distribución geográfica comparable con la de los taxones característicos de aguas cálidas. Esta especie, que cuenta con registros en las cuencas de Paganzo y Río Blanco, aparece también en sedimentitas del Pennsilvaniano medio de la cuenca de Paranaíba en Brasil (Anelli *et al.*, 2002), en el Pérmico Inferior del Grupo Copacabana Perú (Newell *et al.*, 1953) y en el Pérmico de los Andes Septentrionales (Andes de Mérida y Sierra de Perijá-Venezuela y Colombia, Sánchez, 1984). Este bivalvo, común en asociaciones con afinidades tethyanas como las mencionadas, podría ser considerado un indicador de aguas templadas a cálidas.

Otro rasgo que merece destacarse en la biozona estudiada es la ausencia de Megadesmidae y de los géneros *Eurydesma* Morris y *Deltopecten* Etheridge considerados los componentes más representativos de faunas frías (Runnegar, 1972). En cuanto a los géneros exclusivos y típicamente gondwánicos, el único identificado es *Merismopteria* Etheridge (Manceñido *et al.*, 1976b). De los géneros frecuentes en las asociaciones de Gondwana, en las cuencas estudiadas sólo se registran *Oriocrassatella* Etheridge y *Promytilus* Newell.

Con respecto a la fauna fría de *Eurydesma* es importante aclarar que las áreas que comparten elementos de esta fauna están relacionadas con la transgresión generalizada que, según López Gamundí (1990), habría afectado el sureste de Sudamérica (cuencas de Sauce Grande-Colorado y Paraná), África, India y Australia en el Pérmico Temprano. Los registros de esta fauna en el margen paleopacífico (Rocha-Campos, 1970; González, 1977) merecen ser corroborados. Si bien Rocha-Campos (1970) reconoció formas indeterminadas de Eurydesmidae en la Formación Santa Elena, en la cuenca de Calingasta-Uspallata, recientes estudios realizados en esta uni-

dad (Sterren, 2002b) ponen en duda la pertenencia de dichos ejemplares a esa familia.

Con respecto a las asociaciones de las cuencas estudiadas, la mayor riqueza de elementos de afinidades tethyanas con respecto a los gondwánicos sugiere la existencia de condiciones climáticas más benignas durante la depositación de los sedimentos portadores de esa fauna. A este respecto es importante agregar que para el Carbonífero Tardío (Stefaniano), López Gamundí *et al.* (1993), sugieren un marcado mejoramiento climático en base a la presencia de niveles de carbón depositados en el sector oriental de la cuenca de Paganzo.

Algunos de los posibles controles que habrían favorecido la particular distribución de los bivalvos de la fauna de *Tivertonia jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus*, involucran factores de tipo bióticos y abióticos.

En primer lugar se observa que esta mezcla de afinidades tethyanas y gondwánicas, que caracteriza a esta fauna "mixta" de bivalvos no se registra en los braquiópodos. Solamente en la Formación Río del Peñón, una de las asociaciones de braquiópodos allí identificadas (Asociación I de Cisterna y Simanauskas, 2000), muestra una marcada afinidad biogeográfica con Australia y una menor similitud con faunas de Perú y Texas. Sin embargo, los géneros *Wilkingia* y *Acanthopecten* se encuentran asociados a braquiópodos afines con el oeste de Australia (Asociaciones II y III, de Cisterna y Simanauskas, 2000). En el resto de las unidades coetáneas (Tupe, Del Salto y Quebrada Larga), la afinidad de la fauna de braquiópodos es claramente gondwánica (Cisterna y Simanauskas, com. pers.). En consecuencia, parece evidente que el factor biótico más importante que caracteriza la composición de la Biozona de *Tivertonia jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus* tiene que ver con los rasgos particulares de cada taxón. Este patrón de distribución diferente es el resultado de las características paleobiológicas exclusivas de cada grupo, los que presentan diferentes rangos de tolerancia a las condiciones del medio, tales como tipo de sustrato y turbidez, salinidad, disponibilidad de nutrientes y temperatura. En el caso particular estudiado, aparentemente el factor principal que controló la composición de estas asociaciones fue la temperatura.

