



UNIVERSIDAD NACIONAL DE RÍO NEGRO

Sede Alto Valle - Valle Medio – Trabajo final de la Licenciatura en Geología

**MICROPALEONTOLOGÍA DE LAS
SEDIMENTITAS EN EL CONTACTO ENTRE LAS
FORMACIONES ANACLETO Y ALLEN (ÁREA
NATURAL PROTEGIDA PASO CÓRDOBA, RÍO NEGRO):
INFERENCIAS PALEOAMBIENTALES**



Universidad Nacional de Río Negro

Alumna: Ayelén Gigli, ayegeogi@gmail.com

Directora: Martina Caratelli, mcaratelli@unrn.edu.ar

Co-director: Fernando M. Archuby, farchuby@gmail.com

Año: 2024

Índice

Resumen	2
Abstract	3
1. Introducción	5
1.1 Marco Geológico	6
Cuenca Neuquina.....	6
Litoestratigrafía de los grupos Neuquén y Malargüe	8
1.2 Paleontología	12
Carófitas	12
Ostrácodos	13
Bivalvos.....	14
Gastrópodos.....	15
2. Objetivos e hipótesis	15
2.1 Objetivos.....	15
2.2. Hipótesis	16
3. Materiales y Métodos	17
3.1. Área de estudio	17
3.2. Muestreo y procesamiento de muestras.....	18
4. Resultados	20
4.1. Descripción de la sección estratigráfica.....	20
4.2. Contenido fósil y descripciones sistemáticas	24
4.2.1. Carófitas	24
4.2.2. Ostrácodos	26
4.2.3. Bivalvos.....	29
4.2.4. Gastrópodos	31
5. Discusión.....	34
5.1. Interpretación de la sección estratigráfica	34
5.2. Interpretación paleoecológica.....	34
6. Conclusiones.....	36
Bibliografía.....	38

Resumen

Este trabajo analiza la transición entre las formaciones Anacleto y Allen (Cuenca Neuquina, Cretácico Tardío) en el Área Natural Protegida Paso Córdoba, Provincia de Río Negro, Argentina. La Cuenca Neuquina es una de las cuencas sedimentarias más importantes del país debido a su compleja historia geológica y su relevancia en la exploración de recursos naturales. Las formaciones Anacleto y Allen, pertenecientes al Grupo Neuquén y al Grupo Malargüe respectivamente, representan paleoambientes sedimentarios de gran interés paleontológico y estratigráfico. A grandes rasgos, la Formación Anacleto se caracteriza por depósitos predominantemente fluviales, mientras que la Formación Allen refleja una transición hacia sistemas costeros y eólicos.

Se midió y muestreó una sección estratigráfica de 9 m de espesor que incluye al contacto entre las dos unidades. La base de la sección está representada por fangolitas rojas, pardo rojizas y grises, con niveles de calizas concrecionales rosadas y blanquecinas, típicamente asociadas a la Formación Anacleto. La sección continúa con areniscas y arcillitas de origen continental, junto con depósitos marino-litorales, característicos de la Formación Allen.

Se recolectaron cinco muestras en los primeros 2 m de espesor de la sección medida, correspondientes a sedimentos finos sin estructuras sedimentarias evidentes, interpretados como depósitos de baja energía, probablemente de planicie aluvial. Las muestras fueron procesadas mediante disgregación y tamizado en húmedo, eliminando la fracción menor a 63 μm . Los microfósiles fueron recolectados utilizando la técnica de "picking" bajo lupa binocular.

Se identificaron carófitas, ostrácodos, gastrópodos y bivalvos, que fueron analizados y documentados mediante observaciones con Microscopio Electrónico de Barrido (MEB). Aunque el mal estado de conservación dificultó la identificación precisa de algunas especies, los resultados permitieron caracterizar los principales grupos fósiles y su relación con los paleoambientes representados en la secuencia. La presencia de taxones de agua dulce, salobre y marina indica fluctuaciones ambientales durante el período de depositación. Además, la coexistencia de organismos con distintos requerimientos ecológicos en un mismo nivel sugiere la ocurrencia de fenómenos de reelaboración de sedimentos y el consecuente *time-averaging*, que consiste en que los

restos de diferentes períodos de acumulación se encuentran mezclados en un solo depósito.

Los resultados obtenidos aportan nueva información sobre los cambios paleoambientales en la Cuenca Neuquina durante el Cretácico Tardío, reforzando la interpretación de una dinámica sedimentaria influenciada por variaciones en la salinidad y la energía del sistema deposicional.

Abstract

This study analyzes the transition between the Anacleto and Allen formations (Neuquén Basin, Late Cretaceous) in the Paso Córdoba Protected Natural Area, Río Negro Province, Argentina. The Neuquén Basin is one of the most important sedimentary basins in the country due to its complex geological history and its relevance in natural resource exploration. The Anacleto and Allen formations, belonging to the Neuquén and Malargüe Groups, respectively, represent sedimentary paleoenvironments of great paleontological and stratigraphic interest. Broadly speaking, the Anacleto Formation is characterized by predominantly fluvial deposits, while the Allen Formation reflects a transition toward coastal and eolian systems.

A 9 m thick stratigraphic section including the contact between both units was measured and sampled. The base of the section consists of red, reddish-brown, and gray mudstones, with pink and whitish concretionary limestones, typically associated with the Anacleto Formation. The section continues with sandstones and mudstones of continental origin, along with marine-littoral deposits, characteristic of the Allen Formation.

Five samples were collected from the first 2 m of the measured section, corresponding to fine sediments with no evident sedimentary structures, interpreted as low-energy deposits, probably from a floodplain environment. The samples were processed by wet disaggregation and sieving, removing the fraction smaller than 63 μm . Microfossils were collected using the *picking* technique under a binocular microscope.

Charophytes, ostracods, gastropods, and bivalves were identified, analyzed, and documented through Scanning Electron Microscope (SEM) observations. Although poor preservation hindered precise species identification, the results allowed for the characterization of the main fossil groups and their relationship with the

paleoenvironments represented in the sequence. The presence of freshwater, brackish, and marine taxa indicates environmental fluctuations during the deposition period. Additionally, the coexistence of organisms with differing ecological requirements at the same level suggests the influence of sediment reworking phenomena and consequent time-averaging (i.e., the mixing of remains from different periods of accumulation within a single deposit).

The results provide new insights into paleoenvironmental changes in the Neuquén Basin during the Late Cretaceous, reinforcing the interpretation of a sedimentary dynamic influenced by variations in salinity and depositional energy.

Palabras clave: Micropaleontología, Anacleto, Allen, *Time-averaging*, Paleoambiente.

1. Introducción

La Cuenca Neuquina, localizada en la región oriental de la Cordillera de los Andes en Argentina, se destaca por ser una de las cuencas sedimentarias más relevantes del país. Su importancia radica en su compleja evolución geológica y en el papel fundamental que desempeña en el aprovechamiento de recursos naturales (Howell *et al.*, 2005). A lo largo de su evolución, desde el Triásico Tardío hasta el Paleoceno, la Cuenca Neuquina ha experimentado complejos procesos tectónicos y sedimentarios que han dado lugar a su configuración actual. Estos procesos han facilitado la depositación de una amplia variedad de unidades estratigráficas, las cuales presentan un notable interés geológico y paleontológico (Howell *et al.*, 2005; Ramos y Folguera, 2005; Tunik *et al.*, 2010).

Entre las unidades que conforman la cuenca Neuquina, las formaciones Anacleto y Allen, ambas del Cretácico Superior, se encuentran abundantemente expuestas en el Área Natural Protegida de Paso Córdoba en la provincia de Río Negro. Representan un importante registro de los ambientes de depositación que dominaron la región durante el Cretácico Tardío (Armas y Sánchez, 2011; Paz *et al.*, 2014). La Formación Anacleto, caracterizada por depósitos principalmente fluviales (Garrido, 2011), y la Formación Allen, que evidencia un cambio hacia ambientes más costeros y eólicos (Armas y Sánchez, 2013), ofrecen una ventana única para estudiar los procesos sedimentarios y las condiciones paleoambientales que prevalecieron durante el Cretácico Tardío. La presencia de fauna y flora fósiles en estas unidades data de comienzos del siglo XX. Wichmann (1916) menciona la ocurrencia de, además de restos de dinosaurios, moluscos, ostrácodos y carófitas.

El presente trabajo tiene como objetivo principal mejorar la comprensión de los ambientes de depositación y la evolución paleoambiental de la zona de contacto entre las formaciones Anacleto y Allen, mediante la integración de datos micropaleontológicos, incluyendo la identificación de ostrácodos y carófitas, con análisis tafonómicos y paleoecológicos de bivalvos y gastrópodos (Bertels, 1968; Musacchio, 1973). Mediante este enfoque se buscó aportar detalles a la reconstrucción de los cambios ambientales.

1.1 Marco Geológico

Cuenca Neuquina

La Cuenca Neuquina se encuentra en el sector oriental de la Cordillera de los Andes (centro-oeste de Argentina), extendiéndose de norte a sur a lo largo de las provincias de Mendoza, Neuquén, Río Negro y La Pampa (Figura 1). Cubre un área superior a los 160.000 km² (Vergani *et al.*, 1995) y está delimitada por áreas cratónicas al noreste y sureste, en particular por el Sistema de la Sierra Pintada y el Macizo Norpatagónico respectivamente; al oeste está delimitada por el arco volcánico desarrollado a lo largo de la Cordillera de los Andes (Howell *et al.*, 2005) (Figura 1). El registro estratigráfico de la Cuenca Neuquina consta de hasta 7.000 m de espesor de sucesión sedimentaria, depositado desde el Triásico Tardío hasta el Paleoceno y que consta mayormente de rocas continentales y marinas (Legarreta y Uliana, 1991; Yrigoyen, 1991; Howell *et al.*, 2005).

La evolución tectónico-sedimentaria de la Cuenca Neuquina se encuentra asociada a procesos extensionales relacionados con la separación del continente Pangea durante el Triásico Tardío, dando lugar a la formación de hemigrábenes de rumbo noroeste que progresivamente se fueron interconectando durante la etapa de enfriamiento térmico (Uliana y Biddle, 1988). Durante el inicio del Jurásico, se restableció un sistema de subducción en el margen occidental de Gondwana, que consistió en la subducción hacia el este de la Placa oceánica Pacífica debajo de la Placa Sudamericana (Howell *et al.*, 2005; Ramos y Folguera, 2005). Contemporáneamente se desarrolló el arco magmático y se estableció un régimen extensional que controló la formación de cuencas de intrarco y retroarco (Vergani *et al.*, 1995; Howell *et al.*, 2005).

Hacia el final del Cretácico Temprano, la Cuenca Neuquina se convirtió en una cuenca de antepaís debido al levantamiento inicial de la Cordillera de los Andes, a su vez asociado a un régimen tectónico compresivo (Tunik *et al.*, 2010). Durante esta fase comenzó la deriva de la Placa Sudamericana y de la Placa Africana, que determinó la apertura del tramo meridional del Océano Atlántico (Howell *et al.*, 2005). La fase de antepaís de la Cuenca Neuquina determinó el retiro definitivo del proto-océano Pacífico, mientras que a partir de finales del Cretácico Tardío se estableció la conexión con el Océano Atlántico (Andreis *et al.*, 1974; Uliana y Dellapé, 1981; Aguirre-Urreta *et al.*,

2011). Durante el Mioceno, se reactivó la Cordillera de los Andes y se produjo la culminación de la estructuración de la cuenca (Ramos, 1999; Ramos y Folguera, 2005).