Uno de los factores abióticos que parece haber tenido mayor preponderancia sobre la composición de estas faunas es la posición paleogeográfica y la dinámica de las cuencas involucradas durante el Paleozoico Superior.

Una consecuencia directa de la posición paleogeográfica es la restricción areal de la fauna estudiada. Según Conti y Rapalini (1993) la ubicación de las sedimentitas portadoras de la fauna de *Tivertonia jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus* estaría comprendida entre los 30° y 45° de latitud sur para el límite Carbonífero-Pérmico. En consecuencia, estas faunas no podrían haber alcanzado a colonizar las áreas ubicadas más al sur, tal como fuera expresado por otros autores (González, 1999; Sterren, 2002b).

Según González (1999), desde el Westfaliano Tardío hasta finales del Carbonífero se habría producido la penetración de elementos de faunas cálidas paleoecuatoriales en el oeste argentino y habrían llegado hasta el sur de Mendoza o norte de Neuquén. Además designó estos elementos típicos de aguas cálidas a templadas como fauna de *Buxtonia-Heteralosia* o "fauna intermedia" representada sólo en la cuenca de Río Blanco (González, 1993, 1997). En el presente trabajo se confirma el registro de estas formas típicas de temperaturas cálidas integrando la fauna de *Tivertonia jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus* y se extiende el alcance de las mismas hasta el sector occidental de la cuenca de Paganzo y norte de la cuenca de Calingasta-Uspallata.

Otro de los factores estrechamente relacionado con la paleogeografía fue la glaciación generalizada en el supercontinente de Gondwana. La combinación de altas paleolatitudes y elevados paleorelieves habrían favorecido el desarrollo de la glaciación del Carbonífero Superior en las cuencas andinas del suroeste de Sudamérica (López Gamundí, 1997; López Gamundí y Breitkreuz, 1997).

González (1999) sugiere que la ingresión de elementos cálidos habría sido favorecida por la contracción de la provincia de Gondwana durante una etapa interglacial y que faunas de este tipo (indicadoras de un mejoramiento climático) deberían registrarse en otros sectores de la periferia del gran continente. Sin embargo, es importante analizar el comportamiento de las faunas del oeste de Australia, que presentan un alto grado de afinidad con las faunas aquí estudiadas. En primer lugar, se observa que las evidencias de la glaciación estan confinadas a rocas de edad asseliana. Según López Gamundí (1997) estas secuencias registrarían el III Episodio Glacial del continente de Gondwana. Los primeros hallazgos de invertebrados marinos se asocian con la transgresión postglacial ocurrida durante el Sakmariano temprano y por lo tanto son considerados faunas de aguas frías. Recién en el Artinskiano temprano se manifiesta una etapa con mejores condiciones climáticas (Dickins, 1993a, 1993 b, 1996).

Esta sucesión de eventos es semejante, aunque diacrónica, a la que ocurre en el Carbonífero de la cuenca de Calingasta-Uspallata. Aquí, la fauna íntimamente relacionada con estructuras glacigénicas (González, 1981; López Gamundí, 1983) y asociada con la transgresión postglacial es la fauna de *Levipustula*, de edad westfaliana (López Gamundí,

1989, 1997). Estos fenómenos se relacionan con el II Episodio Glacial (Namuriano-Westphaliano) reconocido en el sudoeste de Sudamérica, según el esquema propuesto por López Gamundí (1997).

Es posible entonces encontrar cierta equivalencia entre la fauna de *Tivertonia jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus* (Asseliano-Sakmariano temprano) y la fauna artinskiana del oeste de Australia. Si bien la composición taxonómica es diferente, ya que la proporción de elementos tethyanos en la fauna estudiada es mayor, ambas faunas estarían reflejando un mejoramiento climático generalizado.

A fines del Carbonífero Tardío se verifican los primeros registros de actividad magmática acompañada por la depositación de secuencias volcaniclásicas, que indican la presencia de un arco volcánico activo en el margen proto-Pacífico (Bahlburg y Hervé, 1997). Estas evidencias de vulcanismo contemporáneo con la sedimentación fueron identificadas en nuestro país en las cuencas de Paganzo (Limarino *et al.*, 1986), Río Blanco, Calingasta-Uspallata y Arizaro (López Gamundí y Breitkreuz, 1997).