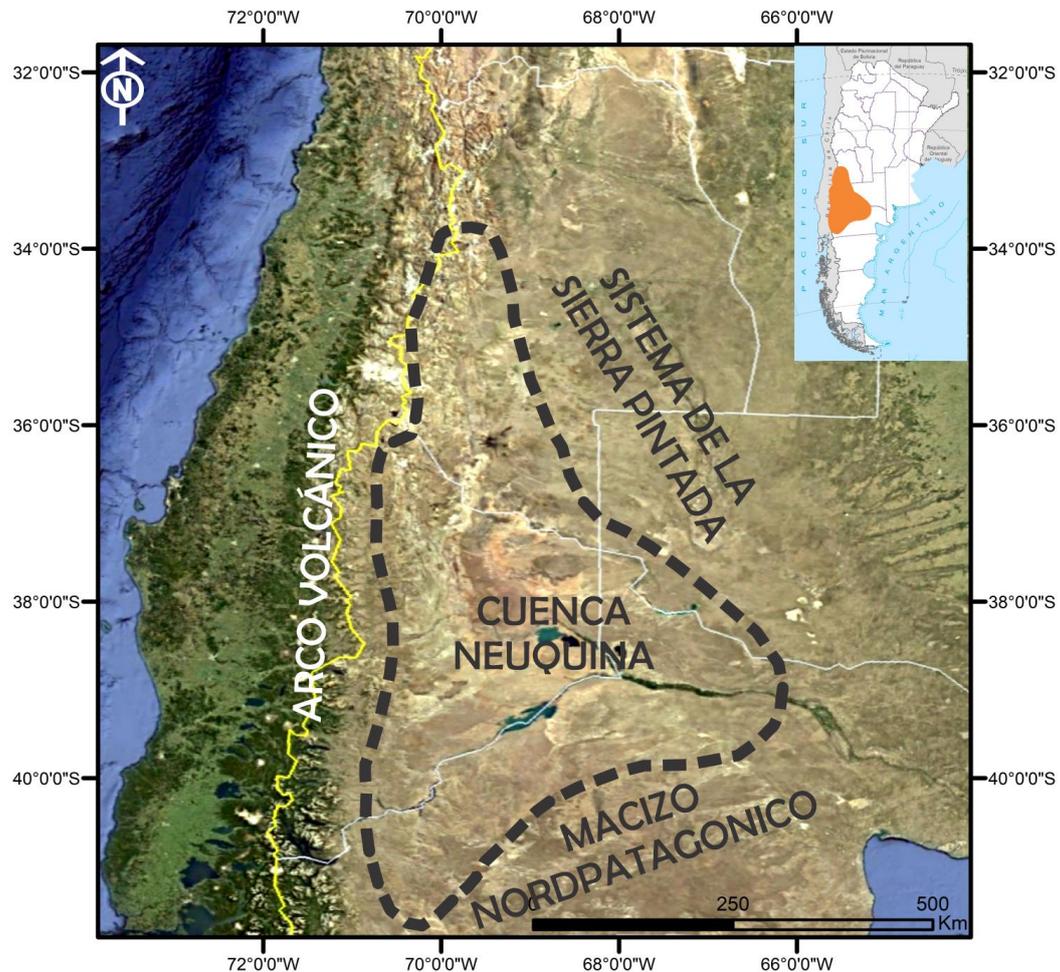


Figura 1. Imagen de Google Earth con ubicación geográfica de la Cuenca Neuquina. La línea negra punteada marca los límites de la cuenca, limitada al noreste por el Sistema de la Sierra Pintada, al sureste por el Macizo Norpatagónico, y al oeste por el arco volcánico.

Es posible reconocer tres principales fases tectónico-sedimentarias que afectaron la Cuenca Neuquina y que determinaron la depositación del relleno sedimentario. La primera fase representa la etapa de *sinrift*, la cual se caracteriza por depósitos continentales, volcánicos y volcanoclásticos que conforman al Grupo Precuyo, de edad Triásico Superior-Jurásico Inferior (Gulisano, 1981; Gulisano *et al.*, 1984; Franzese y Spalletti, 2001). El primer registro sedimentario *postrift* (segunda etapa) en la Cuenca Neuquina está representado por el Grupo Cuyo que, junto con el Grupo Lotena, están

restringidos al Jurásico Inferior y Jurásico Superior respectivamente (Zavala y González, 2001; Bechis *et al.*, 2010). Ambos grupos presentan depósitos tanto marinos como así también continentales, mayormente de origen clástico. Entre el Jurásico Tardío y el Cretácico Temprano, en la Cuenca Neuquina se desarrollaron tanto depósitos marinos como continentales, los cuales están registrados en el Grupo Mendoza. Estas unidades sedimentarias evidencian la influencia de variaciones relativas del nivel del mar, manifestadas en ciclos transgresivos y regresivos que marcaron la dinámica de sedimentación en este período (Legarreta y Uliana, 1991; Spalletti *et al.*, 2001). Durante el Cretácico Tardío la sedimentación continental se extendió en la cuenca, que a partir de este momento desarrolló la tercera etapa de antepaís. Los grupos Bajada del Agrio y Neuquén son un ejemplo de registro de depósitos continentales de origen carbonáticos, evaporíticos y clásticos que caracterizaron esta fase evolutiva de la cuenca (Hugo y Leanza, 2001). Desde finales del Cretácico Tardío hasta el Paleoceno los depósitos continentales se encuentran alternados a depósitos marinos relacionados con los ingresos procedentes del Océano Atlántico, como se ve registrado en el Grupo Malargüe (Hugo y Leanza, 2001).

Litoestratigrafía de los grupos Neuquén y Malargüe

El Grupo Neuquén (Stipanovic *et al.*, 1968) está compuesto por una espesa secuencia de depósitos continentales (aproximadamente 1.300 m de espesor) atribuidos al intervalo Cenomaniano-Campaniano (Pettinari *et al.*, 1999). Este grupo está delimitado en su base y techo por las discordancias Patagónica y Huantráiquica, respectivamente, y a su vez se subdivide en tres subgrupos: Subgrupo Río Limay, Subgrupo Río Neuquén y Subgrupo Río Colorado (Pettinari *et al.*, 1999; Leanza *et al.*, 2001) (Figura 2). El Subgrupo Río Limay abarca el intervalo Cenomaniano-Turoniano inferior e incluye las formaciones Candeleros y Huincul (Garrido, 2010). El Subgrupo Río Neuquén se extiende desde el Turoniano superior hasta el Coniaciano (Hugo y Leanza, 2001) y comprende unidades continentales depositadas en un ambiente fluvial representadas por las formaciones Cerro Lisandro, Portezuelo, Los Bastos, Sierra Barrosa y Plottier (Pettinari *et al.*, 1999; Garrido, 2010, 2011). El Subgrupo Río Colorado abarca el intervalo Santoniano-Campaniano inferior y comprende unidades fluviales distales con desarrollo de llanuras fangosas representadas por las formaciones Bajo de la Carpa y Anacleto (Leanza *et al.*, 2001).

El Grupo Malargüe abarca el intervalo Campaniano-Paleoceno (Digregorio y Uliana, 1980) y registra aproximadamente 450 m de espesor de depósitos continentales y marinos. Este grupo está representado por las formaciones Allen, Jagüel, Roca y El Carrizo, que fueron reconocidas a partir de afloramientos en las zonas centro-meridionales de la Cuenca Neuquina (Ramos, 1981; Uliana y Dellapé, 1981) (Figura 2). Las formaciones incluidas en este grupo toman nombres diferentes a lo largo de la cuenca, por ejemplo, en el norte, la Formación Allen se conoce como Formación Loncoche y la Formación Carrizo se conoce como Formación Pircala (Hugo y Leanza, 2001). Por lo general, el Grupo Malargüe se ubica por encima de la discordancia regional Huantraíquica o Intracampaniana, erosionando las fangolitas del Grupo Neuquén en algunas zonas de la cuenca (Leanza, 2009). Las unidades se caracterizan por areniscas y arcillitas continentales (Allen/Loncoche), pelitas marinas verdes y amarillentas con niveles de yeso fibroso (Jagüel), calizas micríticas, coquinas y pelitas verdes y amarillentas (Roca), y arcillitas y fangolitas verdes con intercalaciones de margas, y areniscas amarillentas alternadas con fangolitas rojas (El Carrizo/Pircala) (Uliana y Dellapé, 1981; Hugo y Leanza, 2001).

En el Área Natural Municipal Protegida de Paso Córdoba las formaciones Anacleto y Allen afloran de forma bastante continua. La Formación Anacleto se ubica por encima de la Formación Bajo de la Carpa, que se caracteriza por areniscas cuarzosas amarillentas a rojizas de grano medio a grueso, intercaladas con fangolitas masivas rojizas y gris verdosas, depositadas en un ambiente fluvial distal (Leanza *et al.*, 2001). La Formación Anacleto se compone principalmente de fangolitas rojas, pardas rojizas y grises, localmente alternadas con niveles de calizas concrecionales, lo que le confiere un característico aspecto bandeado en algunas zonas de la cuenca (Hugo y Leanza, 2001). La unidad se atribuye al período Santoniano superior-Campaniano inferior según lo propuesto por Bonaparte (1991). Recientemente, las dataciones U-Pb sobre circones detríticos de una muestra de la Formación Anacleto aflorante en la localidad Paso Córdoba, proporcionaron una edad máxima de depositación de 78.6 ± 1.7 millones de años (Campaniano medio) (Gómez *et al.*, 2022). La localidad tipo de la Formación Anacleto se encuentra en el flanco sudoccidental del cerro Senillosa, cerca de la localidad Aguada de Anacleto a unos 52 km al noreste de la ciudad de Plaza Huincul. En esta zona, la formación tiene un espesor de aproximadamente 65 m, aunque puede alcanzar hasta 90

m en el sector noroccidental de la Cuenca Neuquina (Garrido, 2011). En cuanto a su contenido paleontológico, en la Formación Anacleto se han descubierto restos fósiles de peces, lagartos, serpientes, quelonios, mamíferos, dinosaurios y cocodrilomorfos (Salgado *et al.*, 1997; Chiappe *et al.*, 1998a; Coria y Chiappe, 2000; Coria *et al.*, 2002; Scanferla y Canale, 2007; Garrido, 2010; Baiano *et al.*, 2021; Maniel *et al.*, 2022). El registro icnológico está representado por huellas de saurópodos, pterosaurios, terópodos y aves (Coria *et al.*, 2002; Krapovickas y Garrido, 2006; Tomaselli *et al.*, 2021) además de encontrarse restos de huevos (Chiappe *et al.*, 1998b) y diversidad de microfósiles, como carófitas (Musacchio, 1973, 2006) y ostrácodos (Musacchio, 1973; Uliana y Musacchio, 1978).

La Formación Allen, que constituye la base del Grupo Malargüe, está conformada por areniscas y arcillitas continentales, así como por sedimentos marinos relacionados con la primera ingresión atlántica (Uliana, 1979). La unidad tiene una edad estimada entre el Campaniano superior y el Maastrichtiano inferior (Bertels, 1964, 1980; Ballent, 1980; Barrio, 1990) (Figura 2). Esta formación aflora en las provincias de Neuquén, Río Negro y La Pampa, y su espesor varía, alcanzando hasta 70 m en algunas localidades (Carignano y Varela, 2011). La localidad tipo de la Formación Allen fue definida inicialmente por Roll (1939) y posteriormente se estableció en el paraje Lomas Coloradas, en el borde oriental del bajo de Añelo, cerca de El Caracol, provincia de Neuquén (Uliana y Dellapé, 1981). Los paleoambientes sedimentarios interpretados para esta formación abarcan desde entornos netamente continentales, como sistemas lacustres, eólicos y fluviales efímeros, hasta ambientes marino-litorales con estuarios y planicies de mareas (Barrio, 1990; Hugo y Leanza, 2001; Armas y Sánchez, 2011; Paz *et al.*, 2014). En cuanto al contenido paleontológico, la Formación Allen ha proporcionado restos de dinosaurios saurópodos, terópodos y ornitiskios, entre los que se destaca el dinosaurio *Antarctosaurus wichmannianus* hallado en Paso Córdoba, así como cáscaras de huevos de dinosaurios, placas de peces pulmonados, impresiones de vegetales indeterminados, y moluscos de ambientes continentales y transicionales, cocodrilos, tortugas (Uliana y Dellapé, 1981; González Riga y Casadío, 2000; Calvo y González Riga, 2003; Simón, 2006; Salgado *et al.*, 2007b; Garrido, 2010). También hay registro de contenido micropaleontológico constituido por polen, ostrácodos, y escasos foraminíferos bentónicos (Ballent, 1980; Carignano y Ballent, 2009; Carignano y Varela, 2011). Los

registros icnológicos de esta formación están constituidos por huellas de dinosaurios hadrosáuridos y saurópodos titanosáuridos, huellas de aves, ornitisquios y posiblemente hadrosaurios, además de vertebrados indeterminados (Calvo y Ortíz, 2011; Ortíz *et al.*, 2013; Calvo y Ortíz, 2013; Ortíz y Calvo, 2017; Díaz Martínez *et al.*, 2019; de Valais *et al.*, 2020). Además, se encontraron paleosuelos con rizolitos y galerías de pequeños vertebrados, vinculadas a la estabilización del sistema eólico (Díaz Martínez *et al.*, 2019).

ERATEMA	SISTEMA	SERIE	PISO	UNIDADES LITOESTRATIGRÁFICAS			
CENOZOICO	PALEÓGENO	OLIGOCENO	SUPERIOR	FORMACIÓN CHINCHINALES			
		PALEOCENO	DANIANO	GRUPO MALARGÜE	FORMACIÓN ROCA		
MESOZOICO	CRETÁCICO	SUPERIOR	MAASTRICHTIANO		GRUPO MALARGÜE	FORMACIÓN JAGÜEL	
			CAMPANIANO	FORMACIÓN ALLEN			
			SANTONIANO	GRUPO NEUQUÉN		SUBGRUPO RÍO COLORADO	FORMACIÓN ANACLETO
			CONIACIANO		FORMACIÓN BAJO DE LA CARPA		
			TURONIANO	GRUPO NEUQUÉN	SUBGRUPO RÍO NEUQUÉN	FORMACIÓN PLOTTIER	FORMACIÓN SANTA LUCÍA DEL CUY
			CENOMANIANO			FORMACIÓN PORTEZUELO	
				CENOMANIANO	GRUPO NEUQUÉN	SUBGRUPO RÍO LIMAY	
			FORMACIÓN HUINCUL				
FORMACIÓN CANDELEROS							

Figura 2. Cuadro estratigráfico de las unidades del Cretácico Superior y Paleógeno Inferior de la Cuenca Neuquina, que muestra el Grupo Neuquén y el Grupo Malargüe, resaltando las formaciones estudiadas en este trabajo. Modificado de Hugo y Leanza (2001).

En algunas zonas de la cuenca el contacto entre las formaciones Anacleto y Allen se presenta con un marcado plano de discontinuidad regional (Garrido, 2011) (Figura 2). No obstante, en el Área Natural Protegida Paso Córdoba, esta discordancia es menos evidente, lo que ha llevado a interpretaciones variadas entre los autores, quienes lo

describen como un contacto transicional (Paz *et al.*, 2014; Armas y Sánchez, 2015) o erosiva (Hugo y Leanza, 2001).

1.2 Paleontología

El análisis paleontológico de la zona de estudio permitió reconocer asociaciones fósiles con implicancias paleoambientales. Entre los grupos registrados, los microfósiles, particularmente las carófitas y los ostrácodos, fueron los grupos más abundantes y mejor preservados, por lo que tuvieron un rol central en el análisis. Si bien los bivalvos y gastrópodos también fueron identificados en el registro fósil, su contribución al análisis paleoambiental fue secundaria en comparación con los microfósiles.

Carófitas

Las carófitas son algas verdes presentes en el registro fósil desde el Silúrico Superior a partir de estructuras mineralizadas conocidas como girogonites (Feist y Guerlesquin, 2005). La mayoría de las especies actuales pertenecen a la clase Charophyceae, aunque también existen clases como Chlorokybophyceae o Klebsormidiophyceae, entre otras (Guiry y Guiry, 2025). Dentro de la clase Charophyceae, el orden Charales es muy importante ya que comparten varias características con las plantas actuales como su talo formado por ejes principales con nodos e internodos alternados (Karol *et al.*, 2001). Los nodos producen filoides laterales, mientras que los internodos son células largas, multinucleadas, que pueden medir hasta 15 cm en algunas especies (Guerlesquin y Feist, 2005). Los girogonites son estructuras mineralizadas con carbonato de calcio, formados en ciertas especies de carófitas, cuyas células espirales y placa basal tienen la capacidad de calcificarse. Este proceso de calcificación comienza durante la vida del organismo y se completa al morir, preservándose regularmente en el registro fósil. Generalmente, los girogonites miden entre 0,2 mm y 2 mm, aunque la especie del Devónico *Sycidium xizongense* alcanzó los 3,2 mm (Guerlesquin y Feist, 2005).

Las carófitas habitan principalmente en ambientes de agua dulce, aunque algunas han colonizado cuerpos de agua salobre. Estas algas son a menudo las hidrófitas más importantes en los hábitats subacuáticos, ya que desarrollan grandes biomasas en cortos períodos de tiempo y son especies pioneras que colonizan ambientes sin vegetación (Feist y Guerlesquin, 2005; García, 1994). Las carófitas se encuentran preferentemente en aguas

bien oxigenadas, tranquilas y con bajo contenido de nutrientes. Los hábitats pueden ser temporales o permanentes, pero deben mantenerse húmedos al menos unos pocos meses, como lagos, lagunas, estanques salinos y cuerpos de agua de todos los tamaños (Feist y Guerlesquin, 2005).

En cuanto al sustrato, las carófitas se encuentran mayormente en sedimentos finos como arenas, limo y arcilla, aunque algunos taxones pueden encontrarse creciendo sobre grava con rizomas muy largos sostenidos en los sedimentos finos intersticiales. La mayoría de las especies crecen en aguas someras, entre 0,1 m y 10 m de profundidad, aunque algunas pueden llegar hasta los 30 m. En áreas templadas, las carófitas habitan en aguas de entre 12 y 26 °C, mientras que en áreas tropicales toleran aguas de hasta 30 °C. Las especies que calcifican prefieren las zonas templadas (García, 1994).

Estas algas representan una importante fuente de alimento para aves, peces y moluscos, y soportan grandes poblaciones de epífitas (como diatomeas). También son alimento para muchos organismos pequeños (como ostrácodos), desempeñando un rol crucial en las redes tróficas. Además, modifican el ambiente al producir oxígeno y consumir calcio, y ayudan a retener el sedimento en suspensión, disminuyendo la turbidez del agua (García, 1994).

Ostrácodos

Los ostrácodos son crustáceos con un caparazón bivalvo mineralizado que cubre completamente sus partes blandas y sus apéndices. Generalmente miden entre 0,5 y 2 mm, aunque algunas especies pueden ser más pequeñas (hasta 0,2 mm) o mucho más grandes, como *Gigantocypris*, que alcanza hasta los 32 mm. Estos organismos habitan en casi todos los ambientes acuáticos, desde cuerpos de agua temporales hasta las profundidades oceánicas, e incluso existen especies terrestres y semiterrestres. La mayoría son de hábito bentónico, y una pequeña parte de especies marinas presenta hábito planctónico (Laprida y Ballent, 2008). También hay especies comensales en otros crustáceos, equinodermos y tiburones (Horne *et al.*, 2002; Laprida y Ballent, 2008).

Estos crustáceos experimentan un crecimiento a través de mudas sucesivas, alcanzando la madurez sexual en el estadio adulto. El caparazón calcificado de los ostrácodos les ha permitido ser uno de los grupos de artrópodos mejor representados en

el registro fósil, con un biocrón que se extiende desde el Ordovícico hasta la actualidad. Entre los diversos órdenes de ostrácodos, solo los *Podocopida* han colonizado con éxito hábitats no marinos, siendo la Superfamilia *Cypridoidea* la dominante en estos ambientes desde el Jurásico Temprano (Horne y Martens, 1998; Laprida y Ballent, 2008).

Para sobrevivir a condiciones adversas, los ostrácodos han desarrollado diversas estrategias, como el aletargamiento, el desarrollo retardado de los juveniles y la producción de huevos resistentes. Presentan una notable plasticidad fenotípica y una amplia gama de adaptaciones que les permiten ocupar una gran variedad de hábitats (Laprida y Ballent, 2008).

Bivalvos

Los bivalvos son moluscos con dos valvas articuladas por un ligamento dorsal. Han habitado ambientes marinos desde el Cámbrico y se han diversificado ampliamente en su morfología y adaptaciones ecológicas (Camacho et al., 2008). Se distinguen de otros moluscos por la ausencia de cabeza diferenciada y rádula, y utilizan sus branquias tanto para la respiración como para la filtración de alimento (Camacho et al., 2008; Darrigran et al., 2013).

Desde el punto de vista ecológico, los bivalvos presentan una gran capacidad de adaptación a distintos sustratos y ambientes acuáticos, incluyendo hábitats marinos, estuarinos y de agua dulce. Según su modo de vida, pueden ser epifaunales (sobre el sustrato), infaunales (enterrados) o semi-infaunales (parcialmente enterrados) (Darrigran et al., 2013).

Gastrópodos

Los gastrópodos son la clase más diversa dentro del filo Mollusca, con más de 40.000 especies vivas en ambientes marinos, límnicos y terrestres (Camacho y del Río, 2008; Pyron y Brown, 2015). Su característica distintiva es la torsión, un proceso que reubica la cavidad del manto y el sistema digestivo en la parte anterior del cuerpo (Camacho y del Río, 2008; Pyron y Brown, 2015).

El sistema digestivo incluye una rádula, utilizada para la alimentación, con estrategias que van desde la depredación hasta la filtración y el consumo de algas o

detritos (Camacho y del Río, 2008; Pyron y Brown, 2015). Evolutivamente, los gastrópodos derivan de ancestros marinos, aunque algunos grupos colonizaron ambientes de agua dulce y terrestres durante el Paleozoico. Su gran capacidad de adaptación, junto con variaciones en la morfología de la concha y estrategias reproductivas como la ovoviviparidad y el hermafroditismo, ha favorecido su diversificación y amplia distribución (Camacho y del Río, 2008; Pyron y Brown, 2015).

2. Objetivos e hipótesis

2.1 Objetivos

El objetivo general consiste en contribuir al conocimiento de los ambientes de depositación de la zona de contacto entre las formaciones Anacleto y Allen a partir del estudio de los afloramientos observados en el Área Natural Protegida Paso Córdoba, integrando la información micropaleontológica con datos de la malacofauna fósil. Los objetivos específicos del trabajo final de grado consisten en:

- Identificar los ostrácodos a nivel de género y especie, toda vez que sea posible.
- Identificar los taxones de carófitas hallados, toda vez que sea posible.
- Evaluar la significancia paleoambiental de los taxones identificados, integrando aspectos tafonómicos y paleoecológicos de la fauna presente en los depósitos.
- Registrar la sucesión de sedimentitas y estructuras sedimentarias a lo largo del perfil sedimentológico de la localidad estudiada.
- Integrar la información paleoambiental proveniente de los microfósiles, con aquella proveniente de los sedimentos y la macrofauna.

2.2. Hipótesis

La hipótesis planteada es que el contacto entre las formaciones Anacleto y Allen ocurre en los niveles estudiados, aunque no de modo explícito como en otras localidades. De este modo, se espera registrar patrones paleontológicos (paleoecológicos y tafonómicos) y paleoambientales particulares compatibles con el cambio registrado en el paso entre una unidad y la otra. Un aspecto propio del paso de Anacleto a Allen es la presencia en este último de rasgos de influencia marina. De este modo, se espera observar el cambio de un ambiente estrictamente continental a uno con influencias marinas en

conjuntos que incluyan especímenes dulceacuícolas, de ambientes de mezcla e incluso estrictamente marinos. Se considera que estos cambios podrían estar registrados en niveles ubicados en el contacto entre ambas unidades o en sectores próximos a este.

3. Materiales y Métodos

3.1. Área de estudio

El área de estudio se ubica dentro del Área Natural Municipal Protegida de Paso Córdoba, en la margen derecha del río Negro, al sur de la ciudad de General Roca (Patagonia Norte) ($39^{\circ} 7' 19.66''$ S; $67^{\circ} 36' 44.39''$ O) (Figura 3). El área de Paso Córdoba se ubica en el borde sureste de la Cuenca Neuquina, donde afloran depósitos continentales cretácicos de las formaciones Bajo de la Carpa y Anacleto (Grupo Neuquén - Subgrupo Río Colorado) (Hugo y Leanza, 2001) y de la Formación Allen (Grupo Malargüe) (Hugo y Leanza, 2001; Leanza et al., 2004). La zona de Paso Córdoba representa un importante yacimiento fosilífero para el Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina, ya que brinda un abundante y rico registro de restos óseos de vertebrados continentales representados por dinosaurios, cocodrilos y tortugas, además de cáscaras de huevos y huellas de dinosaurios (Martinelli, 2003; Martinelli y Vera, 2007; Calvo y Ortíz, 2011; Díaz-Martínez et al., 2015, 2018).