En este contexto es posible suponer que los efectos de la actividad volcánica podrían haber tenido influencia en el desarrollo de la biota marina. En este sentido, Vermeij (1995) expresa que fenómenos tales como el aumento de temperatura, transgresiones, incremento de la disponibilidad de nutrientes y dióxido de carbono son controles extrínsecos primarios que ejerce el vulcanismo submarino sobre los ecosistemas. Además, los efectos del vulcanismo inducirían el calentamiento de ciertas áreas terrestres, afectando particularmente a latitudes medias y altas. En las cuencas estudiadas, estos fenómenos asociados a la actividad volcánica, que habrían producido climas más benignos, se reflejarían en la composición de las asociaciones de bivalvos, que incluyen una importante fracción de elementos de afinidades paleoecuatoriales.

El efecto de un breve período de mejoramiento climático en la zona puede haber sido intensificado por la acción de corrientes marinas de aguas templadas a cálidas. Condiciones similares se verifican en algunos bivalvos subfósiles cuyos patrones de distribución latitudinal no concuerdan con las temperaturas reinantes en dichas áreas. Ésto es explicado como una consecuencia de la acción de corrientes marinas que provocan variaciones localizadas en el gradiente de temperatura. Algunas asociaciones relacionadas con este fenómeno, conocidas como "asociaciones de moluscos termo-anómalos" son comunes en sedimentitas del Holoceno del mar de Japón (Lutaenko, 1993), en la costa atlántica del sur de África (Pether, 1994) y en depósitos del Pleistoceno de las costas californianas (Roy *et al.*, 1995).

Por lo expuesto anteriormente, se puede concluir que las variaciones de la temperatura (originadas por distintos factores como vulcanismo, corrientes marinas, posición paleogeográfica de las cuencas, etc.) y sus efectos derivados, constituyen el factor más importante que controló la composición de las faunas de bivalvos de la Biozona de *Tivertonia jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus*.

Agradecimientos

Agradezco a los Dres. G. Cisterna y M. Martínez quienes colaboraron en las tareas de campo y en la recolección del material fósil aquí estudiado. Al Dr. M. G. Simões y revisor anónimo por los valiosos aportes y sugerencias realizados en calidad de árbitros. Este trabajo es una contribución al proyecto IUGS UNESCO IGCP 471 "Evolución del Gondwana occidental durante el Paleozoico Tardío: registro tectosedimentario, paleoclimas y cambios biológicos".

Bibliografía

Amler, M.R.W. 1999. Synoptical classification of fossil and Recent Bivalvia. *Geologica et Palaeontologica* 33: 237-248.

Amos, A.J. 1979. *Guía Paleontológica Argentina. Parte 1: Paleozoico, Sección 5-6: faunas carbónicas y pérmicas.* Publicación del CONICET, Buenos Aires. 154 p.

Andreis, R.R., Spalletti, L.A. y Mazzoni, M.M. 1975. Estudio geológico del Subgrupo Sierra de Maz, provincia de La Rioja, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 30: 247-273.

Anelli, L.A., 1994. [*Pelecípodes da Formação Piauí (Pensilvaniano), Bacia do Parnaíba, Brasil.* Dissertação de Mestrado. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. 148 p. Inédito.]

Anelli, L.A., Rocha-Campos, A.C. y Simões M.G. 2002. Protobranch bivalves from the Piauí Formation (Middle Pennsylvanian), Paranaíba Basin, Brazil. *Revista Española de Paleontología* 17: 165-176.

Azcuy, C.L. y Morelli, J.R. 1970. Geología de la Comarca de Paganzo-Amaná. El Grupo Paganzo. Formaciones que lo componen y sus relaciones. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 25: 405-429

Azcuy, C.L. y Ottone, B.G. 1983. Hallazgo de palinomorfos en la Formación Guandacol, quebrada La Delfina, Cuenca Paganzo. *5° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología. Resúmenes*: 21.

Azcuy, C.L., Andreis, R.R., Cuerda, A., Hünicken, M., Pensa, M., Valencio, D. y Vilas, J.F. 1987. Cuenca Paganzo. En: S. Archangelsky (ed.), *El Sistema Carbonífero en la República Argentina. Academia Nacional de Ciencias*, 3: 41-100.

Bahlburg, H. y Hervé, F. 1997. Geodynamic evolution and tectonostratigraphic terranes of northwestern Argentina and northern Chile. *Geological Society of America Bulletin* 109: 869-884.

Benedetto, J.L. 1980. Bivalvos pensilvanianos de la Formación Caño Indio, Sierra de Perijá, Venezuela. *Dirección General Sectorial de Minas y Geología. Ministerio de Energía y Minas* 14: 197-245.

Bossi, G.E. y Andreis, R.R. 1985. Secuencias deltaicas y lacustres del Carbónico del centro oeste argentino. *10° Congreso Internacional de Estratigrafía y Geología del Carbonífero, Actas* 3: 285-309.

Busanus, J.W. y Hoare, R.D. 1991. Bivalves (Mollusca) from the Mauch Chunk Group (Mississippian, Chesterian) of northern West Virginia and southwestern Pennsylvania. *Journal of Paleontology* 65: 465-480.

Chernishev, B.I. 1947. Deyaki Nuculidae Donets´kogo baseynu. *Akad Nauk Ukrayins´koyi, Instytut Geologichnykh Nauk, Zbirnyk prats´z paleontologiyi ta stratygrafiyi* 1: 3-19.

Chernishev, B.I. 1951. Semeistvo Ledidae iz Kamennougolnykh otlozhenii SSSR. *Akad Nauk Ukrayins´koyi, Instytut Geologichnykh Nauk, Zbirnyk prats´z paleontologiyi ta stratygrafiyi* 2 p. 3-40.

Cisterna, G.A. y Simanauskas, T. 2000. Brachiopods from the Río del Peñón Formation, Río Blanco basin, Upper Palaeozoic of Argentina. *Revista Española de Paleontología* 15: 129-151.

Cisterna, G.A., Simanauskas, T., Archbold, N.W., Vergel, M., Martínez, M. y Sterren, A.F. 2001. El intervalo marino de la Formación Tupe en la quebrada de La Herradura (Cuenca de Paganzo): Nuevas interpretaciones sobre su edad, bioestratigrafía y relaciones paleobiogeográficas. *2ª Simposio Argentino del Paleozoico Superior. Museo de Paleontología Egidio Feruglio. Resúmenes*: 9.

Cisterna, G.A., Simanauskas, T. y Archbold, N.W. 2002. Permian brachiopods from the Tupe Formation, La Herradura Creek, San Juan Province, Precordillera, Argentina. *Alcheringa* 26: 177-200.

Conti, C.M. y Rapalini, A.E. 1993. La deriva polar aparente del Gondawana en el Paleozoico en función de nuevos datos paleomagnéticos de Argentina. Implicancias paleolatitudinales para América del Sur. *12° Congreso Geológico Argentino y 2° Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Actas* 3: 404-414.

Cope, J.C., 1996. The early evolution of Bivalvia. En: J.D. Taylor (ed.), *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca*: 361-370.

Cox, L.R. 1952. The Jurassic lamellibranch fauna of Cutch (Kuchh). Ramilies Pectiniedae, Amusiidae, Plicatulidae, Limidae, Ostreidae and Trigoniidae. Geological Survey India Memoir, *Palaeontological Indica* 3: 1-128.

Cox, L., Newell, N., Branson, C., Casey R, Chavan, A., Coogan, A., Dechaseaux, C. Fleming, C., Haas, F., Hertlein, L., Keen, A., Laroque, A., McAlester, A., Perkins, B., Puri, H., Smith, L., Soot-Ryen, T., Stenzel, H., Turner. R. y Weir, J. 1969. *Mollusca 6 (Bivalvia).* En: R.C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N*, University of Kansas Press, 952 p.

Cuerda, A. 1965. Estratigrafía de los depósitos neopaleozoicos de la Sierra de Maz (Provincia de La Rioja). *2° Jornadas Geológicas Argentinas, Actas* 3: 79-94.

Demanet, F. 1941. Faune et stratigraphie de l´étage Namurien de la Belgique. *Mémoires du Musée Royal d´ Histoire Naturelle de Belgique* 97, 327 p.