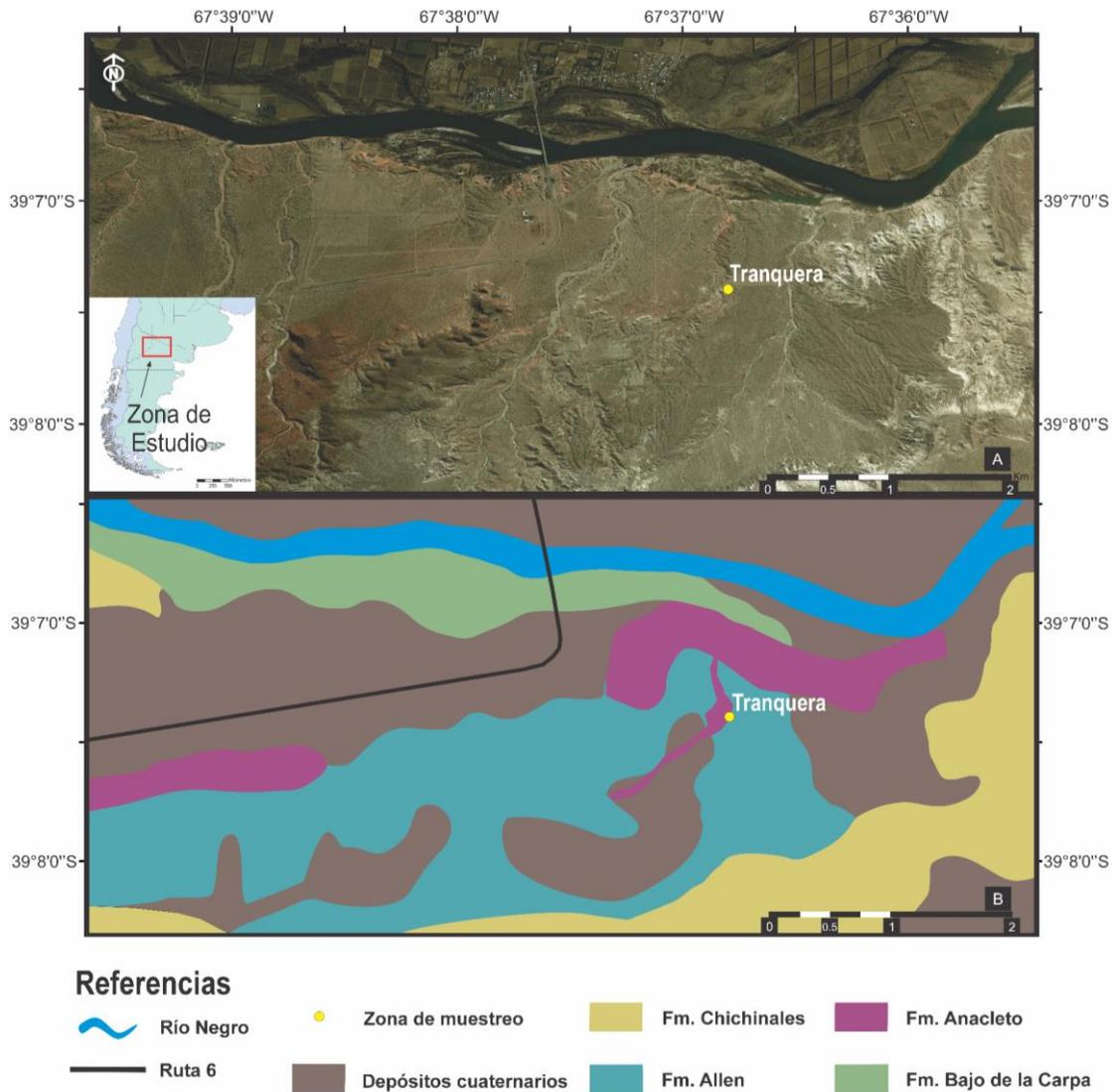


Figura 3. A: Imagen satelital con la ubicación de la zona de estudio (Localidad La Tranquera), en el Área Natural Protegida Paso Córdoba, General Roca, provincia de Río Negro, Argentina. B: Esquematación geológica simplificada de las distintas formaciones que conforman la zona de estudio.

En el área de estudio, las unidades Anacleto y Allen presentan caracteres similares a los que se observan en las localidades tipos. La Formación Anacleto está compuesta principalmente por fangolitas grises y moradas (Hugo y Leanza, 2001), mientras que la Formación Allen se caracteriza por areniscas y arcillitas continentales (Armas y Sanchez, 2013, 2015).

3.2. Muestreo y procesamiento de muestras

Se llevó a cabo un trabajo de campo en el área de Paso Córdoba, que consistió en la medición y descripción de una sección estratigráfica de 9 m de espesor (Figura 3). La sección analizada incluye a las formaciones Anacleto y Allen, que afloran de manera continua en la zona de estudio. Se decidió limitar la medición de la sección a la porción superior de la Formación Anacleto y a la porción inferior de la Formación Allen a los efectos de evaluar el contenido micro y macrofaunístico en la zona de transición entre las dos unidades.

El muestreo paleontológico se centró en un nivel de 55 cm de pelitas, ubicado aproximadamente a 1.6 m de la base del perfil. Se recolectaron cinco muestras para su análisis micropaleontológico, tomadas de un intervalo con características litológicas que impiden una asignación precisa a la Formación Anacleto o a la Formación Allen. Las muestras 1, 2 y 3 fueron obtenidas en el techo del nivel, mientras que las muestras 4 y 5 se extrajeron por debajo de la muestra 3 (Figura 4). Cada muestra consistió en aproximadamente 1 kg de sedimento.

Las muestras fueron procesadas en el laboratorio del Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (IIPG, UNRN-CONICET), donde se dividieron en porciones de 250 gr y se disgregaron utilizando una solución de agua oxigenada de 20 volúmenes al 10%. Posteriormente, se realizó un tamizado en húmedo con tamices de diferentes aberturas (63 μm , 125 μm , 250 μm y 1000 μm). La fracción inferior a 63 μm , compuesta por arcilla y limo, fue descartada. Luego del tamizado, las muestras se secaron al aire durante aproximadamente 48 horas.

Una vez secas, los residuos retenidos fueron colocados en placas de Petri para la extracción (picking) de microfósiles (ostrácodos, carófitas y moluscos), utilizando una lupa binocular Motic SMZ-168-TL y un pincel 000, siguiendo el método estándar. Los especímenes recuperados fueron evaluados mediante observación bajo lupa binocular, sin un conteo numérico detallado, por lo que las referencias a mayor o menor abundancia deben considerarse cualitativamente. Se seleccionaron los ejemplares mejor preservados para su documentación con microscopía electrónica de barrido (MEB). Para ello, fueron

adheridos a *stubs* con cinta de carbono, recubiertos con una fina capa de oro y fotografiados para su identificación taxonómica.

Por otro lado, se tomaron muestras y se registraron moluscos a lo largo del perfil y en las inmediaciones del mismo, a los efectos de enriquecer la interpretación ambiental. Además, en el techo del estrato muestreado se registró una zona con microfósiles (Figura 5), de donde se recolectaron bivalvos.

Es importante señalar que el muestreo y análisis de microfósiles y macrofósiles se realizaron con metodologías diferentes. Los microfósiles (en su mayoría ostrácodos y carófitas, aunque también algunos gastrópodos y bivalvos) fueron analizados mediante un procedimiento que garantiza muestras representativas, mientras que los macrofósiles (bivalvos y gastrópodos) fueron recolectados de manera cualitativa. Esta diferencia responde a que moluscos y microfósiles aportan evidencia distinta debido a sus características fisiológicas y la composición de sus conchillas. Los moluscos estudiados, mayormente aragoníticos, presentan preservaciones variables, incluyendo silicificación y recristalización a calcita, lo que puede afectar sus rasgos morfológicos. En contraste, los ostrácodos y las carófitas poseen conchillas calcíticas.

4. Resultados

4.1. Descripción de la sección estratigráfica

A continuación, se describe una sección estratigráfica que corresponde niveles compatibles con la porción superior de la Formación Anacleto y la porción inferior de la Formación Allen, de modo de garantizar que el contacto entre ambas está incluido.

En total fueron medidos 9 m de espesor que, de base a techo (Figura 4), presentan las siguientes características:

- Los primeros 1,5 m están conformados por pelitas con laminación paralela, moradas y blanquecinas poco consolidadas.
- 10 cm de arenisca de grano medio blanquecina, bien seleccionada y poco consolidada.
- En contacto transicional se depositan 55 cm de pelitas arenosas poco consolidadas, de color blanquecino con presencia de bivalvos del género *Corbicula* bien preservados. En este estrato se tomaron las 5 muestras

analizadas en el que, en la zona superior, se encontraba la acumulación de macrofósiles (Figuras 4 y 5).

- Por encima, en contacto transicional se observaron 44 cm de arenisca de grano medio, de color amarillento, medianamente cementada.
- 22 cm de pelitas arenosas y areniscas no cementadas, de color amarillento, poco consolidadas.
- 20 cm de arenisca media, de color rojizo, bien cementada con presencia de huellas de aves.
- ~ 50 cm de intervalo cubierto por vegetación.
- 20 cm de arenisca rojiza, de consolidación intermedia, bien seleccionada.
- 30 cm de pelitas arenosas, de color blanquecino, bien consolidadas, con presencia de *Corbicula* hacia la parte superior del estrato.
- 50 cm de arenisca de grano medio, blanquecina y rojiza hacia el techo, bien consolidada, con presencia de huellas de saurópodos y aves. En la parte superior del intervalo, se observa una costra carbonática de ~ 4 cm de espesor.
- 1 m de pelitas amarillentas, que hacia el techo aumenta su concentración de carbonato. Presencia de ostrácodos, que también aumentan su abundancia hacia el techo.
- 12 cm de carbonatos tabulares blanquecinos, con presencia de *Corbicula*.
- 20 cm de pelitas laminadas, de color ocre, consolidadas, con presencia de ostrácodos.
- 10 cm de carbonatos tabulares de color ocre con presencia de carófitas.
- 10 cm de arenisca mediana de color ocre, bien cementada, bien seleccionada y con una costra de carbonatos en la parte superior del estrato.
- 12 cm de carbonatos tabulares de color castaño.
- 15 cm de pelitas con laminación paralela, de color castaño.
- 80 cm de arenisca de grano medio, de color rojizo, bien seleccionada, poco consolidada.
- 20 cm de carbonatos tabulares con presencia de carófitas.

- 70 cm de arenisca de grano medio, con laminación paralela, bien cementada, bien seleccionadas, de color rojiza.
- 1 m de areniscas de color rojizo, cementadas, bien seleccionadas, con estratificación entrecruzada en artesa.

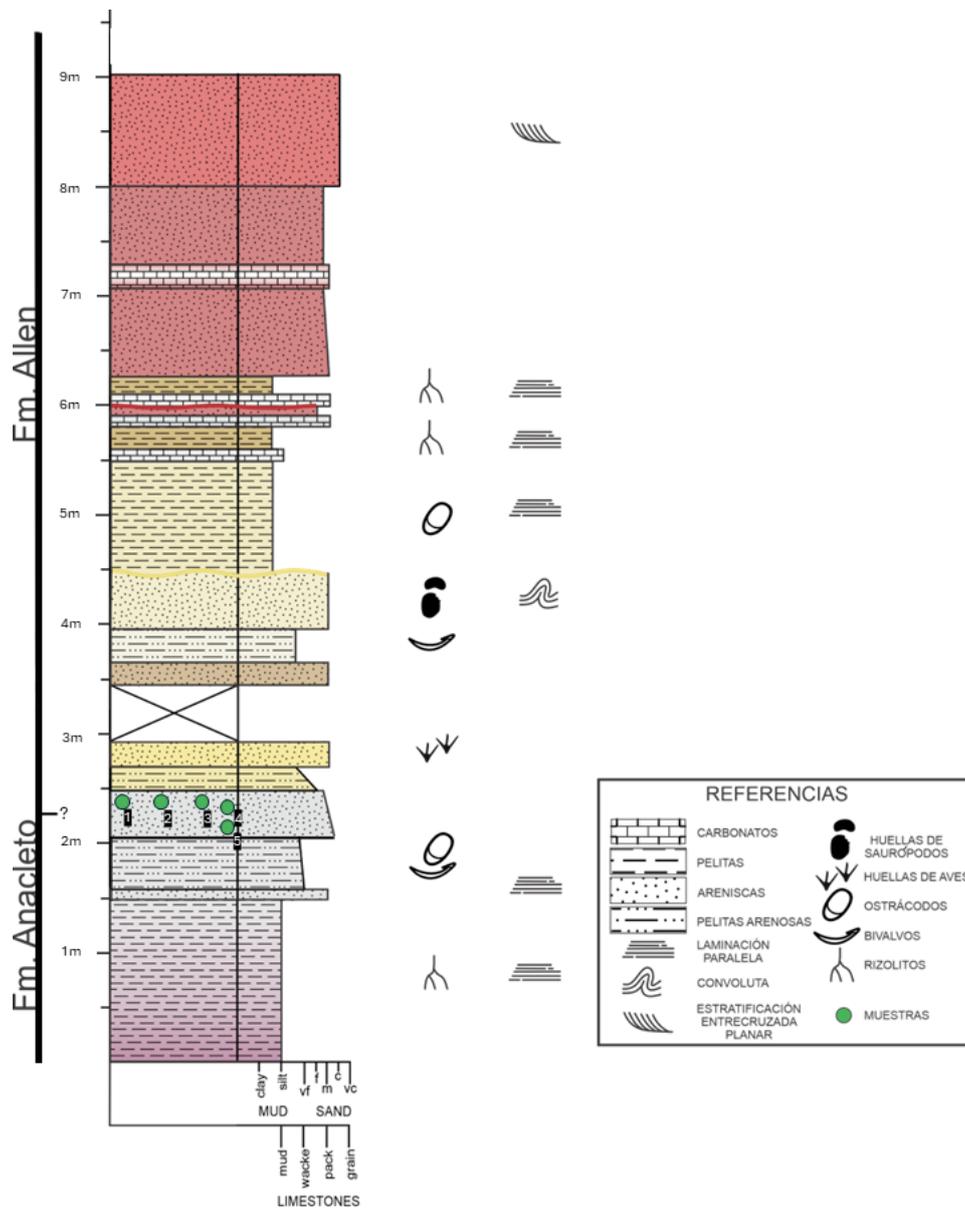


Figura 4. Perfil estratigráfico de la sección estudiada, que comprende a las formaciones Anacleto y Allen.

En la zona de La Tranquera, en el estrato ubicado entre 1,6 y 2,15 m desde la base del perfil, se tomaron cinco muestras de sedimentos para el estudio de microfósiles. Además, se recolectaron macrofósiles y se realizaron observaciones tafonómicas *in situ*.

De las cinco muestras recolectadas para el análisis micropaleontológico, las tres provenientes de la sección superior arrojaron resultados positivos en cuanto a la presencia de micro y macrofósiles. De estas tres muestras, solo una mostró una alta cantidad y variedad de especies presentes. Los macrofósiles recolectados consistieron en bivalvos bien preservados y articulados, y algunos pequeños gastrópodos.

A la altura de los 3,5 a 4 m del perfil (Figura 4), se registró un nivel cubierto. Lateralmente, a escasos 15 m del perfil se observó un nivel de 15-20 cm con una coquina dominada por caparazones atribuibles al género *Corbicula*, cuyas valvas se presentan completamente desarticuladas, fragmentadas, y profundamente recristalizadas (espartizadas) constituyendo un empaquetamiento denso (Figura 6). Niveles similares fueron observados en otras localidades del área (ej: Tobogán, Cañadón dino, Tortuga azul).



Figura 5. Imagen de la zona de estudio donde se encuentra señalada la acumulación de los especímenes encontrados.



Figura 6. Fragmento de una coquina aflorante en las cercanías del perfil levantado.

4.2. Contenido fósil y descripciones sistemáticas

Se encontraron especímenes de carófitas, ostrácodos, bivalvos y gastrópodos. Más del 80% de los especímenes hallados presentan un grado significativo de disolución que afectó la integridad morfológica de los individuos, dificultando así el reconocimiento preciso de los taxones. Algunos especímenes, principalmente ostrácodos, exhiben bioerosiones en sus conchillas, con consecuente obliteración de algunos caracteres diagnósticos para la clasificación. No obstante, fue posible clasificar la totalidad de los especímenes hallados, llegando al nivel de especie todas las veces que fue posible.

Los macrofósiles, recolectados del mismo estrato del que provienen las muestras de microfósiles, presentaron una preservación excelente. Los bivalvos se encontraron casi todos articulados y las ornamentaciones escasamente alteradas (Figura 8 N). Se destaca que estos especímenes se encontraron silicificados y sin deformar. Del mismo modo, los gastrópodos fueron hallados sin rastros de fragmentación, a pesar de la delicadeza de sus conchas (Figura 8 P). En las inmediaciones de la sección estudiada se halló un espécimen de *Diplodon* sp. que, a pesar de su mal aspecto posiblemente debido a deformación, se encontró articulado y con una preservación que permitió identificar la ornamentación radial cercana al umbón, característica del género (Figura 8 O).

4.2.1. Carófitas

División: CHAROPHYTA

Familia: CHARACEAE Richard, 1815

Género: *Mesochara?* Grambast, 1963

Especie: *Mesochara?* sp.

Material: Figura 7, A.

Descripción: Girogonite de forma prolada con surcos celulares amplios y muy profundos. En vista lateral se observa que las giras dan 6 vueltas y el contorno apical y basal son subredondeados. Células espirales muy calcificadas, suturas sobresalientes.

Especie: *Mesochara ameghinoi?* Musacchio, 1973

Material: Figura 7, B.

Descripción: Girogonite de forma subprolada a esferoidal prolada con surcos celulares amplios, moderadamente profundos. En vista lateral el contorno apical es subredondeado. Contorno basal netamente sobresaliente. Células espirales débilmente calcificadas, suturas sobresalientes, superficie externa lisa.

Género: *Peckisphaera* Grambast, 1962

Especie: *Peckisphaera portezueloensis?* Musacchio, 1973

Material: Figura 7, C-D.

Descripción: Girogonite de forma subprolada a esferoidal prolada y elipsoidal. En vista apical se observa que está constituido por cinco espiras, que se unen en forma de asterisco. En vista lateral, las espiras dan 7 vueltas. Células espirales muy poco calcificadas, suturas hundidas, superficie externa lisa.

Género: *Pseudoharrischara* Musacchio, 1973

Especie: *Pseudoharrischara walpurgica?* Musacchio, 1973

Material: Figura 7, E.

Descripción: Girogonite de forma prolada con 5 espiras con surcos celulares amplios, moderadamente profundos. En vista lateral ápice subredondeado en la zona apical y débilmente deprimido en la periferia apical. Células espirales calcificadas, suturas sobresalidas, superficie externa lisa.

Familia: POROCHARACEAE Grambast, 1966

Género: *Porochara*? Mädler, 1955

Especie: *Porochara*? sp.

Material: Figura 7, F.

Descripción: Girogonites con 5 espiras que se unen en forma de círculo hueco. Suturas hundidas.

4.2.2. Ostrácodos

Filo: ARTHROPODA von Siebold, 1848

Subfilo: CRUSTACEA Brünnich, 1772

Clase: OSTRACODA Latreille, 1806

Orden: PODOCOPIDA Müller, 1894

Familia: CYPRIDIDAE Baird, 1845

Género: *Brasacypris* Krömmelbein, 1965

Especie: *Brasacypris*? sp.

Material: 10 individuos articulados. Figura 8, A-B.

Descripción: Caparazón grande, con una longitud de aproximadamente 1,2 mm. Forma ovalada en vista lateral. El margen dorsal es casi recto a suavemente convexo; el margen ventral es suavemente convexo. Solapamiento normal. Superficie lisa. En vista dorsal, la mayor anchura está posterior a la mitad de la longitud.

Ambiente: Agua dulce (Brandão *et al.*, 2025a).

Superfamilia: CYPRIDOIDEA Baird, 1845

Familia: CYPRIDIDAE Kaufmann, 1900

Subfamilia: ILYOCYPRIDINAE Kaufmann, 1900

Género: *Ilyocypris?* Brady y Norman, 1889

Especie: *Ilyocypris?* sp.

Material: 5 individuos articulados. Figura 8, C-G.

Descripción: Caparazón inequivalvo, ovalado, más largo que ancho, con una depresión transversal mediana y presencia de tubérculos y reticulación.

Ambiente: Agua dulce/zona de mezcla (Musacchio, 1973).

Especie: *Ilyocypris riograndensis?* Musacchio y Simeoni, 1991

Material: 3 individuos articulados. Figura 8, H.

Descripción: Caparazón de tamaño mediano a pequeño, inequivalvo, con la valva izquierda mayor que la valva derecha. Ornamentación constituida por dos surcos subverticales bien marcados, de los cuales el posterior alcanza la zona media del caparazón. Estos surcos delimitan hacia adelante, entre ellos y por detrás tres elevaciones que se desarrollan en tubérculos, bien visibles en vista dorsal. Los tubérculos anterior y posterior son los mejor desarrollados, el tubérculo posterior además inclina un poco hacia el borde posteroventral.

Ambiente: Agua dulce (Smith *et al.*, 2011).

Género: *Neuquenocypris* Musacchio, 1973

Especie: *Neuquenocypris calfucurensis?* Musacchio, 1973

Material: 5 individuos articulados. Figura 8, I-L.

Descripción: Caparazón inequivalvo, contorno en vista lateral subtrapezoidal redondeado, borde dorsal recto, borde anterior ampliamente redondeado, borde ventral levemente cóncavo y borde posterior redondeado. Depresión anterodorsal en la que se

observan dos surcos suaves. Caparazón ornamentado constituido por una depresión anterodorsal, pústulas irregulares levemente distribuidas. Rodeando los surcos, dos tubérculos bajos. Las superficies de las valvas están compuestas por hoyuelos que conforman un rectángulo paralelo a los márgenes. Contorno de valvas con espina (muy poco apreciada en los individuos encontrados).

Ambiente: Agua dulce (Smith et al., 2011).

Familia CANDONIDAE Kaufmann, 1900

Subfamilia CANDONINAE Kaufmann, 1900

Género: *Eucandona?* Daday, 1900

Especie: *Eucandona?* sp.

Material: 8 individuos articulados. Figura 8, M-O.

Descripción: Caparazón con valvas subiguales, de contorno subrectangular alargado y redondeado, con el borde dorsal arqueado, los bordes anterior y posterior redondeados y el ventral algo convexo.

Ambiente: Agua dulce (Brandão et al., 2025b).

Superfamilia: CYTHERACEA Baird, 1850

Familia: CYTHERURIDAE Müller, 1894

Género: *Metacytheropteron* Oertli, 1957

Especie: *Metacytheropteron?* sp.

Material: 5 individuos articulados. Figura 8, P.

Descripción: Caparazón con superficie reticulada, sin costillas. Tubérculo ocular desarrollado.

Observaciones: Según Musacchio (1973) este género presenta caracteres homólogos a los de cierta forma de hábitats marinos como *Ovocytheridea*, que está citado para depósitos marinos del Cretácico africano y *Metacytheropteron* para depósitos similares del Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Francia.

Ambiente: Salobre/Marino (Musacchio, 1973).

Familia: TRACHILEBERIDIDAE Sylvester-bradley, 1948

Subfamilia: BUNTONIINAE Apostolescu, 1961

Género: *Huantraiconella* Bertels, 1969

Especie: *Huantraiconella costata?* Bertels, 1975

Material: 5 individuos articulados. Figura 8, Q.

Descripción: Caparazón con superficie fuertemente reticulada, con tres costillas longitudinales bien desarrolladas; una dorsal, una media y una ventral. Tubérculo ocular, moderadamente desarrollado.

Ambiente: Marino (Brandão *et al.*, 2025c).

Familia: HEMICYTHERIDAE Puri, 1953

Subfamilia: CAMPYLOCYTHERINAE Puri, 1960

Género: *Anticythereis* van den Bold, 1946

Especie tipo: *Anticythereis lacustris* O.F. Müller, 1786

Especie: *Hysterothereis inconnexa?* Ceolin y Whatley, 2015

Material: 2 individuos articulados. Figura 8, R.

Descripción: Forma de las valvas subrectangular, de ancho constante en la mayor parte de su longitud y comprimida en las extremidades. Las valvas están ornamentadas con una reticulación marcada. La superficie no es regularmente convexa.

Observaciones: En uno de los dos individuos encontrados se pudo observar una perforación que podría estar generada por otro organismo depredador. Se trata de un orificio compatible con el icnogénero *Oichnus* Bromley 1981, practicado principalmente por gastrópodos de las familias Naticidae y Muricidae (Bromley, 1981).

Ambiente: Marino (Brandão *et al.*, 2025d).

4.2.3. Bivalvos

Filo: MOLLUSCA

Clase: BIVALVIA Linnaeus, 1758

Orden: VENEROIDA H. Adams et A. Adams, 1856

Superfamilia: CORBICULOIDEA Gray, 1847

Familia: CORBICULIDAE Gray, 1847

Género: *Corbicula* von Mühlfeld, 1811

Especie: *Corbicula* sp.

Material: 7 individuos. Figura 7, N.

Descripción: Valvas de forma triangular a redondeadas, con anillos de crecimiento bien marcados.

Ambiente: Marino, salobre, agua dulce (MolluscaBase eds., 2025a).

Subclase: PALAEOHETERODONTA Newell, 1965

Orden: UNIONOIDA Stoliczka, 1871

Superfamilia: ETHERIOIDEA Deshayes, 1830

Familia: HYRIIDAE Swainson, 1840

Subfamilia: HYRIINAE Swainson, 1840

Tribu: RHIPIDODONTINI Starobogatov, 1970

Género: *Diplodon* Spix, 1827

Especie: *Diplodon* sp.

Material: 1 individuo articulado. Figura 7, O.

Descripción: Valvas ovaladas y elongadas, inequivalvas, con marcas de crecimiento.

Ambiente: Agua dulce (Bogan, 2008)

Subclase: HETERODONTA Neumayr, 1884

Superfamilia: SPHAERIOIDEA Deshayes, 1854

Familia: SPHAERIIDAE Deshayes, 1854

Subfamilia: SPHAERIINAE Deshayes, 1854

Género: *Pisidium* Pfeiffer, 1821

Especie: *Pisidium* sp.

Material: 20 individuos articulados. Figura 7, G-J

Descripción: Valvas de forma redondeada, más anchas que altas. Estrías separadas y regulares, que se van atenuando hacia el umbón, hasta desaparecer. Umbón curvo hacia un lado (anterior).

Ambiente: Agua dulce (MolluscaBase eds., 2025b)

4.2.4. Gastrópodos

Clase: GASTROPODA Linnaeus, 1758

Subclase: Caenogastropoda Cox, 1960

Orden: Littorinimorpha Golikov y Starobogatov, 1975

Superfamilia: Truncatelloidea Gray, 1840

Familia: Hydrobiidae W. Stimpson, 1865

Subfamilia: Hydrobiinae W. Stimpson, 1865

Género: *Hydrobia* W. Hartmann, 1821

Especie: *Hydrobia?* sp.

Material: 30 individuos. Figura 7, K-M, P

Descripción: Conchas cónicas con vueltas redondeadas y un espiral pronunciado.

Ambiente: Salobre y agua dulce (MolluscaBase eds., 2025c).