Dickins, J.M. 1956. Permian Pelecypods from the Carnavon Basin, Western Australia. *Australia Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics Bulletin* 29, 55 p.

Dickins, J.M. 1963. Permian pelecypods and gastropods from Western Australia. *Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics Bulletin* 63: 1-150.

Dickins, J.M. 1978. Climate of the Permian in Australia: the invertebrate faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 23: 33-46.

Dickins, J.M. 1993a. Palaeoclimate. En: J.M. Dickins y S.K. Swarko (eds.), Palaeontology of the Permian of Western Australia. *Geological Survey of Western Australia, Dto. of Minerals and Energy. Bulletin* 136: 7-8.

Dickins, J.M. 1993b. Permian bivalve faunas-Stratigraphical and geographical distribution. *12° Congrès International de la Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère et Permien* (Buenos Aires). Compte Rendus, 1: 523-536.

Dickins, J.M., 1996. Problems of a Late Palaeozoic glaciation in Australia and subsequent climate in the Permian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 125: 185-197.

Du Toit, A.L. 1927. A geological comparison of South America with South Africa. With a palaeontological contribution by F. R. Cowper Reed. *Carnegie Institute Publication* 381: 1-157.

Fernández Seveso, F., Pérez, M., y Álvarez, L. 1990. Análisis estratigráfico del Ámbito Occidental de la cuenca Paganzo en el rango de grandes ciclos depositacionales. *11° Congreso Geológico Argentino. Actas* 2: 77-80.

Fernández Seveso, F., Pérez, M., Brisson, I. y Álvarez, L. 1993. Análisis de cuenca: Técnicas aplicadas en la serie carbónica-pérmica del Paganzo. *Boletín de Informaciones Petroleras*, YPF, 33: 77-107.

Frenguelli, J. 1945. Moluscos continentales en el Paleozoico superior y en el Triásico de la Argentina. *Notas del Museo de La Plata, Sección Paleontología* 83: 181-204.

Girty, G.H. 1904. New molluscan genera from the Carboniferous. *Proceedings of the United States National Museum* 27: 721-736.

Girty, G.H. 1915. Fauna of Wewoka Formation of Oklahoma. *Bulletin United States Geological Survey* 544: 1-353.

González, C.R. 1969. Nuevas especies de Bivalvia del Paleozoico Superior del Sistema de Tepuel, provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 6: 236-250.

González, C.R. 1972. La Formación Las Salinas, Paleozoico Superior de Chubut (Argentina). Parte II. Bivalvia: Taxonomía y paleoecología. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 27: 188-213.

González, C.R. 1974. Bivalvos del Pérmico inferior de Chubut, Argentina. *Acta Geológica Lilloana* 12: 233-271.

González, C.R. 1977. Bivalvos del Carbónico superior del Chubut, Argentina. *Acta Geológica Lilloana* 14: 105-147.

González, C.R. 1980. Algunos Myalinidae (Bivalvia) del Paleozoico superior de Chile. *2° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1° Latinoamericano de Paleontología. Actas* 4: 23-29.

González, C.R. 1981. El Paleozoico superior marino de la República Argentina, bioestratigrafía y paleoclimatología. *Ameghiniana* 18: 51-65.

González, C.R. 1982. Bivalvos de la Formación Agua del Jagüel, Pérmico inferior de Mendoza (Argentina). *Ameghiniana* 19: 367-376.

González, C.R. 1985. Esquema bioestratigráfico del Paleozoico Superior marinode la Cuenca de Calingasta-Iglesia, República Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, 16: 231-244.

González, C.R. 1992. La fauna del Cerro Veladero, Carbónico de la Cuenca de Río Blanco, la Rioja. *Acta Geológica Lilloana* 17: 101-113.

González, C.R. 1993. Late Paleozoic faunal sucession in Argentina. *12° Congrès International de la Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère et Permien* (Buenos Aires). Compte Rendus, 1: 537-550.

González, C.R. 1994. Early Carboniferous Bivalvia from western Argentina. *Alcheringa* 18: 169-185.

González, C.R. 1997. Late Carboniferous Bivalvia from western Argentina. *Geologica et Palaeontologica* 31: 193-214.