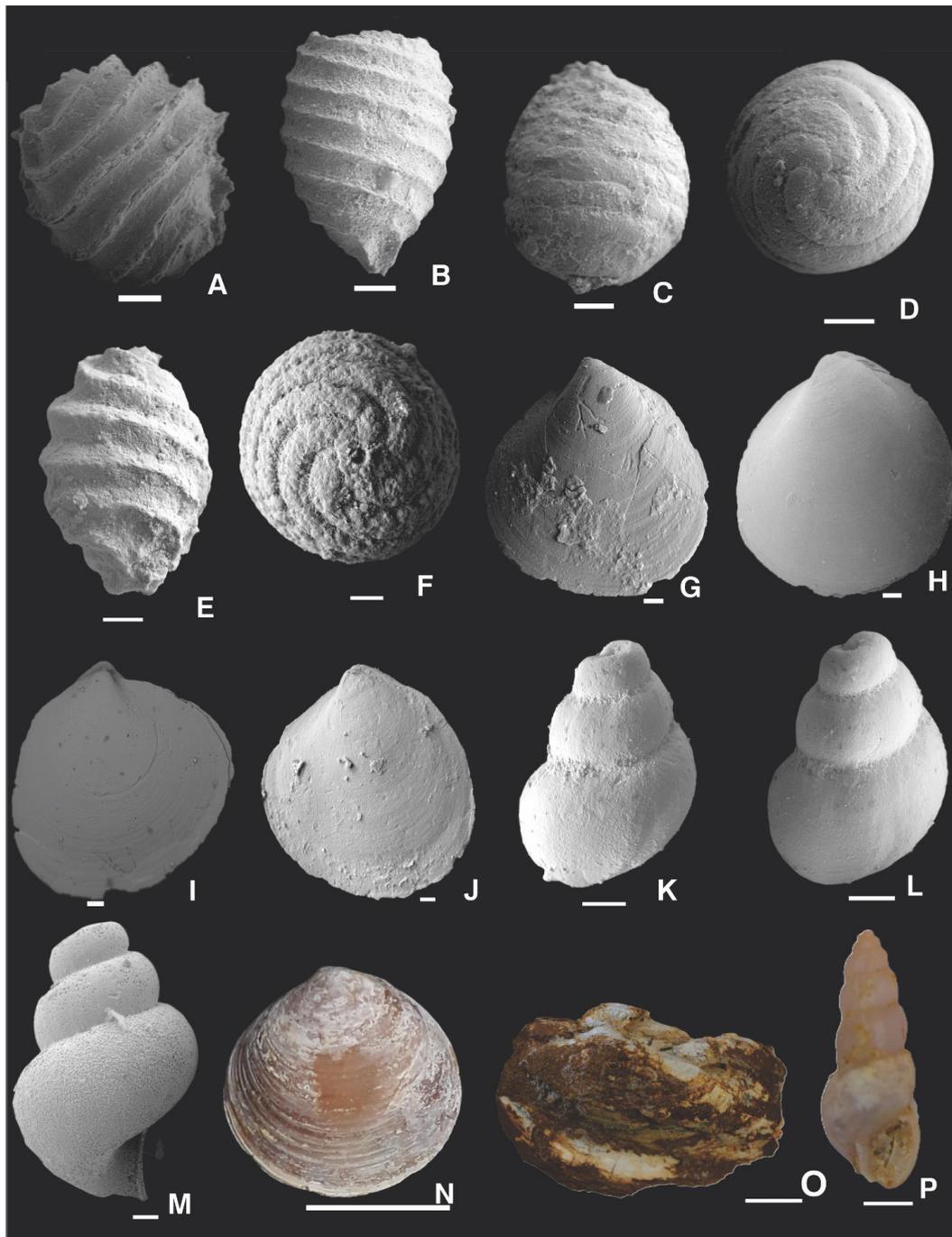


Figura 7. A-F: Carófitas. G-J, N-O: Bivalvos. K-M, P: Gastrópodos. A: *Mesochara*? B: *Mesochara ameghinoi*? C-D: *Peckispaera portezueloensis*? E: *Pseudoharrischara walpurgica*? F: *Porochara*? G-J: *Pisidium* sp. K-M, P: *Hydrobia*? sp. N: *Corbicula*? sp. O: *Diplodon* sp. Escala A-M: 100 μ m; N-O: 1cm; P: 1 mm.

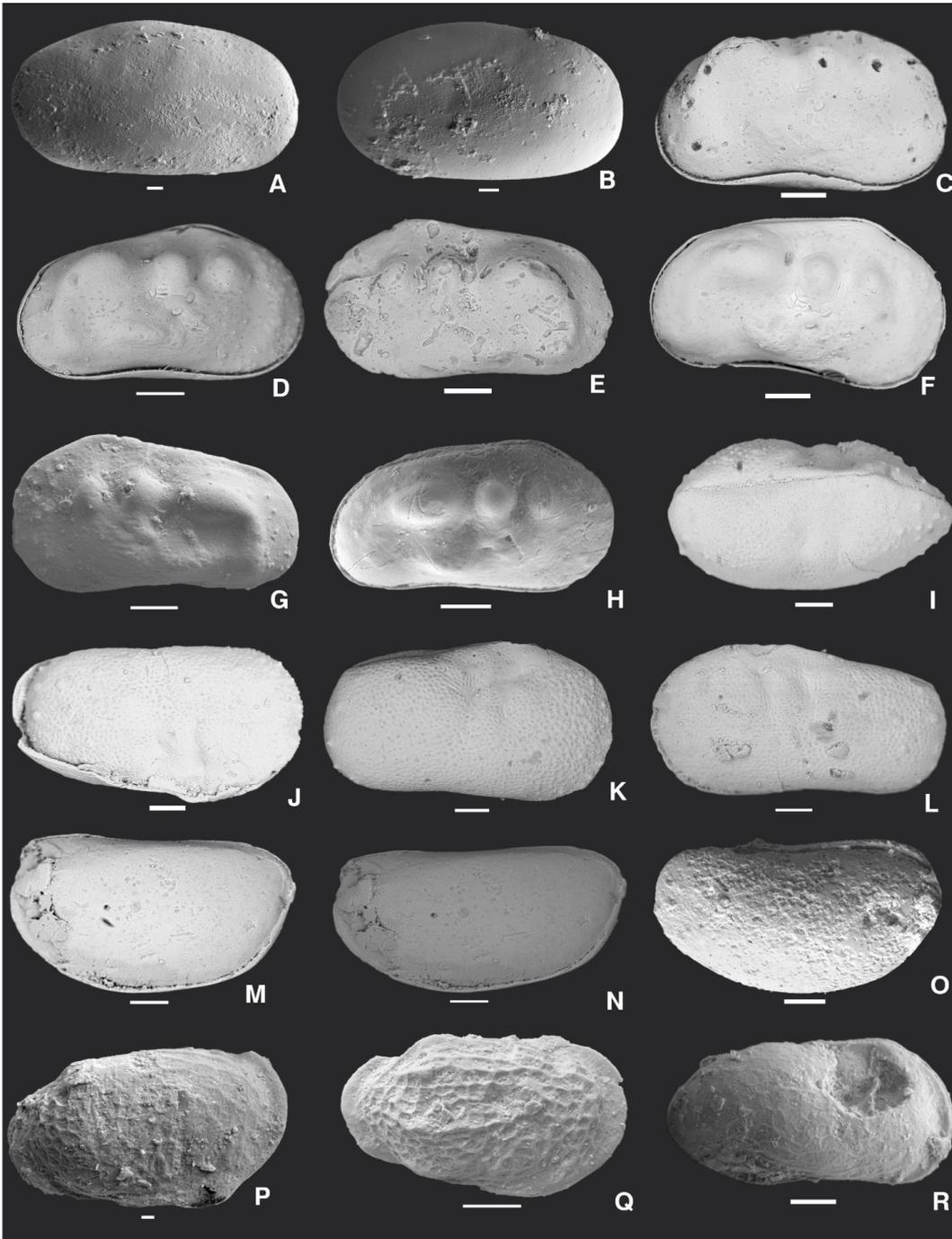


Figura 8. Ostrácodos de la localidadde La Tranquera, Paso Cordoba, Río Negro. A-B: *Brasacypris?* sp.; C-G: *Ilyocypris?* sp. H: *Ilyocypris riograndensis?*; I-L: *Neuquenocypris calfucurensis?*; M-O: *Eucandona?* sp.; P: *Metacytheropteron?* sp.; Q: *Huantraiconella costata?*; R: *Hysteroocythereis inconnexa?*.

5. Discusión

5.1. Interpretación de la sección estratigráfica

La composición y distribución de los microfósiles hallados en estrato muestreado sugiere depositación en un ambiente continental con influencia marina. Ocurren, en el mismo nivel, taxones típicamente dulceacuícolas con otros que toleran ambientes de mezcla e incluso, algunos marinos, lo mismo que bioerosiones típicamente marinas. Dicho patrón es coherente con los caracteres de las formaciones Anacleto y Allen en la zona de estudio. Hasta los aproximadamente 2,5 m de espesor se reconoce a la Formación Anacleto, caracterizada por pelitas de color moradas a blanquecinas y pelitas arenosas (Hugo y Leanza, 2001). Los litotipos que ocurren por encima corresponden a la Formación Allen y se caracterizan, por la presencia de pelitas y depósitos heterolíticos con laminación ondulada y lenticular, areniscas amarillentas de grano fino a medio con laminación paralela y ondulada, y areniscas de grano medio con estratificación cruzada tangencial relacionadas con un sistema eólico costero (Armas y Sanchez, 2013, 2015; Paz *et al.*, 2014).

5.2. Interpretación paleoecológica

Algunos géneros de ostrácodos hallados, como *Ilyocypris*, incluyen especies que habitan tanto en aguas salobres como en agua dulce. Este género se distingue además por su notable variabilidad en la ornamentación, lo cual podría estar relacionado con fluctuaciones en los factores ecológicos, particularmente en la salinidad que es capaz de tolerar (Musacchio, 1973). Por otro lado, *Metacytheropteron?* sp. presenta caracteres que podrían ser similares a los observados en formas marinas, como *Metacytheropteron*, registrado en depósitos marinos del Jurásico Superior y Cretácico Inferior en Francia (Musacchio, 1973).

La presencia de especies de ostrácodos como *Neuquenocypris calfucurensis?* *Brasacypris?* sp., y *Eucandona?* sp., junto con los bivalvos *Corbicula* sp., *Diplodon* sp. y *Pisidium* sp., sugiere un ambiente predominantemente continental de agua dulce (Musacchio, 1973; Bogan, 2008; Smith, *et al.* 2011; Brandão *et al.*, 2025a, b; MolluscaBase eds., 2025b). Es esperable encontrar taxones como este en contextos en los que se está transicionando entre ambientes continentales (Formación Anacleto) y con

influencia marina (Formación Allen). Incluso, las especies de este grupo tienen una notable tolerancia a cambios en la salinidad, que coincide también con lo mencionado previamente. El género *Metacytheropteron?* está asociado a ambientes de agua salobre o zonas de mezcla y también a ambientes marinos. Las especies *Huantraiconella costata?* y *Hysterocthereis inconnexa?* sugieren la presencia de un ambiente marino.

Un hecho que refuerza la interpretación de la presencia de influencia marina es la ocurrencia de una posible perforación de depredación observada en un individuo asignado *Hysterocthereis inconnexa?* (Figura 8 R). Estas trazas, incluidas en el icnogénero *Oichnus* Bromley, 1981, son atribuidas a gastrópodos marinos de las familias Naticidae y Muricidae (Bromley, 1981), cuyas especies se encuentran solamente en ambientes marinos. Estos gastrópodos practican una perforación circular por medio del raspado con su rádula. Una vez concluida, consumen a su presa a través del orificio, introduciendo su probóscide (Carriker, 1981). En el caso de los ostrácodos, se ha propuesto que los depredadores de este grupo pueden ser individuos juveniles de la familia Naticidae (Reyment *et al.*, 1987). Por último, las carófitas encontradas en la zona estudiada son indicadoras de ambientes continentales de agua dulce y salobre (Musacchio, 2006).

La ausencia de fragmentos líticos, el tamaño fino de los granos de sedimentos y los depósitos caracterizados por valvas articuladas de bivalvos, sugieren que el estrato del que se obtuvieron los fósiles analizados es indicador de un ambiente de baja energía. La presencia de una coquina por encima de dicho nivel, con fragmentos de valvas y valvas desarticuladas indicarían al menos un episodio de alta energía. La composición de las especies de los ensambles analizados sugiere que los sedimentos en los niveles estudiados registran fluctuaciones ambientales significativas que ocurrieron durante su depositación. En particular, la coexistencia de taxones típicos de ambientes continentales y salobres, e incluso la presencia de algunas especies asociadas a ambientes marinos, soporta dicha interpretación.