González, C.R. 1999. El límite septentrional de la provincia faunística gondwana en el Carbonífero Superior. *Ameghiniana* 36, *Suplemento Resúmenes*, 35R.

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

Harrington, H.J. 1955. The Permian *Eurydesma* fauna of Eastern Argentina. *Journal of Paleontology* 29: 112-128.

Hind, W. 1903. A monograph of the British Carboniferous Lamellibranchiata: *Palaeontographica Society Monograph* 2: 58.

Hind, W. 1908. On the Lamellibranch and Gasteropod Fauna found in the Millstone Grit of Scotland. Part 1. *Royal Society Edinburgh Transactions* 46: 331-359.

Hoare, R.D. 1993. Mississippian (Chesterian) bivalves from the Pennsylvanian stratotype area in West Virginia and Virginia. *Journal of Paleontology* 67: 374-396.

Lamarck, J.B. de 1799. Prodrome d´une nouvelle classification des coquilles, comprenant une rédaction appropiée des caractères génériques, et l´établissement d´un grand nombre de genres nouveaux. *Mémoire de la Société d´Histoire Naturelle Paris*, 1: p. 63-91.

Leanza, F. 1945. Braquiópodos carboníferos de la quebrada de La Herradura, al NE de Jáchal, San Juan. *Notas Museo de La Plata, Sección Paleontología* 86: 277-314.

Limarino, C.O., Sessarego, H., Césari, N.S. y López Gamundí, O.R. 1986. El perfil de la Cuesta de Huaco, estratotipo de referencia (hipoestratotipo) del Grupo Paganzo en la Precordillera Central. *Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales Anales* 38: 81-109.

Linné, C. (C. von Linné). 1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum caracteribus, diferentiis, sinonimis, locis. X ed. Holmiae (Stockholm), Laurentii Salvii, 821 pp.

Logan, A. 1967. A monograph of the Permian Bivalvia of Northern England. *Paleontographica Society Memoir* 121: 72 p.

López Gamundí, O.R. 1983. Modelo de sedimentación glacimarina para la Formación Hoyada Verde, Paleozoico superior de la provincia de San Juan. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 38: 60-72.

López Gamundí, O.R. 1989. Postglacial transgressions in late Paleozoic basins of western Argentina: a record of galcioeustatic sea level rise. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 71: 257-270.

López Gamundí, O.R. 1990. Mecanismos de formación, registro sedimentario y jerarquía estratigráfica de las transgresiones post-glaciales en secuencias neopaleozoicas de Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 42: 162-182.

López Gamundí, O.R. 1997. Glacial-Postglacial transition in the Late Paleozoid basins of southern South America. En: I.P. Martini (ed.), *Late glacial and postglacial environmental changes. Quaternary, Carboniferous-Permian and Proterozoic.* Oxford University Press, 147-168.

López Gamundí, O.R. y Breitkreuz, 1997. Carboniferous to Triassic evolution of the Panthalassan margin in southern South America. En: J.M. Dickins, Y. Zunyi, Y. Hongfu, S.G. Lucas y S. Acharyya (eds.), *Late Paleozoic and Early Mesozoic Circum-Pacific Events and their Glabal Correlation,* World and Regional Series, 10: 8-19.

López Gamundí, O.R., Césari, S.N. y Limarino, C.O. 1993. Paleoclimatic significance and age constraints of the Carboniferous coals of Paganzo basin. En: R.H. Findlay, R. Unrug, M.R. Banks y J.J. Veevers (eds.), *Gondwana Eight:* 291-298.

Lutaenko, K.A. 1993. Climatic optimun during the Holocene and the distribution of warm-water mollusks in the Sea of Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 102: 273-281.

Manceñido, M.O., González, C.R. y Damborenea, S. 1976a. La fauna de la Formación Del Salto (Paleozoico Superior de la provincia de San Juan). Parte III. Bivalvia 1. *Ameghiniana* 13: 65-84.

Manceñido, M.O., González, C.R. y Damborenea, S. 1976b. La Fauna de la Formación Del Salto (Paleozoico superior de la provincia de San Juan). Parte III. Bivalvia 2. *Ameghiniana* 13: 85-107.