La presencia conjunta de taxones con diferentes requerimientos ecológicos puede explicarse a partir de la mezcla en un mismo estrato de especímenes que no coexistieron, un fenómeno común en el registro paleontológico conocido como *time-averaging* o promediación temporal, a veces traducido como mezcla temporal o mezcla de generaciones (Kidwell, 1998; Fürsich y Aberhan, 1990). Este fenómeno puede ocurrir

cuando la tasa de sedimentación no es alta y los sedimentos acumulados a lo largo de algunos miles de años resultan reelaborados por la energía del ambiente, junto con la actividad de organismos bioturbadores que generan movimientos verticales de sedimentos. En el caso de que se detecte la mezcla de elementos de diferentes hábitats, se trata de un caso de condensación ambiental (Kidwell, 1998). De este modo, se puede justificar la idea de que a lo largo del tiempo de depositación de los sedimentos en el intervalo muestreado, se registraron fluctuaciones en las características del hábitat, entre agua dulce y marino, registrando la presencia de especies con diferentes requerimientos. La energía del agua y la bioturbación habrían mezclado niveles inferiores (por ejemplo, dulceacuícolas) con niveles superiores con influencia marina (Fürsich, F.T. y Aberhan, M. 1990). De este modo, la hipótesis de la reelaboración y el *time-averaging* adquiere mayor importancia como explicación para el nivel muestreado en la región de Paso Córdoba.

6. Conclusiones

- Elementos típicamente marinos (perforación de depredación, hábitat de algunos taxones), fueron hallados en el ensamble estudiado. Sin embargo, su limitada distribución y su coexistencia con elementos continentales sugiere que el ambiente que se desarrolló no habría alcanzado condiciones plenamente marinas, más bien se habría tratado de un ambiente predominantemente continental con esporádicas influencias marinas.
- El hallazgo de especímenes tanto de agua dulce como marinos en el mismo depósito ha sido interpretado como resultado de la promediación temporal (*time-averaging*). Esta interpretación, basada en la evidencia paleontológica, indicaría que posteriormente a la formación del depósito, o simultáneamente, ocurrieron cambios ambientales que no quedaron registrados en los sedimentos, por baja tasa de sedimentación y/o erosión y redepositación. Cabe destacar que un muestreo más extenso y detallado en la zona estudiada permitiría registrar la extensión lateral del depósito analizado y su ubicación respecto a las formaciones Anacleto y Allen.
- Dado que el muestreo se realizó en un único nivel, los resultados obtenidos no resultan suficientes para definir si los cambios ambientales interpretados a partir de la composición de la fauna registran efectivamente el paso entre las

formaciones Anacleto y Allen, o si representan un nivel próximo al contacto. La recolección de muestras paleontológicas adicionales en nuevos niveles podría en futuro dilucidar sobre la ubicación del contacto entre Anacleto y Allen.

Bibliografía

- Aguirre-Urreta, M.B., Tunik, M., Naipauer, M., Ottone, E., Fanning, M. y Ramos, V.A. 2011. Malargüe Group (Maastrichtian-Danian) deposits in the Neuquén Andes, Argentina: implications from the onset of the first Atlantic transgression related to Western Gondwana break-up. *Gondwana Research* 19: 482-494.
- Andreis, R.R., Iñíguez Rodríguez, A.M., Lluch, J.J. y Sabio, D.A. 1974. Estudio sedimentológico de las Formaciones del Cretácico superior del área del Lago Pellegrini (Provincia de Río Negro, República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 29: 85-104.
- Armas, M.P. y Sánchez, M.L. 2011. Reconstrucción paleoambiental de las Formaciones Anacleto y Allen al sur de Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. *Cretácico Superior, Cuenca Neuquina. 18º Congreso Geológico Argentino, Actas: 990-991, Neuquén.*
- Armas, P.M. y Sánchez, M.L. 2011. Análisis estratigráfico secuencial de las formaciones Anacleto y Allen (Cretácico Tardío) en el borde nororiental de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Andean Geology* 38(1): 119-155.
- Armas, P.M. y Sánchez, M.L. 2013. Sedimentología y arquitectura de las dunas costeras de la Formación Allen, Grupo Malargüe, Cuenca Neuquina-Río Negro, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 30(1): 65-79.
- Armas, M.P. y Sánchez, M.L. 2015. Hybrid coastal edges in the Neuquén Basin (Allen Formation, Upper Cretaceous, Argentina). *Andean Geology* 42(1): 97-113.
- Baiano, M.A., Coria, R.A., Canale, J.I. y Gianechini, F.A. 2021. New abelisaurid materials from the Anacleto Formation (Campanian, Upper Cretaceous) of Patagonia, Argentina, shed light on the diagnosis of the Abelisauridae (Theropoda, Ceratosauria). *Journal of South American Earth Sciences* 110: 1-14.
- Ballent, S.C. 1980. Ostrácodos de ambiente salobre de la Formación Allen (Cretácico Superior) en la provincia de Río Negro (República Argentina). *Ameghiniana* 17(1): 67-82.

- Barrio, C.A. 1990. Paleogeographic control of Upper Cretaceous tidal deposits, Neuquén Basin, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 3(1): 31-49.
- Bechis, F., Giambiagi, L., García, V., Lanés, S., Cristallini, E. y Tunik, M. 2010. Kinematic analysis of a transtensional fault system: the Atuel depocentre of the Neuquén Basin, Central Andes, Argentina. *Journal of Structural Geology* 32: 886-899.
- Bertels, A. 1964. Micropaleontología del Paleoceno de General Roca (Provincia de Río Negro). *Revista del Museo de La Plata* 4: 125-184.
- Bertels, A. 1968. Micropaleontología y estratigrafía del límite Cretácico-Terciario en Huanuico (provincia de Neuquén). *Ostracoda. Ameghiniana* 5(8): 279-295.
- Bertels, A. 1980. Foraminíferos bentónicos del Paleoceno de la Cuenca Neuquina (República Argentina). *Actas del II Congreso Argentino de Paleontología, Bioestratigrafía, I Congreso Latinoamericano de Paleontología* 1: 57-72, Buenos Aires.
- Bogan, A.E. 2008. Global diversity of freshwater mussels (Mollusca, Bivalvia) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 139-147.
- Bonaparte, J.F. 1991. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Sección Paleontología* 4: 15-123.
- Brandão, S.N.; Antonietto, L.S; Nery, D.G.; Pereira, J.S.; Praxedes, R.A.; Santos, S.G.; Karanovic, I. (2025a). World Ostracoda Database. *Brasacypris Krömmelbein*, 1965 †. Accessed at: <https://www.marinespecies.org/ostracoda/aphia.php?p=taxdetails&id=1579512>
- Brandão, S.N.; Antonietto, L.S; Nery, D.G.; Pereira, J.S.; Praxedes, R.A.; Santos, S.G.; Karanovic, I. (2025b). World Ostracoda Database. *Eucandona Daday*, 1900. Accessed at: <https://www.marinespecies.org/ostracoda/aphia.php?p=taxdetails&id=876811>
- Brandão, S.N.; Antonietto, L.S; Nery, D.G.; Pereira, J.S.; Praxedes, R.A.; Santos, S.G.; Karanovic, I. (2025c). World Ostracoda Database. *Huantraiconella costata* (Bertels, 1975) †. Accessed at: <https://www.marinespecies.org/ostracoda/aphia.php?p=taxdetails&id=1710665> on 2025-02-21

- Brandão, S.N.; Antonietto, L.S.; Nery, D.G.; Pereira, J.S.; Praxedes, R.A.; Santos, S.G.; Karanovic, I. (2025d). World Ostracoda Database. *Hysteroocythereis inconnexa* (Bertels, 1973) †. Accessed at: <https://www.marinespecies.org/ostracoda/aphia.php?p=taxdetails&id=1710601> on 2025-02-21
- Bromley, R.G. 1981. Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta Geológica Hispanica* 16(1): 55-64.
- Calvo, J.O. y González Riga, B.J. 2003. Un nuevo hadrosáurido (Dinosauria, Ornithopoda) de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), provincia de Río Negro, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5(2): 123-137.
- Calvo, J.O. y Ortíz, R.A. 2011. Nuevos registros de Dinosauria en la Formación Allen (Cretácico Superior) en el área Natural Protegida Paso Córdoba, General Roca, Río Negro. *Ameghiniana* 48(4): R150.
- Calvo, J.O. y Ortíz, R.A. 2013. Hadrosaur ichnites from Río Negro province (Upper Cretaceous). *Ameghiniana* 50(6): R38.
- Camacho, H.H. y del Río, C.J. 2008. Gastropoda. En Camacho, H.H. (ed.) *Los invertebrados fósiles, Tomo 1, Fundación de Historia Natural Félix de Azara*: 323-376.
- Camacho, H.H., Damborenea, S.E. y del Río, C.J. 2008. Bivalvia. En Camacho, H.H. (ed.) *Los invertebrados fósiles, Tomo 1, Fundación de Historia Natural Félix de Azara*: 387-440.
- Carignano, A.P. y Ballent, S.C. 2009. Microfósiles (Foraminifera, Ostracoda) y su respuesta a las variaciones paleoambientales. Un ejemplo en la Formación Allen (Cretácico Superior), Cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana* 46(2): 307-320.
- Carignano, A.P. y Varela, J.A. 2011. Ostrácodos (Crustacea) de la Formación Allen (Cretácico Tardío), Cuenca Neuquina, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 14(2): 169-178.
- Carriker, M.R. 1981. Shell penetration and feeding by naticacean and muricacean predatory gastropods: a synthesis. *Malacologia* 20(2): 403-422.
- Chiappe, L.M., Coria, R.A. y Dingus, L. 1998a. Nest structures for sauropods: a remarkable discovery from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Nature* 396(6708): 258-261.

- Chiappe, L.M., Coria, R.A., Dingus, L., Jackson, F., Chinsamy, A. y Fox, M. 1998b. Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 396: 258-261.
- Coria, R.A. y Chiappe, L.M. 2000. A new close relative of *Carnotaurus sastrei* from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(2): 302-307.
- Coria, R.A., Currie, P.J., Eberth, D. y Garrido, A. 2002. Oldest known avian tracks from the Late Cretaceous Anacleto Formation, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 23(4): 585-593.
- Coria, R.A., Currie, P.J., Eberth, D. y Garrido, A. 2002. Bird footprints from the Anacleto Formation (Late Cretaceous), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 39: 453-463.
- Darrigran, G.A., Vilches, A., Legarralde, T. y Maroñas, M. 2013. Los moluscos bivalvos: Aportes para su enseñanza: Teoría-métodos. Universidad Nacional de La Plata, Editorial de la Universidad de La Plata.
- de Valais, S., Díaz-Martínez, I., Citton, P. y Cónsole-Gonella, C.A. 2020. Vertebrate tracks of the Río Negro province, Patagonia, Argentina: stratigraphy, palaeobiology and environmental contexts. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 77(3): 402-426.
- Díaz-Martínez, I., de Valais, S., Yunes, Y., Garat, L. y Salgado, L. 2015. Tafonomía y paleoecología de un nuevo yacimiento del Cretácico Superior (Formación Allen) con restos de dinosaurios en Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina.
- Díaz-Martínez, I., Cónsole-Gonella, C., de Valais, S. y Salgado, L. 2018. Vertebrate tracks from the Paso Córdoba fossiliferous site (Anacleto and Allen formations, Upper Cretaceous), Northern Patagonia, Argentina: Preservational, environmental and palaeobiological implications. *Cretaceous Research* 83: 207-220.
- Díaz-Martínez, I., Cónsole-Gonella, C.A., de Valais, S., Citton, P. y Paniceres, P. 2019. Excavaciones de vertebrados asociadas a las facies eólicas de la Formación Allen (Cretácico Superior) en Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina, La Plata: 109.
- Digregorio, J.H. y Uliana, M.A. 1980. Cuenca Neuquina. En Turner, J. (ed.) Segundo Simposio de Geología Regional Argentina, Academia Nacional de Ciencias, Córdoba 2: 985-1032.

- Feist, M. y Guerlesquin, M. 2005. Ecology and paleoecology. En Kaesler, R.L. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part B, Protoctista 1, Vol. 1: Charophyta*, The Geological Society of America, University of Kansas: 29-35.
- Franzese, J.R. y Spalletti, L.A. 2001. Late Triassic-early Jurassic continental extension in southwestern Gondwana: tectonic segmentation and pre-break-up rifting. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 257-270.
- Fürsich, F.T. y Aberhan, M. 1990. Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis. *Lethaia* 23(2): 143-152. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1990.tb01355.x>.
- García, A. 1994. Charophyta: their use in paleolimnology. *Journal of Paleolimnology* 10: 43-52.
- Garrido, A.C. 2010. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): Nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 12: 121-177.
- Garrido, A.C. 2011. El Grupo Neuquén (Cretácico Tardío) en la Cuenca Neuquina. En *Relatorio del 18° Congreso Geológico Argentino* 1: 231-244.
- Gazzera, C.E. y Spalletti, L.A. 1990. Modelo de sedimentación arenosa y fangosa en canales fluviales: Grupo Neuquén inferior, Cretácico, Argentina occidental. *Revista Geológica de Chile* 17(2): 131-151.
- Gianechini, F.A., Apesteguía, S., Landini, W., Finotti, F. y Juárez Valieri, R. 2015. New abelisaurid remains from the Anacleto Formation (Late Cretaceous) of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 52: 178-190.
- Gómez, R., Tunik, M., Casadio, S., Canale, N., Greco, G., Baiano, M.A., Pino, D.A., Báez, A. y Da Silva, S.P. 2022. Primeras edades U-Pb en circones detríticos del Grupo Neuquén en el extremo oriental de la Cuenca Neuquina (Paso Córdoba, Río Negro). *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 29: 67-81.
- González Riga, B.J. y Casadio, S. 2000. Nuevos restos de hadrosáuridos (Dinosauria, Ornithopoda) en la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana* 37(3): 355-366.
- Guerlesquin, M. y Feist, M. 2005. Morphology. En Kaesler, R.L. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part B, Protoctista 1, Vol. 1: Charophyta*, The Geological Society of America, University of Kansas: 1-23.

- Guiry, M.D. & Guiry, G.M. 2025. AlgaeBase. World-wide electronic publication, University of Galway. <https://www.algaebase.org>; searched on 3 de febrero de 2025.
- Gulisano, C.A. 1981. El ciclo cuyano en el norte de Neuquén, sur de Mendoza. 8° Congreso Geológico Argentino, Actas 3: 573-592, San Luis.
- Gulisano, C.A., Gutiérrez Pleimling, A.R. y Digregorio, R.E. 1984. Esquema estratigráfico de la secuencia jurásica al oeste de la provincia del Neuquén. 9° Congreso Geológico Argentino (Bariloche), Actas 1: 236-259, Buenos Aires.
- Horne, D.J., Cohen, A. y Martens, K. 2002. Taxonomy, morphology and biology of Quaternary and Living Ostracoda. En Holmes, J.A. y Chivas, A.R. (eds.) *The Ostracoda. Applications in Quaternary Research*, Cambridge University Press: 5-36.
- Horne, D.J. y Martens, K. 1998. An assessment of the importance of resting eggs for the evolutionary success of Mesozoic non-marine cypridoidean Ostracoda (Crustacea). *Archiv für Hydrobiologie, Special Issue, Advances in Limnology* 52: 549-561.
- Howell, J.A., Schwarz, E., Spalletti, L.A. y Veiga, G.D. 2005. La Cuenca Neuquina: una visión general. En Veiga, G.D., Spalletti, L.A., Howell, J.A. y Schwarz, E. (eds.) *La Cuenca Neuquina, Argentina: un estudio de caso en estratigrafía secuencial y dinámica de cuencas*: 1-14.
- Hugo, C.A. y Leanza, H.A. 2001. Hoja Geológica 3966–III, Villa Regina. Provincia de Río Negro. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín 53, Buenos Aires.
- Karol, K.G., McCourt, R., Cimino, M.T. y Delwiche, C.F. 2001. The closest living relatives of land plants. *Science* 14: 2351-2353.
- Kidwell, S.M. 1998. Time-averaging in the marine fossil record: Overview of strategies and uncertainties. *Geobios* 30(7): 977-995.
- Krapovickas, V. y Garrido, A.C. 2006. Sobre una huella de Theropoda de la Formación Anacleto (Campaniano Temprano), provincia de Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 43: 43R.
- Laprida, C. y Ballent, S. 2008. Capítulo 21, Ostrácoda. En Camacho, H.H. (ed.) *Los invertebrados fósiles, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Universidad Maimónides, Buenos Aires* 2: 599-624.

- Leanza, H.A. 2009. Las principales discordancias del Mesozoico de la Cuenca Neuquina según observaciones de superficie. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 65(4): 653-673.
- Leanza, H.A. y Hugo, C.A. 2001. Hoja Geológica 3969-I - Zapala, provincia del Neuquén. Instituto de Geología y Recursos Naturales, Servicio Geológico Minero Argentino (SEGEMAR), Boletín 275: 1-128, Buenos Aires.
- Leanza, H.A., Apesteguía, S., Novas, F.E. y de la Fuente, M.S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25(1): 61-87.
- Legarreta, L. y Uliana, M.A. 1991. Jurassic-Cretaceous marine oscillations and geometry of back-arc basin fill, central Argentine Andes. En Macdonald, D.I.M. (ed.) *Sedimentation, Tectonics and Eustasy*, International Association of Sedimentologists, Special Publication 12: 429-450.
- Maniel, I.J., de la Fuente, M.S. y Filippi, L.F. 2022. A new species of *Prochelidella* (Pleurodira: Chelidae) from the Anacleto Formation (Upper Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 116: 103845.
- Martinelli, A.G. 2003. New cranial remains of the bizarre notosuchid *Comahuesuchus brachybuccalis* (Archosauria, Crocodyliformes) from the Late Cretaceous of Río Negro Province (Argentina). *Ameghiniana* 40(4): 559-572.
- Martinelli, A.G. y Vera, E.I. 2007. *Achillesaurus manazzonei*, a new alvarezsaurid theropod (Dinosauria) from the Late Cretaceous Bajo de la Carpa Formation, Río Negro Province, Argentina. *Zootaxa* 1582(1): 1-17.
- Meisch, C. 2000. *Freshwater Ostracoda of Western and Central Europe*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 522 p.
- MolluscaBase eds. 2025a. MolluscaBase. Accessed at <https://www.molluscabase.org> on 2025-02-21. doi:10.14284/448
- MolluscaBase eds. 2025b. MolluscaBase. *Hydrobia* W. Hartmann, 1821. Accessed through: World Register of Marine Species at: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=138081>.
- MolluscaBase eds. 2025c. MolluscaBase. *Pisidium* C. Pfeiffer, 1821. Accessed through: World Register of Marine Species at: <https://www.molluscabase.org/aphia.php?p=taxdetails&id=181554>.

- Musacchio, E.A. 1973. Charophytas y ostrácodos no marinos del Grupo Neuquén (Cretácico Superior) en algunos afloramientos de las provincias de Río Negro y Neuquén, República Argentina. *Revista del Museo de La Plata* 8(48): 1-32.
- Musacchio, E.A. 2006. Charophyta del Cretácico Tardío y el Paleoceno del centro-oeste de Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología* 9(1): 93-100.
- Musacchio, E.A. y Simeoni, M. 1991. Taxonomy of some Cretaceous non-marine ostracods of palaeobiogeographical interest. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 180(3): 349-389.
- Ortíz, R.A., Calvo, J.O. y Garrido, A.C. 2013. Primer registro de huellas de aves para la Formación Allen, Cretácico Superior, Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 50(6): R64.
- Ortíz, R.A. y Calvo, J.O. 2017. Icnofacies del miembro inferior de la Formación Allen, Grupo Malargüe (Campaniano Superior-Maastrichtiano Inferior), Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 54(4): R39.
- Paz, M., Baez, A.D., Pino, D.A., Yunes, Y.S., Garat, L.M., Ponce, J.J. y Tunik, M.A. 2014. Análisis sedimentológico de depósitos lacustres y eólicos del Cretácico Tardío en la localidad Paso Córdoba, Cuenca Neuquina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 71: 459-471.
- Pettinari, G., Giusiano, A. y Ludueña, D. 1999. Arcillas rojas del Grupo Neuquén. En *Recursos Minerales de la República Argentina, Servicio Geológico Minero Argentino, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales* 35: 1103-1112.
- Pyron, M. y Brown, K.M. 2015. Introduction to Mollusca and the Class Gastropoda. En *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates, Elsevier Inc.*
- Ramos, V.A. y Folguera, A. 2005. Tectonic evolution of the Andes of Neuquén: Constraints derived from the magmatic arc and forward deformation. En *Veiga, G.D., Spalletti, L.A., Howell, J.A. y Schwarz, E. (eds.) The Neuquén Basin: A Case Study in Sequence Stratigraphy and Basin Dynamics, The Geological Society, Special Publication* 252: 15-35.
- Ramos, V.A. 1981. Descripción geológica de la Hoja 33c, Los Chihuidos Norte. Provincia del Neuquén. *Servicio Geológico Nacional, Boletín* 182: 1-103, Buenos Aires.
- Ramos, V.A. 1999. Rasgos estructurales del territorio argentino. 1. Evolución tectónica de la Argentina. En *Caminos, R. (ed.) Geología Argentina, Servicio Geológico*

- Minero Argentino, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales 29: 715-759.
- Reyment, R. A., & Elewa, A. M. T. (2003). Predation by drills on Ostracoda. In P. H. Kelley, M. Kowalewski, & T. A. Hansen (Eds.), *Predator-prey interactions in the fossil record* (pp. 93–111). Kluwer Academic. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0161-9>
- Reyment, R.A., Reyment, E.R. y Honigstein, A. 1987. Predation by boring gastropod on Late Cretaceous and Early Palaeocene ostracods. *Cretaceous Research* 8(3): 189-209.
- Rodríguez, M.F. y Leanza, H.A. 2007. Salvarredy Aranguren, M. Hoja Geológica 3969-II Neuquén, Provincias del Neuquén, Río Negro y La Pampa. Instituto de Geología y Recursos Naturales, SEGEMAR, Boletín 370: 1-165, Buenos Aires.
- Roll, A. 1939. La Cuenca de los Estratos con Dinosaurios al sur del Río Neuquén. Ministerio de Agricultura, Dirección de Minas y Geología, Argentina.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Heredia, S.E. 1997. New materials of *Gasparinisaura cincosaltensis*, a basal iguanodontian dinosaur from the Upper Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17(4): 758-762.
- Salgado, L., Coria, R.A., Magalhaes Ribeiro, C.M., Garrido, A., Rogers, R., Simón, M.E. y Talevi, M. 2007. Upper Cretaceous dinosaur nesting sites of Río Negro (Salitral Ojo de Agua and Salinas de Trapalcó-Salitral de Santa Rosa), northern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 28(3): 392-404.
- Scanferla, C.A. y Canale, J.I. 2007. A new record of *Dinilysia* (Serpentes) from the Anacleto Formation (Upper Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 28(5): 755-761.
- Simón, M.E. 2006. Cáscaras de huevos de dinosaurios de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), en Salitral Moreno, provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 43(3).
- Smith, R.J., Janz, H. y Okubo, I. 2011. Recent Cyprididae and Ilyocyprididae (Crustacea: Ostracoda) from Lake Biwa, Japan, including a summary of the lake's ostracod fauna. *Zootaxa* 2874(1): 1-37.
- Spalletti, L.A., Poiré, D.G., Pirrie, D., Matheos, S.D. y Doyle, P. 2001. Respuesta sedimentológica a cambios en el nivel de base de una secuencia mixta clástica-carbonática del Cretácico de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Revista de la Sociedad Geológica de España*: 57-74.

- Stipanovic, P.N., Rodrigo, F., Baulés, O.L. y Martínez, C.G. 1968. Las formaciones presenonianas del denominado Macizo Nordpatagónico y regiones adyacentes. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 23(2): 367-388, Buenos Aires.
- Tomaselli, M.B., Ortiz David, L.D. y González Riga, B.J. 2021. Paleoenvironmental contexts of South American Cretaceous sauropod tracks. *Journal of South American Earth Sciences* 110.
- Tunik, M., Folguera, A., Naipauer, M., Pimentel, M. y Ramos, V.A. 2010. Early uplift and orogenic deformation in the Neuquén Basin: Constraints on the Andean uplift from U-Pb and Hf isotopic data of detrital zircons. *Tectonophysics* 489(1-4): 258-273.
- Uliana, M.A. 1979. Geología de la región comprendida entre los ríos Colorado y Negro, provincias de Neuquén y Río Negro. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata (inéedita), 117 p., La Plata.
- Uliana, M.A. y Biddle, T. 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South America. *Revista Brasileira de Geociências* 18: 172-190.
- Uliana, M.A. y Dellapé, D.A. 1981. Estratigrafía y evolución paleoambiental de la sucesión maastrichtiano-eoterciaria del Engolfamiento Neuquino (Patagonia Septentrional). 8° Congreso Geológico Argentino, Actas 3: 673-711.
- Uliana, M.A. y Musacchio, E.A. 1978. Microfósiles calcáreos no marinos del Cretácico Superior en Zampal, provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 15(1-2): 111-135.
- Vergani, G.D., Tankard, A.J., Belotti, H.J. y Welsink, H.J. 1995. Tectonic evolution and paleogeography of the Neuquén Basin, Argentina. En Tankard, A.J., Suárez S., R. y Welsink, H.J. (eds.) *Petroleum Basins of South America*, AAPG Memoir 62: 383-402.
- Wichmann, R. 1916. Las capas con dinosaurios en la costa sur del Río Negro, frente a General Roca. *Physis* 2(11): 258-262.
- Yrigoyen, M.R. 1991. Hydrocarbon resources from Argentina. En *World Petroleum Congress*, Buenos Aires. *Petrotecnia*, Special Issue, Sage Publications, Thousand Oaks, CA, USA: 38-54.
- Zavala, C. y González, R. 2001. Estratigrafía del Grupo Cuyo (Jurásico Inferior-Medio) en la Sierra de la Vaca Muerta, Cuenca Neuquina. *Boletín de Informaciones Petroleras* 65: 52-64.