Martínez, M. 1998. [*Estratigrafía, paleoambientes y paleogeografía de los depósitos glaciales carboníferos de la cuenca de Paganzo, Precordillera argentina.* Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, 195 p. Inédita].

Mc Alester, A.L. 1968. Type species of Paleozoic Nuculoid bivalve genera. *Geological Society of America Memoir* 105, 143 p.

Meek, F.B. y Hayden, F.V. 1858. Descriptions of new organic remains from northeastern Kansan, indicating the existence of Permian rocks in that territory. *Albany Institute Translation* 4: 73-88.

Mc Coy, F. 1851. Descriptions of some new Mountain Limestone fossils. *Annals and Magazine Natural History* 7: 167-175.

Mendes, J.C. 1966. Moluscos da Formação Itaituba (Neocarbonífero) estado do Pará, *Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Cuadernos da Amazônia* 9: 66 p.

Miller, S.A. 1891. Paleontology. *Indiana Geological Survey*, 17º Annual Report: 611-705.

Morris, N.J., Dickins, J.M. y Astafieva-Urbaitis, K. 1991. Upper Paleozoic Anomalodesmatan Bivalvia. *British Museum Natural History Bulletin (Geology)* 47: 51-100.

Newell, N.D. 1938. Late Paleozoic Pelecypods: Pectinacea. *Kansas Geological Survey Bulletin* 10: 123 p.

Newell, N.D. 1942. Late Paleozoic Pelecypods: Mytilacea. *Kansas Geological Survey Bulletin* 10: 110 p.

Newell, N.D. y Boyd, D.W. 1975. Parallel evolution in early trigoniacan bivalves. *American Museum of Natural History Bulletin* 154: 57-162.

Newell, N.D. y Boyd, D.W. 1995. Pectinoid bivalves of the Permian-Triassic crisis. *American Museum of Natural History Bulletin* 227: 95 p.

Newell, N.D., Chronic, J. y Robert, T.G. 1953.Upper Paleozoic of Peru. *Geological Society of America Memoir* 58: 1-222.

Ottone, E.G. y Azcuy, C.L. 1986. El perfil de la Quebrada La Delfina, Provincia de San Juan, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 41: 124-136.

Pagani, M.A. y Sabattini, N. 2002. Biozonas de moluscos del Paleozoico superior de la cuenca de Tepuel-Genoa (Chubut, Argentina). *Ameghiniana* 39: 351-366.

Pether, J. 1994. Molluscan evidence for enhanced deglacial advection of Agulhas water in the Benguela current, off southwestern Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 111: 99-117.

Pojeta, J. Jr., 1987. Class Pelecypoda. En: Boardman, R.S., A.H. Cheetham y A.L. Rowell (Eds.), *Fossil Invertebrates*: 386-435.

Reed, F.R.C. 1930. Uma nova fauna permo-carbonífera do Brasil. *Serviço Geológico Mineiro Monografia* 10: 45p.

Rocha-Campos, A.C. 1967. The Tubarão Group in the Brazilian portion of the Paraná Basin. En: J.J. Bigarella, R.D. Becker y I. D. Pinto (eds.), *Problems in Brazilian Gondwana geology*, 27-102.

Rocha-Campos, A.C. 1970. Upper Paleozoic bivalves and gastropods of Brazil and Argentina: a review. *Proceedings and Papers, 2º Gondwana Symposium South Africa:* 605-612.

Rocha-Campos, A.C. y Rösler, O. 1978. Late Paleozoic faunal and floral successions in the Paraná Basin, Southern Brazil. *Boletim Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, Série Científica* 9: 1-16.

Roy, K., Jablonski, D. y Valentine, L.W. 1995. Thermally anomalous assemblages revisited: Patterns in the extraprovincial latitudinal range shifts of Pleistocene marine mollusks. *Geology* 23: 1071-1074.

Runnegar, B.N. 1972. Late Paleozoic Bivalvia from South America: provincial affinities and age. *Anais Academia Brasileira Ciências* 44 (supl) 295-312.

Runnegar, B.N. y Newell, N.D. 1974. *Edmondia* and the Edmondiacea shallow-burrowing paleozoic pelecypods. *American Museum Novitates*, 2533: 1-19.

Sabattini, N., Ottone, E.G. y Azcuy, C.L. 1990. La Zona de *Lissochonetes jachalensis-Streptorhynchus inaequiornatus* (Carbonífero tardío) en la localidad de La Delfina, provincia de San Juan. *Ameghiniana* 27: 75-81.

Salfity, J.A. y Gorustovich, S. 1983. Paleogeografía de la cuenca del Grupo Paganzo (Paleozoico superior). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 38: 437-453.

Sánchez, T.M. 1984. Étude paleoecologique du Paleozoique superieur dans le Nord des Andes du Venezuela. *Biostratigraphie du Paleozoique, Université de Bretagne Occidentale* 2: 1-165.

Scalabrini Ortiz, J. 1973. El Carbónico de la Precordillera argentina al norte del Río Jáchal. *5° Congreso Geológico Argentino. Actas* 3: 387-401.

Shumard, B.F. 1858. *Lima retifera* Shumard, en Shumard, B.F. y Swallow, G.C. 1858. Descriptions of new fossils from the coal Measures of Missouri and Kansas: *Acad. Sci. St. Louis, Trans* 1: 217-215.

Simanauskas, T., Cisterna, G.A. y Sterren, A.F. 2001. Evolución de las faunas bentónicas marinas de la Formación Hoyada Verde, Carbonífero Tardío de la sierra de Barreal, San Juan. *2° Simposio Argentino del Paleozoico Superior. Museo de Paleontología Egidio Feruglio, Resúmenes*, 26.

Simões, M.G., Rocha-Campos, A.C. y Anelli, L.E. 1998. Paleoecology and evolution of Permian bivalve faunas (Paraná Basin) in Brazil. En: P.A. Johnston y J.W. Haggart (eds.), *Bivalves: An eon of evolution*: 443-452.

Stanley, S.M. 1972. Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve mollusk. *Journal of Paleontology* 46: 165-212.

Sterren, A.F. 2000. Moluscos bivalvos en la Formación Río del Peñón, Carbonífero tardío-Pérmico temprano, provincia de La Rioja. *Ameghiniana* 37: 421-438.

Sterren, A.F. 2002a. Bivalvos neopaleozoicos de las cuencas de Río Blanco y Calingasta-Uspallata y su relación con las biozonas de braquiópodos. En: N. Cabaleri, C. Cingolani, E. Linares, M. López de Luchi, H. Ostera y H. Panarello (eds.), *15° Congreso Geológico Argentino. Actas* 1: 578-583.

Sterren, A.F. 2002b. [*Paleoecología, tafonomía y taxonomía de los moluscos bivalvos del Carbonífero-Pérmico en las cuencas de Río Blanco y Calingasta-Uspallata.* Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, 230 p. Inédita].

Stevens, R.P. 1858. Descriptions of new Carboniferous fossils from the Appalachian, Illinois and Michigan coal fields. *American Journal of Science* 25: 258-265.

Vergel, M.M. y Fasolo, Z.R. 1999. Datos palinológicos en la Formación Tupe (Paleozoico Superior), quebrada La Herradura, San Juan, Argentina. *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 36: 37R.

Vermeij, G.J. 1995. Economics, volcanoes, and Phanerozoic revolutions. *Paleobiology* 21: 125-152.

Verneuil, P.E.P. de. 1844. Mollusques. En: R.I. Murchison, E. de Verneuil y A. de Keyserling (eds.), Géologie de la Russie D´Europa. *Paléontologie* 2: 37-376.

Verneuil, P.E.P. de y Murchison, R.I. 1844. Note sur les équivalents du systéme permien en Europe, suivie d'un coup d'oeil generalsu l'ensemble de ses fossiles, et d'un tableau des espécies. *Société Géologique de France Bulletin* 1: 475-517.

Walcott, C.D. 1884. Paleontology of the Eureka District. *United States Geological Survey Memoir* 8, 298 p.

Yancey, T.E. 1978. Brachiopods and Molluscs of the Lower Permian Arcturus Group, Nevada and Utah. Part I: Brachiopods, Scaphopods, Rostroconchs and Bivalves. *American Paleontology Bulletin* 74: 255-367.

Recibido: 28 de junio de 2002.
Aceptado: 21 de agosto de 2003.